ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2019
XXVIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1754
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2019 № 1754

СОДЕРЖАНИЕ

1551-1559 Прилов морских птиц на дрифтерном промысле кальмара Бартрама *Ommastrephes bartramii* в исключительной экономической зоне Российской Федерации. Ю.Б.АРТЮХИН, К.А.КАРЯКИН

1559-1563 О залётах белого аиста *Ciconia ciconia* в Северную Осетию. Ю.Е.КОМАРОВ

1563-1568 Случаи полигинии у зарянки *Erithacus rubecula* в Карелии. В.Б.ЗИМИН

1569-1588 Нейробиологические закономерности происхождения наземных позвоночных. С.В.САВЕЛЬЕВ

1588-1594 Новые, редкие и малоизученные птицы в районе Новосибирска. В.С.ЖУКОВ

1595-1599 Болотная сова *Asio flammeus*, домовый сыч *Athene noctua* и филин *Bubo bubo* в заповеднике «Ростовский» и его охранной зоне. А.Д.ЛИПКОВИЧ, А.Е.БРАГИН

Редактор и издатель А.В.Бардин

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

© Русский орнитологический журнал, 2019
Дата опубликования: 21 марта 2019

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXVIII
Express-issue

2019 № 1754

CONTENTS

1551-1559 Incidental catch of seabirds in the driftnet fishery for neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the Russian Exclusive Economic Zone. Yu.B.ARTUKHIN, K.A.KARYAKIN

1559-1563 The white stork *Ciconia ciconia* in North Ossetia. Yu.E.KOMAROV

1563-1568 Cases of polygyny in the European robin *Erithacus rubecula* in Karelia. V.B.ZIMIN

1569-1588 Neurobiological regularities in the origin of terrestrial vertebrates. S.V.SAVELIEV

1588-1594 New, rare and little-studied birds near Novosibirsk. V.S.ZHUKOV

1595-1599 The short-eared owl *Asio flammeus*, little owl *Athene noctua* and eagle owl *Bubo bubo* in the Nature Reserve «Rostovsky» and it protected zone. A.D.LIPKOVICH, A.E.BRAGIN

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2019

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1551-1559*

Прилов морских птиц на дрифтерном промысле кальмара Бартрама *Ommastrephes bartramii* в исключительной экономической зоне Российской Федерации

Ю.Б.Артюхин, К.А.Карякин

Юрий Борисович Артюхин. Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Проспект Рыбаков, д. 19а, Петропавловск-Камчатский, 683024, Россия.
E-mail: artukhin@mail.kamchatka.ru
Константин Анатольевич Карякин. Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Переулок Шевченко, д. 4, Владивосток, 690091, Россия

Поступила в редакцию 18 марта 2019

Кальмар Бартрама, или красный кальмар *Ommastrephes bartramii* – один из самых массовых видов теутофауны, обитающий в субтропических водах Мирового океана. В Северной Пацифике распространён от Японии до Северной Америки, в летне-осенний период совершает массовые миграции на север примерно до 45° с.ш., образуя плотные скопления в пелагиали. В 1978 году Япония и вслед за ней Республика Корея и Тайвань начали интенсивный промышленный лов этого кальмара дрифтерными (плавными) сетями в открытых водах северной части Тихого океана. По своим масштабам это был один из самых грандиозных морских промыслов: количество занятых на нём судов составляло около тысячи, а общая протяжённость выставленных за год сетей достигала 3.7 млн. км – в 93 раза больше длины экватора (Ogi 2008).

Известно, что при морском лове плавные сети не действуют избирательно, поэтому часто приводят к случайной гибели (прилову) различных видов рыб, черепах, птиц и млекопитающих, не являющихся главными промысловыми объектами (Northridge 1991). По этой причине Генеральная ассамблея ООН выступила с призывом ввести всемирный мораторий на применение плавных сетей в международных водах. В результате с 1993 года сетной промысел кальмара Бартрама в открытых водах Тихого океана прекращён, и его запасы стали осваивать посредством джиггерного лова.

В границах 200-мильной исключительной экономической зоны Российской Федерации (ИЭЗ РФ) кальмар Бартрама концентрируется только в тихоокеанских водах Южных Курильских островов – краевом районе нагульной части ареала. Формирование промысловых скоплений начинается здесь в августе, а с понижением температуры и началом штормов в ноябре дрифтерный промысел становится практически

невозможным. История отечественного освоения ресурсов кальмара Бартрама началась в советское время с экспериментальных экспедиций 1980-х годов, показавших перспективность добычи данного объекта дрифтерными сетями, но тогда промышленники не проявили заинтересованности в рекомендациях учёных в связи с наличием в этом районе крупных скоплений более ценных промысловых видов рыб. Лишь с 1997 года кальмара Бартрама здесь стали ловить сетями – это была вынужденная мера для снижения финансовых издержек специализированных дрифтерных судов, ориентированных прежде всего на добычу тихоокеанских лососей в ИЭЗ РФ в весенне-летний период. Однако при рекомендуемом допустимом улове до 70 тыс. т в год как правило осваивалось менее процента выделяемой общей квоты при сравнительно невысокой эффективности лова. Добыча кальмаров в основном происходила в рамках контрольных уловов и научно-исследовательских работ, а также в качестве прилова в ходе промысла сайры *Cololabis saira*. Было задействовано от 1 до 7 судов, наибольшие уловы пришлись на середину 2000-х годов, после чего промысел постепенно затух (Новиков и др. 2007; Слободской, Байталюк 2012). После введения с 2016 года запрета на использование дрифтерных сетей для добычи лососей на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне возрождение сетного промысла кальмара Бартрама, несмотря на его достаточно стабильные запасы, представляется призрачным.

Вред, наносимый природе плавными сетями на промысле кальмара Бартрама и ряда пелагических рыб в Тихом океане, привёл к созданию международной программы мониторинга прилова, которая была исполнена в 1989-1991 годах. Было установлено, в частности, что в 1990 году смертность морских птиц в дрифтерных сетях в промысловом районе между 170° в.д. – 145° з.д. и 20° с.ш. – 46° с.ш. составила 416 тысяч особей 23 видов, в основном трубконосых, в том числе редких и исчезающих (Johnson *et al*. 1993). По другим оценкам (DeGange *et al*. 1993), в дрифтерных кальмароловных сетях в открытых водах Тихого океана за год погибало вдвое больше птиц – 875 тыс. особей. Вместе с тем о прилове на промысле кальмара Бартрама в российских водах для этого периода до сих пор нет никакой информации. В литературе приводится лишь одна фраза о гибели в сетях в научно-исследовательском рейсе 1985 года «800 глупышей и 13 бакланов, число глупышей на постановку варьировало от 10 до 300, составляя в среднем 30 особей» (Slobodskoi, Kravchenko 1993).

В данном сообщении мы впервые представляем сведения о прилове морских птиц на промысле кальмара Бартрама дрифтерными сетями в Южно-Курильском районе и на основе этого делаем экспертную оценку величины смертности птиц для всех лет его проведения в российских водах.

Материал и методика

Сообщение основано на материалах, собранных ныне покойным К.А.Карякиным* и его коллегами в ходе мониторинговых экспедиций по исследованию кальмара Бартрама с тихоокеанской стороны Южно-Курильской рыболовной зоны. В 2008 году Константин Анатольевич подготовил статью о прилове морских животных, включая птиц, на этом промысле и отправил её в журнал «Вопросы рыболовства». Включённая в рукопись информация о гибели птиц в сетях вызвала крайне негативную реакцию анонимного рецензента, который в своём отзыве от 18 декабря 2008 заявил: «Публикация данных о столь высоких приловах птиц (в том числе и особо охраняемых) и млекопитающих, без сомнения будет подарком для ВВФ [WWF] и других природоохранных организаций, уже давно добивающихся полного запрета дрифтерных сетей. Скорее всего, после публикации такой статьи упомянутые организации поставят вопрос о запрете российского дрифтерного промысла кальмара (а также лососей) и для научных целей. В настоящем виде статья не соответствует тематике журнала “Вопросы рыболовства”. Её требуется переделать». Следуя рекомендациям рецензента, автор исправил рукопись и удалил из неё все данные по прилову птиц и зверей. Именно в таком сокращённом виде статья вышла в свет (Карякин 2009б).

Вслед за этим К.А.Карякин в личной электронной переписке с первым автором прислал файл первоначальной версии статьи и копию рецензии на рукопись с комментарием по поводу данных о прилове птиц, что «этот материал лежит без движения, ...может, вам при случае пригодится».

Согласно описаниям К.А.Карякина (2009б), мониторинговые исследования кальмара Бартрама проводили в 18 рейсах в период с 1992 по 2003 год на судах, оборудованных для лова дрифтерными сетями. Использовали сети с ячеей 80, 110 и 130 мм по международному стандарту (расстояние между центрами двух крайних узлов ячеи, вытянутой вдоль сетного полотна, численно равное двум фабричным шагам ячеи). Длина сетного полотна составляла 17-50 м, высота – 6-10 м. Сети последовательно соединяются друг с другом, образуя порядок, который обычно состоял из 100 сетей, но их количество могло варьировать, поэтому длина порядков изменялась от 4.5 до 7 км. В сутки выставляли до 4 порядков. Их объединяли в один сетедрейф, на который заводили отдельную карточку дрифтерного лова, занося в неё все данные по улову морских животных: кальмаров, рыб, птиц и млекопитающих. Постановку проводили в вечернее время, выборку начинали с рассветом. На выборку одного порядка из 100-140 сетей уходило в зависимости от улова кальмара от 1.5 до 3-4 ч. Работали с августа по ноябрь, но большинство наблюдений (71% всех выставленных порядков) было выполнено в течение октября.

Не все сотрудники, принимавшие участие в исследовании, учитывали прилов птиц. К.А.Карякину удалось обобщить результаты наблюдений за попаданием птиц в дрифтерные сети (суммарно без разделения на виды) только для 6 рейсов, выпол-

* Константин Анатольевич Карякин (1956-2013) – выпускник Дальневосточного государственного университета по специальности «Океанология». После окончания ВУЗа в 1979 году работал в Тихоокеанском управлении промысловой разведки и научно-исследовательского флота (ТУРНИФ), ходил в море в составе научных групп на судах этой организации. В 1988 году был переведён в лабораторию пелагиали Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ныне ТИНРО-центр), где стал заниматься изучением тунцов. В период с 1998 по 2002 год работал на Базе исследовательского флота (БИФ) ТИНРО, но затем вернулся в родную лабораторию. Многократно участвовал в научно-исследовательских рейсах по всем дальневосточным морям. Вместе с несколькими коллегами впервые при выполнении рыбохозяйственных исследований на донном ярусном и сетевых промыслах начал проводить расширенные наблюдения за морскими птицами и млекопитающими. Ушёл из жизни 29 апреля 2013 в рейсе на Императорском подводном хребте. Публикации по птицам см.: Карякин 2009а, 2010.

ненных в течение 4 промысловых сезонов (табл. 1). Исходя из личного опыта первого автора по координации мониторинга прилова птиц на дрифтерном промысле лососей в ИЭЗ РФ (Артюхин и др. 2010), можно предположить, что данные с судна «Лотос-04» за 2002 год сильно занижены вследствие недоучёта погибших птиц. Косвенным доказательством тому служат практически равные показатели относительных промысловых усилий (длина сетей, затраченная на единицу улова кальмара) с судном «Мерак», на котором в это же время работал К.А.Карякин – 4.5 и 4.3 км/т соответственно. Однако, не имея возможности обсудить детали сбора информации о гибели птиц с наблюдателем, работавшем на «Лотосе-04», мы не стали «отбраковывать» этот материал.

Таблица 1. Промысловые усилия и прилов морских птиц на судах, добывавших кальмара Бартрама дрифтерными сетями в Южно-Курильском районе в 1998-2002 годах

Год	Судно	Выставлено сетей, км	Улов кальмара, т	Прилов птиц		
				Число особей	Особей на 1 км сетей	Особей на 1 т кальмара
1998	Маяк	216.150	93.8	703	3.25	7.49
1999	Кадет-701	196.425	91.6	525	2.67	5.73
1999	Шумшу-107	92.925	33.8	235	2.53	6.95
2001	Лотос-04	149.175	98.6	210	1.41	2.13
2002	Лотос-04	602.280	132.8	91	0.15	0.69
2002	Мерак	266.625	61.4	158	0.59	2.57

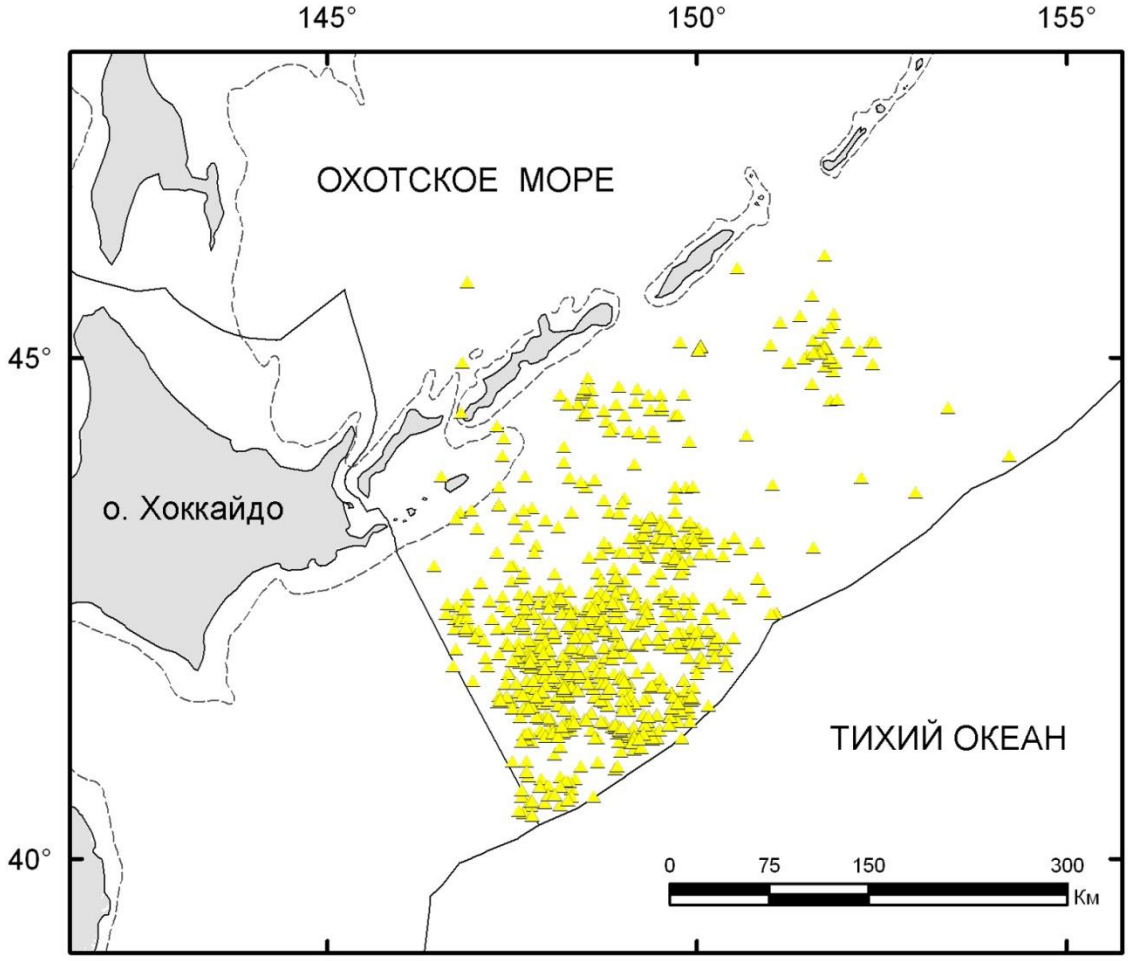
На основе обобщённых данных за 4 сезона исследований, представленных в таблице 1, мы определили среднегодовое значение частоты попадания птиц в сети в пересчёте на единицу улова (количество особей на тонну выловленного кальмара). В дальнейшем это средневзвешенное значение использовали для экспертной оценки ежегодной смертности птиц в период с 1997 по 2011 год, умножая его на цифры улова соответствующего промыслового сезона. Сведения об уловах брали из двух источников: статьи Е.В.Слободского, А.А.Байталюка (2012) и отраслевой системы (ОС) «Мониторинг», в которой аккумулируются судовые суточные донесения (ССД) при добыче биоресурсов. Данные о промысловых усилиях, представленные в статье, оказались более полными в сравнении с отраслевой системой: 899 сетедрейфов за 11 сезонов, в течение которых было выловлено в сумме 4852 т кальмара, против 723 сетедрейфов за 9 лет промысла и 4588 т общего улова. Подавляющее большинство порядков было выставлено с тихоокеанской стороны Южно-Курильской рыболовной зоны в крайнем юго-восточном углу ИЭЗ РФ (см. рисунок).

Результаты и обсуждение

Шесть судов, на борту которых проводился мониторинг прилова птиц, за 4 года выставили суммарно 1524 тыс. км дрифтерных сетей, общий улов кальмара Бартрама составил 512 т, а прилов птиц – 1922 особи (табл. 1).

Частота попадания птиц в сети за 4 промысловых сезона наблюдений составила в среднем 1.89 особи на 1 км выставленных сетей (SE = 0.66), или 4.24 особи на 1 т улова кальмара (SE = 1.50). Эти средние значения варьировали по годам в широких пределах: крайние показа-

тели в пересчёте на длину сетей и на улов кальмара различались в 11.4 и 5.9 раза соответственно. Отчасти это было следствием разной полноты учёта погибших птиц наблюдателями. Вместе с тем подчеркнём, что значительная межгодовая изменчивость прилова птиц в дрифтерных сетях является скорее правилом, а не каким-то неординарным явлением. К примеру, на японском дрифтерном промысле лососей в ИЭЗ РФ межгодовая динамика средних значений частоты попадания птиц в сети в разных районах изменялась от 1.4 до 3.5 раз, на отечественном – от 1.6 до 10.6 (Артюхин и др. 2010), а в одном из районов японского промысла в ИЭЗ США межгодовые флуктуации частоты прилова птиц в плавные сети превышали 7 крат (DeGange *et al*. 1985).



Распределение сетедрейфов на российском дрифтерном промысле кальмара Бартрама в Южно-Курильском районе в 1998-2011 годов (по данным ОС «Мониторинг). Сплошной линией обозначены границы ИЭЗ РФ и Японии, пунктиром – 200-метровая изобата.

По результатам мониторинговой программы на японском дрифтерном промысле относительные показатели гибели птиц в открытом океане в 1989 и 1990 годах составляли в среднем 1.32 и 1.57 особи на тонну улова кальмара соответственно (Yatsu *et al*. 1993), что примерно втрое меньше, чем на российских судах в Южно-Курильском районе. Данное обстоятельство вызвало недоумение у рецензента из «Вопросов

рыболовства». Нам же такая разница представляется вполне закономерной. Имеется достаточно наблюдений, показывающих, что плотность распределения морских птиц в летний и осенний периоды в удалённых открытых водах Северной Пацифики, где работал японский флот, существенно ниже, чем в акваториях, расположенных ближе к суше (Шунтов 1972, 1988, 1998; Kuroda 1991; Gould, Piatt 1993; Ogi *et al*. 1993). Для сравнения добавим, что в промысловом районе, примыкающем к северной границе Южно-Курильского, на японском дрифтерном промысле лососей в 1990-е годы средневзвешенное значение относительной смертности птиц было 2.69 ос./км сетей (Artyukhin, Burkanov 2000).

Таблица 2. Характеристика промысловой активности дрифтерного флота на промысле кальмара Бартрама в Южно-Курильской рыболовной зоне РФ и экспертные оценки смертности птиц в сетях в годы его проведения (1997-2011)

Параметр	1997	1998	1999	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2011	В среднем
По данным Е.В.Слободского и А.А.Байталюка (2012)												
Кол-во судов	2	7	3	1	4	2	5	7	3	2	2	3
Кол-во судо-суток на лову	48	204	39	14	34	38	105	276	39	34	68	82
Улов кальмара, т	338	1035	147	101	189	314	728	1233	148	242	377	441
Оценка смертности птиц, особи												
M (среднее значение)	1433	4388	623	428	801	1331	3087	5228	628	1026	1598	1870
SE (ошибка среднего)	507	1553	221	152	284	471	1092	1850	222	363	566	662
По данным отраслевой системы «Мониторинг»												
Кол-во судов	–*	7	3	1	5	3	4	4	–	1	2	3
Кол-во судо-суток на лову	–	127	61	3	102	68	91	192	–	12	67	80
Улов кальмара, т	–	807	191	19	453	464	1256	936	–	94	368	510
Оценка смертности птиц, особи												
M	–	3422	810	81	1921	1967	5325	3969	–	399	1560	2161
SE	–	928	220	22	521	534	1444	1076	–	108	423	586

* Нет данных.

Экспертные оценки, выведенные двумя способами на основе данных об уловах кальмара и средневзвешенном значении частоты прилова (табл. 2), показывают, что уровень гибели птиц в сетях повышался в годы наибольшей активности промыслового флота и в среднем за сезон составлял порядка 2000 особей. У нас нет информации о видовом составе погибших птиц. По наблюдениям второго автора, самыми мас-

совыми птицами, кормящимися у дрейфующих сетей, были глупыш *Fulmarus glacialis* и серый буревестник *Puffinus griseus*, а также два вида альбатросов – темноспинный *Phoebastria immutabilis* и черноногий *Phoebastria nigripes*. По данным судовых учётов в ноябре-декабре 1986 года (Шунтов 1988), в Южно-Курильской рыболовной зоне во внешней акватории ИЭЗ, где концентрировался отечественный дрифтерный флот, не представляли редкости ещё несколько ныряющих видов морских птиц, которые особенно часто попадают в плавные сети: тонкоклювый буревестник *Puffinus tenuirostris*, кайры *Uria aalge*, *Uria lomvia* и топорок *Lunda cirrhata*. Упомянутые в начале нашего сообщения наблюдения о гибели «800 глупышей и 13 бакланов» (Slobodskoi, Kravchenko 1993), видимо, не совсем точны: за «бакланов», скорее всего, принимали альбатросов, а среди «глупышей» с большой долей вероятности были и буревестники. Достоверно установлена гибель в сетях только трёх видов трубконосых, имевших на ногах кольца, благодаря которым мы впоследствии через национальные центры кольцевания установили видовую принадлежность и происхождение этих птиц (табл. 3).

Таблица 3. Сведения об окольцованных птицах, обнаруженных в сетях на дрифтерном промысле кальмара Бартрама в Южно-Курильском районе

Судно/ Наблюдатель	Вид птицы	Дата находки	Место находки	Номер кольца	Дата и место кольцевания
Шумшу-107/ К.А.Карякин	*Puffinus griseus*	22.10.1998	41°13.3’ с.ш., 149°34.3’ в.д.	Z-34477	3.04.1998, остров Путохину, Новая Зеландия
Кадет-701/ А.Старовойтов	*Phoebastria immutabilis*	31.10.1998	41°44.7’ с.ш., 147°27.3’ в.д.	1307-69973	12.06.1995, остров Сэнд, атолл Мидуэй, Гавайи, США
Кадет-701/ А.Старовойтов	*Phoebastria immutabilis*	11.11.1998	40°35.5’ с.ш., 147°30.9’ в.д.	1307-91869	17.07.1996, остров Вайл-Скейт, атолл Френч-Фригат-Шолс, Гавайи, США
Кадет-701/ Г.А.Шевцов	*Phoebastria immutabilis*	15.09.1999	44°49.0’ с.ш., 149°09.0’ в.д.	1517-22612	23.05.1999, остров Сэнд, атолл Мидуэй, Гавайи, США
Мерак/ К.А.Карякин	*Phoebastria nigripes*	1.10.2002	41°06.6’ с.ш., 149°11.5’ в.д.	13B0661	18.05.2002, остров Торисима, архипелаг Идзу, Япония
Мерак/ К.А.Карякин	*Phoebastria nigripes**	5.10.2002	41°24.1’ с.ш., 149°44.6’ в.д.	1517-50324	11.06.2001, остров Грин, атолл Куре, Гавайи, США
Нет данных/ Е.В.Слободской	*Phoebastria immutabilis*	Нет данных	Южно-Курильский район	1517-51049**	1.06.2003, остров Терн, атолл Френч-Фригат-Шолс, Гавайи, США

* В этот день в сетях было обнаружено 3 альбатроса, в том числе окольцованный.

** Кроме стандартного металлического кольца птица имела пластиковое кольцо красного цвета с номером K149.

Общая величина смертности морских птиц за весь период проведения российского промысла кальмара Бартрама плавными сетями чуть превышает 20 тыс. особей (табл. 2). Для 15-летнего периода его существования это относительно немного, если сравнить с другими дрифтерными промыслами в Северной Пацифике с 1970-х годов (Northridge

1991; DeGange *et al*. 1993; Ogi *et al*. 1993; Zidelis *et al*. 2013). Однако в случае полного освоения рекомендуемого допустимого улова в 70 тыс. т с большой вероятностью можно было ожидать ежегодной гибели до 300 тысяч морских птиц, в связи с чем К.А.Карякин считал, что при организации крупномасштабного промысла кальмара Бартрама необходимо ориентироваться на лов с использованием альтернативных орудий лова – автоматических кальмароловных лебёдок, а дрифтерные сети использовать ограничено для изучения состава и динамики запасов ихтиоцена эпипелагиали Южно-Курильского района. К счастью, его опасения не подтвердились. Дрифтерный лов кальмара Бартрама не получил развития и сам собою прекратился, в отличие от морского промысла лососей, который под ширмой научно-исследовательского лова превратился в широкомасштабный промышленный, после чего понадобилось несколько лет усилий, чтобы добиться моратория на применение дрифтерных сетей в российских водах (Вахрин 2014).

Литература

Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Никулин В.С. 2010. *Прилов морских птиц и млекопитающих на дрифтерном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана*. М.: 1-264.

Вахрин С.И. 2014. *Хроника неоконченной войны. Дрифтерному промыслу – НЕТ!* Петропавловск-Камчатский: 1-196.

Карякин К.А. 2009а. Новые встречи белоспинного альбатроса *Phoebastria albatrus* – случайность или закономерность? // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы 10-й международ. науч. конф*. Петропавловск-Камчатский: 354-357.

Карякин К.А. 2009б. Характеристика рыб прилова при мониторинговых исследованиях кальмара Бартрама *(Ommastrephes bartramii)* в Южно-Курильском районе // *Вопросы рыболовства* **10**, 4: 774-782.

Карякин К.А. 2010. Наблюдения белоспинных альбатросов *Phoebastria albatrus* в тихоокеанских водах Южных Курильских островов весной 2010 г. // *Биология и охрана птиц Камчатки* **9**: 110.

Новиков Ю.В., Слободской Е.В., Шевцов Г.А. 2007. Влияние океанологических условий на распределение и биологические особенности массовых видов кальмаров в Южно-Курильском районе // *Океанология* **47**, 2: 259-265.

Слободской Е.В., Байталюк А.А. 2012. Перспективы промысла кальмара Бартрама *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821) в Южно-Курильском районе // *Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление. Материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летнему юбилею ФГУП «Камчатнирро»*. Петропавловск-Камчатский: 217-221.

Шунтов В.П. 1972. *Морские птицы и биологическая структура океана*. Владивосток: 1-378.

Шунтов В.П. 1988. Численность и распределение морских птиц в восточной части Дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период. Сообщение 2: Птицы тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // *Зоол. журн*. **67**, 11: 1680-1688.

Шунтов В.П. 1998. *Птицы дальневосточных морей России*. Владивосток, 1: 1-423.

Artyukhin Y.B., Burkanov V.N. 2000. Incidental mortality of seabirds in the drift net salmon fishery by Japanese vessels in the Russian Exclusive Economic Zone, 1993-1997 // *Seabirds of the Russian Far East*. Ottawa: 105-115.

DeGange A.R., Day R.H., Takekawa J.E., Mendenhall V.M. 1993. Losses of seabirds in gill nets in the North Pacific // *The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific*. Ottawa: 204-211.

DeGange A.R., Forsell D.J., Jones L.L. 1985. *Mortality of seabirds in the high-seas Japanese salmon mothership fishery, 1981-1984*. Unpublished Report. Anchorage: 1-52.

Gould P.J., Piatt J.F. 1993. Seabirds of the central North Pacific // *Status, ecology and conservation of marine birds of the North Pacific*. Ottawa: 27-38.

Johnson D.H., Shaffer T.L., Gould P.J. 1993. Incidental catch of marine birds in the north pacific high seas driftnet fisheries in 1990 // *International North Pacific Fisheries Commission Bull*. **53** (III): 473-483.

Kuroda N. 1991. Distributional patters and seasonal movements of Procellariiformes in the North Pacific // *J. Jamashina Inst. Ornithol*. **23**, 2: 23-84.

Northridge S.P. 1991. *Driftnet fisheries and their impacts on non-target species: A worldwide review*. FAO Fisheries Technical Paper 320. Rome: 1-115.

Ogi H. 2008. International and national problems in fisheries seabird by-catch // *J. Disaster Research* **3**, 3: 187-195.

Ogi H., Yatsu A., Hatanaka H., Nitta A. 1993. The mortality of seabirds by driftnet fisheries in the North Pacific // *International North Pacific Fisheries Commission Bull*. 53 (III): 499-518.

Slobodskoi Ya.V., Kravchenko N.Ye. 1993. Species composition of catches during driftnet fishing for neon flying squid *(Ommastrephes bartrami)* in the Southern Kuril Islands // *International North Pacific Fisheries Commission Bull*. 53 (III): 313-314.

Yatsu A., Hiramatsu K., Hayase S. 1993. Outline of Japanese squid driftnet fishery with notes on the by-catch // *International North Pacific Fisheries Commission Bull*. 53 (I): 5-24.

Zydelis R., Small C., French G. 2013. The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review // *Biol. Conserv*. **162**: 76-88.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1559-1563*

О залётах белого аиста *Ciconia ciconia* в Северную Осетию

Ю.Е.Комаров

Юрий Евгеньевич Комаров. Северо-Осетинский государственный природный заповедник, ул. Чабахан Басиевой, д. 3, кв. 3, г. Алагир, Северная Осетия, Россия, 363245.
E-mail: borodachyu.k@mail.ru

Поступила в редакцию 19 марта 2019

На Северном Кавказе наметились два географических района – Западный и Восточный Кавказ – где отмечали белых аистов *Ciconia ciconia* на гнездовье. На Нижнем и Среднем Дону (Петров 1990) аисты стали регулярно встречаться со второй половины 1970-х годов (одиночки, холостые птицы). В конце 1970-х белые аисты найдены здесь на гнездовании (Белик и др. 1989), но к концу 1980-х годов они исчезли. В начале 1990-х годов начался новый подъём численности аистов в

Ростовской области (Белик 1991), но на гнездовании отмечались лишь единичные пары (Динкевич 2014). Довольно часто белые аисты встречаются во время миграций (возможно, и из этой популяции) вдоль восточного побережья Чёрного моря (Лебедева 1979; Тильба 1998).

На Центральном Кавказе, в Кабардино-Балкарии, по материалам Х.Т.Моламусова (2017) белый аист в 1950-годы был исключительно пролётным видом. Его встречали как весной, так и осенью. Например, Л.Б.Бёме (1926) отметил встречу птиц весной 1921 года у Пятигорска.

В Дагестане белые аисты гнездились единичными парами (Маматашева, Умаханова 2000). В настоящее время здесь гнездится ориентировочно 10-15 пар (Джамирзоев и др. 2009). На ежегодных пролётах аисты встречаются не часто, например, весной отмечаются единичные пролётные особи, а осенью очень редко пролетает до 10-15 птиц (Г.Джамирзоев, устн. сообщ.).

В Чеченской республике (Гизатулин 2007) аисты ежегодно отмечаются на пролётах (до 30-40 птиц) и предположительно гнездятся.

На территории Республики Северная Осетия – Алания белый аист – редкий залётный вид. За всю историю активных орнитологических наблюдений (1900-2018 годы) эти птицы встречались здесь всего несколько раз. Л.Б.Бёме (1926) отмечал их на пролёте под Владикавказом в сентябре 1916 года и начале октября 1921 года. Продолживший дело отца Р.Л.Бёме также отмечал белых аистов как редко залётных в Северной Осетии (Бёме 1958). В середине 1960-х годов небольшую группу этих аистов, содержащую около 20 птиц, встретил на полях предгорий у селения Майрамадаг охотник Р.Д.Каупуш.

Рис. 1. Белый аист *Ciconia ciconia* у дороги между селениямим Гизель и Майрамадаг. 26 апреля 2016. Фото Ю.Шубина.

После длительного перерыва в наблюдениях в Северной Осетии отмечены следующие встречи белых аистов. 4 мая 1990 на поле у Чёрной речки, недалеко от селения Гизель, замечен один белый аист. Птица кормилась. 9 сентября 1994 у трассы Алагир–Ардон на верхушке столба ЛЭП сидели два белых аиста. Одна птица держалась 26 апреля 2016 на луже у дороги между селениями Гизель и Майрамадаг. Этот аист был сфотографирован Ю.Шубиным (рис. 1)*.

Последняя встреча белых аистов произошла на картофельном поле у селения Чермен. 27 августа 2018 группа из 10 птиц две недели держалась в поле (рис. 2). Они ходили за трактором, производящим копку картофеля и что-то выбирали из разрыхлённой почвы. Вместе с ними кормился и один молодой чёрный аист (рис. 3).

Рис. 2. Белые аисты *Ciconia ciconia* кормятся на поле. Окрестности селения Чермен. Северная Осетия. 27 августа 2018. Фото Д.Шевцова.

Скорее всего, в Северную Осетию залетают белые аисты с запада – из Ростовской, Волгоградской областей и Краснодарского края, где в настоящее время гнездится до 40 пар этого вида (Динкевич 2014; Чернобай 2017; Гожко, Лохман 2017). Восточная же часть северокавказской популяции белого аиста малочисленна (10-15 гнездящихся пар) и залёты птиц с этой стороны в Северную Осетию маловероятны. Сообщения о гнездовании белого аиста в иных местах (Чечня, Ингушетия – Гизатулин 2007) – возможно, пример кратковременных выселений отдельных пар за пределы основной гнездовой области.

* . http://ok.ru/profile/559624003698/album

Рис. 2. Молодой чёрный *Ciconia nigra* и белый *C. ciconia* аисты. Окрестности селения Чермен. Северная Осетия. 27 августа 2018. Фото Д.Шевцова.

Встречи белых аистов в Северной Осетии могут указывать также на существование транскавказского пролётного пути этих птиц по предгорьям с запада на восток и с выходом на западно-каспийскую пролётную трассу, а возможно, и через кавказский перешеек.

Литература

Бёме Л.Б. 1926. Птицы Северной Осетии и Ингушии (с прилегающими районами) // *Учён. зап. Сев.-Кавказ. ин-та краеведения* **1**: 175-274.

Бёме Р.Л. 1958. Птицы Центрального Кавказа // *Учён. зап. Сев.-Осетин. пед. ин-та* **23**, 1: 111-183.

Белик В.П., Ветров В.В., Нечаев И.Б., Нечаев В.Б. 1989. К орнитофауне низовий Северного Донца // *Орнитологические ресурсы Северного Кавказа: Тез. докл. науч.-практ. конф*. Ставрополь: 13-18.

Белик В.П. 1991. К расселению и экологии белого аиста на Дону // *Кавказ. орнитол. вестн.* **1**: 10-18.

Гожко А.А., Лохман Ю.В. 2017. Белый аист // *Красная книга Краснодарского края. Животные*. 3-е изд. Краснодар: 522-523.

Гизатулин И.И. 2007. Белый аист // *Красная книга Чеченской республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных*. Грозный.

Динкевич М.А. 2014. Белый аист // *Красная книга Ростовской области*. Т. 1 (Животные). Ростов-на-Дону: 175.

Джамирзоев Г.С., Маматаева В.Ф., Умаханова Т.К. 2009. Белый аист // *Красная книга Республики Дагестан*. Махачкала.

Лебедева М.Н. 1979. Миграции европейского белого аиста по данным кольцевания в СССР // *Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: аистообразные-пластинчатоклювые*. М.: 18-27.

Маматаева В.Ф., Умаханова Т.К. 2000. Распространение и гнездование белого аиста в Бабаюртовском районе республики Дагестан // *Белый аист в России: дальше на восток*. Калуга: 184-186.

Моламусов Х.Т. 2017. *Птицы Кабардино-Балкарии. Неворобьиные: фрагменты дис. … канд. биол. наук*. Ростов-на-Дону; Таганрог: 1-120.

Петров В.С. 1990. О некоторых редких птицах Ростовской области. Сообщение 1 // *Редкие, малочисленные и малоизученные птицы Северного Кавказа: Материалы докл. науч.-практ. конф.* Ставрополь: 69-74.

Тильба П.А. 1998. Пролёт белого аиста в Российском Причерноморье // *Кавказ. орнитол. вестн.* **10**: 133-134.

Чернобай В.Ф. 2017. Белый аист // *Красная книга Волгоградской области*. Т. 1 (животные). Волгоград: 125.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1563-1568*

Случаи полигинии у зарянки *Erithacus rubecula* в Карелии

В.Б.Зимин

*Второе издание. Первая публикация в 1988**

В течение 1978-1986 годов в юго-восточном Приладожье было исследовано 326 гнёзд зарянки *Erithacus rubecula*. На 197 гнёздах отловлены и окольцованы обе взрослые птицы, на 37 – по одной. До 1986 года зарянку относили здесь к строго моногамным птицам. Считалось, что препятствиями к развитию полигинии у этого вида служат: резкое снижение внешних проявлений половой активности самцов после завершения кладки их самками (хотя, если судить по размерам клоакального выступа, способность к спариванию самцы сохраняют в течение всего репродуктивного периода), строгая территориальность и высокая степень занятости самцов в воспитании выводков в период от вылета из гнёзд до приобретения птенцами самостоятельности. Последнее особенно чётко проявляется при совмещении первого и второго циклов размножения, когда вторые кладки завершаются ещё до или сразу после вылета птенцов первых выводков, и самки приступают к насиживанию.

Если судить по данным кольцевания, повторным отловам и визуальной регистрации меченых зарянок, получается, что от прилёта до отлёта с родины они занимают ограниченную территорию радиусом до 60-100 м. В наиболее благоприятных биотопах соседние гнёзда располагались не ближе 40 м друг от друга. Вторые гнёзда маркированных пар размещались на расстоянии 5-80 м от первых. Эти данные, а также визуальные наблюдения за взаимоотношениями соседей свидетельствуют о строгой привязанности зарянок к занятой с весны и охраняе-

* Зимин В.Б. 1988. Случаи полигинии у зарянки (*Erithacus rubecula* L.) в Карелии // *Фауна и экология наземных позвоночных*. Петрозаводск: 23-28.

мой территории. Прочность связи с ней нарушается лишь ранней весной в период резких похолоданий, когда птицы вынуждены вылетать на ближайшие (до 500 м) полуоткрытые, лучше прогреваемые участки леса или к ручьям, а также после разорения гнёзд. После гибели кладки или птенцов все самки, а в отдельных случаях и самцы, покидали свои участки и на обследуемой территории (0.5-1×8 км) ни разу повторно гнездящимися не обнаружены. Одна самка через 40 дней после гибели птенцов найдена линяющей в 1.5 км от гнезда.

Таким образом, отсутствие внешних проявлений половой активности у самцов зарянки, самки которых завершили кладку, должно выполнять роль барьера для развития разновременной полигинии, а строгая территориальность – политерриториальной. Тем не менее, в 1986 году на стационаре Маячино в юго-восточном Приладожье у зарянки впервые были зарегистрированы два случая бигамии, выявленные при отлове меченых особей на гнёздах.

В 1986 году плотность гнездового населения зарянки при первом цикле размножения была 83.3 пар/км^2, при втором – 60 пар/км^2. Так как часть пар появилась здесь только во второй половине репродуктивного периода, то за вычетом пар, потерявших кладку или птенцов при первом размножении (они уходят со стационара, см. выше), за весь сезон на обследуемой площади гнездилась 91 пара на 1 км^2. Это максимальный показатель за годы наблюдений в южной Карелии. Другой особенностью гнездового сезона 1986 года были сравнительно ранние и дружные сроки начала размножения, которое в целом прошло при благоприятных погодных условиях и достаточно успешно. Около 40% гнездовых пар зарянок вывели птенцов дважды, что вдвое ниже максимального значения этого показателя для южной Карелии.

Возрастной состав полигиничных семей оказался одинаковым: самцы и их «первые» самки были годовалыми, а обе «вторые» самки принадлежали к старшей возрастной группе (более 2 лет).

Чтобы понять, в каких условиях формировались полигиничные семьи, можно рассмотреть особенности размещения по территории и сроки размножения не только каждой семьи, но и ближайших соседей. Сделать это оказалось возможным потому, что вся территория стационара Маячино поделена визирами на квадраты 50×50 м, благодаря чему достигается определённая точность в картировании гнёзд и перемещений меченых особей. На участке с полигинией все гнездовые пары зарянок, кроме одной, были помечены цветными и алюминиевыми кольцами при отлове на гнёздах. Сроки гнездования и примерное месторасположение гнезда неокольцованной пары зарянок были установлены после отлова слётка из выводка (рис. 1 и 2).

Первая полигиничная группа и её окружение. Из приведённых на схемах данных можно заключить, что самка ХВ-725908, «вторая» по

положению в семейном трио, гнездилась в окружении 8 пар зарянок, причём гнёзда большинства из них размещались значительно ближе (в 50-120 м), чем у её полигиничного избранника (240 м). Гнездо № 82 находилось на пути полигиничного самца к участку его «второй» самки и было определённым препятствием, которое он каким-то образом вынужден был обходить (агрессивность самцов зарянки при охране собственной территории общеизвестна) (рис. 1).

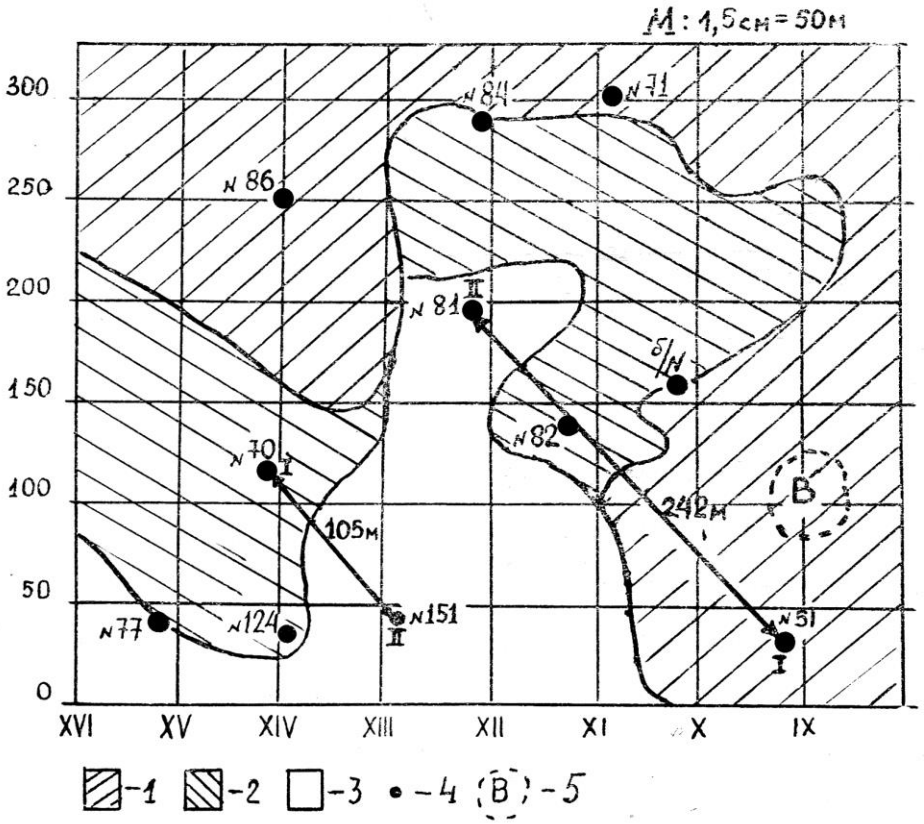


Рис. 1. Схема размещения гнёзд моно- и полигиничных семей зарянки.
1 – спелые преимущественно еловые леса, 2 – елово-лиственные молодняки, 3 – сосново-лиственные молодняки, 4 – место размещения и номер гнезда, 5 – место первой встречи неокольцованного выводка. Прямыми линиями соединены гнезда «первых» (I) и «вторых» (II) самок полигиничных самцов и указано расстояние между ними (м). По оси абсцисс – порядковые номера визира: по оси ординат – расстояние от нулевой отметки визира (м).

В период готовности «второй» самки к спариванию фактически только её полигиничный партнёр был относительно «свободен» – его первая избранница закончила кладку и приступила к насиживанию. Все остальные самцы интенсивно кормили самок, строивших гнёзда (№№ 82, 86) или откладывавших яйца (№№ 70, 71, 84, б/н, выводок). В принципе партнёром самки ХВ-725908 мог стать и другой полигиничный самец ХВ-725435, но в его первом гнезде (№ 70) откладка яиц проходила в те же сроки, что и у самки ХВ-725908, а во втором – спустя две недели.

Вторая полигиничная группа сформировалась чуть позднее. «Вторая» самка начала кладку в период, когда в гнёздах трёх окружавших её моногамных семей зарянок и в гнезде её полигиничного партнёра

шло насиживание, т.е. все ближайшие к гнезду № 151 самцы имели примерно равные шансы стать избранниками самки XB-725954. Но, как и в первом случае, она предпочла не самого ближнего самца, так что между их гнездовыми участками размещалась территория самца гнезда № 124, которого мы постоянно регистрировали в непосредственной близости от гнезда № 151.

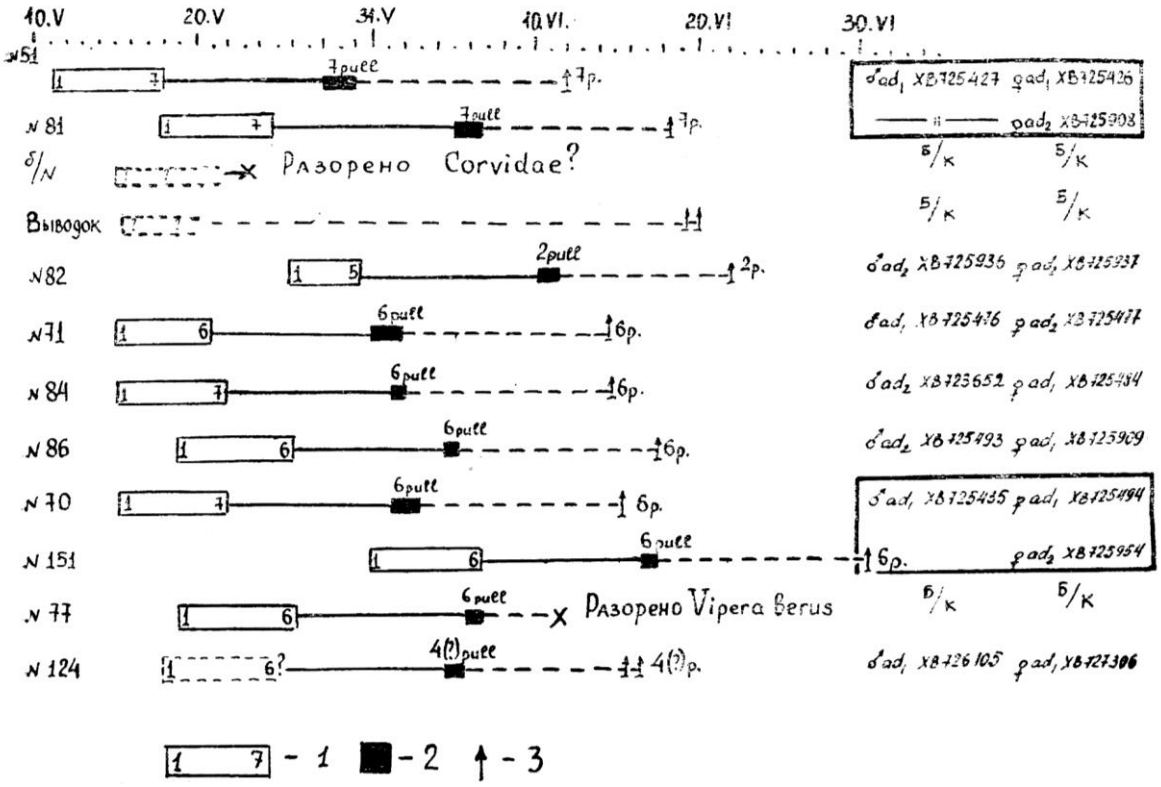


Рис. 2. Схема размножения полигиничных (в рамке) и моногамных семей зарянок.
1 – дата начала откладки и число отложенных яиц, 2 – дата вылупления и число вылупившихся птенцов, 3 – дата вылета из гнезда и число слётков. Верхняя графа – календарь, № 81 – номер гнезда, ad_1 – птица в возрасте 1 года, ad_2 – птица в возрасте 2 лет и старше, XB-725908 – серия и номер кольца, б/к – взрослые особи без колец. Сплошная линия – период насиживания, пунктирная – период выкармливания птенцов.

Самцы зарянок интенсивно кормят самок в период подготовки к размножению и во время откладки яиц. От момента начала постройки гнезда и до окончания кладки они неотступно следуют за самками, постоянно издающими цыкающие, подобные птенцовым позывам звуки, стимулирующие самца к поискам корма. Насиживающие самки получают корм от самцов примерно раз в 40-60 мин, а также во время перерывов в инкубации, когда самцы сопровождают их. В этот период самцы имеют достаточно свободного времени, чтобы «вторая» самка могла принять их за холостых особей. Позднее, после вылупления птенцов, существенным барьером к образованию полигиничных семей становится высокая активность самцов в кормлении потомства. При бициклии и совмещении первого и второго циклов размножения самцы воспитывают выводки практически без участия самок, целиком занятых насиживанием вторых кладок.

Гнезда «первых» самок в полигиничных семьях размещались в предпочитаемых зарянками стациях – ельнике-черничнике с обилием ветровала и ельнике приручейном. Один из участков зарянки занимали ежегодно, а другой – 7 сезонов из 8. «Вторые» самки гнездились в прореженных сосново-лиственных жердняках, населенных с гораздо меньшей плотностью и имеющих второстепенное значение как гнездовые стации. Участок с гнездом № 81 зарянки заселяли до этого только один сезон, а с гнездом № 151 – впервые за 8 лет, т.е. «вторые» по статусу в полигиничных семьях самки заняли далеко не лучшие гнездовые территории, хотя были птицами старшей возрастной группы, выбирающими, как правило, оптимальные для гнездования стации. Учитывая также определённое запаздывание этих самок с началом кладки, можно предположить, что обе они, потерпев неудачу в начале размножения за пределами контролируемой нами территории, появились на стационаре после того, как распределение гнездового населения зарянок по территории было завершено.

Во всех гнёздах полигиничных семейных групп зарянок размножение прошло успешно. Самки одной группы отложили по 7 яиц и выкормили 14 птенцов, во второй – из 13 яиц вылупилось и вылетело из гнёзд 12 птенцов.

В Карелии, однако, 40-80% гнездовых пар зарянок за лето выкармливают по два выводка, и здесь наметились существенные различия в общей результативности размножения самок, занимающих в полигиничных семьях разное положение. Оказалось, что «вторые» самки ограничились воспитанием только одного выводка, тогда как обе «первые» выкормили и дополнительные выводки по 5 птенцов.

Об участии самцов в вождении выводков наблюдений немного. По цветным кольцам установлено, что самка гнезда № 151 после вылета птенцов увела их на территорию соседней пары зарянок, и с этого момента самец целиком переключился на воспитание выводка своей «первой» самки, которая начала вторую кладку, когда её птенцам было 19 дней. Выводок самки гнезда № 81 был обнаружен вне постоянно контролируемой площади лишь в самом конце периода вождения. Тревожилась около него только самка. Можно предполагать, однако, что самец всё же принимал какое-то участие в воспитании птенцов этой самки, потому что его «первая» партнёрша начала строить новое гнездо, когда птенцам было 10 дней. Но затем произошла существенная задержка – первое яйцо второй кладки появилось в гнезде спустя три недели, когда птенцы были уже в возрасте 31 сут. Для местных зарянок такой большой промежуток между двумя циклами не характерен – многие из них начинают вторые кладки ещё до вылета птенцов из гнёзд или в первые дни вождения выводков, в среднем – при птенцах в возрасте около 16 дней.

Как и для большинства воробьиных птиц, для зарянок в Карелии выявлено довольно резкое снижение величины кладки от начала к концу репродуктивного периода. В связи с этим обращают на себя внимание близкие к поздним даты начала дополнительных кладок у «первых» самок в полигиничных семьях, они отложили на одно яйцо меньше, чем большинство самок в моногамных семьях в 1986 году.

Таким образом, в целом на долю полигиничных самцов зарянки за сезон размножения пришлось по 18 и 19 слётков, тогда как моногамные семьи в лучшем случае воспитывают по 13-15, чаще – по 12 птенцов. Но если образование полигиничных семей у зарянок всегда исключает летнее, дополнительное гнездование «вторых» самок и его задержку и соответственное снижение величины выводка у «первых», то, следовательно, полигиния ограничивает потенциальный вклад птиц этого вида в воспроизводство популяции. Без указанных ограничений полигамная семья должна была за репродуктивный сезон воспитать не по 18-19 птенцов, а по 25-27.

Очевидно, размножение в полигиничных группах зарянок проходит энергетически более напряжённо, так как самцы ни один из выводков, а также самок не обеспечивают пищей в полной мере. «Вторые» самки докармливают выводки без или при незначительном участии самцов, и поэтому повторное доразвитие яичников и яйцевода у них энергетически не обеспечено. В какой-то мере при ослабленной активности самца это отражается и на «первых» самках, у которых не может быть совмещения первого и второго циклов размножения, а промежуток между ними увеличивается.

Если данные предположения верны, то они могут объяснить, почему в условиях дефицита времени на размножение и линьку, характерного для птиц северных широт, у птиц с бициклическим размножением полигиния встречается так редко. У зарянок в южной Карелии из 210 гнёзд, на которых отловлены обе взрослые особи или самцы, полигиния отмечена лишь дважды (0.95%).

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1569-1588*

Нейробиологические закономерности происхождения наземных позвоночных

С.В.Савельев

*Второе издание. Первая публикация в 2008**

Особенности филогенетических изменений нервной системы

Исследования А.Н.Северцовым (1935, 1945) закономерностей эволюции позвоночных были построены на анализе способов филогенетических изменений органов. Для сравнительно-морфологического анализа нервной системы важнейшей теоретической находкой А.Н.Северцова является принцип субституции функций. Он реализуется в управляющих центрах нервной системы позвоночных при замене плавания передвижением на рычажных конечностях, смене жаберного дыхания на лёгочное и во многих других случаях. Принцип субституции функций относительно хорошо разработан для анализа эволюции элементов скелета и поперечнополосатой мускулатуры. Однако при его использовании для изучения нервной системы могут быть получены очень интересные результаты. Это связано с тем, что в нервной системе как при идиоадаптации, так и при ароморфозах происходит гетеротопная субституция функций нервных центров. Во время этих изменений первичные функциональные центры мозга не утрачиваются, как при гомотопной субституции, а просто изменяют свои функции. Поэтому можно считать, что субституция функций в нервной системе является одним из основных принципов эволюционного прогресса, поскольку в ней максимально реализован принцип мультифункциональности. Введённый в практику эволюционно-морфологических исследований А.Дорном и развитый А.Н.Северцовым (1945) принцип позволяет в полной мере использовать нервную систему для реконструкции ключевых ароморфозов позвоночных.

С этих эволюционных позиций предпринята попытка анализа изменения строения нервной системы современных и вымерших позвоночных при переходе к наземному существованию. Конечно, трудно ожидать, что сравнительный анализ мозга современных амфибий и первичноводных позвоночных даст ответы на все интригующие вопросы этой обширной проблемы. При выходе на сушу у позвоночных сформировались конечности, лёгочное дыхание, специализированные покровы

* Савельев С.В. 2008. Нейробиологические закономерности происхождения наземных позвоночных // *Журн. общ. биол.* **69**, 2: 118-129

и ряд других признаков, позволивших архаичным тетраподам перейти к наземному существованию. Этот ароморфоз привёл к крупным морфологическим перестройкам как в центральной, так и в периферической нервной системе. Глубоким изменениям подверглась зрительная, слуховая и вестибулярная системы. Столь обширные морфофункциональные перестройки анализаторного и эффекторного аппаратов нервной системы не могли произойти за короткий промежуток времени и вне особой переходной среды. Они были особенно необходимы для качественных изменений, поскольку гетеротопная субституция происходила без утраты основных неврологических приобретений первичноводных предков амфибий.

Поэтому, исходя из принципов филогенетических изменений органов, предложенных А.Н.Северцовым (1950), необходимо предположить существование стабильной переходной среды между водой и наземным существованием. Именно в переходной среде могла постепенно эволюционировать нервная система и сформироваться сложный набор инстинктов, нехарактерных для первичноводных животных. Это предположение подтверждается преобладанием инстинктов в поведении даже наиболее высокоорганизованных амфибий. Оно основано на врождённых стереотипах, которые могут быть лишь незначительно изменены в результате индивидуального развития конкретного животного.

Проблемы адаптации позвоночных при выходе на сушу

Выход на сушу остаётся одним из самых значимых событий в истории позвоночных. В результате многочисленных исследований этого вопроса сложилась более или менее общепринятая схема, объясняющая пути происхождения наземных позвоночных от архаичных мясистолопастных Sarcopterygii (Milner 1988; Lombard, Sumida 1992; Воробьёва 1977, 2004). Надо отметить, что современные латимерии *Latimeria chalumnae* и *L. menadoensis* плохо подходят для реконструкции строения мозга наземных позвоночных. Их передний мозг эвертирован, а другие отделы центральной нервной системы несут на себе следы необратимой специализации (Millot, Anthony 1966). Вполне возможно, что адаптивная специализация мозгового представительства органов чувств возникла вторично, но эверсия переднего мозга остаётся тупиковым вариантом развития и не может служить исходной конструкцией для мозга амфибий.

Следует рассмотреть основные предположения о происхождении наземных позвоночных, которые остаются неизменными на протяжении последнего столетия. Их можно сформулировать в виде набора «морфологических аксиом», используемых для эволюционных построений.

Первая аксиома гласит, что у рыбообразных предков амфибий были

лёгкие, которые возникли и сформировались ещё в воде. Они представляли собой довольно развитый орган, позволявший дышать атмосферным воздухом. По мнению большинства авторов, лёгкие возникли как адаптация к жизни в бедных кислородом и пересыхающих водоёмах. Они развивались параллельно с жаберным аппаратом и постепенно брали на себя основные функции дыхания.

Вторая аксиома говорит о том, что мясистые плавники также сформировались у кистеперых предков амфибий в воде. Они только несколько усовершенствовались при выходе на сушу и во время ползания от одного водоёма к другому.

Третья аксиома заключается в том, что сенсорные системы, водный баланс и мозг адаптировались к наземному существованию весьма постепенно и одновременно. Основным аргументом в пользу такой точки зрения является длительность этих событий и постепенность преобразований органов и систем.

Таким образом, реконструированные события выхода позвоночных на сушу выглядят следующим образом. Довольно крупные, длиной около 1 м, кистеперые рыбы обитали в хорошо прогреваемых мелких водоёмах. У них возникли лёгкие, которые позволяли дышать атмосферным воздухом, и мясистые плавники, которые выполняли функции конечностей. К моменту пересыхания мелких водоёмов уже все основные адаптивные изменения в организме рыб произошли, что и позволило им выйти на сушу.

Появление предков наземных тетрапод в прибрежной зоне – один из наиболее проблематичных вопросов филогении позвоночных. Крупным рыбам трудно найти пищу на мелководье, куда их необходимо поместить для выработки адаптивных приспособлений к наземному образу жизни. По поводу доступной пищи в прибрежных районах девона единого мнения нет. С одной стороны, предполагают, что животной пищи на земле было мало для предков амфибий, поскольку насекомые широко распространились только в позднем карбоне. С другой стороны, по мнению некоторых авторов (Panchen 1967, 1977), в то время уже имелось несколько групп беспозвоночных, которые могли обеспечить полноценное питание мясистолопастных. Однако большинство авторов склоняются к тому, что предки амфибий питались преимущественно рыбой в воде (Шмальгаузен 1964; Кэрролл, 1992). Чтобы избежать очевидных противоречий, обычно допускают разнообразные «счастливые случайности». Например, выбрасывание рыбы на берега водоёмов. Следом за этой рыбой должны были выбегать голодные предки наземных позвоночных. По неясным причинам пища «выбрасывается», а её потребители остаются в тех же мелких водоёмах в безопасности. Казалось бы, наоборот, оказавшись в мелкой воде с недостатком пищи и малым количеством растворенного кислорода, животное начи-

нает подвергаться дополнительной опасности, поскольку лишается свободы передвижения и понижает свой метаболизм. Действительно, если в открытой воде животное может свободно двигаться в любом из трёх измерений, то на мелководье его подвижность резко ограничена. Иначе говоря, пока не установлена явная причина концентрации предков наземных позвоночных на мелководье.

Таких причин может быть несколько. С одной стороны, наиболее важный фактор – пища. Если её много, то миграция хищников обеспечена. С другой стороны, среда обитания пищи должна быть сразу доступна хищникам, иначе никакая адаптация в несколько миллионов лет им не поможет. Хищники могут только следовать за миграцией пищи, а не адаптироваться к условиям, о которых они ещё «не знают», будет там пища или нет. Кроме того, сами хищники должны быть хорошо защищены. В противном случае их движение за пищей не приведёт к отдалённым филогенетическим результатам. На мелководье эти условия соблюсти невозможно, что ставит под сомнение модель «прибрежного» происхождения наземных позвоночных.

Другая проблема общепринятой модели происхождения амфибий связана с адаптацией органов дыхания мясистолопастных к условиям наземного существования. Если предковые формы наземных позвоночных всё же стали по загадочным причинам жить на мелководье, то стимуляция формирования лёгких объясняется невысокой концентрацией кислорода в прогреваемой воде. Этот тезис вызывает сомнения, поскольку количество кислорода, растворённого в морской воде, при повышении температуры уменьшается незначительно. При 15°C в морской воде содержится 5.79 мл/л кислорода, а при 30°C – 4.46 мл/л. Сомнительно, что температура в прибрежных водах различалась в 2 раза, как в этом примере. Скорее всего, перепад температур составлял 30-35%, а это практически не сказывается на концентрации кислорода, растворённого в воде. В связи с этим нужно искать более значимый повод для возникновения лёгочного дыхания.

Все гипотезы происхождения наземных позвоночных предполагают опреснение водоёмов, в которых вырабатывались адаптации к наземному существованию, что значительно усугубляет ситуацию. В пресной воде кислорода растворено больше, чем в солёной. При температуре 30°C в пресной воде растворено 5.57 мл/л кислорода, практически столько же, сколько в морской воде при 15°C. Следовательно, при переходе в опреснённые и хорошо прогреваемые водоёмы предки наземных позвоночных не почувствовали бы разницы в концентрации растворенного кислорода. Скорее, наоборот, на мелководье происходит постоянная аэрация воды, что увеличивает растворимость кислорода по сравнению с показателями для равновесного состояния воды и воздуха. По-видимому, при выходе на опреснённое мелководье предки на-

земных позвоночных должны были оказаться в среде, более насыщенной кислородом, чем на глубине. Таким образом, ни одна из основных гипотез возникновения лёгких объективно не обоснована.

Предположения о пересыхании водоёмов были бы довольно убедительны, если бы в эволюции не появились животные с нелёгочными типами дыхания. Многие современные специализированные виды используют для дыхания оперкулярные и ротовые полости, желудок, кишечник, плавательный пузырь или покровы. Вторая дыхательная система встречается у многих современных сомовых, двоякодышащих и кистеперых рыб. В двух последних группах они одновременно являются плавательным пузырём и зоной дополнительного газообмена. Не вызывает сомнений, что аналогичные лёгкие могли возникнуть у предковых форм наземных позвоночных (Piiper, Scheid 1977). При этом никакой связи между лёгкими, возникновением конечностей и выходом на сушу у перечисленных современных видов не предполагается. Обоснование причин развития лёгких при недостатке содержания кислорода в воде или при гниении в ней растительных или животных остатков не выдерживают критики. Недостаток кислорода у современных рыб обычно компенсируется увеличением площади поверхности жаберного аппарата, а не появлением лёгких. Существует предположение о том, что причиной замены жаберного дыхания лёгкими стала токсичность прибрежных вод. Допущение о плавном повышении токсичности среды обитания на протяжении миллионов лет весьма сомнительно. Следовательно, причины и механизмы возникновения лёгких остаются спорными.

На первый взгляд происхождение конечностей наземных позвоночных не вызывает каких-либо логических проблем. Их появление вторично по отношению к миграции предков наземных позвоночных на мелководье и формированию эффективного воздушного дыхания. Вывод основывается на том, что у большинства рыб с воздушным дыханием конечностей нет или они используются частично. По-видимому, использование плавников в качестве конечностей началось только тогда, когда изгибание тела в горизонтальной плоскости оказалось недостаточно эффективным для движения. Представить себе такую ситуацию довольно трудно. Ископаемые Sarcopterygii обладали относительно развитой мускулатурой плавников, которая позволяла передвигаться по дну или отталкиваться от субстрата (Воробьёва 1977, 2004). Однако это не основной, а только вспомогательный способ движения. Учитывая массу тела и размеры плавников рипидистий Rhipidistia, можно сказать, что их применение для активного передвижения сопряжено с большими трудностями. Даже если допустить, что они были точкой опоры для более эффективного изгибания и переноса веса тела, причина их трансформации в активную конечность всё равно

остаётся неясной. Возникает парадоксальная ситуация. Зачатки конечностей могли возникнуть только в контакте с дном мелководных водоёмов, где они оставались совершенно неэффективными необозримое время. В водной среде конечности намного менее функциональны, чем плавники и туловищная мускулатура. Очевидно, что требовались своеобразные условия, в которых функционирование явно более мощной и совершенной туловищной мускулатуры стало бы менее эффективным, чем использование конечностей. В такой ситуации можно было бы ожидать, что конечности начнут быстро прогрессировать и увеличиваться, а туловищная и хвостовая мускулатура – редуцироваться. Этим условиям явно не удовлетворяет «прибрежно-мелководная» модель происхождения наземных позвоночных, где большинство двоякодышащих успешно передвигается при помощи змеевидных изгибов тела.

Палеонтологические свидетельства тоже предоставляют более чем скромную информацию на эту тему. У хорошо известных позднедевонских тетраподоморфов *Ichthyostega* известны уже вполне полноценные конечности и предкрышечная кость, которая могла закрывать рудиментарные жабры. Это существо было явным хищником с развитым челюстным аппаратом и крупными зубами. Остаются открытыми вопросы о том, для чего ихтиостегам понадобились конечности и на кого они могли охотиться в конце девона. Если они охотились в воде на рыб, что наиболее вероятно, то конечности им только мешали. Для столь несовершенных тетрапод доступной пищи вне водоёмов было немного. Наземные беспозвоночные были не самыми медлительными и пассивными. Биологические причины возникновения конечностей и выход на сушу хищных ихтиостег непонятны, тем более что ясных палеонтологических свидетельств о существовании промежуточных филогенетических звеньев между рипидистиями и амфибиями пока не обнаружено.

Перестройки нервной системы при выходе из воды

Отдельное внимание следует уделить преобразованиям органов чувств при переходе позвоночных на сушу. Не вызывает сомнения, что у примитивных тетрапод был хорошо развит орган обоняния. Это вступает в противоречие с предположением о существовании переходных форм в мелких водоёмах, перенасыщенных разлагающимися остатками растений и животных. Довольно трудно представить себе биологический смысл развития обонятельной системы позвоночных в зловонных девонских лужах. Развитие системы воздушного обоняния в таких условиях лишено всякого смысла. Возможны два решения этой проблемы: или обоняние не развивалось, или разлагающихся остатков было не настолько много, насколько нужно для стимуляции развития

лёгочного дыхания. Развитие обонятельной системы у примитивных рипидистий и примитивных амфибий не вызывает сомнений, поэтому приходится отказываться от идеи возникновения лёгких в «зловонных, лишённых кислорода и пересыхающих водоёмах».

Ещё более парадоксальная ситуация возникает при анализе слуховой системы рипидистий. По общему мнению, лабиринт у этих животных развит намного лучше, чем у их потомков. Полукружных каналов три и они очень крупные. У примитивных амфибий это также хорошо развитый орган. Он включает в себя три органа чувств: слуховой аппарат (или его кожный аналог – боковая линия), рецептор линейного ускорения (гравитационный рецептор) и рецептор углового ускорения (и торможения). Вполне справедлив вопрос о том, зачем такая совершенная система управления движением, если животное ползает в мелком водоёме или грязи миллионы лет. Если бы это было действительно так, то один из полукружных каналов редуцировался, как и у круглоротых Cyclostomata (Савельев 2001). Поскольку этого не произошло, можно с уверенностью сказать, что обладатели такого развитого рецептора ускорения существовали в трёхмерной среде, а не жили в пересыхающих лужах.

С этим выводом согласуются особенности строения специфической сенсорной системы, характерной для всех саркоптеригий. Рецепторы этой системы были расположены в поверхностных слоях покровного скелета. Под эмалеподобной поверхностью у древних рипидистий и двоякодышащих располагается своеобразный дентин с системой поровых каналов и тонкими сенсорными порами. Найденные у рипидистий образования сходны по строению с ампулами Лоренцини и электрорецепторами современных хрящевых и костистых рыб (Thomson 1975; Vorobyeva 1980; Савельев 2005). Эти органы необходимы для ориентации в темноте, где другие дистантные рецепторы малоэффективны. Акулы и костистые рыбы используют этот рецепторный орган на больших глубинах или в толще мутной воды. Учитывая совершенство морфологического строения ампулярного аппарата рипидистий, кажется вполне логичным, что порог их чувствительности был близок к порогу чувствительности отдельного рецептора в ампуле Лоренцини современных акул. Если даже его чувствительность была в несколько десятков раз ниже, это всё равно был очень совершенный орган, который позволял ориентироваться и искать добычу по искажениям электрического поля. Следовательно, саркоптеригии сформировали специализированную систему рецепции, для которой нужен довольно большой объём воды. В неглубоких и пересыхающих водоёмах такой дистантный анализатор практически бесполезен. По сути дела создаётся взаимоисключающая ситуация: наиболее совершенный рецептор возник и усовершенствовался в условиях, где его невозможно использовать.

По-видимому, этот орган сформировался и использовался Sarcopterygii в более подходящих условиях, чем пересыхающие водоёмы.

Своеобразно выглядит организация зрительной системы саркоптеригий. У них обнаружены небольшие глазницы, которые свидетельствуют о незначительном развитии зрительной системы (Воробьёва 1977, 2004; Nieuwenhuys 1982). Это странная ситуация, поскольку в «мелководных и пересыхающих» водоёмах зрение должно играть доминирующую роль. Однако вопреки всем ожиданиям развитая зрительная система у рипидистий не встречается. Среди разлагающихся органических остатков абсолютно «ненужная» обонятельная система быстро эволюционирует и дифференцируется в две системы с самостоятельной иннервацией и соответствующими центрами в головном мозге. Возникли две системы водно-воздушного обоняния. У амфибий наряду с основным органом обоняния появилась добавочная – вомероназальная (якобсонова) система дистантной хеморецепции. Таким образом, обоняние интенсивно эволюционировало, приспосабливалось к воздушной среде, а зрительная система изменялась незначительно.

Попробуем представить себе предка наземных позвоночных в широко признанной среде обитания. Неглубокий, прогретый и периодически пересыхающий водоём так заполнен разлагающимися органическими остатками, что у рипидистий возникли лёгкие для воздушного дыхания. В этом водоёме при недостатке пищи находится слабовидящее животное, лишённое возможности использовать развитое обоняние, и практически глухое. Эту картину дополняет ненужный в мелких водоёмах, но хорошо развитый рецептор ускорения и такой же никчёмный, но совершенный дистантный электрорецептор. Животное обладает всем, что ему совершенно не нужно, и не имеет того, что ему просто необходимо. Все перечисленные противоречия приносятся в жертву одной идее – мелководной промежуточной среде обитания, которая считается «естественным» этапом между водной средой и сушей.

Таким образом, перечисленные особенности строения Sarcopterygii ставят под сомнение гипотезу «прибрежно-мелководного» происхождения наземных позвоночных. Вероятность «счастливой случайности», позволившей преодолеть эти проблемы, крайне мала.

Следовательно, если мы хотим ясно представить события, приведшие к появлению тетрапод, необходимо ответить на ряд простых вопросов. Почему предки позвоночных стали жить у побережья? Отчего возникла необходимость в воздушном дыхании? Почему слаборазвитые конечности оказались более эффективными, чем работа совершенной туловищной мускулатуры? Почему у примитивных четвероногих хорошо развиты обоняние, системы контроля движения и плохо развито зрение? Ответы на эти вопросы легко получить, если перечислить биологические условия, для которых известная организация органов

чувств и мускулатуры Sarcopterygii и дошедших до нас останков древних амфибий была бы оптимальной. Водное, как и воздушное, обоняние имеет биологический смысл, если оно пригодно для поиска пищи, ориентации и размножения. Нам известно, что у амфибий впервые сформировалась добавочная обонятельная система – якобсонов орган. В результате амфибиям стала доступна для химического анализа как воздушная, так и водная среда. Столь глубокие изменения органов обоняния, а не зрения, говорят о том, что зрительный анализатор был явно менее эффективным в тот период, хотя, казалось бы, в пересыхающих прибрежных водоёмах должно было бы преобладать зрение. Следовательно, выход на сушу осуществлялся не через мелководные водоёмы, а в какой-то другой переходной среде.

Переходная среда возникновения наземных позвоночных

Наиболее вероятным биотопом для перехода кистеперых рыб из воды на сушу были прибрежные водно-воздушные лабиринты (рис. 1). В них находились как морская, так и стекающая с берега пресная вода, полузаполненные воздухом и водой многочисленные камеры и связанные между собой полости. Это могло быть размытое устье реки или набор каверн, возникших по геологическим причинам. Подобные каверны широко распространены на Тихоокеанском побережье Южной Америки, на восточном побережье Африки и в Индокитае. Подходящей переходной средой для выхода на сушу являются почвенные каверны на границе мангровых зарослей или пещеристые берега заболоченных районов современного Цейлона. Ещё одной причиной появления многочисленных районов с полуводными лабиринтами могли стать растения. В период появления наземных позвоночных у большей части растений были полые стволы. Собственно говоря, почти во всех растениях этого позднего периода были полости различных размеров. Растения с полостями внутри погибали, но не разрушались, что позднее создало каменноугольные залежи и даёт представление о масштабах процесса. Толщина каменноугольных пластов в настоящее время достигает десятков метров, они распространены на огромных территориях. Палеоботаническая летопись подтверждает, что в период появления первых позвоночных лабиринты растительного происхождения могли занимать большую часть береговой линии как внутренних водоёмов, так и океанов. Скопления остатков таких растений с полыми стволами становились обычными и широко распространёнными лабиринтами, которыми воспользовались древние рыбы для перехода на сушу. В таких лабиринтах мог сложиться совершенно особый и неповторимый биоценоз с избытком наземных беспозвоночных и водных позвоночных животных.

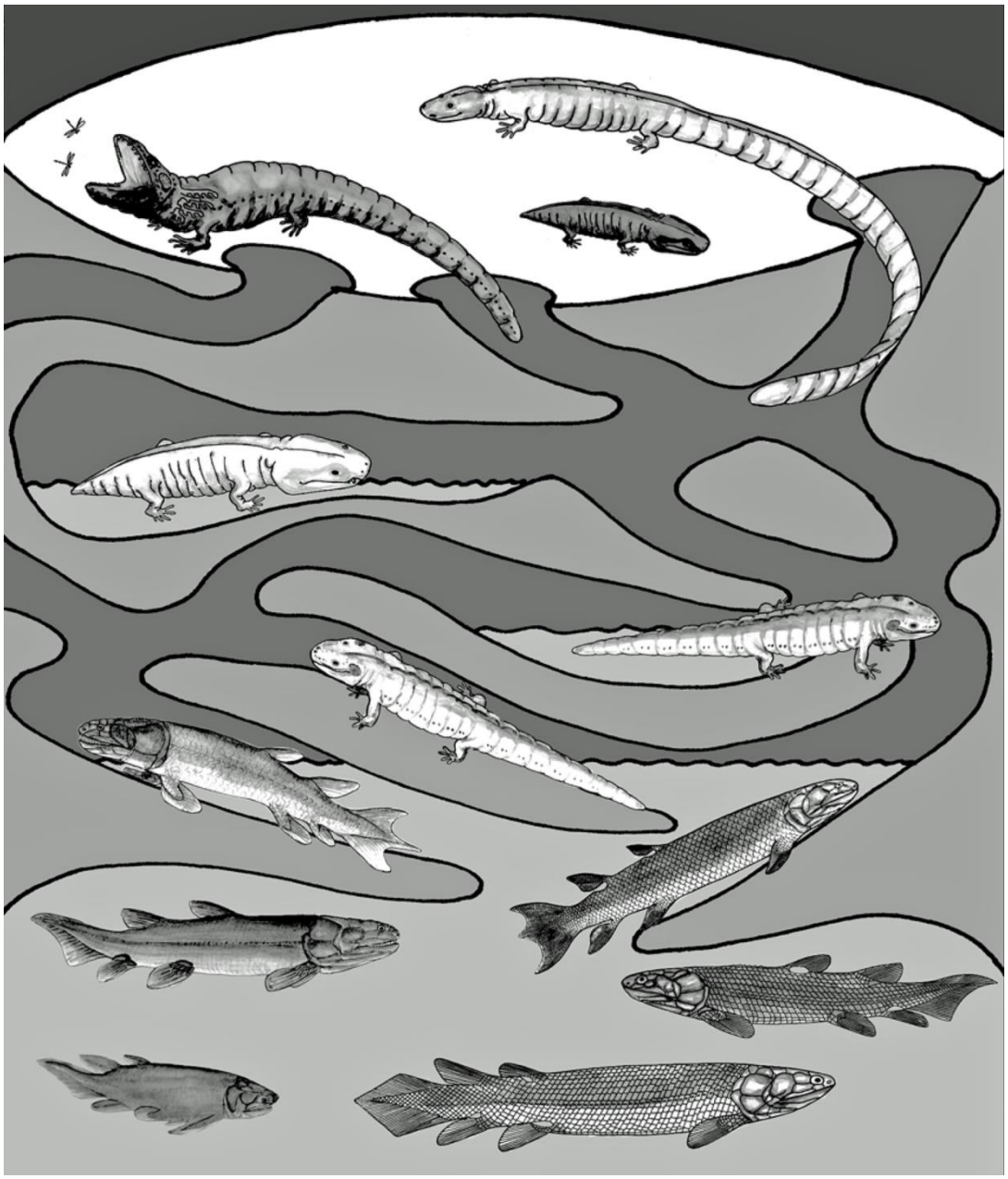


Рис. 1. Схема происхождения наземных позвоночных.

Выход позвоночных на сушу происходил через полузатопленные подземные лабиринты. В этой переходной среде за 40-50 млн. лет сложился комплекс наземных адаптаций.

Активная эволюция начинается там, где есть плохо преодолимая граница между избытком пищи и её недостатком. Такая граница была между относительно обеднённой водной средой и чрезвычайно привлекательными водно-воздушными лабиринтами. По-видимому, в таких лабиринтах с проточной, идущей с суши опреснённой водой происходил нерест морских рыб. Это делало лабиринты местом скопления калорийной и легкодоступной пищи. Сейчас такие события можно наблюдать во время нереста сельдевых, когда прибрежные отмели становятся многотонными залежами икры, а разнообразные виды животных собираются на фантастическое пиршество.

Нерестовые лабиринты, сформированные в твёрдой почве, камне или полостях растений, могли сначала привлекать будущих амфибий икрой, а затем и возможностью добывать нерестовую или проходную рыбу. Предки амфибий сразу после попадания в растительные или подземные лабиринты стали специализироваться как хищники. Судя по всему, лабиринты соединялись как с водой, так и с наземной поверхностью. Они были идеальным местом для эволюции хищных Sarcopterygii. Избыток пищи и отсутствие хищников создают практически идеальные условия для появления земноводных. Скорее всего, появление древних тетрапод в полуводных лабиринтах обусловлено тремя причинами – пищей, укрытиями и возможностью эффективно размножаться. В узких лабиринтах, богатых пищей, личинкам и молодым животным было легче выжить и дорасти до периода размножения. Лабиринтная модель объясняет и эволюционную возможность появления такого уязвимого морфогенетического события, как метаморфоз. Такой процесс может проходить и совершенствоваться только в относительно защищённых условиях. Маловероятно, что метаморфоз в эпоху появления амфибий проходил несколько дней или часов, как у современных бесхвостых амфибий. Наверное, он продолжался довольно долго, что подвергало животных множеству дополнительных опасностей. В закрытых лабиринтах такой сомнительный с точки зрения гипотезы отбора процесс мог безопасно проходить довольно долго.

В темноте лабиринтов зрение не играет особой роли, а обоняние становится ведущей системой афферентации. Появляется веская причина для возникновения парного водно-воздушного обоняния. Поиск пищи, полового партнёра и ориентация будут намного успешнее, если появится возможность анализировать сразу обе среды обитания. Жизнь в полуводных лабиринтах снимает вопрос и о гипертрофированном развитии вестибулярного аппарата. Для ориентации в такой среде он просто жизненно необходим, как и способность воспринимать колебания воздуха над поверхностью воды, поэтому параллельно с сохранением боковой линии рыб у амфибий возникла слуховая система и наружная барабанная перепонка (Fay, Popper 1985). В темноте звуковая сигнализация стала одним из ведущих способов общения на расстоянии. Именно это привело к развитию языка, подъязычного и языкоглоточного нервов. Сформировалась система генерации звуков, которая совместно с обонянием обеспечила коммуникационную среду внутри лабиринтов.

Причины возникновения слуховой системы амфибий постоянно вызывают дискуссии, поскольку барабанная перепонка и стремя уха стегоцефалов очень массивны. Их строение явно не позволяло воспринимать слуховые сигналы из воздуха по принципу выравнивания импедансов, как это происходит у современных амфибий. Однако можно

допустить, что слуховая система всех древних амфибий сложилась как орган восприятия направлений колебания воды в узких лабиринтах. Для этого достаточно грубой чувствительности, которая должна определять колебания не воздуха, а воды. Собственно большая наружная барабанная перепонка была прекрасным анализатором колебаний воды в погруженном или полупогруженном состоянии. Её чувствительности было достаточно для определения силы и направления на источник колебаний воды. В таких условиях барабанная перепонка была эффективнее органов боковой линии, которые для взрослых животных потеряли всякий смысл. Следовательно, барабанная перепонка и вся слуховая система могли сложиться на границе сред для анализа колебаний воды, а не воздуха. Этим объясняется кажущееся несоответствие морфологической организации барабанной перепонки и слуховой чувствительности вымерших амфибий. Они поначалу не нуждались, да и не могли воспринимать колебания воздуха. Это свойство слуховая система приобрела после длительного этапа рецепции колебаний воды в водно-воздушных лабиринтах.

Влажные лабиринты обладали ещё одним достоинством. В них можно было довольно долго пользоваться жабрами и параллельно развивать все варианты альтернативного дыхания. Для этого подходили влажная кожа, плавательный пузырь и выросты пищеварительной системы, ставшие лёгкими. При высокой и постоянной влажности проблем использования несовершенных лёгких и быстровысыхающей кожи не возникало. Никакой необходимости в быстром и глобальном ароморфозе у предков амфибий просто никогда не существовало. Все события адаптации к полуводной среде протекали довольно долго в растительно-подземных лабиринтах. Покинуть лабиринты древние амфибии смогли только с готовыми для наземной жизни системами дыхания, обоняния, водно-солевого обмена и движения.

Судя по всему, жаберно-кожное дыхание вполне удовлетворяло первых лабиринтовых протоамфибий. На это указывают исследования пересыхания амфибий различных видов. Для водных лягушек *(R. clamitans, R. septentrionalis)* потеря более 35% воды приводит к гибели. Норные формы *(S. hammondi)* могут терять до 60% воды без заметных последствий для себя. Следовательно, именно в норах и пещерах была возможна относительно медленная выработка эффективных адаптаций к пересыханию, что могло стать основой для дальнейшего перехода к наземному существованию.

Постепенность перехода от жаберно-кожного дыхания к лёгочному имела и другие физиологические причины. У большинства рыб почки агломерулярны или имеют первичные гломерулы, которые обладают крайне низкой скоростью фильтрации. При существовании в опреснённых водоёмах древние предки амфибий должны были поглощать

очень мало воды, иначе у них возникла бы огромная водная нагрузка. Однако представить себе рыб с непроницаемыми для воды кожей, роговым эпителием и жабрами невозможно. Возникает неразрешимая проблема выживания предков амфибий в слабосолёных водоёмах. Дышать они могли только кожей или жабрами, которые являются идеальным местом для проникновения пресной воды в организм. Агломерулярные почки не могли выводить избыток воды из организма. Чем больше была доля пресной воды, тем меньше шансов выжить было у проамфибий. Эта проблема не могла разрешиться быстро. Вероятно, освоение пресных водоёмов происходило через солоноватые прибрежные лабиринты. В солоноватых водах параллельно формировались защита кожи от переобводнения, гломерулярные почки и лёгкие. Лёгкие, в отличие от жаберного аппарата, уже не входили в контакт с водой, что снижало водную нагрузку и позволяло проамфибиям осваивать пресноводные водоёмы, а затем и сушу.

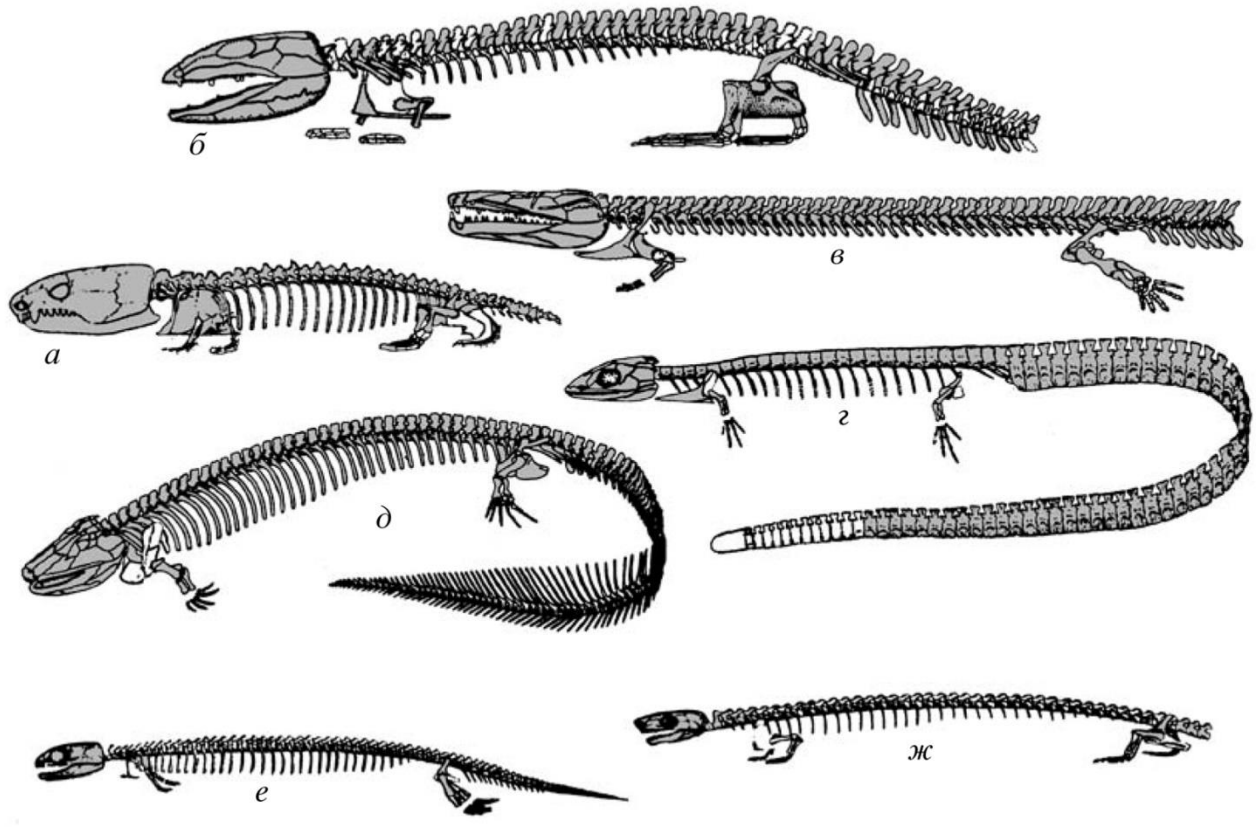


Рис. 2. Тело вымерших амфибий идеально подходило для передвижения в узких пещерах и лабиринтах, где небольшие и прижатые к телу конечности дают максимальный моторный эффект при минимальных затратах. а – *Pantylus*, б – *Caerorhachis*, в – *Greererpeton*, г – *Archeria*, д – *Eogyrinus*, е – *Microbrachis*, ж - *Rhynchonkos* (по разным авторам).

Лабиринты были весьма подходящим местом для возникновения конечностей. Сохранившиеся скелеты амфибий (рис. 2) имеют довольно странную морфологию. Большинство амфибий обладали длинным телом и удивительно короткими конечностями. В открытой водной

среде движения тела намного эффективнее, чем столь скромные конечности. Однако в тесных лабиринтах от такого мускулистого тела проку немного, а небольшие конечности становятся бесценным приобретением. Они позволяют эффективно двигаться, не затрачивая огромной энергии на сокращение мышц всего тела. При этом выглядит естественным возникновение рычажных конечностей, действующих в противоположных направлениях – задние для движения вперёд, а передние – для движения назад. Сохранив способности к изгибаниям тела и эффективному плаванию в открытой воде, амфибии стали универсальными водно-лабиринтными существами и приобрели конечности, необходимые для выхода на сушу.

Следы пребывания в почвенных пещерах сохранились в строении и современных амфибий. Наибольшее количество таких признаков встречается у Apoda. У них отсутствуют конечности, следы поясов конечностей, хвост, рудиментарны глаза, а под кутикулой расположены чешуйки, аналогичные чешуе рыб. Исследование их нервной системы показывает, что у ряда безногих амфибий отсутствуют какие-либо следы утолщений спинного мозга, связанные с существованием конечностей. Судя по всему, представители Apoda, населяющие Сейшельские острова и Цейлон, никогда не обладали конечностями ни в каком виде. Об этом свидетельствует и отсутствие красного ядра в базальной части среднего мозга. Красное ядро имеется у всех амфибий, рептилий и млекопитающих, как обладающих конечностями, так и утратившими их в процессе эволюции (рис. 3). Этот центр возник у тетрапод в связи с появлением парных конечностей. Через красное ядро осуществляется интеграция согласованных сокращений мускулатуры отдельных конечностей в одну из форм «аллюра».

Часть древних Apoda, по-видимому, возникла на заре эволюции амфибий, ещё до появления рычажных конечностей, поэтому у них сохранилось типичное для первичноводных позвоночных строение спинного мозга. Они использовали для движения не конечности, а альтернативное червеобразное движение тела. Перебравшись из полуводных лабиринтов в почву, они специализировались и сохранились до настоящего времени. Однако не исключено, что современные безногие амфибии являются смешанной группой. В неё входят как первично-почвенные виды, никогда не имевшие конечностей, так и вторично-почвенные амфибии, которые утратили конечности уже после возвращения к почвенному образу жизни. Необходимо более тщательно исследовать эту группу для определения первичных и вторичных безногих амфибий.

Специализация первичных и вторичных почвенных Apoda привела к развитию специфических особенностей строения мозга и анализаторов. Представители этой группы имеют огромный мозжечок, сходный по строению с мозжечком многих рыб, развитую систему обоняния, со-

вершенный вестибулярный аппарат и соматическую чувствительность. Можно предположить, что они выделились в самостоятельную группу вскоре после появления лёгочного дыхания и первичной рудиментации глаз. Органы чувств безногих амфибий идеально подходят для почвы, где обоняние, механорецепторы и вестибулярный аппарат совершенно необходимы для освоения и использования этой своеобразной трёхмерной среды обитания.

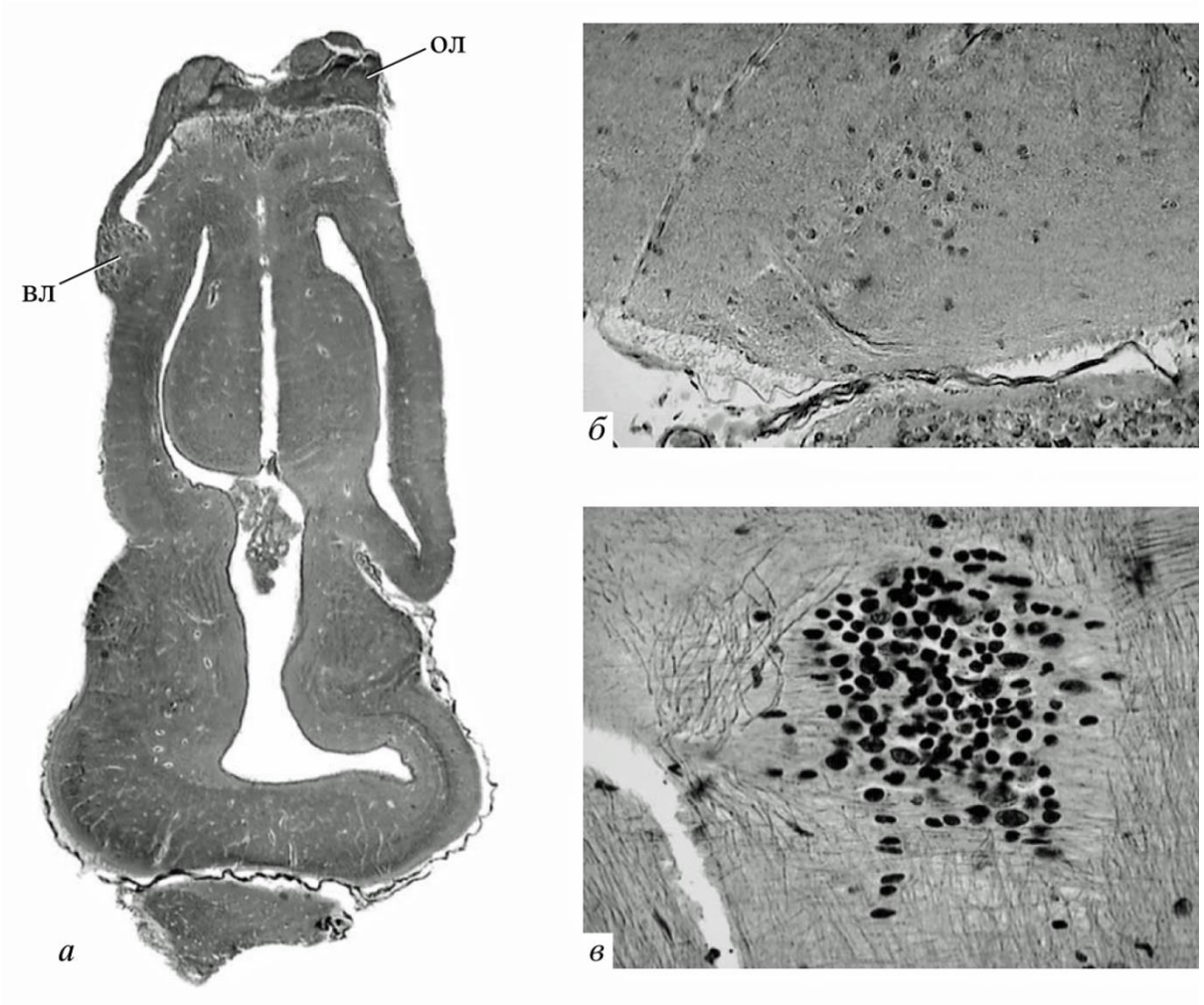


Рис. 3. Гистологические срезы через головной мозг и ретикулярные ядра амфибий.
а – горизонтальный срез через головной мозг шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* на уровне обонятельной и вомероназальной луковиц, ретикулярные ядра:
б – лягушки *Rana temporaria*, в – когтистого тритона *Onychodactylus fischeri*.
ол – обонятельная луковица, вл – вомероназальная луковица.

Однако эта группа довольно плохо представлена в палеонтологической летописи. Существуют единичные находки палеоценовых безногих амфибий из палеоцена Бразилии (60 млн. лет), но они уже практически не отличаются от современных представителей этой группы. По-видимому, уже к концу триаса (200 млн. лет) заканчивается период формирования вторичных Apoda, которые произошли от ушедших в почву хвостатых амфибий. На это указывают находки Apoda с рудиментарными конечностями из нижней юры США. Следовательно, Apoda

является смешанной группой, которую можно условно разделить на древних – Paleoapoda и новых – Neoapoda. Палеоапода никогда не обладали конечностями амфибийного типа и ещё на заре эволюции амфибий перешли к обитанию в почве. Неоапода обладали конечностями, но утратили их после перехода к обитанию в почве.

Судя по палеонтологической летописи, в лабиринтный период эволюции позвоночных возникло огромное разнообразие форм амфибий. Они явно конкурировали между собой и охотились друг на друга. Лабиринты предоставили естественную возможность избегать массового каннибализма, но хищничество явно было одним из основных типов питания. Можно допустить, что дальнейшее продвижение на сушу было связано с выходом из лабиринтов наиболее адаптированных животных. По-видимому, попытки выхода амфибий на сушу предпринимались неоднократно. Покидавшие лабиринты животные заметно различались по морфологическому строению, поскольку к этому моменту прошли гигантский, но относительно независимый путь адаптаций к полуводной среде.

Современные хвостатые амфибии, судя по палеонтологическим данным, довольно долго вели почвенный образ жизни уже после появления всего необходимого набора адаптаций для наземного существования. Они явно много раз независимо друг от друга выходили из почвы и эволюционировали как самостоятельные наземные группы (рис. 4). Этим объясняются столь существенные различия между современными хвостатыми амфибиями и многими вымершими группами. Следы множественности выходов на сушу можно увидеть в довольно глубоких морфологических различиях лабиринтодонтов. Темноспондилы Temnospondyli отличаются от антракозавров Anthracosauria таким важным и консервативным признаком, как строение тел позвонков. Различия столь велики, что, скорее всего, эти две группы долго эволюционировали независимо и вышли на сушу каждая сама по себе, а не произошли от общего предка. Эволюция многих независимо вышедших на сушу амфибий завершилась возникновением крупных видов, которые стали примером тупикового гигантизма, а не перспективным этапом эволюции позвоночных на суше.

По-видимому, первые выходы древних тетрапод на поверхность из лабиринтов удачно завершились к верхнему девону (360 млн. лет). Внутри лабиринтов у них сложились вполне развитые конечности, эффективная локомоция и вполне адаптированные к наземному существованию органы чувств. Первые наземные позвоночные появились на суше, как столичная примадонна в глухом провинциальном театре, а не как пугливая дебютантка. Хвостатые наземные амфибии стали быстрыми и хорошо подготовленными завоевателями суши, которые дали в палеозое мощную радиацию. Она привела к появлению большого раз-

нообразия форм амфибий и их вторичному возвращению в воду, но уже в качестве крупных и агрессивных хищников.

Бесхвостые амфибии скорее всего морфологически сложились ещё в почвенных лабиринтах или пещерах (рис. 4). Они заняли в пещерах воздушную нишу, перебравшись на стены лабиринтов, уменьшившись в размерах и утратив хвост. Уменьшение длины позвоночника и слияние костей конечностей сопровождалось развитием обоняния и вестибулярного аппарата. Столь специализированные амфибии почти не оставили палеонтологических свидетельств своей истории, как и многие другие пещерные обитатели. Их последующее появление во влажных лесах было практически мгновенным, поскольку весь подготовительный период происходил в подземных условиях. Этим отчасти объясняется «неожиданность» и «необъяснимость» их появления в палеонтологической летописи без каких-либо переходных форм.

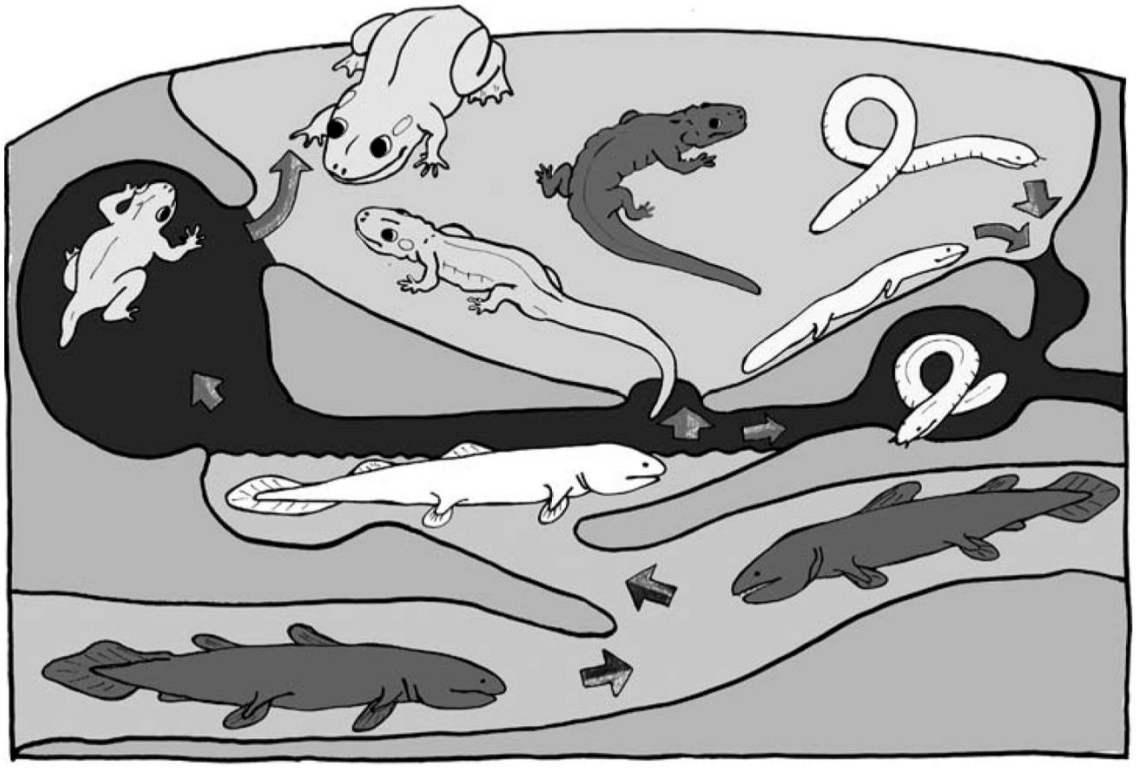


Рис. 4. Радиация амфибий при переходе к наземному образу жизни. Многие группы древних рыб, перешедшие к жизни в водно-воздушных лабиринтах, стали предками амфибий. Одна группа Apoda перешла к обитанию в почве, минуя тероподную фазу, а другая – вторично, после утраты конечностей. Хвостатые амфибии много раз покидали переходную среду и эволюционировали как независимые группы. Бесхвостые амфибии приобрели свои адаптивные изменения на стенах подземных лабиринтов.

Если древние проамфибии неоднократно выходили на сушу на протяжении десятков миллионов лет, то вполне закономерен вопрос о неврологическом обеспечении этого процесса. Возникшими конечностями, лёгкими и сосудами надо было согласованно управлять, что невозможно без нервной системы. Иначе говоря, у проамфибий должны

были возникнуть новый дыхательный, двигательный и интегративный центры.

Казалось бы, что такое количество принципиально новых функций должно потребовать необычайно глубокой перестройки нервной системы. Однако этого не произошло. Моторный автоматизм, возникший в спинном мозге первичноводных позвоночных, оказался вполне достаточным субстратом для развития систем наземной локомоции. Принципиальным событием было появление скромного центра согласованного управления конечностями – красного ядра (рис. 3). Красное ядро возникло в ретикулярной формации, которая простирается от продолговатого до промежуточного мозга амфибий.

Небольшое скопление крупных нейронов возникло на пересечении важнейших моторных и сенсорных путей. При этом рядом с красным ядром сформировались ещё два мозговых ядра, определяющих саму возможность пребывания на суше: сосудодвигательный и дыхательный центры. Собственно говоря, в нижней части среднего мозга сложился ретикулярный «тетраподный» центр. Он практически объединил все неврологические приобретения головного мозга, необходимые для жизни вне воды. Согласованное управление конечностями, дыханием и сердечно-сосудистой системой реализуется в этом центре через двигательные (эфферентные) выходы. Однако в этом «тетраподном» ретикулярном комплексе реализованы не только моторные, но и сенсорные достижения адаптивной эволюции. К клеткам комплекса поступает информация от гломусных клеток каротидного лабиринта, которые чувствительны к концентрации двуокиси углерода в крови. В результате обеспечивается обратная связь между дыхательной активностью и концентрацией кислорода в крови (Piiper, Scheid 1977). Без такой системы регуляции дыхания выход на сушу едва ли был возможен.

Сердечно-сосудистая часть этого ретикулярного центра сложилась ещё у рыб. Многие рыбы способны к рефлекторному замедлению дыхания и сердечного ритма. На этой базе и возник центр регуляции сердечной активности, который позволяет наземным животным точно приспосабливать физиологическую активность и метаболизм к конкретной ситуации. Однако сенсорным источником контроля за сердечной деятельностью являются сосудистые барорецепторы. Потребность в них возникла только с выходом на сушу и усилением кровообращения. Для рыб, находящихся в стабильной гидродинамической среде, проблемы тонкой регуляции давления крови в сосудах не существует. Описываемый ретикулярный центр обладает не только прямыми сенсомоторными связями, но и обеспечивает необходимой информацией мозжечок, крышу среднего мозга и стриарные структуры переднего мозга. Именно с ним образуются связи обонятельных и вомероназальных центров переднего мозга.

В связи с выходом на сушу у амфибий сформировался единый комплекс управления новоприобретёнными органами и системами. Он сложился на основе ретикулярного комплекса среднего, а в дальнейшем и заднего мозга. В этом комплексе было объединено простое, но эффективное управление «новыми» функциями, которые сложились в условиях лабиринтов переходной среды. В дальнейшем это позволило адаптироваться к обитанию на суше, радикально не изменяя конструкцию мозга.

Изучение нервной системы архаичных амфибий и их наиболее вероятных предков позволяет предположить, что выход на сушу осуществлялся в два этапа. На первом этапе предки тетрапод перешли к обитанию в прибрежных подземных лабиринтах, древесных завалах и пещерах. Эта переходная среда позволила за длительный промежуток времени сформировать основные адаптации к наземному существованию и уменьшить зависимость от водной среды. На втором этапе произошёл переход амфибий из растительно-почвенных лабиринтов к обитанию в более агрессивной наземной среде. Нейробиологические адаптации, приобретённые амфибиями в переходной среде лабиринтов, оказались вполне пригодными для обитания на суше. Разработанная гипотеза позволяет предположить, что поиски палеонтологических следов переходных форм от первичноводных позвоночных к амфибиям следует сосредоточить в прибрежных районах с развитой древней растительностью, где можно ожидать существование лабиринтных систем.

Исследование поддержано грантом Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-1808.2003.4.

Литература

Воробьёва Э.И. 1977. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР* **153**: 1-239.

Воробьёва Э.И. 2004. Класс Sarcopterygii. Мясистолопастные // *Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы*. М.: 271-417.

Савельев С.В. 2001. *Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных*. М.: 1-272.

Савельев С.В. 2005. *Происхождение мозга*. М.: 1-367.

Северцов А.Н. 1935. Модусы филэмбриогенеза // *Зоол. журн.* **14**, 1: 1-8.

Северцов А.Н. 1945. Морфобиологическая теория эволюции и теория филэмбриогенеза // *Собр. соч. А.Н.Северцова*. М.; Л., **3**: 345-528.

Северцов А.Н. 1950. Происхождение наземных позвоночных // *Собр. соч. А.Н.Северцова*. М.; Л., **2**: 276-289.

Кэрролл Л.Р. 1992. *Палеонтология и эволюция позвоночных*. М., 1: 1-279.

Шмальгаузен И.И. 1964. *Происхождение наземных позвоночных*. М.: 1-271.

Fay R.R., Popper A.N. 1985. The octavolateralis system // *Functional vertebrate morphology*. Harvard Univ. Press: 291-316.

LombardR.E., Sumida S.S. 1992. Recent progress in understanding early tetrapods // *Amer. Zool*. **32**: 609-622.

Millot J., Anthony J. 1966. L'Organisation Generale du Prosencephale de *Latimeria chalumnae* Smith // *Evolution of the Forebrain*. Stuttgart: 51-60.

Milner A.R. 1988. The relationship and origin of living amphibians // *The phylogeny and classification of the tetrapods: Amphibians, reptiles, bird*. Oxford: 59-102.
Nieuwenhuys R. 1982. An overview of the organization of the brain of actinopterigian fishes // *Amer. Zool*. **22**: 287-310.
Panchen A.L. 1967. The nostrils of choanate fishes and early tetrapods // *Biol. Rev*. **42**: 374-420.
Panchen A.L. 1977. The origin and early evolution of tetrapod vertebrate // *Problems in vertebrate evolution*. New York: 289-318.
Piiper J., Scheid P. 1977. Comparative physiology of respiration: Functional analysis of gas exchange organs in vertebrates // *Inter. Rev. Physiol*. **14**: 219-253.
Thomson K.S. 1975. On the biology of cosmine // *Peab. Mus. Nat. Hist. Bull*. **40**: 1-58.
Vorobyeva E.I. 1980. Observations on two rhipidistian fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // *Zool. J. Linn. Soc*. **70**: 191-201.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1588-1594*

Новые, редкие и малоизученные птицы в районе Новосибирска

В.С.Жуков

Второе издание. Первая публикация в 2015[*]

В настоящее время для района Новосибирска нет современного полного списка птиц с указанием статуса каждого вида. Для составления такого списка вначале необходимо опубликовать сведения, полученные в последние годы по новым, редким и малоизученным видам. В рамках этой работы автором недавно опубликовано сообщение о первой регистрации корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus* в окрестностях Новосибирска (Жуков 2014). Недавно в окрестностях этого города впервые зарегистрирован также залёт просянки *Miliaria calandra* (Давранов 2014).

Материалами для настоящего сообщения являются многолетние наблюдения автора за миграциями, численностью, динамикой и распределением птиц в Новосибирске и его окрестностях. Эти наблюдения выполнены с помощью классических полевых методов орнитологических исследований. Основные методы – круглогодичные наблюдения и количественные учёты птиц как во время миграций, так и на учётных маршрутах. Основные инструменты – 8- и 12-кратные бинокли. Для определения пройдённого расстояния при учётах и экскурсиях использован JPS-навигатор. В настоящей статье представлены сведения о 7 видах птиц, из которых 3 – новые, 3 – редкие и малоизученные и 1 – малоизученный.

[*] Жуков В.С. 2015. Новые, редкие и малоизученные птицы в районе Новосибирска // *Современные проблемы науки и образования* 3: 543-560.

Пискулька *Anser erythropus*. В Новосибирской области как редкий вид встречается на весеннем и осеннем пролёте преимущественно в западных районах – Барабинском, Убинском и Купинском, а также в Киргинском республиканском заказнике, расположенном в Барабинском и Чановском районах (Юрлов 2008а). Тот же автор указывает, что ближайшее к Новосибирску место, где пискульки отмечены на осеннем пролёте – это озеро Мензелинское в Колыванском районе Новосибирской области (левобережье Оби), где их наблюдал А.П.Яновский. В книгах С.М.Цыбулина (1985) и Н.А.Козлова (1988), в статьях И.Ф.Жимулёва с соавторами (2009, 2012, 2014), а также в других публикациях по птицам этого района (Залесский, Залесский 1931; Вартапетов и др. 1987; Жуков, Николаев 1997; Жуков 2003 Юдкин 2009) какие-либо сведения о пискульке отсутствуют. Таким образом, в районе Новосибирска этот вид ранее никем не регистрировался. Около южной окраины левобережной части Новосибирска 4 мая 2004 я наблюдал пролёт белолобых гусей *Anser albifrons*. В 8 ч 15 мин на север на высоте около 150 м пролетела стая гусей примерно из 80 особей. Из них было около 60-65 белолобых гусей и около 15-20 пискулек. Через 40 мин, в 8 ч 55 мин, на север на высоте около 100 м пролетела стая гусей, содержащая около 30 особей. Из них было около 20 белолобых гусей и около 10 пискулек. По-видимому, эти стаи стартовали с Обского водохранилища. Поскольку отмеченные стаи гусей летели в сторону Новосибирска, их следует считать пролётными не только для окрестностей города, но и для самого города.

Чёрный аист *Ciconia nigra*. В Новосибирской области очень редкий вид, гнездится преимущественно на правобережье Оби – в Сузунском и Искитимском районах (Юрлов, Жуков 2008). Чёрный аист встречен на весеннем пролёте 18 апреля 2009 над Ботаническим садом ЦСБС СО РАН в Новосибирском Академгородке, жилое гнездо найдено в 1995 году в Искитимском районе (в 40 км к юго-востоку от Академгородка) в окрестностях села Харино близ реки Бердь, там же 19 июля 2009 на реке Шипелька в окрестностях деревни Белово встречены две взрослые птицы (Жимулёв и др. 2009). Одна птица пролетела на север на высоте около 400 м над посёлком Кольцово 12 апреля 2013.

Степной орёл *Aquila nipalensis*. Автору за 33-летний период наблюдений за птицами в районе Новосибирска (1981-2014) только однажды удалось определить степного орла. Молодая особь пролетела 9 мая 2008 на юго-запад на высоте около 150 м в полях с лесополосами и колками около Затулинского жилого массива (около южной окраины левобережной части Новосибирск). Снизу хорошо была видна продольная светлая полоса на крыльях, характерная для молодых птиц. Для района Новосибирска сведения о степном орле есть только в Красной книге Новосибирской области (Юрлов 2008б). В этом источнике на

картосхеме показано, что область «неоднократных встреч в периоды сезонных миграций» вплотную подходит к Новосибирску с юго-запада. В тексте сказано, что «в период кочёвок неполовозрелые особи встречаются во многих районах области, в том числе и в окрестностях Новосибирска». Далее отмечено несколько встреч степного орла, в том числе и наша, без указания дат. Поскольку более подробных сведений о встречах степных орлов из этого района не опубликовано, мы принимаем следующий фаунистический статус степного орла: очень редкий залётный весной в окрестностях Новосибирска.

Восточная малая мухоловка *Ficedula albicilla*. В книге С.М.Цыбулина (1985) о каком-либо из двух видов малых мухоловок упоминаний нет. Не отмечена она в районе Новосибирска в предыдущие и последующие годы (Вартапетов и др. 1987; Жуков, Николаев 1997; Жимулёв и др. 2009, 2012, 2014; Юдкин 2009). В книге Н.А.Козлова (1988) указано, что малая мухоловка гнездится в окрестностях Новосибирска и встречается на весеннем пролёте, однако никаких конкретных данных не приведено. На карте, где указаны все гнездовые находки европейской *Ficedula parva* и восточной малых мухоловок, представленной в книге А.М.Пекло (1987), сведений о её гнездовании на территории Новосибирской области нет. Ближайшее к границам Новосибирской области место гнездования восточной малой мухоловки находится юго-восточнее, на Салаирском кряже, в районе рек Томь и Чумыш, на границе Кемеровской области и Алтайского края. Сведения Н.А.Козлова относятся ко времени, когда малая мухоловка не была разделена на два вида, поэтому неясно, какой вид имел в виду этот автор. Судя по ареалам двух подвидов (сейчас – видов) малой мухоловки (Пекло 1987), в районе Новосибирска больше вероятность найти восточную малую мухоловку, а не европейскую.

Около южной окраины левобережной части Новосибирска 28 сентября 2003 отмечена одиночная восточная малая мухоловка. Она находилась в одном из небольших колков, перелетев с одного невысокого деревца на другое. Это был взрослый самец, т.к. у птицы было небольшое ржавое пятно на передней части шеи. У европейской малой мухоловки ржавое пятно гораздо больших размеров (Пекло 1987; Рябицев 2008). Средние части боковых рулевых у неё были белые, что характерно для обоих видов малых мухоловок. Итак, можно констатировать, что для территории Новосибирской области достоверных данных о гнездовании восточной малой мухоловки пока не опубликовано, она лишь чрезвычайно редко встречается здесь на осеннем пролёте.

Бледная береговушка *Riparia diluta*. Ареал гнездования бледной береговушки к северу проходит от районов среднего течения рек Вилюй и Лена к западу до реки Тобол, на юге от реки Янцзы к западу до верхнего течения Амударьи, в Западной Сибири на север ареал блед-

ной береговушки доходит до севера Омской области и средней части Томской области, на Енисее – к северу примерно до Подкаменной Тунгуски (Коробицын и др. 2014 del Hoyo *et al*. 2004). Таким образом, ареал бледной береговушки значительно перекрывается с ареалом береговушки *Riparia riparia*. Летом 2008 года автором с коллегами найдена и обследована небольшая смешанная гнездовая колония двух видов береговушек *(R. riparia* и *R. diluta)* на реке Иня в районе станции Шелковичиха в Новосибирском районе (Жуков и др. 2009).

В деревне Орловка (примерно в 2 км к западу от станции Барышево на востоке Новосибирского района) 13 июля 2011 обследована смешанная гнездовая колония береговушек двух видов. Эта колония находилась примерно в 15 км юго-западнее выше указанной колонии в районе станции Шелковичиха. Колония расположена на берегу ручья, протекающего не сразу под обрывом, а ниже. Ручей впадает в реку Иня, которая находится примерно в 0.5 км от этой колонии. Колония обосновалась на небольшом обрыве высотой 2-4 м, образовавшемся частично в результате естественных процессов, частично из-за выемки грунта экскаваторами (рис. 1). Ласточки гнездились здесь в 2011-2013 годах и, видимо, раньше.

В день обследования на обрыве было 176 нор ласточек, однако жилых нор было всего около 30. Из них примерно в половине случаев удалось определить видовую принадлежность пар птиц. Всего идентифицировано около 10 пар бледных береговушек и около 5 пар береговушек. Примерно из 10 нор выглядывали птенцы. Взрослые птицы подлетали с кормом к норам и либо скрывались в них, либо кормили птенцов на краю нор (рис. 2). В этот же день на реке Иня рядом с колонией мы насчитали летающими около 60 бледных береговушек и около 10 береговушек, т.к. здесь на левом берегу реки Иня тоже находились жилые норки, видимо, также двух видов береговушек.

Весной 2010 года первые две ласточки *Riparia* sp. пролетели над посёлком Кольцово на юг 8 мая. Весенний пролёт в этом году отмечен до 23 мая, когда там же одна ласточка пролетела на запад. Летом 2010 года у колонии в деревне Орловка мы видели около 10 ласточек только 10 августа. В 2011 году там же 16 мая кружились, видимо, первые примерно 15 особей. Над посёлком Кольцово 24 июля 2011 замечена стая примерно из 10 пролётных ласточек, которые летели на запад.

Весной 2012 года первые две ласточки летели над посёлком Кольцово на юго-восток 14 мая. Автора не было в Новосибирске 15-21 мая. Первые примерно 10 ласточек, из которых некоторые залетали в норки, замечены у колонии в Орловке 22 мая, а 7 июня там было примерно вдвое больше ласточек. В этот год последние 6 ласточек вблизи колонии замечены 13 июля. Над станцией Барышево (примерно в 2 км к востоку от Орловки) одна *R. riparia* пролетела на юго-запад 7 августа

Рис. 1. Общий вид смешанной колонии *Riparia riparia* и *Riparia diluta* в деревне Орловка, в окрестностях станции Барышево. 13 июля 2011. Фото В.С.Жукова.

Рис. 2. Часть смешанной колонии *Riparia riparia* и *Riparia diluta* в деревне Орловка, в окрестностях станции Барышево. 13 июля 2011. Фото В.С.Жукова.

2012. Весной 2013 года, ещё до прилёта ласточек, на обрыве, где они гнездятся в Орловке, прошлогодних норок не было, т.к. обрыв либо обвалился, либо кто-то брал грунт с него. Первые около 200 ласточек (большинство или все – *R. riparia)* летали низко над водой реки Оби в Новосибирске 14 мая. Они ловили над водой мелких насекомых. В районе Кольцово весенний пролёт отмечен с 22 мая по 24 июня, когда учтено 82 ласточки. Из них 75, 6 и 1 ласточки пролетели, соответственно, на запад, юго-запад и север. Ласточки летели в одиночку и стаями до 20 особей, на высоте 40-80 м. Около колонии в Орловке 4 и 7 июня 2013 замечено примерно по 150 ласточек, при этом в первую дату норок в обрыве ещё не было, а во вторую – их уже было вырыто много. Затем с 10 июня по 18 июля 2013 береговушек у колонии насчитывалось существенно меньше, 10-60 особей, а 19 июля 2013 – вновь около 150. По-видимому, начиная примерно с середины июля часть молодых уже вылетели из норок. Этим летом последние 10 ласточек замечены у колонии 12 августа 2013.

Весной 2014 года первые около 25 пролётных не определённых до вида береговушек отмечены над рекой Иня 5 мая. Однако начиная с 2014 года колония перестала существовать, т.к. из-за строительства рядом с колонией путепровода строители стали брать грунт с обрыва и лишили ласточек возможности загнездиться в этом месте. Весенний пролёт отмечен 29-31 мая, когда пролетело 12 ласточек. Большинство из них пролетело на запад и на северо-запад, на высоте 50-60 м. Обратный пролёт ласточек начался 25 июля 2014, когда одна особь пролетела на восток, а другая на юго-запад (обе на высоте 40 м).

Итак, весной 2010-2014 годов в окрестностях смешанной колонии двух видов береговых ласточек первые птицы замечены 5-16 мая. Пролёт проходил 5 мая – 24 июня. Непосредственно около колонии первые ласточки замечены 16 мая – 4 июня, рытьё норок – 5-6 июня. Вылет молодых приходится примерно на середину июля. Послегнездовые миграции отмечены 24 июля – 7 августа. Последние ласточки около колонии замечены 10-12 августа.

Литература

Вартапетов Л.Г., Блинов В.Н., Жуков В.С. 1987. Пространственно-временная динамика летнего населения птиц Новосибирского Академгородка и его лесопарковой зоны // *Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц.* Новосибирск: 141-170.

Давранов Э. 2014. Залёт просянки *Miliaria calandra* в Новосибирскую область // *Рус. орнитол. журн.* 23 (1041): 2684-2685.

Жимулёв И.Ф., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Шнайдер Е.П., Костерин О.Э., Штоль Д.А., Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Филиппов И.В., Синьков К.О., Жимулёв Е.И., Чепуров А.А., Копыл С.А., Прийдак Н.В., Жуков В.С., Вартапетов Л.Г., Колесников П.С. 2009. Новые данные о птицах окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **14**: 45-53.

Жимулёв И.Ф., Шнайдер Е.П., Штоль Д.А., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Цыбу- лин С.М., Равкин Ю.С. 2012. Заметки по орнитофауне окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **17**:. 60-66.

Жимулёв И.Ф., Шнайдер Е.П., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Цыбулин С.М., Равкин Ю.С., Штоль Д.А., Долбак Е.А., Жимулёв Е.И., Деева Е.А., Костерин О.Э., Жуков В.С., Вартапетов Л.Г. 2014. О птицах окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **19**: 37-46.

Жуков В.С. 2003. Материалы по редким птицам Новосибирской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **8**: 92-101.

Жуков В.С. 2014. Первая регистрация корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus* в районе Новосибирска // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1037): 2571-2573.

Жуков В.С., Кэри Дж.Дж., Лидер П.Дж., Кеннерли П.Р., Балацкий Н.Н. 2009. Бледная ласточка и болотная камышевка в Новосибирской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **14**: 53-55.

Жуков В.С., Николаев В.В. (1997) 2017. Редкие птицы Новосибирской области // *Рус. орнитол. журн.* **26** (1496): 3770-3772.

Залесский И.М., Залесский П.М. 1931. Птицы юго-западной Сибири (зоогеографический обзор с указаниями новых данных о распространении) // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **40**, 3/4: 145-206.

Козлов Н.А. 1988. *Птицы Новосибирска*. Новосибирск: 1-158.

Коробицын И.Г., Тютеньков О.Ю., Щербакова М.М., Кохонов Е.В., Терентьева С.П., Ачимова С.С. 2014. О распространении береговой и бледной ласточек на территории Томского Приобья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **19**: 70-72.

Пекло А.М. 1987. *Мухоловки фауны СССР*. Киев: 1-180.

Рябицев В.К. 2008. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-634.

Цыбулин С.М. 1985. *Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка)*. Новосибирск: 1-168.

Юдкин В.А. 2009. *Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии*. Новосибирск: 1-416.

Юрлов А.К., Жуков В.С. 2008. Чёрный аист *Ciconia nigra* (Linnaeus, 1758) // *Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы*. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск: 140-141.

Юрлов А.К. 2008а. Пискулька *Anser erythropus* (Linnaeus, 1758) // *Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы*. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск: 146-147.

Юрлов А.К. 2008б. Степной орёл *Aquila rapax* (Temminck, 1828) // *Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы*. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск: 172-173.

del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. (eds). 2004. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 9: Cotingas to Pipits and Wagtails. Barcelona: 1-863.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1754**: 1595-1599*

Болотная сова *Asio flammeus*, домовый сыч *Athene noctua* и филин *Bubo bubo* в заповеднике «Ростовский» и его охранной зоне

А.Д.Липкович, А.Е.Брагин

Второе издание. Первая публикация в 2015[*]

Государственный природный биосферный заповедник «Ростовский» расположен на юго-востоке Ростовской области вблизи границы с Калмыкией. Его территория состоит из четырёх кластерных участков общей площадью 9532 га. Самый большой по площади Островной участок имеет охранную зону площадью 74350 га.

По геоморфологическому районированию участки заповедника и его охранная зона лежат в пределах Кумо-Манычской впадины и отрогов Сало-Манычской гряды, где проходит один из главнейших континентальных естественно-географических разделов планетарного масштаба – результат тектонического прогиба, разделившего морфоструктурно фундамент Русской платформы с юга. По ландшафтному районированию – в сухо-степном типе ландшафта. Для долины Западного Маныча и прилегающих урочищ выделен Маныч-Гудиловский ландшафт (Смагина, Крутилин 2002).

Сохранившиеся участки целинных степей традиционно используются как пастбища для сельскохозяйственных животных, что обусловило сохранение облика растительного покрова и животного мира с различной степенью антропогенных деформаций.

В фауне рассматриваемой территории зарегистрировано 6 видов сов: филин *Bubo bubo*, болотная сова *Asio flammeus*, домовый сыч *Athene noctua*, ушастая сова *Asio otus*, сплюшка *Otus scops* и белая сова *Nyctea scandiaca*. Первые три вида являются коренными элементами фауны сухих степей. Ушастая сова приурочена к полезащитным лесополосам, насаждениям населённых пунктов и искусственным лесным массивам. Сплюшка и белая сова – редкие залётные виды.

Настоящее сообщение посвящено аборигенным видам сов заповедника и его охранной зоны. Материалом для него послужили многолетние наблюдения авторов (1998-2014 годы), обобщение литературы и ведомственных документированных источников информации.

Филин *Bubo bubo*. Редкий гнездящийся вид (Белик 2004; Миноранский и др. 2006; Липкович, Брагин 2012). Гнездится в балках, бе-

[*] Липкович А.Д., Брагин А.Е. 2015. Болотная сова, домовый сыч и филин в заповеднике «Ростовский» и его охранной зоне // *Степные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: Изучение, использование, охрана*. Ростов-на-Дону: 210-215.

реговых обрывах и карьерах в удалении от мест постоянного посещения людей и скота. В пределах охранной зоны заповедника на сползшем пласте глины в береговом обрыве озера Маныч-Гудило одним из авторов 8 мая 2005 было найдено гнездо с пуховым птенцом. Рядом с птенцом лежал принесённый взрослыми ходулочник *Himantopus himantopus*. В тот же день в береговых обрывах на сопредельной территории Калмыкии найдено гнездо (примерно в 5 км от первого) с тремя пуховыми птенцами. Находки этих же гнёзд приводятся В.А.Миноранским с соавторами (Миноранский и др. 2006). В этих же местах нами зарегистрировано гнездование филинов в 2009, 2010 и 2014 годах.

Гнездо с 2 яйцами обнаружено 3 апреля 2009 на Стариковском участке заповедника в Стариковой балке. Вероятно, птиц из этой пары 21-23 апреля 2003 наблюдал И.И.Гизатулин (2003). 19 июня 2011 в этом же месте встречена взрослая птица. Судя по обилию кормовых остатков, филины размножались и в 2011 году. В балке 25 июня 2012 обнаружен оперённый нелётный птенец, рядом с которым находилась взрослая птица. В этот день наблюдали, как птенец сам когтями расширял в глинистом грунте склона балки углубление, в котором сидел.

Выводковое гнездо филинов 2013 года представляло собой нору в склоне юго-восточной экспозиции, похоже, выкопанную, или расширенную самими птицами (в предыдущие годы этой норы не было, а на её стенках отчётливо читались следы птичьих когтей). Глубина норы составляла около 1 м, диаметр – 40 см.

У филинов этой пары неоднократно отмечалось хищничество на зайцах *Lepus europaeus* и лисицах *Vulpes vulpes*. 26 февраля 2014 в гнездовом районе филин слетел с «лёжки», устроенной в кусте тамариска. Рядом с кустом обнаружены ещё 3 подобных «лёжки», вокруг которых скопилось немало погадок. Вблизи лежал почти целый труп зайца, слегка присыпанный землёй. На ровном участке выше балки обнаружен объеденный труп крупной лисицы. Фактически на очищенном позвоночнике оставались голова и хвост. Большое количество погадок с лисьей шерстью на местах присад филинов указывало, что лисицей питались именно эти птицы. Возможно, филинами был «добит» подранок, так как у рядом расположенного пруда неоднократно проходили охоты на лисиц.

В 2009 и 2010 годах филина регулярно регистрировали в песчаном карьере вблизи посёлка Камышовка. 27 мая 2011 там же были встречены 2 взрослые птицы и найдено гнездо с 2 пропавшими яйцами. Крупный пуховый птенец сидел в нише обрыва в 50 м от гнезда.

Следует отметить необычно терпимое отношение птиц этой пары к регулярному присутствию людей. Карьер, в котором расположено гнездо, продолжает разрабатываться. Почти ежедневно экскаватор и трактора работают не далее 20-30 м от гнезда. В мае 2014 года нами на

гнезде с пуховыми птенцами устанавливалась видеокамера, и в течение недели почти ежедневно производилось её обслуживание. Это не помешало птицам успешно вырастить птенцов. Судя по видеозаписям, это гнездо насиживала одна птица с узнаваемым повреждением глаза. Она недалеко улетала при подходе людей и быстро возвращалась после их ухода.

Впервые за время наблюдений два филина отмечены 3 апреля 2013 на обрывах острова Водный. Там же найдены останки погибшей птицы. По-видимому, это расселяющиеся молодые птицы, выведенные в ранее известных гнёздах. 16 мая 2014 на острове отмечена неудачная попытка устройства гнезда. В склоне берегового обрыва найдено характерное гнездовое углубление без кладки или птенцов. Вероятно, в этом месте пыталась гнездиться пара молодых птиц.

В 2014 году в гнёздах отмечены относительно большие кладки: 2 апреля в гнезде, устроенном в береговом обрыве Маныча – 5 яиц; 21 апреля в гнезде на Стариковском участке – 3 птенца и 1 яйцо; самая поздняя кладка отмечена в карьере у посёлка Камышовка 19 мая – 1 пуховой птенец и 2 яйца. В связи с высокой численностью общественной полёвки *Microtus socialis* и обилием корма отмечен большой успех размножения: на Стариковском участке 21 мая отмечено 4 крупных, хорошо упитанных пуховых птенца. В карьере выжили все 3 птенца.

В погадках и на местах присад обнаружены останки грачей *Corvus frugilegus*, чаек *Larus*, ежей *Erinaceus;* реже – утки *Anas* и др., стрепета *Tetrax tetrax*, ходулочника, белолобого гуся *Anser albifrons*, светлых луней *Circus;* встречены останки 1 зайца и 1 белой цапли *Egretta* sp. Интересно, что в кормовых остатках у гнёзд на береговых обрывах Маныча практически отсутствуют ежиные шкуры, в то время как у гнёзд на Стариковском участке заповедника и в карьере у Камышовки они составляют значительную долю. В 2014 году у гнезда в Камышовском карьере постоянно находились принесённые взрослой птицей общественные полёвки.

В настоящее время в рассматриваемом районе практически во всех местах с неровностями рельефа (природными или искусственными обрывами), гарантирующими недоступность для людей и скота, обнаруживаются следы гнездования или постоянного присутствия филинов.

Болотная сова *Asio flammeus*. В обычные годы – немногочисленный гнездящийся оседлый и кочующий вид (Белик 2004; Минорский и др. 2006). 14 апреля 2011 была найдена истощённая птица со сломанным крылом на Стариковском участке. 9-12. августа 2011 по вечерам во время установки ловушко-линий на грызунов в охранной зоне наблюдали единичных птиц. В годы высокой численности грызунов зимой на днёвках болотные совы образовывали скопления до 50 особей. На месте одного из таких скоплений в охранной зоне заповед-

ника (окрестности посёлка Правобережный) в феврале 2010 года были собраны погадки, из которых обработано 245. Определена видовая принадлежность 511 костных фрагментов мышевидных грызунов. Из них 429 принадлежат общественной полёвке (83.9%), 65 желтобрюхой мыши *Sylvaemus fulvipectus* (12.8%), 17 домовой мыши *Mus musculus* (3.3%). Зимние скопления наблюдались в том же месте в январе-феврале 2012 года в период высокой численности общественной полёвки. Гнездо болотной совы с двумя пуховыми птенцами отмечалось одним из авторов на острове озера Маныч-Гудило 28 мая 1973.

Зимой 2013/14 года большое количество болотных сов скопилось в охранной зоне заповедника из-за высокой численности общественных полёвок. 1 марта на участке автотрассы от посёлка Волочаевский до поворота на хутор Курганный (10 км) было учтено 12 токующих болотных сов. Во время токовых полётов птицы принимали демонстративные позы: полёт с выпрямленными крыльями, зависание с крыльями, поднятыми вверх, пикирование с трепещущим крыльями, зависание с горизонтальными крыльями и громкая вокализация. Наблюдались парные полёты, резкое сближение и сцепление когтями. Возможно, это элементы агрессивного поведения территориальных самцов.

В первой декаде апреля территориальное поведение болотных сов было выражено особенно ярко. Они отгоняли дневных хищных птиц, пролетавших над гнездовой территорией. Так 2 апреля 2014 сова продолжала атаковать зимняка *Buteo lagopus* до тех пор, пока он не покинул охраняемую территорию.

Более агрессивными стали взаимодействия с особями своего вида. По-видимому, это были драки территориальных самцов, самки которых уже насиживали кладки. Птицы наносили друг другу удары когтями, резко пикировали. На вспаханном поле нами была подобрана мёртвая сова с колотыми ранами, похоже, нанесёнными другой совой.

В степи в окрестностях посёлка Волочаевский 3 апреля найдено гнездо болотной совы с кладкой из 7 яиц. Всего с 3 апреля по 20 мая 2014 на участке не более 2 га было обнаружено 9 гнёзд болотных сов с кладками и пуховыми птенцами. Даты нахождения и состояние гнёзд показаны в таблице.

Даты нахождения гнёзд болотных сов и состояние гнёзд весной 2014 года в охранной зоне заповедника «Ростовский»

Дата	Число яиц	Число птенцов	Дата	Число яиц	Число птенцов
03.04.	7	–	19.04	3	1
18.04.	8	–	21.04	1	3
18.04.	2	3	21.04	–	5
18.04.	3	3	20.05	7	2
18.04	1	3			

Размеры яиц (n = 32): 37.1-48.1×29.6-30.3 мм. Расстояние между ближайшими гнёздами составило 24 м. Первые 4 летных выводка были встречены 20 мая 2014.

Вечером 15 июня 2014 на маршруте длиной 2 км, проходящем вдоль лесополосы и участка степи с найденными гнёздами болотных сов, было учтено 57 особей этого вида. Птицы поодиночке и группами сидели на ветвях деревьев, на обочине грунтовой дороги, пикировали на наблюдателя. 22 июля скопления сов вблизи места компактного гнездования не наблюдалось. Птицы перераспределились по территории, создав концентрации вдоль убранных полей пшеницы и в прилегающих лесополосах. В дальнейшем численность вида в наблюдаемом районе снизилась до обычного уровня.

Домовый сыч *Athene noctua*. В районе заповедника немногочисленный оседлый вид (Белик 2004; Миноранский и др. 2006; Липкович, Брагин 2012). В июне 1998 года пара сычей выращивала выводок из 6 птенцов под полом старого дома пастухов на острове Водный. Две пары с 2008 по 2012 год ежегодно гнездятся в двух домиках на острове Водный. Несколько пар регулярно размножаются в охранной зоне заповедника: в 2005 году одна пара гнездилась в щели среди бетонных плит под автомобильным мостом около посёлка Маныч; в 2010-2012 годах пара сычей гнездилась в разрушенном доме посёлка Правобережный. В летнем питании (судя по содержимому погадок) чаще всего встречаются саранчовые. В холодное время года в погадках отмечается почти исключительно шерсть и костные останки общественной полёвки. В одном случае на острове Водный среди кормовых остатков была найдена медянка-сеголеток *Coronella austriaca*. Самым крупным кормовым объектом, найденным близ гнезда домовых сычей, был большой тушканчик *Allactaga jaculus*.

Литература

Белик В.П. 2004. Птицы долины озера Маныч-Гудило // *Тр. заповедника «Ростовский»* **3**: 11-177.

Гизатулин И.И. 2003. Очерк птиц района заповедника // *Летопись природы заповедника «Ростовский»*. Кн. 1. Орловский: 75-128.

Липкович А.Д., Брагин А.Е. 2012. Аннотированный список птиц Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский», его охранной зоны и сопредельных территорий // *Тр. заповедника «Ростовский»* **5**: 189-232.

Миноранский В.А., Узденов А.М., Подгорная Я.Ю. 2006. *Птицы озера Маныч-Гудило и прилегающих степей*. Ростов-на-Дону: 1-332.

Смагина Т.А., Кутилин В.С. 2002. Ландшафты Ростовской области // *Природные условия и естественные ресурсы: Южный округ: Ростовская область*. Ростов-на-Дону: 388-412.