ISSN 0869-4362

# Русский орнитологический журнал

2018
XXVII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1682
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
*Издаётся с 1992 года*

Том XXVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

# 2018 № 1682

## СОДЕРЖАНИЕ

5083-5088 Жизнь, отданная скопам и орланам: светлой памяти Сергея Николаевича Поступальского (1934-2016). Е.Э.ШЕРГАЛИН

5089-5099 Происхождение гомойотермии и гомойотермных животных (биоэнергетический аспект). В.М.ГАВРИЛОВ

5099-5109 Особенности формирования авифауны Нижнего Приамурья. В.Г.БАБЕНКО

5109-5110 Серая цапля *Ardea cinerea* в добыче волка *Canis lupus* в дельте Тентека. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ

5111-5116 Соотношение полов у пеночек *Phylloscopus* в Карелии. Н.В.ЛАПШИН

5116-5122 Распространение и некоторые аспекты гнездовой биологии горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Мордовии. С.Н.СПИРИДОНОВ

5123 Встречи стерхов *Grus leucogeranus* на проектируемой трансграничной особо охраняемой природной территории «Истоки Амура». Е.Э.МАЛКОВ, Д.МОНКХ-ОД, Ц.БАЯРМАТНАЙ

*Редактор и издатель А.В.Бардин*
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2018
Дата опубликования 15 октября 2018

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
*Published from 1992*
Volume XXVII
Express-issue
2018 № 1682

# CONTENTS

5083-5088 The life given to the osprey and sea eagles: the blessed memory of Sergej Nikolaevich Postupalsky (1934-2016). E. E. SHERGALIN

5089-5099 Origin of homoeothermy and homeothermic animals (bioenergetic aspect). V. M. GAVRILOV

5099-5109 Peculiarities of a formation of the Lower Amur avifauna. V. G. BABENKO

5109-5110 The grey heron *Ardea cinerea* in the prey of the wolf *Canis lupus* in the Tentek Delta. N. N. BEREZOVIKOV

5111-5116 Sex ratio in *Phylloscopus* warblers in Karelia. N. V. LAPSHIN

5116-5122 Distribution and some aspects of breeding biology of the black redstart *Phoenicurus ochruros* in Mordovia. S. N. SPIRIDONOV

5123 The Siberian crane *Grus leucogeranus* sightings in the projected trans-border special protected area of «Amur headspring». E. E. MALKOV, D. MUNKH-OD, Ts. BAYARMAGNEY

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2018

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5083-5088*

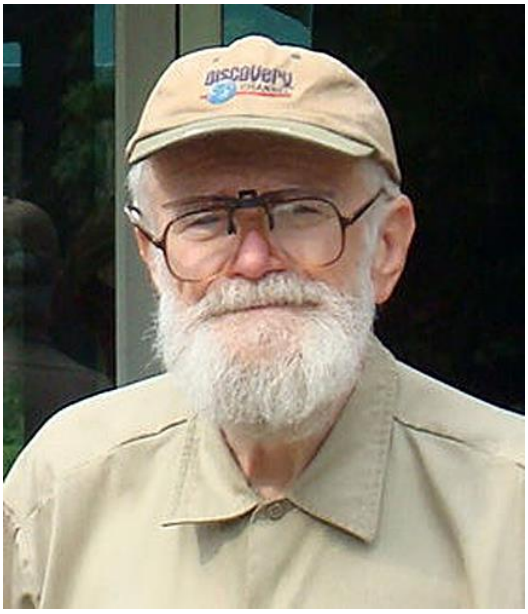
# Жизнь, отданная скопам и орланам: светлой памяти Сергея Николаевича Поступальского (1934-2016)

Е.Э.Шергалин

*Евгений Эдуардович Шергалин*. Falconry Heritage Trust, P.O.Box 19, Carmarthen, SA33 5YL, Wales, UK. E-mail: fht@falcons.co.uk; zoolit@mail.ru

*Поступила в редакцию 10 октября 2018*

13 апреля 2016 года в американском городке Сок Прейри, что в штате Висконсин, после длительной борьбы с раком и возникших в ходе болезни осложнений перестало биться сердце известного американского орнитолога с русскими корнями Сергея Николаевича Поступальского – признанного эксперта по скопе *Pandion haliaetus* и белоголовому орлану *Haliaeetus leucocephalus*.



Сергей Николаевич Поступальский (1934-2016).

Сергей Николаевич Поступальский (Sergej Postupalsky) родился 4 октября 1934 года в городке Литомышль (Litomysl) в Пардубицком крае Чехии в смешанной семье русского эмигранта Николая Сергеевича Поступальского и чешки Марты Застеры, ставшей в браке Поступальской. Его отец был бывшим кадетом 1-го Кадетского корпуса, о смерти которого в США 19 июля 1961 года известил выходящий в Париже русскоязычный «Вестник» (№ 94 от 1 сентября 1961 года).

Сергей эмигрировал в США, когда ему было всего 17 лет, то есть в 1951 году. Сначала он работал чертёжником в Корпорации Крайслер,

а по ночам и выходным дням занимался самостоятельно, старательно готовя себя к профессии инженера, пока однажды вместе с энтузиастами из Одюбоновского общества Детройта не отправился в поездку на озеро Хаугхтон и не познакомился с двумя видами птиц, которые и определили его пожизненную страсть к охране хищников – белоголовому орлану и скопе. Сергей получил степень бакалавра в государственном университете Вейна (Wayne State University) в 1965 году, степень магистра – в университете Мичигана (University of Michigan) в 1967 году и почти закончил работу над кандидатской диссертацией в университете Висконсина (University of Wisconsin).

Вместе со скопой *Pandion haliaetus*.

Начиная с 1962 года Сергей вёл тщательный и непрерывный ежегодный мониторинг размножения скоп и белоголовых орланов в штате Мичиган. Он без устали работал по учётам, кольцеванию и наблюдению за гнездящимися скопами в штатах Мичиган и Висконсин, включая популяции на его излюбленных водоёмах – Хоугхтон Лейк и Флетчер Понд, не пропуская ни одного гнездового сезона на протяжении 53 лет! В это время он зарабатывал на жизнь, переводя с русского на английский язык различные технические материалы для Мичиганского департамента природных ресурсов и Министерства природных ресурсов Онтарио. Несмотря на свободное владение английским языком, он так и не смог избавиться от своего сильного славянского акцента до конца жизни. У Сергея была удивительная фотографическая память, и во время работы в некоторых удалённых местах он мгновенно

вспоминал и делился с друзьями мельчайшими подробностями о гнёздах и отдельных птицах, которых наблюдал в течение столь длительного времени. Целый ряд особей, своих любимчиков, он знал в лицо. Такая страсть и жертвенность по отношению к одному и тому же виду – довольно редкий случай и вызывает удивление и восхищение.

Сергей Поступальский проверяет гнездо скопы *Pandion haliaetus*.

Сергей был заядлым кольцевателем птиц и на протяжении своей длительной орнитологической деятельности он окольцевал свыше 21 тысячи птиц более чем 75 видов. В это число вошло 4000 белоголовых орланов, 3500 скоп, 3400 краснохвостых канюков *Buteo jamaicensis* и 2400 американских пустельг *Falco sparverius*. Глядя на эти кажущиеся фантастическими цифры необходимо учитывать, что скоп кольцевали на многих водоёмах небольшой командой с катера и в гнёздах, расположенных на искусственных платформах. Доступ к этим гнёздам при наличии плавсредств был намного проще и безопаснее (особенно в условиях их полуколониального гнездования), по сравнению с гнёздами скоп на высоких полусухих деревьях в Евразии. Сергей не только пользовался кольцами, но и постоянно работал над их усовершенствованием. На Куандальской конференции (Quandahl Conference) в 1972 году, названной так в честь городка-хозяина, расположенного в северо-восточной части штата Айова, четыре кольцевателя орлов: Сергей Поступальский, Чарльз Синделяр, Джон Герранд и Джим Гриер, – разработали и опробовали кольцо заклёпочного типа, используемое для мечения орлов и поныне.

Краснохвостый канюк *Buteo jamaicensis*.

Белоголовый орлан Haliaeetus leucocephalus.

Обширная работа Поступальского включала лекции, презентации, интервью и статьи, пропагандирующие охрану хищных и других птиц. Сергей был щедрым человеком и охотно делился своим опытом и наработками и со студентами, и с коллегами, и друзьями – любителями птиц. Он переписывался с орнитологами Восточной Европы и бывшего СССР, помогая им литературой. Его дотошные исследования оказали большую помощь в деле запрета пестицидов и охране биотопов и сыграли значительную роль в восстановлении статуса и численности скопы и белоголового орлана. Восстановление численности этих видов он считал своим главным достижением.

Вот она, «голубушка» с голубыми лапами и восковицей!

Научные труды Сергея Поступальского не теряют актуальности до сих пор. Особенно бросается в глаза внимание, которое он уделял стандартизации методик и разработке терминологии и методологии, связанной с оценкой эффективности размножения и продуктивности хищных птиц. Он охотно сотрудничал со многим коллегами, публиковал чисто научные и научно-популярные статьи, включая работы по использованию искусственных гнездовых платформ и роли естественных загрязнителей в долгосрочной популяционной экологии скопы и белоголового орлана. Последние годы он был вовлечён также и в спутниковое мечение своих любимых птиц-ихтиофагов.

Сергей любил жизнь во всех её проявлениях. Он был страстным коллекционером почтовых марок, поклонником оперы, убеждённым защитником природы и любителем бесед по самым разным темам и направлениям этой деятельности на семи языках. Многие годы Сергей Николаевич жил в городке Прейри ду Сак (Prairie du Sac).

У Сергея осталась дочь Катерина Штоль (Catherine Stoll) и жена Сюзан Штоль (Susan Stoll).

Согласно последней воли Сергея Николаевича, он был кремирован в городке Сок Прейри, а его прах был развеян над водами Верхнего озера рядом с местом его более чем полувековых исследований.

Сергей Поступальский со скопой на пруду Флетчера. Округ Альпина, штат Мичиган. 2011 год. Фото Барбары Йенсен (Barb Jensen).

Сергея будут вечно помнить не только близкие и друзья, но и его верные ученики, многие из которых являются регулярными авторами и читателями самого престижного академического научного журнала в этой сфере «Journal of Raptor Research» и членами Фонда изучения хищных птиц «Raptor Research Foundation». Светлая ему память!

*Автор выражает благодарность Брайяну Вошберну, коллеге Сергея, за предоставленные фотографии.*

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5089-5099*

# Происхождение гомойотермии и гомойотермных животных (биоэнергетический аспект)

В.М.Гаврилов

*Второе издание. Первая публикация в 2012**

Гомойотермия («теплокровность») – это способность животного неопределённо долгое время сохранять заданную (в частном случае – постоянную) температуру в «ядре» своего тела независимо от колебаний температуры среды в достаточно широком диапазоне.

Гомойотермия поддерживается эндотермически, т.е. за счёт метаболического тепла, образуемого как побочный результат необходимых физиологических процессов и активности, или как результат специальных терморегуляционной теплопродукции. У пойкилотермных животных, в отличие от гомойотермных, температура тела пассивно следует за изменением температуры среды, но может быть ей не равна как благодаря использованию солнечных лучей или нагретых предметов («эктотермия»), так и применению испарительного охлаждения.

Гомойотермия – ярко выраженный ароморфоз – прогрессивное эволюционное изменение строения, приводящее к общему повышению уровня организации организмов (Северцов 1925).

Происхождение и пути возникновения гомойотермии – в течение многих десятилетий широко обсуждаемая проблема (Северцов 1925; Будыко 1982; Дольник 2003, Гаврилов 2006, 2012; Bennett, Ruben 1979; Barrick, Showers 1994; Fricke, Rogers 2000; Seebacher 2003; Amiot *et al.* 2006; Eagle *et al*, 2010, 2011; и др.). За время дискуссии были неоднократно предложены почти все мыслимые гипотезы происхождения гомойотермии. Однако всегда было ясно, что в основе своей это проблема биоэнергетическая. В данном сообщении я предлагаю рассмотреть ещё несколько гипотез с точки зрения экологической энергетики современных животных.

Высокая и относительно постоянная температура внутренней среды даёт то преимущество, что скорости химических реакций в организме высоки и могут не зависеть от внешней температуры. Млекопитающие и птицы имеют много более высокий уровень аэробного метаболизма, который может обеспечивать такие поведенческие проявления, которые невозможны дня низших позвоночных. Кроме этого, их гомойотермное состояние, высокая и стабильная температура тела даёт им

* Гаврилов В.М. 2012. Происхождение гомойотермии и гомойотермных животных (биоэнергетический аспект) // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 18-22.

возможность избегать замедляющего влияния низких температур на метаболическое обеспечение поведения и уровень метаболизма. Поэтому реактивность гомойотермных животных, их локомоторная активность, возможность выполнить определённые действия (полететь, прыгнуть, пробежать) и скорость усвоения пищи, во-первых, выше, чем у пойкилотермных, а, во-вторых, постоянна и пассивно не зависит от внешних условий.

Гомойотермия – очень дорогая адаптация, так как для её обеспечения необходимо потреблять и расходовать энергию.

В сравнении с аэробным потенциалом, стоимость локомоций наземных позвоночных высока, и даже умеренный уровень активности быстро превышает аэробный предел низших позвоночных. Любая активность, превышающая медленную ходьбу, у наземных пойкилотермов влечёт за собой анаэробный метаболизм и выработку молочной кислоты или чистый катаболизм макроэргических фосфатных соединений. Метаболическая мощность, которая может быть получена анаэробно, далеко перекрывает аэробные возможности у большинства низших (пойкилотермных) позвоночных, и умеренные и высокие уровни активности у этих животных достижимы только путём активации анаэробиозиса. Эти анаэробные процессы способны поддерживать мышечные сокращения в течение относительно коротких периодов, а именно, от 2 до 5 мин. Следовательно, этим животным не хватает выносливости даже для умеренной активности, и они быстро выдыхаются. На восстановление требуется длительное время, и иногда необходимы часы для полного восстановления доактивного состояния.

Как бы ни определять поведение – это отношение животного со средой, куда в первую очередь входит движение. А сколько-нибудь сложное целенаправленное поведение возможно только при аэробном метаболизме.

Среднесуточные расходы энергии на обычную жизнедеятельность, измеренные в естественных условиях при оптимальных температурах среды у современных животных методом дважды меченой воды, так называемый «полевой» метаболизм (Field metabolic rate, *FMR*, Вт) даёт следующие аллометрические зависимости от массы тела ($m$, кг):

Рептилии $FMR = 1.07m^{0.89}$ (Nagy 2005).
Птицы $FMR = 3.36m^{0.68}$ (Nagy 2005).
Млекопитающие $FMR = 8.91m^{0.734}$ (Nagy 2005).

Уравнения показывают, что птицы и млекопитающие расходуют на поддержание своей жизнедеятельности на порядок больше энергии и, следовательно, больше её потребляют. Хотелось бы подчеркнуть, что до настоящего времени из рептилий дожили в основном затаивающиеся хищники и лишь небольшое количество растительноядных форм (в основном в мелком размерном классе), почти все они приурочены к

«тёплым» местообитаниям. В то же время гомойотермные животные завоевали практически всю пригодную для жизни часть биосферы, канализировали новые потоки энергии и вытеснили рептилий из магистральных ниш. Получается, что увеличение расхода энергии на обычную жизнедеятельность даёт серьёзное селективное преимущество. Таким образом, гомойотермия позволила увеличить активность птицам и млекопитающим более чем на порядок по сравнению с рептилиями.

Млекопитающие известны из триаса, птицы – из юры. Немногочисленные триасовые и юрские палеонтологические находки по морфологическим признакам относят к млекопитающим и птицам (Ивахненко и др. 1997; Лопатин 1997; Falkowski *et al*. 2005; Wible *et al*. 2007). Следовательно, приходится считать их гомойотермными, возможно, с несовершенной гомойотермией. Но гомойотермия – это в первую очередь интенсификация аэробного метаболизма и наличие постоянного (базального) уровня, который обеспечивает постоянную готовность к совершению работы и, следовательно, постоянную готовность к активности (Гаврилов 2012). Прогресс пресмыкающихся в это время был связан с решением двух физиологических задач – становлением настоящего лёгочного дыхания и возникновением амниотического яйца (Иорданский 2001). Преимущества лёгочного дыхания не требуют комментариев. Яйцо оказалось, с одной стороны, серьёзным преимуществом перед амфибиями и позволило полностью отказаться от водной среды. С другой стороны, именно яйцо определяет размер потомства, так как размер детёныша ограничен максимальными размерами яйца: если сделать его слишком большим, скорлупа не выдержит давления жидкости, а если увеличить толщину скорлупы, зародыш задохнётся. Кроме этого, низкий метаболизм и ограниченные в связи с этим кормовые потребности позволили рептилиям быструю адаптивную радиацию. Рептилии в это время вышли в крупный размерный класс (известны динозавры массой до 60 т). Яйцо же (по чисто физическим причинам) остаётся приблизительно тех же размеров, что и у живущего в настоящее время африканского страуса (масса которого около 100 кг, а масса яйца около 2 кг). Отсюда гигантским рептилиям из-за разницы в размерах между взрослыми и детёнышами трудно было заботиться о потомстве. Известно, что при вымирании в конце мела пострадали в основном крупные рептилии, фауна, например, ящериц изменилась раньше параллельно с насекомыми и слабо пострадала от вымирания в конце мела (Жерихин 1978; Расницын 1988). Практически 130 млн. лет птицы и млекопитающие существовали одновременно с огромным разнообразием рептилий.

Мезозойская растительность была мало приспособлена к потреблению крупными наземными позвоночными (Пономаренко 1998) и не давала возможности образовать растительноядных форм с высоким по-

треблением энергии. В мелу продуктивность сообществ сначала понизилась, а затем, по мере завоевания покрытосеменными растениями новых областей, значительно возросла, причём как за счёт растительной части, так и за счёт беспозвоночных животных (Плотников 1979). Покрытосеменные, по-видимому, травянистые растения создавали обильную, богатую белком и достаточно устойчивую по уровню продукции биомассу. Травянистые растения дали возможность существования значительной биомассы травоядных, что привело к резкому возрастанию числа хищников. После распространения покрытосеменных растений в среднем мелу практически сразу же появляются в большом числе потребители листьев, прежде всего в виде минёров (насекомые, живущие внутри растений и проделывающие в них ходы, или мины). Однако по-настоящему массово зелёные части растений начинают потребляться только с распространением злаковых биомов. Отсюда появились экосистемы с большим объёмом биомассы весьма разнообразных растительноядных форм, их хищников и паразитов, копрофагов и некрофагов (Пономаренко 1993, 1998).

Возникновение гомойотермии и гомойотермных животных потребовало существенной перестройки многих систем тела позвоночных. В первую очередь, систем транспорта и усвоения кислорода. Само возникновение гомойотермии связано с обеспечением возможности постоянной и достаточно длительной активности, которая обеспечивалась бы аэробным метаболизмом (Bennett, Ruben 1979; Bennett *et al*. 2000; Дольник 2003; Гаврилов 2006). Основная термодинамическая проблема при активности у пойкилотермных животных – это рассеивание тепла, вырабатываемого при активности и вообще при работе. Для этого необходимы эффективные механизмы отдачи тепла – развитая кровеносная система и способность управлять теплоизоляцией покровов. У низших позвоночных, в частности, рептилий, таких систем нет. У них нет теплоизолирующих покровов; а вазомоторные реакции, в силу несовершенства кровеносной системы и неразделения венозной и артериальных систем, развиты намного слабее, чем у гомойотермных животных. Для восстановления нормальной скорости и мощности работы этих систем рептилиям необходимо время для разогрева, причём тем больше, чем крупнее рептилия.

Возникновение гомойотермных животных, у которых в первую очередь интенсифицируется аэробный метаболизм для увеличения активности, происходит в раннем и среднем мезозое, но вплоть до середины мела не происходит их истинного расцвета. Начало расцвета птиц и млекопитающих коррелирует с появлением покрытосеменных растений и связанной с ними фауны беспозвоночных. Связано ли это с каналом энергии для удовлетворения высоких потребностей в пище гомойотермных животных? Почему судьбы млекопитающих и динозав-

ров, которые произошли в триасе, столь различны? Гомойотермия, являясь ярко выраженным ароморфозом, более 100 млн. лет «тлела» в недрах биосферы дожидаясь своего часа.

Динозавры уже в юре достигли огромного разнообразия, сохраняясь до середины и конца мела. А расцвет млекопитающих – это только самый конец мела и кайнозой. Произошло ли это из-за отсутствия достаточной кормовой базы для млекопитающих – что сомнительно, ведь огромное разнообразие тех же динозавров представляло для хищных млекопитающих неисчерпаемую кормовую базу, да и фауна беспозвоночных была достаточно разнообразна в это время. Могли ли биосферные условия вплоть до середины мела не позволять в полной мере использовать преимущества гомойотермии? Почему только с появлением покрытосеменных растений и связанной с ними фауны беспозвоночных наступает заметный расцвет фауны млекопитающих?

Трудно допустить, что гомойотермные млекопитающие, обладающие на порядок большей мощностью и возникшие в одно время с динозаврами, не смогли завоевать достойное место в биоценозах. Возможны следующие варианты объяснения этого парадокса.

Динозавры обладали истинной гомойотермией. Это значит, что наряду с высокой температурой тела обладали и высоким аэробным метаболизмом. Никаких достоверных доказательств этому нет. Крупные современные рептилии в условиях ровного и тёплого (субтропического) климата с малыми суточными колебаниями температуры вполне способны поддерживать постоянную температуру тела выше 30°C (Bennett 1976; Дольник 2002). Это явление получило название инерциальной гомойотермии. Были созданы биофизические модели, предсказывающие температуру тела у крупных динозавров (O'Conner, Dodson 1999; Gillooly *et al*. 2006), которая могла быть от 30° до 47°C. Развитие радиоизотопных методов исследования позволило с разной степенью точности определять температуру тела у найденных ископаемых динозавров (Barrick, Showers 1994; Fricke, Rogers 2000; Seebacher 2003; Amiot *et al*. 2006; Eagle *et al*. 2010, 2011). Все изотопные измерения температуры тела динозавров в принципе попадали в интервал, предсказываемый биофизическими моделями. Тем не менее, вопрос об истинной эндотермии динозавров по-прежнему остаётся открытым (Seebacher 2003; McNab 2009; Eagle *et al*. 2010, 2011). Чаще всего их сравнивают с современными крокодилами, у которых можно найти попытки эндотермности. Но окончательных свидетельств того, что метаболизм динозавров отличался от метаболизма современных рептилий, пока нет (Seebacher 2003; Pierson 2009; McNab 2009; Eagle *et al*. 2010, 2011). Создана модель, учитывающая ресурсные и энергетические требования, которая предсказывает максимальный размер динозавров (McNab 2009). Её значения вполне укладываются в размеры находок

самых крупных динозавров. Имеется много работ, в которых считается, что метаболизм вымерших рептилий серьёзно не отличался от метаболизма рецентных форм (Bennett, Ruben 1979; Bennett 1994; Bennett, Lenski 1999; Bennett *et al*. 2000; Hicks *et al*. 2000; Дольник 1998, 1999а,б, 2002, 2003). Но всё время появляются работы в серьёзных журналах, в которых предполагается, что динозавры обладали «истинной эндотермией» (например, Eagle *et al*. 2010; Seymour *et al*. 2011). Вопрос об их аэробном метаболизме, как правило, не обсуждается. Таким образом, гомойотермные динозавры, занимающие все экологические ниши, действительно могли не давать первым млекопитающим и птицам возможность увеличить разнообразие.

Второй вариант – гомойотермность первых млекопитающих и выгоды высокой активности и выносливости долгое время не позволяли в полной мере использовать эти преимущества из-за связанного с ними высокого потребления энергии и невозможности канализировать необходимые источники пищи. В условиях, существовавших в триасе и юре, с преобладанием мезофитной растительности и малой продуктивностью сообществ, гомойотермия птиц и млекопитающих не могла предоставить им экологические ниши с нужным потоком энергии, не говоря уже о возможности увеличить разнообразие. Естественный отбор позволил животным с высоким энергетическим метаболизмом увеличить разнообразие и численность только тогда, когда эти (гомойотермные) животные могли удовлетворять свои возросшие во много раз потребности в пищевых ресурсах. Произошло это в середине мела, с появлением покрытосеменных растений и увеличением фауны беспозвоночных, связанных с ними. Именно в середине мелового периода наступает глобальный кризис наземных биоценозов (Расницын 1988).

Следующий вариант – триасовые и юрские млекопитающие и птицы, ископаемые останки которых представлены фрагментами, ещё не были животными с развитой гомойотермией. Возможно, что диагностические морфологические признаки, по которым они были отнесены к млекопитающим, недостаточны, чтобы свидетельствовать об истинной гомойотермии. Они были «пробными попытками» биосферы создать животных с развитой аэробной мощностью и с постоянным (базальным) уровнем метаболизма, обеспечивающим мгновенный переход к активности, и только в мелу и произошли животные с истинной гомойотермией (млекопитающие и птицы).

Полное отсутствие среди современных видов переходных форм и отсутствие палеонтологических свидетельств делает понимание возникновения гомойотермных животных трудным и неоднозначным.

Морфофизиологическую основу гомойотермии обеспечило эволюционное развитие систем, связанных с циркуляцией крови, дыханием и с развитием термоизоляции покровов тела. Все эти системы позво-

лили менять теплоотдачу без интенсификации испарения и развить гомойотермию с обязательным образованием базальной метаболической мощности.

Известно, что у млекопитающих эритроциты представлены безъядерными клетками двояковогнутой формы, а у птиц – существенно большими ядерными клетками. Подобные различия в форме и объёме, вероятно, также могут влиять на способность гемоглобина связывать и отдавать кислород. Эффективность переноса кислорода эритроцитами зависит от общего состояния организма и сопровождается изменениями морфологии и объёма клетки, вязкостью и проницаемостью плазматической мембраны эритроцита (Максимов и др. 2001).

Интенсивности метаболизма и, соответственно, скорости поглощения кислорода у птиц и млекопитающих и в состоянии покоя, и в состоянии активности в 10-12 раз выше таковых пойкилотермных животных соответствующей массы, но, по-видимому, достигаются у птиц и млекопитающих разными способами. Млекопитающие, развивавшие аэробный метаболизм, произошли в триасе, когда содержание кислорода в атмосфере было приблизительно на 50% ниже современного уровня и даже уровня в юре (Яншин 1997; Иванов 2000). Резкое понижение общей массы и процентного содержания кислорода в триасе было связано с широким распространением в это время аридных условий на материках (Яншин 1997). В этих условиях они избавились от ядер в эритроцитах (получив безъядерные и двояковогнутые, у которых площадь поверхности заключённого в них гемоглобина больше), что позволяет иметь более тонкие капилляры, а двояковогнутость обеспечивает большую поверхность обмена. Птицы, которые произошли от более совершенных рептилий, устроили себе мощную респираторную и кровеносную системы, и так как они произошли в то время, когда содержание кислорода в атмосфере Земли приближалось к современному уровню, им не понадобилось избавляться от ядер в эритроцитах.

Около 100 млн. лет птицы и млекопитающие или, с точки зрения, энергетики «предмлекопитающие» и «предптицы», находились в тени господствующих в то время рептилий. Естественный отбор позволил животным с высоким энергетическим метаболизмом увеличить разнообразие и численность только тогда, когда эти (гомойотермные) животные могли удовлетворять свои возросшие во много раз потребности в пищевых ресурсах. Произошло это в середине мела, с появлением покрытосеменных растений и увеличением фауны беспозвоночных, связанных с ними. Именно в середине мелового периода наступает глобальный кризис наземных биоценозов (Жерихин 1980; Расницын 1988). Приблизительно с этого времени началась экологическая экспансия птиц и млекопитающих, выражавшаяся в их адаптивной радиации. Распространение покрытосеменных растений и насекомых как

пищевых ресурсов, способных удовлетворить гомойотермных, но не большинство рептилий, приспособленных к питанию предшествующей мезофитной флорой и фауной, способствовало экологической экспансии гомойотермных. Птицы и млекопитающие вытеснили рептилий из магистральных ниш, освоили различные местообитания и быстро вышли в крупные размерные классы (млекопитающие – 8 размерных порядков, птицы – 6). Этому способствовало и постепенное понижение температуры на Земле в это время.

Экологические преимущества животных с наличием постоянного минимального (базального) уровня метаболизма очевидны. Базальный метаболизм обеспечивает животному возможность иметь на порядок, по сравнению с пойкилотермными, более высокий уровень суточной внешней работы и более высокую продуктивность. Базальная метаболическая мощность, или базальный метаболизм, в свою очередь определяет и все другие уровни расхода энергии – максимальный потенциальный метаболизм существования, максимальный аэробный метаболизм и уровень внешней работы (Гаврилов 1996а,б). Именно эти энергетические параметры определяют экологические возможности видов и, следовательно, их устойчивость к внешним факторам.

В результате естественный отбор благоприятствует повышению расхода энергии на обычную жизнедеятельность, потому что при этом значительно возрастают возможности продуктивной работы. Но гомойотермные животные могут существовать только в экологических нишах с большим и постоянным потоком энергии. При этом ниши с низким потоком энергии остаются свободными и дают возможность успешно существовать видам с малыми энергетическими потребностями.

Таким образом, и у птиц, и у млекопитающих гомойотермия возникла независимо и в разное геологическое время. Однако у тех и у других она формировалась как побочный результат отбора на совершенствование аэробного метаболизма, обеспечивавшего увеличение активности. Преимущества высокой и стабильной температуры тела, неизбежно связанные с повышением метаболизма, вызвали развитие таких терморегуляторных адаптаций, как мех и перо. Это дало возможность сохранять метаболически вырабатываемое тепло и уменьшать поглощение тепла в жаркой среде. Мощность вентиляторной, респираторной и энзиматической систем современных рептилий полностью способна к поддержанию уровня покоя гомойотермного метаболизма. Современные рептилии имеют сильно уменьшенные аэробные пределы и функциональную анаэробную систему для обеспечения кратковременной активности (Bennett 1991; Bennett, Lenski 1999).

Возникновение гомойотермии с аэробным обеспечением длительной активности, возможностями регулировать уровень метаболизма и теплоотдачи открыло много новых возможностей для гомойотермных.

Достижение такого уровня длительной утилизации энергии позволило иметь более продолжительную активность, а её сенсорное обеспечение усложнило и разнообразило поведенческий репертуар птиц (и млекопитающих тоже) и позволило им завоевать практически всю пригодную для жизни часть биосферы. Этому способствовало включение в развитие заботы о потомстве и передача потомкам накопленной в процессе жизни информации. Попытки заботы о потомстве предполагаются у некоторых небольших норных динозавров (Varricchio *et al.* 2007). Забота о потомстве, очевидно, растёт от амфибий и рептилий к птицам и млекопитающим.

Появление цветковых, или покрытосеменных растений, изначально энтомофильных – привлекающих насекомых с целью опыления, вызвало эволюционные изменения у насекомых и формирование современной энтомофауны, «ангиоспермизацию мира» по А.Г.Пономаренко (1993). Этот процесс захватил все прочие компоненты континентальных экосистем и обусловил стремительное распространение птиц, териевых млекопитающих, и в пресных водоёмах – костистых рыб. Ангиоспермы во второй половине мела завоевали огромные пространства суши и явились практически неисчерпаемым источником пищи (Красилов 1989). Разнообразие цветковых стимулировало эволюцию насекомых – их опылителей. Насекомые (особенно летающие) обладают значительно более высокой активностью, чем существовавшие вместе с ними рептилии. Отсюда – необходимость повысить активность, что на основе аэробного метаболизма сделали птицы и млекопитающие. Гомойотермия у тех и других развивалась параллельно среди различных групп рептильных предков. Степень гомойотермии оказалась одинаковой, соответствующей условиям среды на Земле.

*Поддержано грантами РФФИ № 11 -04-00992-а и 12-04-01288-а.*

Литература

Будыко М.И. 1982. *Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун*. Л.: 1-78.

Гаврилов В.М. 1996а. Базальный метаболизм гомойотермных животных: Шкала мощности и фундаментальная характеристика энергетики // *Журн. общ. биол*. **57**, 3: 325-345.

Гаврилов В.М. 1996б. Базальный метаболизм гомойотермных животных: Возникновение в эволюции, энергетические и экологические следствия // *Журн. общ. биол*. **57**, 4: 421-439.

Гаврилов В.М. 2006. Экологические, физиологические и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии у птиц // *Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Тр. 12-й международ. орнитол. конф. Сев. Евразии*. Ставрополь: 76-95.

Гаврилов В.М. 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // *Журн. общ. биол*. **73**, 2: 88-113.

Дольник В.Р. 1998. Гипотеза о «теплокровных» динозаврах в свете энергетики современных животных // *Успехи совр. биол*. **118**, 6: 661-678.

Дольник В.Р. 1999а. Аллометрическое «устройство» энергетики рептилий // *Зоол. журн.* **78**, 11: 1330-1339.

Дольник В.Р. 1999б. Реконструкция энергетики птерозавров на основе данных об энергетике современных видов // *Журн. общ. биол.* **60**, 4: 359-375.

Дольник В.Р. 2002. Стандартный метаболизм у позвоночных животных: в чём причины различий между пойкилотермными и гомойотермными классами // *Зоол. журн.* **82**, 6: 643-654.

Дольник В.Р. 2003. Происхождение гомойотермии – нерешённая проблема // *Журн. общ. биол.* **64**, 6: 451-462.

Жерихин В.В. 1978. *Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые).* М.: 1-198.

Жерихин В.В. 1980. Насекомые в экосистемах суши. Историческое развитие класса насекомых // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР* **75**: 189-223.

Иванов В.Д. 2000. Меловой биоценотический кризис // *Сорос. образоват. журн.* **6**, 2: 69-75.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г, Раутиан А.С. 1997. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР* **268**: 1-216.

Иорданский Н.Н. 2001. *Эволюция жизни.* М.: 1-425.

Красилов В.А. 1989. *Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений.* М.: 1-264.

Плотников В.В. 1979. *Эволюция структуры растительных сообществ.* М.: 1-275.

Пономаренко А.Г. 1993. Основные события в эволюции биосферы // *Проблемы доантропогенной эволюции биосферы.* М.: 15-25.

Пономаренко А.Г. 1998. Палеонтология и балансы биогеохимических круговоротов // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.* М., **3**: 9-14.

Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых.* М.: 191-207.

Северцов А.Н. 1925. *Главные направления эволюционного процесса.* М.: 1-362.

Яншин А.Л. 1997. Каким образом меняется состав воздуха? // *Вест. РАН* **67**, 2: 108-113.

Amiot R., Wang X., Zhou Z., Wang X., Buffetaut E., Lecuyer C., Ding Z., Fluteau F., Hibino T., Kusuhashi N.. Mo J., Suteethorn V., Wang Y., Xu X., Zhang F. 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs // *Earth Planet. Sci. Lett.* **246**: 41-48.

Barrick R.E., Showers W.J. 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex:* evidence from oxygen isotopes // *Science* **265** (5169): 222-224.

Bennet A.F., Ruben J.A. 1979. Endothermy and activity in vertebrates // *Science* **206** (4419): 649-654.

Bennett A.F., Hicks J.W., Cullum A.J. 2000. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy // *Evolution* **54**, 5: 1768-1773.

Bennett A.F., Lenski R.E. 1999. Experimental evolution and its role in evolutionary physiology // *Amer. Zool.* **39**: 346-362.

Bennet A.F. 1976. Metabolism // *Biology of the Reptilians.* New York, **5**: 127-223.

Bennett A.F. 1991.The evolution of activity capacity // *J. Exp. Biol.* **10**: 1-23.

Bennet A.F. 1994. Exercise performance of reptiles // *Advances in Veterinary Science and Comparative Medicine* 3RB: 113-138.

Eagle R.A., Tutken T., Martin T.S, Tripati A.K., Fricke H.C., Connely M., Cifelli R.L., Eiler J.M. 2010. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from 13C-180 bond abundances in bioapatite // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107**: 10377-10382.

Eagle R.A., Tutken T., Martin T.S, Tripati A.K., Fricke H.C., Connely M., Cifelli R.L., Eiler J.M. 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (13C-180) ordering in fossil biominerals // *Science* **333** (6041): 443-445.

Falkowski P.G., Katz M.E., Milligan A.J., Fennel K., Cramer B.S., Aubr M.-P., Berner R.A., Novacek M.J., Zapo W.M. 2005. The rise of oxygen over the past 205 million years and the evolution of large placental mammals // *Science* **309**: 2202-2204.
Fricke H.C., Rogers R.R. 2000. Multiple taxon-multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs // *Geology* **28**, 9: 799-802.
Gillooly J.F., Allen A.P., Charnov E.L. 2006. Dinosaur fossils predict body temperatures // *PLoS Biol.* 4: 248-254.
Hicks J.W., Wang T., Bennett A.F. 2000. Patterns of cardiovascular and ventilatory response to elevated metabolic states in the lizard *Varanus exanthematicus* // *J. Exp. Biol.* **203**: 2437-2445.
McNab B.K. 2009. Resources and energetics determined dinosaur maximal size // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **106**: 1-5.
Nagy K.A. 2005. Field metabolic rate and body size // *J. Exp. Biol.* **208**: 1621-1625.
O'Conner M.P., Dodson P. 1999. Biophysical constraints on the thermal ecology of dinosaurs // *Paleobiology* **25**: 341-346.
Seebacher F. 2003. Dinosaur body temperatures: the occurrence of endothermy and ectothermy // *Paleobiology* **29**, 1: 105-122.
Seymour R.S., Smith S.L., White C.R., Henderson D.M., Schwarz-Wings D. 2011. Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs // *Proc. Roy. Soc.* B.0968. Publ. online. 6 July.
Varricchio D., Martin A., Katsura Y. 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur // *Proc. Roy. Soc.* B: Biol. Sci. **274** (1616): 1361-1368.
Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J., Asher R.J. 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near K/T boundary // *Nature* **447**: 1003-1006.

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5099-5109*

# Особенности формирования авифауны Нижнего Приамурья

В.Г.Бабенко

*Второе издание. Первая публикация в 2012**

Исследование закономерностей географического распространения, движения границ ареалов, биотопического размещения и особенностей биологии птиц крупных регионов имеет важное значение для решения таких фундаментальных теоретических проблем орнитологии, как формирование фаунистических комплексов в историческом и в экологическом аспектах. Целенаправленное изучение региональных фаун и населения птиц остаётся одним из фундаментальных направлений современной зоологии.

* Бабенко В.Г. 2012. Особенности формирования авифауны Нижнего Приамурья // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 15-18.

К настоящему времени накоплена обширная информация о видовом разнообразии и населении птиц многих регионов России. Однако до сих пор остаются территории, слабо изученные в этом аспекте. К ним до недавнего времени относилось и Нижнее Приамурье. Своеобразное географическое положение и история формирования ландшафтов обусловили уникальную природную ситуацию в Нижнем Приамурье. При этом особенности пространственного распределения и биологии отдельных видов и подвидов птиц здесь ярко отражают поэтапное формирование авифауны.

На основе почти 20-летних целенаправленных фаунистических и экологических исследований нами собран обширный фактический материал (Бабенко 2000). Его анализ позволил дать всеобъемлющую характеристику авифауны крупного региона Дальнего Востока, проследить длительные изменения фауны и населения птиц под влиянием естественных и антропогенных факторов, выявить основные закономерности распространения птиц Нижнего Приамурья, установить связи авифауны изучаемого района и сопредельных территорий, определить тенденции дальнейшего развития авифауны этого региона и пути дальнейшей трансформации орнитокомплексов (Бабенко, Фадеева 2010). Методологическая база настоящего исследования основана на комплексном зоогеографическом подходе для изучения этапов и тенденций в становлении авифауны Нижнего Приамурья. Это позволяет, учитывая данные фаунистики, орнитогеографии, систематики, феногеографии и экологии, выявить поэтапное становление и перспективы развития фауны крупного модельного региона России – Нижнего Приамурья.

Наши работы, в том числе фаунистическая сводка (Бабенко 2000), подводят определённый итог исследованиям птиц Нижнего Приамурья и создают базу для дальнейших орнитологических изысканий самого разного плана. Это особенно актуально, так как в последние десятилетия в биоценозах Дальнего Востока России происходят антропогенные перестройки, что требует всесторонней оценки запасов природных ресурсов, в том числе и животного мира.

Авифауна Нижнего Приамурья гетерогенна по происхождению и образована разными орнитогеографическими элементами. Она имеет тесные генетические связи с фаунами птиц сопредельных территорий. Её коэффициенты фаунистического сходства со Средним Приамурьем, Приморьем и Сахалином оказались весьма высокими: 82-90%. Это свидетельствует о принципиально сходных путях формирования авифаун этих регионов и, следовательно, возможности экстраполяции данных, полученных для Нижнего Приамурья, на весь юг Дальнего Востока. Наибольшее сходство отмечено между фаунами птиц Нижнего и Среднего Приамурья, минимальное – между Нижним Приамурьем и обед-

нённой островной фауной Сахалина. Наиболее значимый вклад в фауну птиц Нижнего Приамурья вносят виды сибирского типа фауны, Арктический области и северной Пацифики, которые в сумме составляют около 40% от общего числа гнездящихся птиц. Доля в исследуемой авифауне представителей китайского типа фауны меньше (13%), и гораздо меньше видов европейского, средиземноморского, тибетского и монгольского типов фауны (суммарно около 6%). Выявленный состав и взаимоотношения фаунистических комплексов авифауны Нижнего Приамурья в известной мере отражают основные этапы её формирования и определяют вероятные центры происхождения её отдельных элементов.

Распределение отдельных фаунистических элементов на территории Нижнего Приамурья усложняется ландшафтно-климатическими особенностями, которые обусловливают несколько градиентных трендов расселения северных и южных форм.

Долины крупных рек, в первую очередь Амура, являются своеобразными экологическими руслами, по которым «южные» виды продвигаются на север, и в меньшей степени «северные» виды – на юг (Бабенко, Фадеева 2010). Сходная картина распределения «северных» и «южных» видов по крупным притокам Амура – Бурее и Селемдже (Кистяковский, Смогоржевский 1964; Смогоржевский 1966).

Кроме речных долин, своеобразными каналами взаимопроникновения птиц разных типов фаун являются морские побережья, где «северные» виды проникают на юг, а «южные» – на север. Следует упомянуть ещё о двух экологических руслах, по которым в основном только северные формы проникают на юг – это горные ландшафты (тундры и горные заросли кедрового стланика) и заболоченные равнины лесотундрового облика с редкой низкорослой лиственницей, так называемые «мари» (Бабенко, Фадеева 2010).

Известно, что на Дальнем Востоке восстановление фитоценозов, нарушенных последним оледенением, началось 15-14 тыс. лет назад с юга и постепенно смещалось к северу. Вероятно, границы ареалов части дендрофильных видов птиц в оптимуме голоцена (6-4 тыс. лет назад), когда элементы неморальной древесной флоры проникали к северу до побережий Охотского моря (Голубева, Караулова 1983; Малаева, Мурзаева 1987), располагались севернее.

В период максимального похолодания и аридизации климата (около 18 тыс. лет назад) на современной территории Нижнего Приамурья преобладали стелющиеся кустарниковые заросли (главным образом кедрового стланика), равнинные и высокогорные тундры, перигляциальные и типичные степи, пустыни (Назаренко 1982). Вероятно, именно в это время границы ареалов тундровых птиц и видов, приверженных кустарниковой растительности, были максимально смещены в юж-

ном направлении. Максимальная редукция ареалов этих видов в районе исследования, скорее всего, совпадает с оптимумом голоцена – 6-4 тыс. лет назад, когда и темнохвойные леса, и тем более тундры были оттеснены в горы.

Формирование авифауны Нижнего Приамурья продолжается и в настоящее время. Свидетельством этому служат естественные (по крайней мере, без явного влияния антропогенных факторов) изменения границ ареалов ряда видов (чибис *Vanellus vanellus*, индийская кукушка *Cuculus micropterus*, иглоногая сова *Ninox scutulata*, широкорот *Eurystomus orientalis*, степной конёк *Anthus richardi*, восточная синица *Parus minor).*

Хозяйственное освоение территории в Нижнем Приамурье привело к существенным качественным и количественным изменениям в авифауне, изменило представительство экологических и фаунистических групп в населении птиц. Многие виды по антропогенным ландшафтам расширяют границы ареалов в северном и северо-восточном направлении. Таковы сизый голубь *Columba livia*, деревенская ласточка *Hirundo rustica*, воронок *Delichon urbicum*, малый скворец *Sturnia sturnina*, серый скворец *Sturnus cineraceus*, сорока *Pica pica*, домовый *Passer domesticus* и полевой *P. montanus* воробьи (Бабенко, Фадеева 2010).

Данные о современных ареалах некоторых видов и подвидов, возникающих в ряде случаев зонах гибридизации и интерградации помогают восстановить картину постепенного становления фауны птиц и её отдельных элементов на территории Нижнего Приамурья.

Часть выявленных нами закономерностей связана с историей формирования исключительно материковых форм. Примером могут служить пространственные взаимоотношения двух подвидов рябчика *Tetrastes bonasia*, тесно связанные с историей распространения неморальных лесов и темнохвойной тайги (Редькин и др. 2000). Сибирский подвид *T. b. septentrionalis* Seebohm, 1884 населяет в пределах Нижнего Приамурья преимущественно темнохвойную тайгу, на участках с горным рельефом. По горной темнохвойной тайге сибирский рябчик распространяется на юг до Среднего Сихотэ-Алиня. Маньчжурский подвид *T. b. amurensis* Riley, 1916, в свою очередь, населяет преимущественно равнинные хвойно-широколиственные леса, широко распространённые на большей части Приморского края и поднимающиеся к северу по долине Уссури до берегов Амура. Вероятно, возникшая мозаичность лесных формаций и связанные с этим разрушения экологических преград и являются основными причинами вторичной интерградации маньчжурского подвида с сибирским подвидом.

Важную роль в формировании авифауны севера Нижнего Приамурья играет близость Сахалина. Вероятно, с севера этого острова в послеледниковый период произошло поэтапное проникновение в Ниж-

нее Приамурье около десяти подвидов птиц. Ряд островных подвидов встречается на материковой части Нижнего Приамурья, соседствуя и (или) интерградируя здесь с континентальными расами этих же видов. Различия между отдельными сформировавшимися на Сахалине подвидами и их материковыми предковыми формами связаны со временем географической изоляции и временным интервалом, в течение которого они были изолированы друг от друга.

Характер пространственных взаимоотношений континентальных и островных форм различен. Гнездовые популяции островного подвида щура *Pinicola enucleator sakhalinensis* Buturlin, 1915, по-видимому, оказываются полностью географически изолированными от соседних континентальных форм. А подвиды полевого жаворонка *Alauda arvensis*, кукши *Perisoreus infaustus* и урагуса *Uragus sibiricus* образуют в Нижнем Приамурье заметные зоны интерградации (Редькин, Бабенко 1998а,б). На основании этих случаев возможно реконструировать этапы заселения островными подвидами прилегающей к Сахалину северной части Нижнего Приамурья. Вероятно, колонизация материка сахалинским подвидом полевого жаворонка *A. a. lonnbergi* Hachisuka, 1926 шла в послеледниковое время, когда открытые перигляциальные ландшафты занимали север Сахалина и прилегающие материковые районы. Не исключено, что и становление этой формы происходило именно на этих территориях.

Следующая группа подвидов: щур *P. e. sakhalinensis*, китайская зеленушка *Ch. s. sitchitoensis* Momiyama, 1923 и урагус *U. s. sanguinolentus* (Temminck et Schlegel, 1848), вероятно, проникли на материк несколько позже, когда на севере Сахалина и в Нижнем Приамурье стали обычными кустарниковые биотопы, в частности, заросли кедрового стланика и ольхи. Наконец, подвиды кукши *P. i. sakhalinensis* Buturlin, 1916 и синехвостки *Tarsiger cyanurus pacificus* Portenko, 1954 освоили материк позже всего, когда темнохвойные леса были распространены и на севере Сахалина (Редькин, Бабенко 1998а,б).

Характерный для ряда видов вектор расселения с Сахалина на материк можно объяснить следующим. Как известно, в послеледниковый период расселение птиц к северу как по материку, так и по Сахалину происходило из соответствующих рефугиумов. При этом, вероятно, в связи с более тёплым и влажным морским климатом Сахалина восстановление растительного покрова в послеледниковый период на острове шло более высокими темпами, чем на материке (Голубева, Караулова 1983). В связи с этим продвижение островных видов на север и на запад – то есть на материк – также шло быстрее. Поэтому северосахалинские популяции активнее занимали вновь возникающие подходящие участки и на материке. С другой стороны, в оптимуме голоцена, когда неморальная флора достигала побережья Охотского моря, неко-

торые дендрофильные виды на север по долине Амура доходили раньше, чем это происходило на Сахалине, где развитие подобных сообществ, по-видимому, тормозилось влиянием холодного Охотского моря. В связи с этим именно материковые подвиды птиц, связанные с неморальными лесами (большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos mandshuricus* Buturlin, 1913 и седоголовая овсянка *Emberiza spodocephala extremi-orientes* Shulpin, 1928), распространены на севере Сахалина, а на юге обитают другие, островные подвиды – *C. m. japonensis* Bonaparte, 1850 и *E. s. personata* Temminck, 1835 (Нечаев, 1991).

Анализ изученных нами более сложных случаев пространственных и систематических отношений конгенеричных пар: певчего *Locustella certhiola* и охотского *L. ochotensis* сверчков и жёлтой *Motacilla flava* и зеленоголовой *M. taivana* трясогузок в Нижнем Приамурье могут служить показателями относительного времени становления отдельных элементов авифауны исследуемого региона. Изучая современные ареалы, площади зон симпатрии, степень гибридизации и морфологические различия в парах *M. flava – M. taivana* и *L. certhiola – L. ochotensis*, видов, чьи современные биотопы во многом схожи, можно прийти к заключению, что история формирования этих пар видов имеет много общего (Бабенко 1981; Калякин и др. 1993; Редькин, Бабенко 1999).

Различия же, вероятно, связаны со временем географической изоляции каждого вида соответствующей пары и временного интервала, в течение которого *M. flava – M. taivana* и *L. certhiola – L. ochotensis* были изолированы. В обоих сравниваемых парах прослеживаются сходные экологические черты (биотопы, сроки миграций, размножения). Однако морфологические признаки (в частности, детали окраски), площадь зон симпатрии и степень гибридизации этих двух пар видов различны. По морфологическим признакам степень близости между *Locustella certhiola* и *L. ochotensis*, по сравнению с парой *Motacilla flava* и *M. taivana*, является настолько тесной, что *L. certhiola* и *L. ochotensis* формально можно свести в один вид. Скорее всего, виды пары *M. flava* и *M. taivana* были изолированы друг от друга раньше и изоляция длилась дольше, чем это происходило между видами *L. certhiola* и *L. ochotensis*. Можно предположить, что изоляция видов *M. taivana* и *L. ochotensis* возникала в периоды регрессий, а рефугиумы, из которых впоследствии происходила их экспансия, находились на островах, в частности, на Сахалине, или в прибрежных районах.

Появление элементов селитебного ландшафта провоцируют возникновение зон интерградации между ранее экологически или географически изолированными формами. В частности, это относится к деревенской ласточке. Заселение этой ласточкой региона относят ко времени окончания последнего оледенения. При этом полиморфизм деревенских ласточек Приамурья – это, видимо, результат гибридизации

двух подвидов – *H. r. tytleri* Jerdon, 1864 и *H. r gutturalis* Scopoli, 1786, длительное время отграниченных территорией, где не было построек человека, то есть мест, пригодных для устройства гнёзд (Смиренский, Мищенко 1981).

Как правило, авифауны обширных регионов – относительно стабильные во времени структуры. Требуются значительные и длительные воздействия, чтобы сдвиги в авифауне региона стали хорошо заметными. Наиболее же лабильны количественные параметры населения птиц. Поэтому анализ населенческих показателей позволяет проследить быстрые изменения в орнитоценозах, которые часто происходят в сжатые сроки. В связи с этим нами был проведён анализ населения птиц естественных, а также антропогенных ландшафтов.

Масштабные изменения населения птиц лесных ландшафтов Нижнего Приамурья происходят под воздействием антропогенных факторов – рубки леса и лесных пожаров, вызванных человеком. Наиболее существенные изменения состава и структуры населения птиц происходят на гарях с полностью уничтоженной древесной растительностью. Население птиц вырубок также характеризуется значительными вариациями в зависимости от их возраста, месторасположения и характера растительности, оставшейся после рубок. В частности, на гарях и вырубках резко возрастает участие в населении птиц, гнездящихся в кустарниках, принадлежащих к китайскому типу фауны.

Площадь естественных открытых ландшафтов в Нижнем Приамурье значительна. Большую их часть составляют заболоченные равнины – сфагновые болота с зарослями кустарниковых берёз, ив и невысоких редкостойных лиственниц (местное название этого ландшафтного типа – «марь»). Луга в Нижнем Приамурье занимают меньшую площадь, чем мари, и расположены они в основном в долине Амура, по равнинным берегам озёр и в устьевых частях крупных рек.

Население птиц открытых естественных ландшафтов Нижнего Приамурья (марей и лугов) в целом сходно по ряду показателей: числу отмеченных видов, общей плотности населения, трофической структуре и распределению по местам гнездования. Заметные различия существуют лишь в доле птиц сибирского типа фауны: на марях она выше.

Заболоченные участки в Нижнем Приамурье пока практически не подвержены прямым воздействиям человека. Однако в засушливые годы значительный урон биоценозам марей наносят пожары. Тем не менее, на сгоревших марях сохраняется основное ядро населения видов открытых ландшафтов, а также и общая структура населения птиц, характерная для нетронутых участков, при обеднении видового состава и уменьшении общей плотности населения. На осушённых лугах, площадь которых в регионе невысока, общая плотность населения птиц уменьшается.

Сравнительный анализ населения птиц антропогенных ландшафтов разных регионов лесной зоны Палеарктики, которые кардинальным образом различаются по времени их освоения человеком и по интенсивности антропогенных нагрузок, помогает выявить общие закономерности процесса синантропизации птиц и показать перспективы дальнейшего развития населения птиц, умеренно освоенных человеком регионов (Бабенко, Константинов 1983; Бабенко, Фадеева 2010).

Общее число видов птиц в этих рядах сокращается примерно в три раза, а общая плотность населения увеличивается в два-семь раз. В обоих случаях быстро сокращается доля участия в населении птиц сибирского типа фауны. Это связано, вероятно, с тем, что при освоении человеком новых территорий исчезают хвойные деревья, с которыми в первую очередь и связаны виды этого типа фауны.

При сравнительном анализе разных экологических групп, осваивающих антропогенные ландшафты модельных регионов, вырисовывается следующая картина.

У таких пар, как серый и обыкновенный *Sturnus vulgaris* скворцы, обыкновенная *Phoenicurus phoenicurus* и сибирская *Ph. auroreus* горихвостки – конгенерических и экологически близких видов – распределение в антропогенных ландшафтах сравниваемых отдалённых регионов оказалось сходным.

В отличие от чёрного стрижа *Apus apus*, являющегося неотъемлемой частью населения птиц городов и поселков Европейской России, в Нижнем Приамурье белопоясный стриж *A. pacificus* пока только проникает в приморские населённые пункты городского типа.

На юге Дальнего Востока существует экологический викариат мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* – желтоспинная мухоловка *F. zanthopygia*. Плотность населения этого вида в лесопарках очень высока и, по всей видимости, только отсутствие в центре городов больших парков препятствует её проникновению.

В отличие от центра Европейской России, освоение врановыми селитебных ландшафтов Нижнего Приамурья только начинается.

Этапы освоения антропогенных ландшафтов у близких видов – обыкновенной *Chloris chloris* и китайской *Ch. sinica* зеленушек – разные. В Европейской России обыкновенная зеленушка – это обычный вид смешанных и лиственных лесов, который также гнездится в лесопарках, парках, встречается по озеленённым городским бульварам. В Приамурье, Приморье и на Сахалине китайская зеленушка практически не встречается в лесах – это вид исключительно антропогенных ландшафтов, которые она, вероятно, освоила достаточно давно.

Характерно, что в антропогенных ландшафтах Нижнего Приамурья ни один из вьюрков не занял экологическую нишу зяблика *Fringilla coelebs*. В средней полосе Европейской России очень высокая плотность

населения зяблика в лесах (и вероятно, связанная с этим политопность) приводит к тому, что этот вид освоил лесопарки, центральные парки городов, проник в жилые кварталы. На юге Дальнего Востока экологическую нишу зяблика в какой-то мере пытается занять один из самых многочисленных видов светлых смешанных и лиственных лесов – седоголовая овсянка. Однако проникновению в город этому столь же пластичному, как и зяблик, виду препятствует, видимо, гнездование его на земле и в кустарниках.

Сопоставление антропогенно преобразуемых ландшафтов Нижнего Приамурья и Европейской России выявило некоторые общие тенденции и закономерности. Реакции региональных авифаун лесной зоны на последовательные этапы антропогенной трансформации естественных природных ландшафтов сходные. Они зависят от времени становления и от исходного аборигенного фаунистического материала, заполняющего в разных регионах однотипные экологические ниши.

Наличие ряда видов птиц, как родственных так и таксономически далёких друг от друга, готовых к освоению вновь появляющихся местообитаний в столь отдалённых и отличающихся друг от друга регионах, как центр Европейской России и Нижнее Приамурье, позволяет выдвинуть предположение о некоторой преадаптации региональных фаун к происходящим и будущим естественным и антропогенным преобразованиям природных ландшафтов.

В Нижнем Приамурье долговременные трансформации в биоценозах и, соответственно, в орнитоценозах связаны как с естественными климатическими изменениями (Клименко 1994), так и с влиянием антропогенных факторов.

В частности, стойкое повышение среднегодовой температуры, особенно в летний период, вероятно, будет способствовать большему числу лесных пожаров. А это, в свою очередь, также может приводить к исчезновению хвойных лесов и появлению на их месте кустарниковых зарослей и мелколиственных насаждений. Повышение среднегодовой температуры, возможно, коснётся обширных заболоченных территорий. Не исключена возможность постепенного их олуговения.

Кроме прогнозируемых естественных изменений природных сообществ, в частности, под влиянием потепления климата, следует иметь в виду и антропогенные факторы.

Вероятно, объём рубок хвойных лесов будет увеличиваться, что приведёт к резким изменениям в лесных фитоценозах. Кроме того, современная культура рубки леса такова, что на месте вырубки сохраняется много сухих древесных остатков, что провоцирует возникновение пожаров как естественных, так и антропогенных.

Эти антропогенные факторы, накладываясь на прогнозируемое общее потепление климата, могут привести к направленному стойкому

изменению лесной растительности, что, в свою очередь, скажется и на лесных орнитокомплексах.

С большой степенью вероятности можно предположить и дальнейшее расширение ареалов некоторых видов птиц. Это в первую очередь касается дендрофильных и кустарниковых видов, уже расширяющих свои ареалы на север (малый скворец *Sturnia sturnina*, толстоклювая камышевка *Phragamaticola aedon*, голубая сорока *Cyanopica cyana*, малый черноголовый дубонос *Eophona migratoria*, большая *Parus major* и дальневосточная *P. minor* синицы), а также видов открытых ландшафтов. Можно предположить, что в долгосрочной перспективе в лесных ландшафтах произойдёт постепенное снижение доли участия в населении птиц сибирского типа фауны и возрастание роли птиц китайского и европейского типов, которые в большей степени связаны со смешанными или лиственными лесами при увеличении общей плотности населения птиц. В открытых ландшафтах можно предположить (при сохранении основного ядра населения птиц) лишь сдвиги в соотношении доли участия в населении представителей различных типов фауны: уменьшение доли участия в населении видов Арктической области и сибирского типа фауны, увеличение доли птиц китайского и монгольского типов фаун.

В населении птиц селитебных ландшафтов также, вероятно, будут происходить определённые изменения. Однако общая плотность населения птиц в городах и посёлках, вероятно, останется на прежнем уровне, так как уже к настоящему времени достигла своего максимума. В большинстве населённых пунктов будут появляться виды, которые в настоящее время присутствуют лишь в некоторых из них. Это в первую очередь относится к сизому голубю, белопоясному стрижу, домовому воробью, китайской зеленушке. По населённым пунктам будет проходить расширение ареала на север таких видов, как малый скворец и обыкновенная сорока. Можно предположить более активное внедрение в селитебные ландшафты скворцов, ворон, пеночек, камышевок и седоголовой овсянки, как это произошло уже в центре Европейской России со сходными по экологии видами.

Литература

Бабенко В.Г. 1981. О пространственных и репродуктивных отношениях двух форм жёлтых трясогузок // *Биол. науки* 3: 42-45.

Бабенко В.Г. 2000. *Птицы Нижнего Приамурья*. М.: 1-725.

Бабенко В.Г., Константинов В.М. 1983. Фауна и население птиц антропогенных ландшафтов Центрального района европейской части СССР // *Исследования по фауне Советского Союза*. М.: 160-185.

Бабенко В.Г., Фадеева Е.О. 2010. *Структура, динамика и филогеографический анализ фауны и населения птиц Нижнего Приамурья*. М.: 1-439.

Голубева Л.В., Караулова Л.П. 1983. *Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока*. М.: 1-144.

Калякин М.В., Бабенко В.Г., Нечаев В.А. 1993. К вопросу о систематических отношениях певчего *(Locustella certhiola)* и охотского *(L. ochotensis)* сверчков // *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. М.: 164-182.

Кистяковский А.Б., Смогоржевский Л.А. 1964. О границе китайского орнитофаунистического комплекса на реке Буреe // *Биол. науки* 3: 26-29.

Клименко В.В. 1994. *Прогноз изменения климата Российского Дальнего Востока в первой половине 21-го столетия*. Технический отчёт лаборатории глобальных проблем энергетики. Институт проблем безопасного развития атомной АН и МЭИ. М.: 1-81.

Малаева Е.М., Мурзаева В.Э. 1987. Голоцен Северной Монголии // *Изв. АН СССР*. Сер. геогр. 2: 69-72.

Назаренко А.А. 1982. О фаунистических циклах (вымирание – расселение – вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // *Журн. общ. биол*. **43**, 6: 823-835.

Нечаев В.А. 1991. *Птицы острова Сахалин*. Владивосток: 1-748.

Редькин Я.А., Бабенко В.Г. 1998а. Пространственные взаимоотношения двух подвидов кукши *Perisoreus infaustus* в Нижнем Приамурье // *Рус. орнитол. журн.* **7** (38): 9-15.

Редькин Я.А., Бабенко В.Г. 1998б. Пространственные взаимоотношения континентальных и островных подвидов некоторых Passeriformes в Нижнем Приамурье // *Рус. орнитол. журн.* **7** (50): 3-24.

Редькин Я.А., Бабенко В.Г. 1999. Материалы по распространению и систематике форм группы жёлтых трясогузок (подрод *Budytes*) на Дальнем Востоке России (по авифауне Приамурья) // *Рус. орнитол. журн.* **8** (85): 3-28.

Редькин Я.А., Бабенко В.Г., Коблик Е.А. 2000. К вопросу о географической изменчивости рябчика *Tetrastes bonasia* на юге русского Дальнего Востока // *Рус. орнитол. журн.* **9** (100): 3-9.

Смиренский А.М., Мищенко А.Л. 1981. Систематическое положение и история формирования ареала деревенской ласточки *(Hirundo rustica)* Приамурья // *Зоол. журн*. **60**, 10: 1533-1540.

Смогожевский Л.А. 1966. О границе китайского орнитофаунистического комплекса в бассейне реки Селемджи // *Биол. науки* 2: 28-31.

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5109-5110*

# Серая цапля *Ardea cinerea* в добыче волка *Canis lupus* в дельте Тентека

Н.Н.Березовиков

*Второе издание. Первая публикация в 2008*[*]

После аномально суровой зимы 2000/01 года наблюдения за весенним прилётом и пролётом птиц в дельте Тентека (Алаколь-Сасыккольская система озёр) проводились мной с 10 по 25 марта 2001 на егерском кордоне у озера Байбала.

[*] Березовиков Н.Н. 2008. Серая цапля в добыче волка в дельте Тентека // *Selevinia:* 250-251.

Исключительное многоснежье, огромные сугробы в тростниках и зимняя обстановка в течение первой недели наблюдений вызвали задержку весеннего пролёта водоплавающих и околоводных птиц на север и они, появляясь со стороны Балхаша, летели через дельту на полыньи и на каналы между Сасыкколем, Кошкарколем и Алаколем. В самой дельте Тентека наиболее привлекательной для птиц была незамерзающая протока между озёрами Байбала и Карамойын и, особенно, обширная полынья в её устье.

Возникшие этой зимой на обмелевшем озере Байбала заморные явления и вынос к полынье погибших карасей *Carassius auritus*, сазанов *Cyprinus carpio* и озёрных лягушек *Rana ridibunda* привлекло сюда множество прилетевших водно-болотных птиц, в том числе розовых пеликанов *Pelecanus onocrotalus*, больших бакланов *Phalacrocorax carbo*, больших белых цапель *Casmerodius albus*, серых цапель *Ardea cinerea*, хохотуний *Larus cachinnans*, озёрных чаек *Larus ridibundus*, речных и нырковых уток и до 2 тыс. грачей *Corvus frugilegus*, чёрных *Corvus corone* и серых *C. cornix* ворон и других птиц (Березовиков 2003).

Во время посещения этой полыньи 13 марта 2001 на льду в 3-4 м от кромки тростниковых зарослей обнаружены свежие остатки съеденной серой цапли, вокруг которой всюду были видны волчьи следы. Последующее тропление показало, что волк *Canis lupus* пришёл к полынье со стороны озера Байбала, вероятнее всего, в ночное время и, прокравшись через густые тростники, в несколько прыжков напал на цаплю, отдыхавшую на небольшой кочке. Следы борьбы – вырванные перья, разбрызганная кровь и отпечатки крыльев бьющейся птицы хорошо сохранились на льду, обильно покрытом инеем.

Во время учётов с наблюдательной вышки у кордона как в предыдущие, так и в последующие дни по вечерам иногда удавалось наблюдать в 200-300 м перемещение одиночного волка по заснеженному льду озера Байбала в сторону полыньи, на которой постоянно слышались голоса многочисленных птиц, которые явно привлекали хищника. Каждый вечер, сразу после захода солнца, на озёрах Байбала и Карамойын волки устраивали «концерты», во время которых одновременно выло несколько зверей.

Литература

Березовиков Н.Н. 2003. Гибель озёрных лягушек и рыбы на озёрах дельты Тентека в результате заморных явлений зимой 2000/2001 года // *Selevinia:* 218.

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5111-5116*

# Соотношение полов у пеночек *Phylloscopus* в Карелии

Н.В.Лапшин

*Второе издание. Первая публикация в 2012**

Исследования различными методами полового соотношения в природных популяциях птиц (Ларионов 1927; Mayr 1939 – цит. по: Паевский 2008; Лэк 1957; Чемякин 1988; Паевский 1993, 2008; Родимцев 1997) свидетельствуют о том, что у птенцов большинства изученных видов обычно наблюдается равное соотношение полов. С возрастом у многих видов Passeriformes, согласно Д.Лэку (1957), происходит увеличение доли самцов. Наиболее подробно эти демографические особенности птиц рассмотрены в обзорах В.А.Паевского (1985, 2008). Такого рода особенности свойственны и пеночкам рода *Phylloscopus*. У них различия в соотношении полов установлены, кроме того, и в разных возрастных группах.

Материал по экологии пеночек собран в 1968-2011 годах в разных частях Карелии от 60°30' с.ш. (южная Карелия) до 64°27' с.ш. (северо-западная Карелия). Использованы данные отловов птиц крупногабаритными ловушками «рыбачинского» типа на Ладожской орнитологической станции Биологического института Санкт-Петербургского университета в урочище Гумбарицы (60°04' с.ш.). Все пункты сбора материала расположены в средне- и северо-таёжной зоне.

Отловленных взрослых птиц и птенцов прижизненно обследовали по общепринятым методика и индивидуально маркировали. Пол птиц в брачный период определяли по наличию наседного пятна у самок и форме клоакального выступа у самцов, в другое время года – по соотношению длины крыла и хвоста (табл. 1), критерии для которого получены с помощью дискриминантной функции (Лапшин 1998). В 2005-2009 годах для изучения соотношения полов в выводках и структуры семей пеночек использовали методы молекулярно-генетического анализа (Лапшин и др. 2011).

В контролируемом гнездовом населении на пробной площади и на маршрутных учётах у пеночек постоянно отмечалось численное преобладание взрослых самцов. Вследствие этого образование пар у некоторых самцов растягивалось порой на недели. Самки появлялись не на всех участках (особенно у трещотки *Phylloscopus sibilatrix)* и гораздо

* Лапшин Н.В. 2012. Соотношение полов у пеночек *(Phylloscopus)* в Карелии // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 293-295.

позднее обычных сроков, после чего начиналось размножение. Визуально и отловами птиц паутинными сетями в гнездовых стациях показано, что в июне – первой половине июля (разгар размножения вида) постоянно происходят перемещения взрослых половозрелых особей, вероятно, в поисках брачных партнёров. Чтобы понять причину отклонения от равного соотношения полов, были рассмотрена следующие рабочие гипотезы: 1) изначальное, ещё в выводке, преобладание самцов; 2) высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов в послегнездовой период, во время зимовки и в период сезонных миграций; 3) различия в сроках миграции самцов и самок и обусловленное этим различное влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолёт значительной части особей популяции (прежде всего самок) до мест гнездования в пограничных частях ареала.

В лабораторных условиях методом полимеразно-цепной реакции выделена ДНК птиц из растущих перьев, крови и яиц, которые оставались в гнёздах (Ellengren *et al.* 1996), получены микросателлитные профили ДНК, выполнен их анализ и выяснено соотношения полов в выводке у 4 видов пеночек. Полученные результаты подтвердило мнение предыдущих исследователей (Соколов, Высоцкий 2001; Fridolfsson *et al.* 1997): на момент оплодотворения (точнее, на стадии гнездового выводка) соотношение полов у исследованных видов равное. При сравнении по критериям «хи-квадрат» и Фишера некоторое преобладание самцов над самками оказалось статистически незначимым (табл. 1).

Таблица 1. Соотношение полов у птенцов пеночек на стадии гнездования по данным ПЦР-анализа

| Вид | Число самок | Число самцов | Всего птенцов |
|---|---|---|---|
| *Phylloscopus trochilus* | 30 (43%) | 40 (57%) | 70 |
| *Phylloscopus sibilatrix* | 13 (48%) | 14 (52%) | 27 |
| *Phylloscopus collybita* | 9 (43%) | 12 (57%) | 21 |
| *Phylloscopus trochiloides* | 11 (52%) | 10 (48%) | 21 |

Результаты морфометрического определения половой принадлежности молодых сеголеток уже не всегда показывают равное соотношение полов в периоды послегнездовой дисперсии и осенней миграции (табл. 2).

Анализ данных отлова за 32 года на Ладожской орнитологической станции в Гумбарицах (табл. 2) свидетельствуют о том, что в целом у молодых весничек *Phylloscopus trochilus* как в период послегнездовой дисперсии (третья декада июня – первая декада августа), так и в период послегнездовой миграции (со второй декады августа) статистически значимо преобладают самцы. У молодых теньковок *Phylloscopus*

*collybita* в период послегнездовой дисперсии (первая декада июля – первая декада сентября) незначимо больше самок, но во время осенней миграции также существенно больше самцов. Трещотка на северо-западе России обитает близ северо-восточной границы гнездовой части ареала. Послегнездовая дисперсия молодых и осенняя миграция для всех возрастных групп птиц выражены слабо. При этом у молодых особей имеет место противоположное соотношение полов: в послегнездовой период преобладают самки, причём во время дисперсионных перемещений – значимо.

Таблица 2. Соотношение полов у молодых пеночек (Ладожская орнитологическая станция, Гумбарицы)

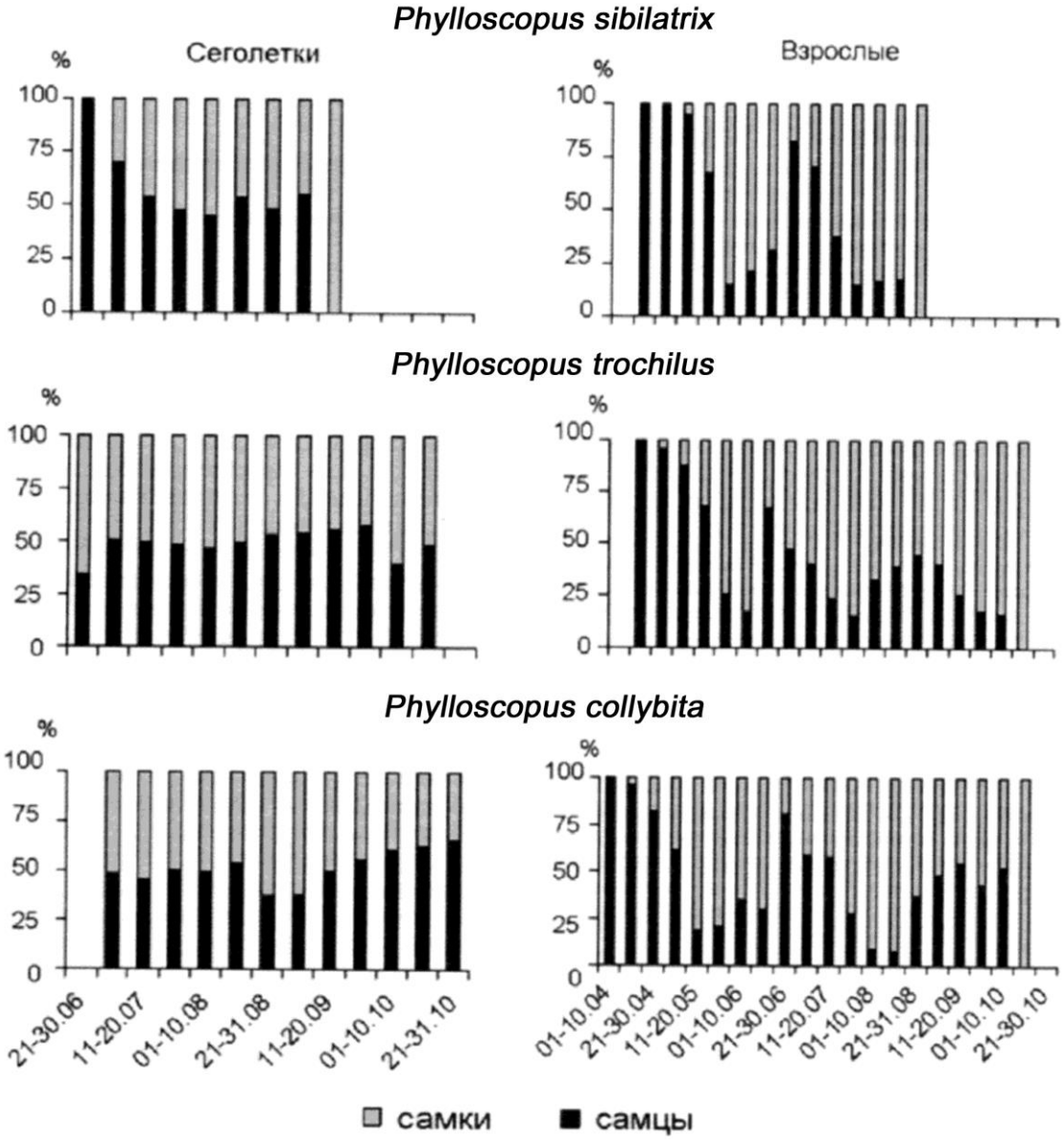
| Пол | В период дисперсии | В период осенней миграции | В целом |
|---|---|---|---|
| | | *Phylloscopus trochilus* | |
| Самцы | **13798** | **15978** | **29776** |
| Самки | **11939** | **11801** | **23740** |
| | | *Phylloscopus collybita* | |
| Самцы | 749 | **2914** | **3663** |
| Самки | 783 | **2226** | **3009** |
| | | *Phylloscopus sibilatrix* | |
| Самцы | **218** | 63 | **281** |
| Самки | **308** | 79 | **387** |

*Примечание* полужирным шрифтом выделены значимые различия в соотношении полов по критерию хи-квадрат ($P = 0.001$).

Для веснички, изученной более подробно, следует отметить, что из всех лет в период послегнездовой миграции в отдельные годы всё же значимо преобладают самки (7 лет), либо преобладание их было не значимое (3 года). Но в остальные 22 года у весничек-сеголеток достоверное преобладание самцов отмечалось во все анализируемые декады, кроме двух последних, когда соотношение полов было практически равным.

Считают (Паевский 1985), что вследствие большего размера и большей активности самцы более конкурентоспособны по сравнению с самками. Следовательно, во взрослом состоянии самцы должны выживать в большем числе. Кроме того, есть данные о том, что особи гомогаметного пола могут обладать более высокой сопротивляемостью среде (Trivers, Willard 1973; Clutton-Brock *et al*. 1985; Clutton-Brock 1986; Dobson 1987 – цит. по: Паевский 2008). У птиц же гетерогаметны самки, поэтому и следует ожидать большего уровня выживаемости у самцов (Лэк 1957; Балацкий 1991). Вероятно, это имеет место у дальних мигрантов воробьиных птиц, с которыми мы работаем. Все они становятся половозрелыми к концу первого года жизни, которая в среднем очень короткая и составляет 1.5-2 года (Паевский 1985). Поэтому неравное со-

отношение полов у исследуемых видов в силу различной выживаемости самцов и самок начинает формироваться уже в первую осень жизни и продолжается после возвращении их на места рождения весной (см. рисунок). По крайней мере, эти закономерности, вероятно, характерны прежде всего для тех частей ареала, где условия жизни более экстремальны – северных и периферийных.




Соотношение полов у пеночек по данным отлова большими рыбачинскими ловушками на Ладожской орнитологической станции в Гумбарицах.

На половую структуру гнездового населения в каждый конкретный сезон размножения среди многих факторов, безусловно, влияет весенняя погода через перераспределение особей по ареалу. Низкие температуры весной, частые возвраты холодов, характерные для северных частей ареала, существенно влияют на поведение птиц, задерживая их на трассе миграции. Это приводит к оседанию части особей при подлёте к району гнездования (Данилов 1966; Шутов и др. 1984; Рябицев

1993; Головатин 2002). Кроме того, для веснички установлено, что стратегия миграции самцов и самок при разных погодных условиях может существенно различаться: смещаться сроки миграции разных полов, изменяться разрыв между прилётом особей разного пола, варьировать выживаемость на местах гнездования в первый период после прилёта (Лапшин 1987, 2000; Lapshin 2000, 2005).

Вероятными причинами, определяющими соотношение полов у пеночек (и, вероятно, у других видов со сходной половой структурой), следующие: 1) более высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов во все сезоны года; 2) влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолёт значительной части особей популяции (прежде всего самок) до мест гнездования в пограничные и удалённые от мест зимовки части ареала. Вместе с тем, мы не исключаем и того, что наблюдаемые особенности, могут быть результатом комбинации ряда факторов. Некоторые из них ещё предстоит выявить.

Литература


Балацкий Н.Н. 1991. Факторы, определяющие у птиц соотношение полов в популяции // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол, конф*. Минск, **1**: 31-32.

Головатин М.Г. 2002. Динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц Субарктики: связь с погодой // *Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы международ. симп*. Казань: 157-164.

Данилов Н.Н. 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы // *Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР* **56**: 1-150.

Лапшин Н.В. 1987. Годовой цикл (размножение, линька и миграции) веснички *Phylloscopus trochilus* и его адаптивные особенности в условиях таёжного северо-запада РСФСР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **163**: 34-52.

Лапшин Н.В. 1998. Определение пола у восточноевропейских пеночек рода *Phylloscopus* // *Рус. орнитол. журн*. **7** (56): 3-8.

Лапшин Н.В. 2000. Биология теньковки *Phylloscopus collybita* в Карелии // *Рус. орнитол. журн*. **9** (90): 3-27.

Лапшин Н.В., Топчиева Л.В., Малышева И.Е., Токарева Н.П., Рендаков Н.Л. 2011. Исследование механизмов функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере пеночек *Phylloscopus* Северной Европы // *Рус. орнитол. журн*. **20** (693): 1951-1962.

Лэк Д. 1957. *Численность животных и её регуляция в природе*. М.: 1-404.

Паевский В.А. 1985. *Демография птиц*. Л.: 1-285

Паевский В.А. 1993. Половая структура популяций птиц и её изменчивость // *Зоол. журн*. **72**, 1: 85-97.

Паевский В.А. 2008. *Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц*. СПб.; М.: 1-235.

Родимцев А.С. 1997. Соотношение полов у птенцов некоторых видов птиц // *Рус. орнитол. журн*. **6** (17): 3-8.

Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-288.

Соколов Е.П., Высоцкий В.Г. 2001. Быстрый метод молекулярного определения пола воробьиных птиц // *Зоол. журн*. **80**, 11: 1384-1386.

Чемякин Р.Г. 1988. К соотношению полов у воробьиных птиц (Passeriformes) по данным отлова // *Зоол. журн.* **67**, 7: 1046-1055.

Шутов С.В., Рябицев В.К., Рыжановский В.Н. 1984. Ежегодное перераспределение пеночки-веснички и пеночки-таловки в северной части ареала // *Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 5-го Всесоюз. совещ.* Свердловск, **2**: 89-90.

Eilegren H. 1996. First gene on the avian *W* chromosome *(CHD)* provides a tag for universal sexing of non-ratite birds // *Biological sciences* **263**: 1635-1641.

Fridolfsson A.-K., Gyllensten U.B., Jacobsson S. 1997. Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus:* high frequency of extra-pair young in an island population, Sweden // *Hereditas* **126**: 127-132.

Lapshin N.V. 2000. Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia // *Avian Ecol. Behav.* **4**: 1-30.

Lapshin N.V. 2005. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in the taiga zone of north-western Russia // *Avian Ecol. Behav.* **13**: 25-46.

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5116-5122*

# Распространение и некоторые аспекты гнездовой биологии горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Мордовии

С.Н.Спиридонов

*Второе издание. Первая публикация в 2015**

Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* включена в Красную книгу Республики Мордовия со статусом редкий гнездящийся вид. При этом в настоящее время это один из видов птиц региона, активно заселяющий новые местообитания и увеличивающий гнездовую численность в Мордовии. Расселяясь с запада, вид осваивал новые районы. В Черноземье он стал отмечаться с 1970 года (Киселёв 1978; Воробьёв, Лихацкий 1988), в более восточных от основного ареала районах, но территориально близких к Мордовии чернушка появилась позднее. В городе Пензе она была найдена на гнездовании в 1999 году (Муравьёв и др. 2001). Исследования последних лет показали, что чернушка заселяет не только территории крупных городов, но и сельские населённые пункты, в том числе расположенные среди участков леса.

Впервые горихвостку-чернушку в Мордовии отметил М.И.Майхрук в городе Саранске на территории Мордовского педагогического института (МГПИ) имени М.Е.Евсевьева в 1975 году (Лысенков, устн. сообщ.). Имеются сведения о встрече слётков чернушки в пригородном лесу в

* Спиридонов С.Н. 2015. Распространение и некоторые аспекты гнездовой биологии горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в Мордовии // *Науч. тр. национального парка «Смольный».* Саранск, **2**: 122-128.

юго-западной части города, где пара птиц была отмечена 26 апреля 1981, а 16 июня 1981 в их гнезде на берёзе было 5 слётков (Машков, Бармин 2008). К сожалению, в работе нет указаний на точное местоположение гнезда (в расщелине ствола, в дупле, на ветках и т.д.), поэтому не исключена ошибка в определении вида, так как чернушка очень редко гнездится на деревьях (Гладков 1954). Достоверно определённое гнездо чернушек с 5 птенцами в возрасте 12-13 дней было найдено в Саранске 28 июня 1984 на территории МГПИ (окраина города) в трансформаторной подстанции (Лысенков 1990).

В последующем встречи поющих самцов и слётков горихвостки-чернушки участились, они наблюдались в 1994, 1997-2003 годах на окраине Саранска. В 2003 году поющий самец отмечен на окраине Саранска в посёлке Ялга. По состоянию на конец 2004 года (время подготовки Красной книги Мордовии) в Саранске было известно 4 места гнездования чернушки (Лысенков 2005), для всего региона численность оценивалась в 5-10 пар (Лапшин, Лысенков 2001). Вероятно, в начале 2000-х годов начался процесс активного заселения горихвосткой-чернушкой территории Мордовии. Участились случаи её встреч в гнездовой период во многих районах. Подобное вряд ли стоит связывать лишь с усиленными экспедиционными исследованиями в рамках ведения Красной книги Республики Мордовии, так как специальные исследования редких видов птиц проводились регулярно и ранее. При этом утверждение, что на распространение чернушки оказывает воздействие недостаток мест гнездования (Лапшин, Лысенков 2001), вероятно, было ошибочным. Как показали исследования, эта горихвостка заселяет разнообразные населённые пункты, строящиеся или разрушающиеся здания, деревянные постройки и т.п., которые имелись и ранее. Вероятно на рубеже XX-XXI веков чернушка только начинала расселяться по Мордовии и её численность была невелика.

С 2005 года чернушка в Мордовии стала наблюдаться регулярно. В 2005 году гнездо с 4 яйцами было найдено на заброшенной животноводческой ферме около посёлка Николаевка Октябрьского района города Саранска (Лапшин и др. 2005). Оно располагалось на металлической балке в старом гнезде деревенской ласточки *Hirundo rustica* на высоте 6 м. Гнёзда двух других пар оказались разорёнными сороками *Pica pica*. В последующем гнездовые участки с поющими самцами были найдены в мае-июне 2006 года на северо-восточной окраине Саранска на улице Сущинского и территории автосервиса ВАЗ, другой самец пел на Московской улице около корпусов кооперативного института. В обоих случаях самцы наблюдались около строящихся зданий, которые являются для этого вида обязательными элементами гнездовых территорий (Лысенков и др. 2006). В 2007 году удалось обнаружить 3 новых местообитания чернушек в Саранске. Одна пара гнездилась на терри-

тории СПАП-1 в стене старого кирпичного здания. Две пары гнездились в нишах в кирпичной стене здания рядом с кооперативным институтом (Спиридонов 2007). В 2008 году одна пара чернушек гнездилась (наблюдалась пара птиц, птицы с кормом) на территории старого заброшенного корпуса опытного завода по улице Ульянова (Спиридонов 2008а). В конце мая 2009 года на Солнечной улице неоднократно поющий самец отмечался на строящих домах (Лысенков 2009). В 2010 году гнездование подтверждено для юго-западной части Саранска. Одна пара размножалась на территории кооперативного института и 1-2 пары – на территории кирпичного завода (Спиридонов 2010). В 2013 и 2014 годах чернушка отмечалась на территории завода «Орбита» на окраине города. Таким образом, в Саранске известно около 10 мест обитания горихвосток-чернушек (в некоторых – неоднократно), а кадастровая оценка численности по городу Саранску (площадь около 75 км$^2$) составляет 80-110 пар.

В другом крупном городе Мордовии – Рузаевке в начале июня 2008 года поющий самец отмечен 4 июня на территории электрической подстанции на восточной окраине города (Спиридонов 2008а).

Из сельских населённых пунктов заселение горихвосткой-чернушкой прослежено на территории национального парка «Смольный» (посёлок Смольный, деревня Калыша, нежилая деревня Обрезки), где постоянные орнитологические наблюдения ведутся с 1996 года. Впервые для данной территории чернушка отмечена 21 апреля 2007 в центральной части посёлка Смольный, когда около каменного здания пилорамы были отмечены самец и самка, а 28 мая в посёлке отмечена ещё одна пара. В 2008 году в Смольном отмечено 6 пар, в 2009 – 5, в 2010 – 10, в 2011 – 5, в 2012 – 5, в 2013 – 10, в 2014 – 7 пар (Гришуткин и др. 2007-2010, устн. сообщ.). В настоящее время горихвостка-чернушка встречается во многих населённых пунктах, расположенных рядом с национальным парком. В 2007 году 9 июня в посёлке Обрезки была впервые обнаружена одна пара и найдено гнездо. Оно располагалось внутри старого нежилого деревянного дома за обшивкой из ДВП, которая закрывала щели сверху от окна, 17 августа птицы ещё держались на прежнем месте. В последующие годы здесь гнездилась также 1 пара. В 2010 году впервые поющего самца встретили 16 апреля в расположенном среди леса небольшом посёлке Калыша.

В Мордовском заповеднике вид впервые отмечен 13 апреля 2008. Около здания управления заповедника и на прилегающих хозяйственных постройках были зарегистрированы 3 самки и 1 самец, а также 1 самец отмечен на здании гаража. Птицы, особенно самки, вели себя очень беспокойно и при попытке приблизиться к ним на 12-15 м улетали. Присадами птицам служили провода, антенны, редко – ветки деревьев. Гнёзда горихвосток не найдены, однако они, несомненно,

гнездились в посёлке в 2008 году. Подтверждением этого служит факт встречи выводка (2 молодые птицы) горихвостки-чернушки в начале августа около здания музея (Спиридонов 2008б). В июне 2011 года отмечалось пение самца на одном из зданий в посёлке Пушта, а в августе на заброшенном здании клуба была отмечена самка и 3 молодые птицы. В самом здании в нише печной трубы было найдено гнездо горихвостки. В 2012 году в конце апреля пение самца отмечалось на коньке крыши старого здания магазина и противоположного жилого дома, в июне вид отмечался там же. В 2013 году чернушка не регистрировалась. В 2014 году пара птиц встречена около старого сарая и пилорамы в северной части посёлка Пушта.

Неоднократно чернушка отмечалась в районах Мордовии. В 2006 году при обследовании Зубово-Полянского района установлено, что эта горихвостка начала осваивать сельские населённые пункты. Причём гнездиться стала в заброшенных населённых пунктах, в том числе среди крупных лесных массивов. Птицы были встречены 10 апреля в посёлке Умет, 30 апреля в посёлке Ширингуши (самка с пухом в клюве), 29 апреля в деревне Киселёвка (2 пары, одна птица залетала в окно нежилого деревянного дома) (Лапшин 2006).

В Старошайговском районе гнездование установлено в 2007 году в селе Старое Шайгово на улице Ленина в нежилом доме № 57 (соседние дома жилые). Самка насиживала кладку, при появлении человека улетала. 23 июня 2007 в гнезде оказалось 4 птенца в возрасте 10-11 дней. Во второй декаде августа самца и самку наблюдали на соседних домах, птицы издавали сигнал тревоги (Лысенков и др. 2007). В 2009 году в селе Старое Шайгово неоднократно наблюдали поющего самца на Рабочей улице, около строящегося дома (Лысенков и др. 2009).

В Ичалковском районе в 2007 году пара горихвосток держалась 25 июля на северной окраине села Большая Пестровка около заброшенного дома (Лапшин и др. 2007).

В Краснослободском районе в 2007 году два поющих самца наблюдались 24 мая на западной окраине села Каймар. (Лапшин и др. 2007).

В Большеберезниковском районе в селе Николаевка этот вид впервые встречен в 2005 году. В 2006 году там же отмечен поющий самец, а в конце лета на этой же территории держалось две взрослые и две молодые птицы. В 2010 году там же наблюдалась пара взрослых и три слётка, а всего здесь размножалось 3 пары (Лапшин и др. 2006; Альба 2010). В 2014 году поющий самец встречен в селе Симкино и пара отмечена на территории детского лагеря около биостанции Мордовского университета (Лапшин, Андрейчев, в печати). В 2013 году впервые отмечен поющий самец около маслосырзавода в селе Ельники.

Несмотря на множество встреч горихвосток-чернушек на гнездовых участках, всего было найдено только 3 гнезда с кладками, в которых

было 4, 4, 5 яиц. В гнезде, найденном 9 июня 2009 в посёлке Обрезки находилось 5 сильно насиженных яиц. Размеры яиц, мм: 19.8×14.7; 19.9×14.6; 19.7×14.9; 19.3×14.7; 20.2×14.7. Диаметр гнезда 13×21 см, высота гнезда 8 см, диаметр лотка 6×5.5 см, глубина лотка 3.5 см. Материалом для гнезда служили пакля, перья мелких птиц, вата, нитки, мох. В гнезде на окраине города Саранска 12 мая 2005 было 4 сильно насиженных яйца. Гнездо было построено из сухих стеблей трав, выстилка – перья птиц, пакля, сухие листья осоки. В селе Старое Шайгово в 2007 году гнездо располагалось на внешней стене деревянного сарая, под крышей (25 см от шифера) на небольшой настенной полочке. Лоток гнезда выстлан перьями и шерстью домашних животных, каркас представлен корешками и стеблями сорных растений. 3 июня 2007 в гнезде было 4 яйца.

В Мордовии у горихвостки-чернушки 2 кладки в году (Альба 2010). Этим объясняются встречи слётков в конце мая (2008 год, административное здание национального парка «Смольный»; 2013 год, там же; 15 июня 2010, Большеберезниковский район) и в августе (2007 год, жилой дом в посёлке Смольный; первая декада августа 2006 и 9 августа 2010, Большеберезниковский район) (Лапшин и др. 2006; Гришуткин и др. 2007; Альба 2010).

Весной горихвостки-чернушки появляются в конце марта – начале апреля, сроки прилёта зависят от хода весны. В Саранске в 2003 году первая песня самца зафиксирована только 26 апреля при температуре воздуха -3°С (Лысенков 2005). В посёлке Смольный Ичалковского района в 2007 встречена 21 апреля, в 2008 году поющий самец встречен 26 марта, в 2009 – 30 марта, в 2010 – 2 апреля (Гришуткин 2012), в 2014 году – 25 марта (Гришуткин, устн. сообщ.). В 2006 году в посёлке Умет Зубово-Полянского района первые птицы появились 10 апреля, а строительство гнезда отмечено в конце апреля (Лапшин и др. 2006). В посёлке Николаевка Большеберезниковского района первые птицы появляются в конце первой – начале второй декады апреля, в 2005 году они прилетели 18 апреля (Альба 2010).

Последние встречи горихвосток-чернушек приходятся на конец сентября – начало октября. В 2009 году последняя встреча в посёлке Смольный была 27 сентября, в 2010 – 6 октября (Гришуткин и др. 2008, 2008, 2009; Лысенков 2009; Альба 2010). В 2009 году в селе Старое Шайгово последняя встреча датирована 20 сентября 2009, в 2010 году в Большеберезниковском районе – 4 октября.

Приведённые примеры убеждают, что численность вида возрастает, горихвостка-чернушка активно заселяет города, посёлки городского типа, а также сёла и деревни, в том числе среди лесных массивов. В связи с широким распространением и увеличением численности вида в республике рекомендуется изменить его категорию на «5».

Учитывая темпы заселения горихвосткой-чернушкой территории Мордовии, её встречаемость не только в городах, но и в сельских населённых пунктах, кадастровая оценка численности возможна на уровне 300-500 пар.

Литература


Альба Л.Д. 2010. О гнездовой биологии горихвостки-чернушки *(Phoenicurus ochruros)* // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2010 г.* Саранск: 3-4.

Воробьёв Г.П., Лихацкий Ю.П. (1988) 2014. Экология гнездования горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в городском ландшафте (на примере юго-востока Черноземного центра) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1026): 2247-2251.

Гладков Н.А. 1954. Семейство дроздовые Turdidae // *Птицы Советского Союза.* М., **6**: 398-621.

Гришуткин Г.Ф. 2012. Фенология весеннего прилёта птиц на территории национального парка «Смольный» и его охранной зоны // *Фауна и экология позвоночных животных России и сопредельных территорий: Материалы Всероссийской науч. конф.* Саранск: 21-27.

Гришуткин Г.Ф., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. 2007. Редкие виды птиц, отмеченные в 2007 году на территории Национального парка «Смольный» и его охранной зоны // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2007 г.* Саранск: 18-24.

Гришуткин Г.Ф., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. 2008. Редкие виды птиц, отмеченные в 2008 году на территории Национального парка «Смольный» и его охранной зоны // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2008 г.* Саранск: 10-17.

Гришуткин Г.Ф., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. 2009. Редкие виды птиц, отмеченные в  году на территории Национального парка «Смольный» и в его окрестностях // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2009 г.* Саранск: 14-19.

Гришуткин Г.Ф., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. 2010. Редкие виды птиц, отмеченные в 2010 году на территории Национального парка «Смольный» и в его окрестностях // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2010 г.* Саранск: 10-14.

Гришуткин Г.Ф., Спиридонов С.Н. 2012. Птицы // *Позвоночные животные Мордовского заповедника.* М.: 19-49.

Гришуткин Г.Ф., Спиридонов С.Н., Лапшин А.С. 2013. Редкие виды птиц, отмеченные в 2013 году на территории Национального парка «Смольный» и прилегающих территориях // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2013 г.* Саранск: 6-10.

Киселёв Ю.Н. 1978. Горихвостка-чернушка – новый вид орнитофауны Окского заповедника // *Тр. Окского заповедника* **14**: 361-362.

Лапшин А.С. 2006. Новые сведения о редких видах животных западных районов Мордовии // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2006 г.* Саранск: 43-45.

Лапшин А.С., Гришуткин Г.Ф., Альба Л.Д. 2007. Встречи с редкими видами птиц на территории Мордовии в 2007 году // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2007 г.* Саранск: 31-34.

Лапшин А.С., Гришуткин Г.Ф., Спиридонов С.Н., Альба Л.Д. 2006. Редкие птицы поймы р. Суры // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2006 г.* Саранск: 40-43.

Лапшин А.С., Лысенков Е.В. 2001. *Редкие птицы Мордовии.* Саранск: 1-176.

Лапшин А.С., Спиридонов С.Н., Ручин А.Б., Гришуткин Г.Ф., Вечканов В.С., Лысенков Е.В., Рыжов М.К. 2005. *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2005 г.* Саранск: 1-56.

Лысенков Е.В. 1990. К экологии некоторых редких видов птиц Мордовии // *Материалы Всесоюз. науч. метод. совещ. зоологов пед. вузов*. Махачкала, **2**: 160-162.

Лысенков Е.В. 2009. Встречи с краснокнижными видами позвоночных животных Мордовии в 2009 г. // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2009 г.* Саранск: 44-46.

Лысенков Е.В. 2005. Горихвостка-чернушка // *Красная книга Республики Мордовия*. Т. 2. Животные. Саранск: 264.

Лысенков Е.В., Игнатьева Л.Е., Лисюшкин Д.В. 2006. Встречи с краснокнижными видами птиц Республики Мордовия в 2006 г. // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2006 г.* Саранск: 45-47.

Лысенков Е.В., Лисюшкин Д.В., Игнатьева Л.Е. 2007. Находки и пластические признаки некоторых краснокнижных видов позвоночных животных // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2007 г.* Саранск: 35-38.

Машков О.Н., Бармин Н.А. 2008. Редкие виды воробьиных птиц орнитофауны зелёной зоны г. Саранска // *Науч. тр. заповедника «Присурский»* **19**: 73-75.

Муравьёв И.В., Жукова О.Н., Колмыков Д.В., Васильев С.С. (2001) 2005. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* — новый вид орнитофауны Пензенской области // *Рус. орнитол. журн.* 14 (286): 391-392.

Спиридонов С.Н. 2007. Новые сведения о редких видах позвоночных животных Мордовии (по материалам исследований 2007 г.) // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2007 г.* Саранск: 55-64.

Спиридонов С.Н. 2008а. Новые сведения о редких видах птиц Мордовии (по материалам исследований 2008 г.) // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2008 г.* Саранск: 77-86.

Спиридонов С.Н. 2008б. Редкие виды животных, отмеченные в 2008 году на территории Мордовского государственного природного заповедника и его охранной зоны // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2008 г.* Саранск: 92-97.

Спиридонов С.Н. 2010. Новые сведения о редких видах птиц Мордовии (по результатам исследований 2010 г.) // *Редкие животные Республики Мордовия: материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2010 г.* Саранск: 28-31.

Спиридонов С.Н. 2012. Редкие виды птиц, отмеченные в 2010-2011 гг. на территории Мордовского государственного природного заповедника и его окрестностей // *Фауна и экология позвоночных животных России и сопредельных территорий*. Саранск: 154-158.

Спиридонов С.Н. 2014. Редкие виды птиц, отмеченные в 2012-2013 гг. на территории Мордовского государственного природного заповедника и его окрестностей // *Тр. Мордовского заповедника им. П.Г.Смидовича* **12**: 431-434.

*ISSN 0869-4362*
*Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск **1682**: 5123*

# Встречи стерхов *Grus leucogeranus* на проектируемой трансграничной особо охраняемой природной территории «Истоки Амура»

Е.Э.Малков, Д.Монкх-од, Ц.Баярматнай

*Второе издание. Первая публикация в 2015*[*]

В верховьях бассейна реки Онон, на территориях Онон-Бальджинского национального парка в Монголии и Сохондинского государственного природного заповедника в России (проектируемая трансграничная особо охраняемая природная территория «Истоки Амура»), стерха *Grus leucogeranus* отмечают преимущественно в бассейне левобережья Онона. В российской части его встречают главным образом в остепнённой Алтано-Кыринской межгорной котловине и долине реки Кыра, непосредственно примыкающей к долине Онона. Южнее, на монгольской стороне, важнейшие места встреч приурочены к междуречью Бальджи и Онона и верховьям долины реки Ульдза, преимущественно в её заболоченной долине между озёрами Цаган-Нур. Здесь же расположены крупнейшие гнездовые местообитания даурского журавля *Grus vipio*, несколько гнездовых участков красавки *Anthropoides virgo*, а в период весенних и осенних миграций собираются большие стаи даурского, серого *Grus grus* и чёрного *Grus monacha* журавлей.

Стерхов (от 1 до 5 особей) отмечают, как правило, в летний период с первой декады мая до последней декады августа раз в два-три года. Обычно, судя по оперению, это неполовозрелые особи. Они держатся на лугах, в долинах небольших рек и по берегам степных озёр.

Последняя встреча группы из 3 стерхов зарегистрирована 20 июня 2014 в устье реки Галттайн (местечко Nogoon dov) (49°05'15.90 с.ш., 111°08'05.49" в.д.).

[*] Малков Е.Э., Монкх-од Д., Баярматнай Ц. 2015. Встречи стерхов на проектируемой ТООПТ «Истоки Амура» // *Журавли Евразии (биология, распространение, разведение)* **5**: 266-267.