

ISSN 1026-5627

Русский
орнитологический
журнал



2020
XXIX

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1986
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIX

Экспресс-выпуск • Express-issue

2020 № 1986

СОДЕРЖАНИЕ

- 4831-4838 Полвека в заповедной природе.
Е. Г. РУСАНОВА
- 4838-4842 Состав гнездовой орнитофауны Республиканского
ботанического сада Приднестровья в 1997-2020 годах.
А. А. ТИЩЕНКОВ, А. А. АПТЕКОВ,
А. В. КУЛАЧЕК
- 4842-4845 Морфологическая характеристика крови некоторых
врановых птиц Corvidae. Н. П. БЕЛЯЕВА,
А. Э. СЕМАК
- 4846-4862 Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных.
О. Ф. ЧЕРНОВА
- 4862-4866 Малый лебедь *Cygnus bewickii* в Волжско-Уральском
междуречье. В. П. БЕЛИК, П. В. ДЕБЕЛО,
В. В. МОРОЗОВ, В. Л. ШЕВЧЕНКО
- 4866-4867 Новые и редкие птицы юга Тургайской ложбины.
В. В. ХРОКОВ, Э. М. АУЭЗОВ,
М. Е. БУКЕТОВ, А. В. ГРАЧЁВ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

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

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X X V I I I
E x p r e s s - i s s u e

2020 № 1986

CONTENTS

- 4831-4838 Half a century in the Volga delta.
E . G . R U S A N O V A
- 4838-4842 Structure of nesting ornithofauna of Republican
Botanical Garden of Pridnestrovie in 1997-2020.
A . A . T I S C H E N K O V , A . A . A P T E K O V ,
A . V . K U L A C H E K
- 4842-4845 Morphological characteristics of the blood of some corvid
birds Corvidae. N . P . B E L Y A E V A , A . E . S E M A K
- 4846-4862 Skin derivatives in ontogeny and phylogeny of vertebrates.
O . F . C H E R N O V A
- 4862-4866 The Bewick's swan *Cygnus bewickii* in Volga-Ural interfluve.
V . P . B E L I K , P . V . D E B E L O ,
V . V . M O R O Z O V , V . L . S H E V C H E N K O
- 4866-4867 New and rare birds of the south of the Turgai hollow.
V . V . K H R O K O V , E . M . A U E Z O V ,
M . E . B U K E T O V , A . V . G R A C H E V
-

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

Полвека в заповедной природе

Е.Г.Русанова

Елена Германовна Русанова. Член Союза писателей России, ул. Крымская, д.12/11, кв. 635, п. Мирный, г. Люберцы, Московская область, Россия. E-mail: ERus1964@mail.ru

Поступила в редакцию 28 сентября 2020

В октябре 2020 года исполнилось 55 лет трудовой деятельности в Астраханском заповеднике заслуженного эколога России, орнитолога Германа Михайловича Русанова. Он родился в Вологодской области 30 июня 1942 года. В 1962 году уехал в Куйбышев и начал работать авиатехником в аэропорту Курумоч. «Но тяга к природе оказалась сильнее любви к авиации», – как напишет он позже в своей книге «Полвека в заповедной природе».



Герман Михайлович Русанов, Фото Алексея Нестерова.

Герман Михайлович успешно сдал экзамены на охотоведческое отделение Всесоюзного сельскохозяйственного института заочного образования (ВСХИЗО, Балашиха Московской области). И осенью 1965 года

вместе с женой и дочерью приехал в Астраханский заповедник. Поступил на должность лесника, а через полгода его перевели в помощники лесничего участка на центральном кордоне Дамчик. Через год он уже заведовал музеем на Дамчикском участке и проводил экскурсии со студентами, школьниками, туристами и иностранными гостями.

В 1966 году было принято решение о создании при Астраханском заповеднике Каспийской орнитологической станции. Её возглавил в 1967 году Владимир Васильевич Виноградов. И Герман Михайлович долгое время посвятил ознакомлению первого директора этой станции с волжской дельтой, её растительным и животным миром, экскурсируя с ним на лодках.

Вскоре Герману Михайловичу было предложено перейти в состав Каспийской орнитологической станции. Его как студента-заочника приняли исполняющим обязанности младшего научного сотрудника.

Важным направлением научно-технической работы орнитологической станции было кольцевание птиц, и Г.М.Русанов стал одним из основных его организаторов в дельте Волги.



Лебеди-кликунуны *Cygnus cygnus* на зимовке в дельте Волги. Фото Г.М.Русанова.

Изучение зимовок птиц на Каспийском море являлось также ключевой задачей орнитологической станции. Постоянные учёты птиц проводились на Северном Каспии, в Кызылагачском и Красноводском заповедниках, в Дагестане. Зимой осуществлялись поездки на учётные работы на юге Каспия в Азербайджане.

Ко времени получения диплома охотоведа Герман Михайлович уже имел огромный бесценный материал по динамике орнитофауны Волго-Каспийского района. Он послужил основой для множества публикаций, а затем и успешной защиты кандидатской диссертации.

Почти ежегодно (с 1968 по 2012 год) Г.М.Русанов проводил аэровизуальные обследования и учёты водяных птиц в дельте Волги и на Северном Каспии. Обследовались гнездовые колонии веслоногих и голенастых птиц, осуществлялась аэровизуальная бонитировка и картирование водно-болотных угодий, учёты птиц у побережий всего Северного Каспия. В этом орнитологу очень помогал опыт учёбы в лётной школе, работа в гражданской и спортивной авиации, которой он занимался до приезда в заповедник, живя ещё на своей малой родине Вологде, а также в Саранске и Куйбышеве. Его публикации по материалам авиаучётов птиц неизменно получали положительную оценку ведущих специалистов, изучавших состояние ресурсов водоплавающих птиц в СССР и России.



В дельту Волги пришла саранча. Фото Г.М.Русанова.

С момента создания Каспийской орнитологической станции Русанов приобрёл богатейшие знания и опыт, став прекрасным полевиком и известным учёным. В статье «Орнитологи Каспия» (астраханская областная газета «Волга» от 2 марта 1971 года) Г.А.Кривоносов отмечал: «Научный сотрудник Г.М.Русанов в результате своих многолетних опытов разработал высокоэффективный способ сооружения искусственных гнёзд для уток, позволяющий повысить сохранность их кладок и привлечь птиц на новые места».

В 1977 году Г.М.Русанов защитил кандидатскую диссертацию во Всесоюзной научно-исследовательской лаборатории охраны природы.

Его научным руководителем был известный зоолог профессор Владимир Евгеньевич Флинт.

Научные достижения Г.М.Русанова отмечены серебряной медалью ВДНХ в 1979 году. В 1994 году Герман Михайлович стал ведущим научным сотрудником заповедника. За многолетний труд и значительный вклад в изучение орнитофауны Нижнего Поволжья Указом Президента РФ от 19 июня 2002 Г.М.Русанову присвоено почётное звание «Заслуженный эколог РФ». В 2006 году он вышел в лауреаты юбилейного конкурса работников государственных природных заповедников и национальных парков «Лучший по профессии» в номинации «За большой вклад в заповедную науку».

Благодаря незаурядной способности аналитического осмысления огромного разностороннего материала и редкостному трудолюбию Герман Михайлович стал одним из признанных орнитологов, снискал высокий авторитет среди гидрологов, геоморфологов, геоботаников и других специалистов в нашей стране и за рубежом.

Его исследования являются составной частью многолетнего мониторинга водно-болотных угодий региона и населяющих их птиц. Они широко используются при разработке региональных природоохранных, охотохозяйственных, нормативных и методических вопросов, а также при выполнении международных обязательств, принятых СССР и Россией по охране водно-болотных угодий дельты Волги по Рамсарской конвенции. Полученные учёным уникальные материалы обобщены во многих монографиях, посвящённых изучению миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии, использованы для оценки состояния популяций и условий их обитания в России и за её пределами на путях миграций и зимовок. Им разработаны эффективные биотехнические мероприятия, направленные на улучшение условий естественного воспроизводства некоторых охотничьих и редких видов птиц, занесённых в Красную книгу России.

При активном участии Г.М.Русанова создано большое число особо охраняемых территорий: Ильменно-Бугровой заказник, Богдино-Баскунчакский заповедник и другие, орнитологические памятники природы, в том числе колония чаек на острове Малый Жемчужный на Каспийском море. Это – ещё одно из проявлений преданности делу сохранения биологического разнообразия региона.

С 1999 по 2015 год в дельте было выпущено 55 стерхов *Grus leucogeranus*, выращенных в питомнике в Окском заповеднике. Герман Михайлович был участником этих торжественных событий на Обжоровском участке Астраханского заповедника. Молодых стерхов привозили из журавлиного питомника Окского заповедника. Г.М.Русанов сделал множество фотоснимков этих удивительных птиц и поместил их в своих книгах и статьях.



Ю.М.Марков выпускает молодых стерхов *Grus leucogeranus* в природу на Обжоровском участке Астраханского заповедника.



Стерх *Grus leucogeranus* в полёте.

Через всю свою жизнь Герман Михайлович пронёс любовь к фотоохоте. В конце шестидесятих годов он познакомился с легендарным человеком – Марком Степановичем Редькиным, фотографом ТАСС, который издал серию жанровых альбомов об Астрахани, Волге и Каспийском море. В альбоме «У реки, у моря» (издательство «Планета», 1977) Марк Степанович использовал и фотографии Германа Русанова.

На Всесоюзном конкурсе лучших изданий Г.М.Русанов награждён дипломом за изготовление фотографий к фотоальбому «Астраханский заповедник», опубликованному в издательстве «Планета» (1972 год) и положившему начало серии таких альбомов по заповедникам СССР. В 1977 году Б.К.Машковым и Г.М.Русановым была проиллюстрирована книга Д.В.Бондарева «Жемчужина Каспия».

В 1982 году издательство «Советская Россия» тиражом 50 тысяч экземпляров выпустило новый красочный фотоальбом «Астраханский заповедник» (текст Д.В.Бондарева), авторами фотографий в котором стали Б.К.Машков и Г.М.Русанов. Его фотографии живой природы можно встретить в изданиях Западной Европы и Америки. Например, в книге «National parks – Our World Nature Heritages» использованы фотографии с видами плантаций цветущего лотоса, скоплений лебедей и других водоплавающих птиц дельты Волги.

Фоторабота учёного «Полёт саранчи» отмечена дипломом за лучшее отображение природы России в номинации «Микромир» на международном фотоконкурсе «Золотая черепаха» в 2012 году.

«В научной и просветительской работе моим постоянным спутником был фотоаппарат», – напишет Г.М.Русанов в книге «Полвека в заповедной природе» (2016). Он принимал участие в подготовках и съёмках фильмов о природе, которые проводились киногруппами России и других стран. Одна из серий фильма «Царство русского медведя» киностудии ВВС (продюсер Д.Спаркс), посвящённая Астраханскому заповеднику, была создана при непосредственном участии Германа Михайловича. Он также почти полвека является активным участником теле- и радиопередач.

В интервью для журнала «Православный просветитель» (Тюмень, № 4/85, июнь 2014 года), отвечая на один из вопросов об особенностях жизни орнитологов Астраханского заповедника, он отвечает: «Все работы или почти все связаны с пребыванием на воде. И основным средством передвижения служат рыбацкие лодки или куласы – маленькие плоскодонные лодочки для одного человека. При работе на взморье, где совершенно нет суши, лодки служат “домом”. Нужно уметь пользоваться парусом, шестом, вёслами, лодочными моторами. Работа трудна, но не лишена определённой романтики».

Помимо научных статей, которых у орнитолога более трёх сотен (не считая написанных в соавторстве), а также газетных публикаций Герман Михайлович пишет и издаёт книги, где он выступает автором или составителем. В 1990 году в Нижне-Волжском книжном издательстве тиражом 100 тысяч экземпляров вышла иллюстрированная книга «Дельта», занявшая достойное место в природоведческой учебной литературе. Г.М.Русанов является её автором-составителем. В 1996 году совместно с немецкими учёными им был подготовлен путеводитель

«Волга-Дельта», изданный в Германии на немецком языке. За монографию «Птицы Нижней Волги» (Астрахань, 2011, по проекту ПРООН/ГЭФ) решением жюри конкурса на соискание Премии имени Ф.Р. Штильмарка он стал лауреатом 2012 года в номинации «Путеводители по природе».



Наше детство.

К 100-летию заповедного дела в России издана книга «Полвека в заповедной природе», где Г.М.Русанов – автор научного раздела, очерков и фотоиллюстраций, автор художественной прозы – Ж.А. Русанова. Раздел «Экологическая поэзия» составлен из стихотворений Е.Г.Русановой. В конкурсе на соискание Премии имени Ф.Р.Штильмарка 2017 года в номинации «Книги о природе» это издание было отмечено почётной грамотой семье Русановых «за долголетнее служение заповедной природе Нижней Волги, подвижническую просветительскую деятельность в области сохранения живой природы».

В 2018 году в издательстве Ханты-Мансийска вышла в свет книга очерков (этих же трёх авторов) «Планета любви», где Герман Михайлович выступает с очерком «Мастер охотничьей прозы», посвящённым литературному наследию писателя-натуралиста, выдающегося учёного, общественного деятеля Западной Сибири Н.Б.Патрикеева.

В минувшем году к 100-летию юбилею заповедника были изданы книги «Заповедный век» и «Где птичий восторг стоголос и высок». В

первой из них Г.М.Русанову принадлежат очерки о коллегам, во второй – очерк «На службе заповедной природе» о подвижниках науки – женщинах родного заповедника с первых лет его основания.

Весной и летом 2020 года в «Русском орнитологическом журнале» был опубликован ряд новых научных статей учёного. Это результат его работы над материалами пятилетних наблюдений в дельте Волги.

От имени коллег, друзей и близких желаем Герману Михайловичу сохранения завидной работоспособности и творческой энергии, новых профессиональных достижений и открытий, здоровья и бодрости духа!



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2020, Том 29, Экспресс-выпуск 1986: 4838-4842

Состав гнездовой орнитофауны Республиканского ботанического сада Приднестровья в 1997-2020 годах

А.А.Тищенко, А.А.Аптеков, А.В.Кулачек

Алексей Анатольевич Тищенко, Александр Александрович Аптеков,

*Алина Валентиновна Кулачек. Приднестровский государственный университет им Т.Г.Шевченко,
ул. 25-Октября, д. 128, Тирасполь, 3300. Приднестровская Молдавская Республика.*

E-mail: tdbirds@rambler.ru; qwert_792@mail.ru; akula4ek@mail.ru

Поступила в редакцию 2 октября 2020

При формировании орнитофауны населённых пунктов большое значение имеют ботанические сады, старые парки и кладбища, расположенные в пределах города. Они являются промежуточными элементами между естественными природными биотопами и типично городской средой. Озеленённые городские территории сохраняют и привлекают представителей региональной фауны, способствуют адаптации и расселению животных в городе. То есть они играют роль «рефугиумов» дикой фауны внутри преобразованного ландшафта.

Дендрарий Республиканского ботанического сада основан в 1959 году на юго-восточной окраине города Тирасполя, оформлен в ландшафтном или пейзажном стиле (Денисов 1982). Это близкий к паркам биотоп, но если в парках города произрастает порядка 31 вида деревьев и кустарников (Тищенко, Алексеева 2003), то в дендрарии культивируется около 530 их видов и форм (Руцук и др. 2009), что значительно повышает его привлекательность для птиц. Кроме того, в дендрарии, по сравнению с городскими парками, снижен фактор беспокойства со стороны человека. Разные аспекты обитания птиц в ботаническом

саду рассматривались нами ранее (Тищенко, Медведенко, 1999; Медведенко, Тищенко, 2001; Тищенко, Дану, 2008; и др).

Учёты проводились в апреле-июне в 1997-1999, 2008 и 2020 годов на всей территории дендрария (0.13 км²). Фрагментарные наблюдения велись в 1991-2019 годах. Доминантами по обилию считались виды, доля участия которых в населении по суммарным показателям составляла 10% и более ($Di > 10$), субдоминантами – виды, индекс доминирования которых был в пределах от 1 до 9. Расчёт индексов разнообразия Шеннона, выравнимости распределения особей Пиелу, концентрации Симпсона производился по формулам, представленным в работе В.Д. Захарова (1998).

В дендрарии Республиканского ботанического сада за весь период наблюдений зарегистрировано гнездование 43 видов птиц (23-41 в разные годы, табл. 1).

Таблица 1. Структура гнездовой орнитофауны дендрария ботанического сада Тирасполя (пар/км²)

Вид	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2008 г.	2020 г.
<i>Phasianus colchicus</i> *	–	–	–	–	7.7
<i>Columba palumbus</i>	Попытка гнездования	–	8	15.4	23.1
<i>Streptopelia decaocto</i>	25	13	13	–	7.7
<i>Cuculus canorus</i> *	8	8	8	–	7.7
<i>Asio otus</i>	38	19	19	23.1	15.4
<i>Upupa epops</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Jynx torquilla</i>	–	–	13	–	15.4
<i>Dendrocopos major</i>	10	–	–	–	15.4
<i>Dendrocopos syriacus</i>	–	10	10	15.4	15.4
<i>Dendrocopos minor</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Motacilla alba</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Lanius collurio</i>	–	10	29	15.4	23.1
<i>Oriolus oriolus</i>	29	13	28	23.1	15.4
<i>Sturnus vulgaris</i>	25	–	25	30.8	61.5
<i>Garrulus glandarius</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Pica pica</i>	63	56	33	7.7	7.7
<i>Corvus cornix</i>	33	33	11	7.7	7.7
<i>Hippolais icterina</i>	–	13	–	–	7.7
<i>Sylvia nisoria</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Sylvia atricapilla</i>	83	125	175	61.5	115.4
<i>Sylvia borin</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Sylvia communis</i>	13	–	–	7.7	7.7
<i>Sylvia curruca</i>	63	50	38	23.1	23.1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Phylloscopus collybita</i>	58	92	125	115.4	130.8
<i>Ficedula albicollis</i>	–	–	–	–	7.7
<i>Ficedula parva</i>	–	13	–	–	–
<i>Muscicapa striata</i>	–	–	–	7.7	15.4
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	13	13	26	23.1	7.7
<i>Erithacus rubecula</i>	93	43	53	61.5	30.8
<i>Luscinia luscinia</i>	78	260	149	92.3	100.0
<i>Turdus merula</i>	–	–	–	15.4	100.0
<i>Turdus philomelos</i>	–	–	–	7.7	23.1

Вид	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2008 г.	2020 г.
<i>Cyanistes caeruleus</i>	10	—	—	—	—
<i>Parus major</i>	51	38	50	15.4	15.4
<i>Sitta europaea</i>	—	—	—	—	15.4
<i>Passer domesticus</i> **	—	—	—	—	30.8
<i>Passer montanus</i>	38	13	13	23.1	69.2
<i>Fringilla coelebs</i>	25	50	100	46.2	76.9
<i>Chloris chloris</i>	39	58	29	46.2	76.9
<i>Carduelis carduelis</i>	25	38	38	30.8	23.1
<i>Linaria cannabina</i>	21	25	25	46.2	30.8
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	29	14	14	7.7	30.8
Плотность	866	1003	1028	769.6	1215.8
Число видов	23	23	24	25	41
Индекс Шеннона (H1)	1.47	1.58	1.57	1.54	1.82
Индекс Пиелу (E)	0.47	0.50	0.50	0.48	0.49
Индекс Симпсона (C)	0.06	0.11	0.09	0.07	0.05

Примечание: * - условные пары; ** - гнезился под крышей сторожки (ранее он там тоже обитал, но не учитывался для дендрария).

В 2020 году в дендрарии отмечена высокая плотность гнездящихся птиц и наивысшее видовое разнообразие (включая индекс Шеннона). В то же время население птиц стало более выровненным (самый низкий индекс Симпсона при достаточно высоком индексе Пиелу). В целом здесь наблюдается прогнозируемое увеличение разнообразия птиц, в том числе, возможно, из-за восстановления системы полива. Интересно, что этот процесс происходит на фоне интенсивного облагораживания территории и ухода за древесно-кустарниковыми насаждениями.

Доминировали 4 вида: теньковка *Phylloscopus collybita*, соловей *Luscinia luscinia*, славка-черноголовка *Sylvia atricapilla* и зарянка *Erithacus rubecula*. К субдоминантам в разные годы относились 18-24 вида (табл. 2). Во все учётные годы в эту категорию входили 10 видов: зяблик *Fringilla coelebs*, славка-мельничек *Sylvia curruca*, зеленушка *Chloris chloris*, щегол *Carduelis carduelis*, реполов *Linaria cannabina*, большая синица *Parus major*, полевой воробей *Passer montanus*, ушастая сова *Asio otus*, иволга *Oriolus oriolus*, дубонос *Coccothraustes coccothraustes*.

В 2020 году были зарегистрированы 10 видов птиц, ранее в дендрарии не гнездившихся (фазан *Phasianus colchicus*, удод *Upupa epops*, малый пёстрый дятел *Dendrocopos minor*, белая трясогузка *Motacilla alba*, сойка *Garrulus glandarius*, ястребиная славка *Sylvia nisoria*, садовая славка *Sylvia borin*, весничка *Phylloscopus trochilus*, мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis* и поползень *Sitta europaea*). Отрадно возвращение в ботанический сад большого пёстрого дятла *Dendrocopos major*, который до этого гнезился в дендрарии в 1997 году, а затем был вытеснен сирийским дятлом *Dendrocopos syriacus*.

Таблица 2. Птицы – доминанты и субдоминанты в дендрарии ботанического сада

Годы	Доминанты (Di)	Субдоминанты*
1997	<i>Erithacus rubecula</i> (10.7)	21 вид: <i>Sylvia atricapilla</i> , <i>Luscinia luscinia</i> , <i>Pica pica</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Phylloscopus collybita</i> , <i>Parus major</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Passer montanus</i> , <i>Corvus cornix</i> , <i>Oriolus oriolus</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i> , <i>Streptopelia decaocto</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Carduelis carduelis</i> , <i>Linaria cannabina</i> , <i>Sylvia communis</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Dendrocopos major</i> , <i>Cyanistes caeruleus</i>
1998	<i>Luscinia luscinia</i> (25.9), <i>Sylvia atricapilla</i> (12.5)	20 видов: <i>Phylloscopus collybita</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Pica pica</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Erithacus rubecula</i> , <i>Parus major</i> , <i>Carduelis carduelis</i> , <i>Corvus cornix</i> , <i>Linaria cannabina</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i> , <i>Streptopelia decaocto</i> , <i>Oriolus oriolus</i> , <i>Hippolais icterina</i> , <i>Ficedula parva</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Passer montanus</i> , <i>Dendrocopos syriacus</i> , <i>Lanius collurio</i>
1999	<i>Sylvia atricapilla</i> (17.0), <i>Luscinia luscinia</i> (14.5), <i>Phylloscopus collybita</i> (12.2)	18 видов: <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Erithacus rubecula</i> , <i>Parus major</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Carduelis carduelis</i> , <i>Pica pica</i> , <i>Lanius collurio</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Oriolus oriolus</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Linaria cannabina</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i> , <i>Streptopelia decaocto</i> , <i>Jynx torquilla</i> , <i>Passer montanus</i> , <i>Corvus cornix</i>
2008	<i>Phylloscopus collybita</i> (15.0), <i>Luscinia luscinia</i> (12.0).	23 вида: <i>Sylvia atricapilla</i> , <i>Erithacus rubecula</i> , <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Linaria cannabina</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Carduelis carduelis</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Oriolus oriolus</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Passer montanus</i> , <i>Columba palumbus</i> , <i>Dendrocopos syriacus</i> , <i>Lanius collurio</i> , <i>Turdus merula</i> , <i>Parus major</i> , <i>Pica pica</i> , <i>Corvus cornix</i> , <i>Sylvia communis</i> , <i>Muscicapa striata</i> , <i>Turdus philomelos</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i>
2020	<i>Phylloscopus collybita</i> (10.8)	24 вида: <i>Sylvia atricapilla</i> , <i>Luscinia luscinia</i> , <i>Turdus merula</i> , <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Passer montanus</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Erithacus rubecula</i> , <i>Passer domesticus</i> , <i>Linaria cannabina</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i> , <i>Columba palumbus</i> , <i>Lanius collurio</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Turdus philomelos</i> , <i>Carduelis carduelis</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Jynx torquilla</i> , <i>Dendrocopos major</i> , <i>Dendrocopos syriacus</i> , <i>Oriolus oriolus</i> , <i>Muscicapa striata</i> , <i>Parus major</i> , <i>Sitta europaea</i>

Примечание: * субдоминанты перечислены в порядке уменьшения доли участия в формировании орнитонаселения.

Из всех биотопов Тирасполя пока только в дендрарии Республиканского ботанического сада размножаются удод, сойка и дубонос.

Птицы – это эстетика городов и сёл, рекреационное, эстетическое и воспитательное значение которых не только не ослабевает в суе современного мира, но, наоборот, возрастает, поэтому, чем больше птиц будет обитать в ботаническом саду, тем выше будет его рекреационное и природоохранное значение. Учитывая, что в дендрарии ограничено применение химических средств защиты растений, трудно переоценить роль птиц в регуляции численности вредных беспозвоночных и грызунов на его территории. При этом почти все виды птиц, там гнездящиеся, за исключением серой вороны *Corvus cornix*, являются полезными для дендрария. В качестве практических мер по увеличению качественного и количественного состава птиц ботанического сада мы можем рекомендовать: сооружение и развеску в нём искусственных гнездовий для дуплогнездников и некоторых других птиц, это особенно важно из-

за нехватки естественных дупел; актуальным является также устройство искусственных водоемов; регуляция численности животных, отрицательно влияющих на размножение птиц (серых ворон, бродячих собак и кошек). Целесообразна также подкормка птиц в зимний период.

Л и т е р а т у р а

- Благосклонов К.Н. 1991. *Гнездование и привлечение птиц в сады и парки*. М.: 1-251.
- Денисов В.А. 1982. *Дендрарий Молдавского НИИОЗиО*. Кишинёв: 1-91.
- Захаров В.Д. 1998. *Биоразнообразие населения птиц наземных местообитаний Южного Урала*. Миасс: 1-158.
- Медведенко Д.В., Тищенко А.А. 2001. Гнездование птиц в Тираспольском ботаническом саду // *Науч. тр. зоол. музея Одес. ун-та: Материалы по изучению животного мира (фаунистика, морфология, методика исследований)*. Одесса, 4: 173-177.
- Рушук В.С., Маяцкий И.Н., Иванова Г.А. и др. 2009. *Ботанический сад Приднестровья*. Тирасполь: 1-88.
- Тищенко А.А., Алексеева О.С. 2003. Гнездовая орнитофауна кладбищ и парков Тирасполя // *Беркут* 12, 1/2: 21-31.
- Тищенко А.А., Дану К.П. 2009. Динамика структуры гнездовой орнитофауны Республиканского ботанического сада Приднестровья (г. Тирасполь) // *Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья: Материалы 3-й Международ. науч.-практ. конф.* Тирасполь: 203-204.
- Тищенко А.А., Медведенко Д.В. 1999. Орнитофауна Приднестровского Государственного Ботанического сада // *Вестн. Приднестров. ун-та* 10 (1): 66-73.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2020, Том 29, Экспресс-выпуск 1986: 4842-4845

Морфологическая характеристика крови некоторых врановых птиц Corvidae

Н.П.Беляева, А.Э.Семак

Нина Петровна Беляева, Анна Эдуардовна Семак. ФГБОУ ВО Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А.Тимирязева. Москва, Россия.
E-mail: nina_belyaeva@ro.ru

Поступила в редакцию 1 октября 2020

Кровь является одной из самых лабильных тканей организма. Её качественный состав способен изменяться в ответ на любые, даже незначительные вариации, происходящие в организме. Даже кратковременные воздействия способны отражаться не только на биохимическом уровне, но и изменять количество форменных элементов и состав жидкой части крови.

У птиц в кровь в среднем на 40-50% состоит из форменных элементов. Их количественный состав часто колеблется в зависимости от ви-

довой принадлежности особей. При этом количественный состав форменных элементов крови диких птиц всё ещё изучен не достаточно. Из литературных источников известно, что количество эритроцитов у разных видов птиц может варьировать от 1.0 до 4.5 млн/мкл.

Для проведения сравнительного анализа исследованы особи 4 видов семейства врановых: галка *Coloeus monedula*, грач *Corvus frugilegus*, сойка *Garrulus glandarius* и сорока *Pica pica*. Изучение клеток крови объектов исследования проведено осенью. Именно в этом сезоне большая часть морфометрических показателей птиц достигали максимальных показателей (Беляева 2019). Одной из причин является увеличение количества и питательности потребляемой пищи (Родимцев 2004).

В ходе исследования были изучены мазки крови, на которых определялся размер эритроцитов и рассчитывалась лейкоцитарная формула. Диаметр эритроцитов – важный показатель, который даёт представление о кислородной ёмкости крови (Савчук и др. 2018).

Из данных таблицы 1 видно, что для птиц каждого вида характерны свои размерные показатели красных клеток крови, при этом они близки к средним значениям, указанным в литературе ранее.

Таблица 1. Размер эритроцитов врановых птиц (мкм)

Показатели	Сорока (n = 15)	Галка (n = 18)	Грач (n = 25)	Сойка (n = 15)
Большой диаметр эритроцита	9.49 ± 0.94	14.32 ± 2.03	13.84 ± 0.92	13.62 ± 1.03
Малый диаметр эритроцита	5.45 ± 1.04	7.06 ± 0.93	8.03 ± 1.06	6.34 ± 0.82
Средний диаметр эритроцита	7.42 ± 0.92	10.78 ± 2.05	10.32 ± 1.03	9.54 ± 1.22

У врановых птиц эритроциты представляли собой крупные овальные клетки, в центре которых содержалось большое ядро. В среднем их количество варьировало от 3.30 до 3.90 млн/мм³. Размеры эритроцитов разных видов птиц значимо различались. Наименьшие показатели среднего диаметра отмечены у сороки (7.42 мкм), а наибольшие – у грача (10.32 мкм) и галки (10.78 мкм). Различия могут быть связаны не только с видовой принадлежностью птиц, но и являться показателями тенденций к изменению качественных характеристик клеток крови при изменении возраста, физического состояния, а также питательности рациона птиц.

Размеры эритроцитов имеют прямую взаимосвязь с их количеством (Родимцев 2004). Нередко снижение количественных показателей эритроцитов нивелируется увеличением их размеров и наоборот, что позволяет сохранять кислородную ёмкость крови на одном уровне. Исходя из этого можно сделать вывод, что наибольшее значение количественного показателя эритроцитов в крови должно быть зафиксировано у сороки, а наименьшее – у грача и галки. Изменение количества красных клеток крови также может быть напрямую связано с питанием

птиц (Беляева 2019). Большое количество высокобелкового корма может приводить к увеличению количества эритроцитов.

Белые кровяные тельца – лейкоциты, являются подвижными клетками и разнообразны по своему морфологическому составу. Выполняя различные формы защитной функции, клетки реагируют изменением количества на многие факторы, в том числе и на питание птицы. Более информативной, по сравнению с общим количеством клеток, является лимфоцитарная формула крови птиц. Качественный состав лейкограммы птиц отличается от таковой у млекопитающих. В их крови по морфологическим признакам различаются лимфоциты, моноциты, базофильные клетки и гетерофилы, включающие в себя различные по функциям эозинофилы, псевдоэозинофилы и нейтрофилы. Именно такие группы клеток и представлены в лейкоцитарной формуле птиц в данной работе (табл. 2).

Таблица 2. Лейкоцитарная формула врановых птиц (%)

Показатели	Сорока ($n = 15$)	Галка ($n = 18$)	Грач ($n = 25$)	Сойка ($n = 15$)
Базофилы	0	0.50 ± 0.04	0.30 ± 0.02	0.10 ± 0.01
Гетерофилы	18.85 ± 1.12	33.96 ± 2.07	22.30 ± 1.23	27.67 ± 3.05
Лимфоциты	75.95 ± 2.32	60.76 ± 3.49	73.43 ± 2.45	69.87 ± 4.54
Моноциты	4.05 ± 0.67	5.09 ± 1.65	4.13 ± 1.98	3.09 ± 2.04

Все изученные нами виды птиц имели лимфоцитарный профиль крови. Максимальное значение отношения гетерофилов к лимфоцитам наблюдается у галки (0.56). У других птиц значения данного показателя схожи, наименьшее зарегистрировано у сороки (0.24), тогда как у грача – 0,30, у сойки – 0.39. Как уже указано выше, клетки, входящие в состав группы гетерофилов, имеют минимальные морфологические различия, они схожи по форме, сегментации ядра и интенсивности окрашивания. По этой причине невозможно выяснить, за счёт какого именно вида клеток происходит изменения количества группы в целом, поэтому остаётся невыясненным и фактор, повлёкший такие изменения. Возрастание количество нейтрофилов может указывать на бактериальные инфекции и интоксикации организма в целом, в то время как их снижения происходит по причине вирусных заболеваний. Увеличение процента эозинофилов указывает на аллергические реакции и разнообразные паразитарные болезни, а их уменьшение происходит при интоксикациях, вирусных и инфекционных заболеваний.

Статистически значимые различия выявлены только в части показателей между разными видами птиц. Максимальное количество базофилов зафиксировано у галок (0.50%), при этом у сорок в мазках крови не было их обнаружено. Это указывает на небольшое количество

базофилов в крови данных птиц. Отсутствие базофилов в мазках крови птиц достаточно частое и хорошо описанное, особенно для сельскохозяйственных птиц, явление. Повышение количества базофилов может быть следствием развития у птиц гельминтозов, несбалансированного питания, приводящего к истощению особей и различных нервно-мышечных утомлений. Видимо, сороки и сойки, количество базофилов у которых было наименьшим, находились в более благоприятном физическом состоянии по сравнению с грачами и галками.

У сороки были максимальные показатели лимфоцитов (75.95%), при этом гетерофилы у них оказались в наименьшем количестве (15.98%) по сравнению с другими птицами. У галок зафиксировано наименьшее число лимфоцитов (60.76%), при этом по количеству моноцитов (5.09%), гетерофилов (27.64%) и эозинофилов (6.32%) они превосходили птиц других видов. Причинами разности показателей могли послужить разнообразные факторы, в том числе видовая принадлежность особей, особенности питания и мест гнездования, заражённость паразитами и другое. Видимо, употребление в пищу высокобелковых компонентов, имеющих в своём составе животные белки чужеродного происхождения, может приводить к увеличению количества различных лимфоцитов в крови птиц. Дополнительной причиной может быть активизация защитной функции организма в ответ на поступление в него различных ядов, содержащихся хоть и в малых количествах в составе поедаемых насекомых.

Кровь быстро реагирует на различные внутренние и внешние факторы, поэтому трудно выделить конкретный фактор или долю его влияния в выявленных особенностях, особенно в условиях полевого исследования. Все показатели оказались в пределах нормы, что свидетельствует об отсутствии в организмах птиц нарушений, связанных с органами кровообращения. В то же время клеточный состав крови птиц имел статистически значимые межвидовые различия.

Л и т е р а т у р а

- Беляева Н.П. 2019. *Морфофункциональная характеристика пищеварительного тракта некоторых видов птиц семейства Врановых (Corvidae)*. Дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-171 (рукопись).
- Савчук С.В., Саковцева Т.В., Сергеевкова Н.А. 2018. Динамика гематологических показателей японских перепелов при скормливании продуктов жизнедеятельности личинок восковой моли // *Аграрная наука* **10**: 20-22.
- Родимцев А.С. 2004. Возрастная динамика показателей крови птенцов в гнездовой период // *Рус. орнитол. журн.* **13** (264): 543-549.



Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных

О.Ф.Чернова

Ольга Фёдоровна Чернова. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН.
Москва, Россия. E-mail: chernova@sevin.ru

Второе издание. Первая публикация в 2009*

Проблема возникновения и диверсификации кожных дериватов позвоночных остаётся интригующей и малоизученной областью зоологии. Основная трудность её решения заключается в том, что не в пример другим системам органов (скелетно-мышечной, нервной, выделительной и др.) эволюционные связи дериватов, характерных для представителей разных классов, не определяются. Кроме того, многочисленные примеры параллелизма и конвергенции ещё больше затрудняют выделение генеральной линии их эволюции. Обсуждение проблемы сопровождается множеством гипотез и предположений, которые всё же не в состоянии прояснить эволюционный сценарий возникновения, морфогенеза, диверсификации, гомологичности или исторической разобщённости этих структур. Это объясняется скудостью палеонтологических, эмбриологических и сравнительных морфологических данных. Представления об эволюционных преобразованиях дериватов на основе их морфологии во многом противоречивы, так как не подтверждены фактическими данными об изначальных и переходных формах, индукции их морфогенеза, различиях биохимического состава предполагаемых гомологичных структур и т.д. Многие предлагаемые концепции имеют характерный недостаток, на который указывает Матвеев (1932): использование для анализа морфологических структур прямого последовательного ряда ныне живущих форм, что не позволяет выявлять эволюционные связи структур, так как сравниваются не предки и их потомки, а сформировавшиеся конечные формы боковых ветвей филогенетического древа. Попытки обсуждения проблемы с сопоставлением данных морфологии, биохимии, молекулярной биологии и тканевой инженерии показывают продуктивность комплексного подхода для её решения (Chuong, Hornberger 2003; Wu *et al.* 2004; Чернова 2006, 2008а,б; Fuchs 2007).

В данной статье мы коснёмся лишь некоторых сторон затронутой проблемы: 1) кожные дериваты как модульные объекты; 2) пути разрешения антагонизма железистой и опорной функций кожи; 3) морфо-

* Чернова О.Ф. 2009. Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2: 218-227.

генез дериватов и гетерохронии; 4) конвергенция и параллелизм как пути эволюции кожных дериватов; 5) гипотезы об эволюционных взаимосвязях кожных дериватов; 6) обоснования «генеративной концепции» возникновения и диверсификации дериватов. Этот анализ опирается на новейшие данные сравнительной анатомии, биологии развития, молекулярной биологии и тканевой инженерии, на неоднократно обобщавшиеся нами фактические данные о дериватах и на собственные многолетние исследования морфологии пера, волоса и желёз (изучено более 100 видов птиц и 400 видов млекопитающих) (Соколов и др. 1988а, 1994; Соколов, Чернова 1994а,б, 2001; Чернова 1996, 2006, 2008а,б; Чернова, Целикова 2004; Шабаташ, Чернова 2006; и др.).

В процессе филогенеза хордовых покровный эпителий претерпел значительные преобразования. Он изменился от однослойного однорядного пласта однотипных неороговевающих, но способных секретировать клеток (у бесчерепных и оболочников) до многослойного многорядного неороговевающего (у круглоротых и рыб, за редким исключением), частично ороговевающего (у земноводных) или полностью рогового (у амниот) эпидермиса. Кожа – эволюционное приобретение лишь позвоночных, и её следует отличать от наружных покровов других животных. Она состоит из двух различных по происхождению тканей: эпителиальной и соединительной, пласты которых разделены базальной мембраной. Поверхностный эпидермис эктодермального происхождения, а подлежащая дерма – производная мезодермы, развивается за счёт дерматома эписомита. В онтогенезе оба пласта кожи оказывают взаимное влияние друг на друга при формировании различных дериватов. Наиболее значительное историческое событие в филогенезе позвоночных – выход на сушу, нашло отражение в возникновении двух основных типов покровного эпителия: первичноводного и наземного (и переходного, амфибионтного или ихтиоидного) (Чернова 2008б).

Кожные дериваты многочисленны и разнообразны. Их можно разделять на придатки – образования, выдающиеся над поверхностью кожи, и лежащие в её толще железы. Условность такого разграничения очевидна. Например, фолликулы волос и перьев залегают в дермальном слое, а то и в подкожной клетчатке, а наружу выходят лишь роговые стержни этих структур; железы располагаются в коже, но часто сопровождаются кожными или роговыми выростами. То же касается кератинизации. Казалось бы, чешуи, перья и волосы представляют собой роговые выросты, в то время как железы – неороговевающие структуры. Однако фолликулы перьев и волос – неороговевающие, способные к постоянной регенерации структуры, а протоки многих желёз, напротив, кератинизированы.

Железистая природа – характерная черта кожи позвоночных, да и хордовых в целом, в том числе традиционно считающейся нежелези-

стой кожи пресмыкающихся и птиц, всё же снабжённой специализированными структурами, аналогичными железистым. Кожные железы способны к производству и экскреции синтезированного glanduloцитами (железистыми клетками) секрета. Железы условно разделяются на обычные (ОЖ) и специфические (СЖ), различающиеся по численности, топографии, строению, составу и обилию секрета, и биологическому значению.

Можно выявить ряд закономерностей эволюции наружного покрова, сложившихся в процессе филогенеза позвоночных: 1) постепенное утолщение и дифференциация покровного эпителия на специализированные клетки, слои и структуры; 2) сохранение у всех позвоночных единообразия строения и полипотентности герминативного слоя эпидермиса, дающего начало всем другим, в том числе и железистым, структурам; 3) сходная дифференциация железистых структур во всех классах позвоночных на ОЖ и СЖ; 4) постепенное усиление морфофизиологической координации между строением секреторного отдела желёз и способом секреторной деятельности; 5) мультифункциональность кожного покрова и его железистого аппарата, различные функции которых находятся в динамическом равновесии, показывая примеры антагонизма, замещения или взаимного дополнения; 6) функциональная аналогия желёз позвоночных путём их различных морфологических модификаций; 7) своеобразие строения и функций кожных покровов в связи с адаптацией к условиям обитания; 8) отсутствие эволюционной преемственности желёз в разных классах позвоночных.

Кожные дериваты как модульные объекты. Дериваты можно рассматривать в рамках структурной гистологии (Савостьянов 2005), учения о структурно-функциональных единицах (Хрущов, Бродский, 1961; Терских и др. 2003), теории модульного строения организмов и их органов (Марфенин 1999; Нотов 1999; Савостьянов 2005) – методических подходов, служащих для упорядочения данных о морфологическом разнообразии структур в сложно организованном органе. К модульным объектам относят перья, ногти, волосы, рога, а также чешую рыб и эпителиальные ткани животных. Смысл выделения структурно-функциональных единиц состоит в том, что сложно функционирующий орган всегда гетерогенен, и свойства составляющих его компартментов могут широко варьировать в пределах нормы, но свойства структурной единицы гораздо более стабильны, и различные вариации не нарушают принципов её организации, если это не патология. Например, структурно-функциональной единицей гепатоидной СЖ мы считаем отдельную её долю с системой выводных протоков, дополнительными структурами (волосом, волосяной воронкой и цистерной, где депонируется и «созревает» секрет) и ассоциированными с гепатоидными апокриновыми и сальными железами, образующими с ними общие прото-

ки и смешанные доли. Этот комплекс обеспечивает синтез, созревание и выделение собственно секрета гепатоидных желез, дополняя его другим белком или гликопротеидом, липидами и меланином.

В качестве структурно-функциональной единицы может быть выделен комплекс волосяного фолликула, в который входят, помимо самого фолликула, соединительнотканная оболочка, дермальный сосочек, железы, мышцы, сосуды и нервы, волосяная эпидермальная воронка, а также сам стержень волоса.

Железы также демонстрируют модульный тип организации, который, как известно, характеризуется модульным строением системы, открытым ростом и циклическим морфогенезом. К дискретным модульным объектам, вероятно, можно отнести железистые поля, так как они состоят из одинаковых, равноценных, взаимозаменяемых элементов – ОЖ, связанных относительно слабыми связями. К унитарным объектам – СЖ, образованные незаменимыми элементами с сильными связями, жёсткие, слитые, компактные органы.

Пути разрешения антогонизма железистой и опорной функции кожи. Ороговение, сопровождающееся кератинизацией и дегенерацией эпителиоцитов (кератиноцитов и корнеоцитов), и секреторная способность glanduloцитов находятся в антагонистических отношениях, которые могут быть разрешены: 1) путём пространственного разобщения или 2) гетерохронии закладок и развития дериватов в онтогенезе, или 3) совмещением обеих функций на клеточном уровне – в одном эпителиоците. В первом случае железы возникают в местах, не подвергающихся ороговению и не покрытых скелетными образованиями, или опускаются в дерму и/или под кожу; таким образом glanduloциты изолируются от корнеоцитов (в большинстве желёз млекопитающих). Во втором случае закладка и развитие желёз происходит в онтогенезе раньше процессов кератинизации. В третьем случае эпителиоциты приобретают способность к совмещению железистой и опорной (в виде ороговения) функций. Например, сочетание ороговения и железистой функции в себокератиноцитах птиц или в определённых слоях эпидермиса у пресмыкающихся.

Проблему антагонизма секреторной и опорной функций можно рассматривать, признав процесс ороговения в качестве секреторного, как синтез и выделение белка кератина, сопровождающиеся дегенерацией клетки. В таком случае все покровы считаются секреторирующими органами с разными типами секреторной деятельности, которые не противостоят, а дополняют друг друга. Роговой слой эпидермиса интенсивно отторгается: в СЖ многих видов млекопитающих имеется утолщённый эпидермис (различные «мозоли»), который отслаивается и скапливается в полости мешотчатой железы. Такой отторгнутый роговой слой входит полноправным компонентом в секреты многих желёз, безусловно, вно-

ся в них дополнительные пахучие вещества.

Морфогенез дериватов и гетерохронии. Самоорганизация и межтканевые взаимодействия являются основой морфогенеза различных органов, в том числе и эктодермальных (Белоусов 1987; Черданцев 2003; Терских и др. 2007). Роль соматических стволовых клеток и индуцирующих их пролиферацию сигнальных белков, общих для всех кожных дериватов (Shh, FGF, Wnt, notch, BMP и др.), во взаимодействиях покровного эпителия и мезенхимы достаточно изучена для процесса морфогенеза перьев (Wu *et al.* 2004), волос (Fuchs 2007), сальных ОЖ и млечных СЖ (Терских и др. 2007; Fuchs 2007). Причём показано, что небольшие сдвиги в генетической программе развития вызывают значительные изменения структур (например, превращение закладок волос в ОЖ в тканевой культуре; возникновение волос во рту или зубов у птенцов).

Какие же черты сходства и различий морфогенеза дериватов удаётся подметить при сравнении этих процессов? У амниот общими признаками морфогенеза дериватов служат: 1) обособление специальных кожных полей, на которых они возникают (например, птерилий у птиц, вибриссных подушек, подошв лап, железистых полей и др.); 2) преобразование первичных гомогенных кожных полей в гетерогенные путём возникновения участков уплотнённой дермы под плакодами (агрегациями эпителиоцитов); 3) собственно морфогенез кожных придатков, проходящий по различным сценариям, но всегда путём взаимодействия эпителия и мезенхимы.

Эпителиально-мезенхимные реципрокные взаимодействия имеют большое значение для развития дериватов. Причём мезенхима может оказывать как индуцирующее (при морфогенезе кожных придатков), так и ингибирующее воздействие на развитие эктодермальных структур (при морфогенезе желёз). Шмальгаузен (1964) приводит пример тормозящего влияния мезенхимы на развитие парных цементных СЖ у головастика. В норме на вентральной поверхности передней части головы головастика развиваются парные цементные СЖ, причём только в тех местах, где эктодерма отделена от мезенхимы стенкой передней кишки. Этот вывод поддерживается фактом способности всего эктодермального эксплантата преобразовываться в присоску вне контакта с мезенхимой.

Перо и чешуя возникают путём эвагинации (выпячивания) эпителия и мезенхимы под индукцией мезенхимы, и, если бы волосы и все железы возникали только путём инвагинации (впячивания) эпителия и мезенхимы, то это служило бы ещё одним прекрасным примером «альтернативной бифуркации программ развития» (Oster, Albrecht 1982). Надо заметить, что в англоязычной литературе термин «инвагинация» употребляется при описаниях морфогенеза таких придатков,

как волосы и железы, что, по нашему мнению, неверно, так как этим термином обозначают процесс образования эмбрионального пласта или органа путём его вворачивания/впячивания при «проседании» нижележащего слоя. Настоящая же инвагинация эпидермиса происходит только при морфогенезе мешотчатых СЖ, центральная полость которых и образуется при впячивании эпидермиса в дерму и «проседании» подлежащей дермы с последующим разрастанием железистой паренхимы. Например, так формируются мешотчатые ядовитые и светящиеся бактериальные железы рыб, большинство СЖ пресмыкающихся, различные мешотчатые СЖ млекопитающих. Причём эти мешотчатые органы могут не только соединяться с поверхностью протоком (что обычно для СЖ амниот), но и замыкаться в изолированную от поверхности кожи структуру, лежащую в дермальном слое (как в мешотчатых фотофорах рыб). Во многих случаях такие мешотчатые СЖ обладают способностью выпячиваться над поверхностью кожи или выворачиваться наружу, выделяя или даже выбрызгивая сильно пахнущий секрет.

Инвагинация происходит на более поздних этапах морфогенеза перьевого фолликула – путём образования эпидермального впячивания вокруг зачатка-выроста пера с формированием цилиндрического фолликула. В морфогенезе пера присутствуют такие специфические процессы, как перемещение зоны роста с апикального конца кожного выроста вниз на боковые стороны фолликула (что редко встречается в коже), локализация нескольких популяций стволовых клеток, разветвление опахала не путём нарастания клеток, а, напротив, посредством апоптоза клеток маргинальных пластин (Lucas, Stettenheim 1972). Именно поэтому гистогенез пера обозначается как «морфогенез супротивного ветвления» (reverse branching morphogenesis) в отличие от «морфогенеза простого ветвления» (branching morphogenesis), например, лёгких и млечных желёз (Lucas, Stettenheim 1972; Wu *et al.* 2004). Дорсальная и вентральная стороны пера, производимые промежуточным слоем эпидермиса цилиндрического фолликула, негомологичны одноимённым сторонам чешуи – производным верхних слоёв эпидермиса, что не поддерживает гипотезу о происхождении пера из чешуи предковых форм (Чернова 2008а). При формировании пера за счёт верхних слоёв эпидермиса образуется только лишь его роговой чехол, который сбрасывается при развёртывании опахала.

Молекулярные механизмы морфогенеза пера хорошо изучены: на каждой стадии развития пера регуляция морфогенеза осуществляется разными сигнальными белками. Предложена детальная модель влияния генов на развитие пера (transgenic feather protocol) и высказана гипотеза, что разнообразие перьев зависит от ориентации и наклона молекулярных градиентов, которые затем проявляются в форме топологического устройства перьевого эпителия. Таким образом, показана связь

активности сигнальных белков с формой органа и его новой функцией (Widelitz *et al.* 2003, 2007; Wu *et al.* 2004; Yue *et al.* 2006). Например, под индуцирующим воздействием дермального сосочка создаётся градиент сигнального белка Wnt3, что приводит к спиральной организации гребней бородок и определяет симметричное ветвление опахала. Под влиянием Wnt-градиента происходит трансформация билатерально симметричных кроющих перьев в радиально симметричные пуховые перья. Белок noggin увеличивает степень ветвления пера. BMPs увеличивают размеры ствола пера (Yu *et al.* 2004). Соотношение антагонистических белков noggin и BMP4 играет основную роль в ветвлении пера, определяя число и размеры бородок; BMP4 регулирует формирование стержня и сцепление бородок; Shh индуцирует апоптоз краевого пластинчатого эпителия, что вызывает появление расщеплённого опахала и образование бородок (Yu *et al.* 2002; Chang *et al.* 2004a, b). В целом порядок появления сигнальных молекул в морфогенезе пера следующий: FGF4, BMP4 → Shh, Wnt-7a → notch-1, Serrate-1, Delta-1 → Msx-1,2 → Нох, NCAM. Таким образом, топологические трансформации пера от цилиндрической роговой структуры к иерархически ветвящейся структуре определяются молекулярными механизмами, что, вероятно, и обеспечивало и обеспечивает возможность развития различных форм пера как в онто-, так и в филогенезе.

Морфогенез ОЖ идёт только путём врастания эпителия в дермальный слой (Соколов и др. 19886), и никакой инвагинации не происходит. У анамний морфогенез glanduloцитов представляет собой процесс пролиферации и дифференциации эпителиоцитов базального слоя или других железистых клеток, тесно связанных с базальной мембраной (например, у миног: недифференцированные клетки → клубковидные опорно-железистые клетки → железистые белковые железы → белковый секрет). У амниот обычно в ОЖ просвет начинает формироваться в нижних секреторных отделах по мере нарастания массы железистой паренхимы и её секреторной активности, что сопровождается формированием центральной полости, протоков и прорывом наружу выводного протока, т.е. дифференциация структур ОЖ идёт снизу вверх, а не наоборот. Это касается как альвеолярных желёз, так и трубчатых. Надо отметить, что в постнатальном онтогенезе в сальных и гепатоидных железах млекопитающих происходит постоянный процесс образования вторичных протоков и полостей за счёт гибели клеток железистой паренхимы, а также циклическая регенерация железистого эпителия за счёт стволовых клеток эпидермиса и волосяного фолликула.

Помимо пути врастания эпидермальной закладки в дерму реализуется и альтернативная возможность морфогенеза желёз: врастание мезенхимы в эпидермис. Например, у саламандр закладки ОЖ появ-

ляются на ранних личиночных стадиях в виде сферических клеточных «почек» в эпидермисе. Такая почка не опускается в дерму, а, напротив, мезенхима активно внедряется в эпидермис, окружает почку и изолирует её от опорных клеток эпидермиса (Соколов и др. 1988а). Дальнейшая дифференциация миоцитов и glanduloцитов проходит в такой изолированной структуре, и лишь затем железа опускается в кориум. Эта схема развития принципиально отличается от описанного выше процесса формирования желёз у большинства амниот, у которых обычно эпидермальная почка посредством пролиферации и дифференциации активно врастает в кориум, где и происходит её дальнейший морфогенез. Общим для этих альтернативных процессов является ранняя изоляция железистых структур от опорных клеток, что достигается с помощью мезодермальных оболочек либо опусканием почки в кориум – механизмов пространственного разделения структур наружных покровов, играющих опорную или железистую роли.

У млекопитающих морфогенез ОЖ связан с морфогенезом волос (за исключением первично свободных эккриновых и сальных желёз); и сальные, и апокриновые потовые железы являются производными волосяного фолликула. Сам волосяной фолликул образуется путём врастания эпителия в мезенхиму (Соколов и др. 1988б). Для разных стадий морфогенеза волоса характерны: 1) агрегация, пролиферация и дифференциация эпителиоцитов и клеток мезенхимы в области зачатка волосяного фолликула; 2) тесное взаимодействие эпителия и мезенхимы, которые даже могут быть не разделены базальной мембраной, а непосредственно контактировать; без участия мезенхимы волосы не образуются; 3) появление первых очагов кератинизации в волосяном зачатке, а не в эпидермисе; 4) рост волосяной луковицы одновременно в двух направлениях: дальнейшее врастание зачатка в глубь дермы и продвижение вверх дифференцирующихся клеток; 5) одновременная закладка сальной, потовой апокриновой, гепатоидной желёз (за счёт эпителия закладки фолликула) и зоны bulge (кожаного мешочка), а затем и мышцы, поднимающей волос (за счёт клеток мезенхимы). Зона bulge служит не только местом прикрепления мускулатуры, но и локализации одной из популяций стволовых клеток волосяного фолликула, которые производят новый волосяной фолликул, а также участвуют в регенерации эпидермиса (Терских и др. 2007; Fuchs 2007). Ещё одна популяция стволовых клеток глубоко «спрятана» в зоне матрикса волосяной луковицы над и вокруг дермального сосочка. Дальнейший рост и дифференциация волосяного фолликула сопровождаются выдвижением волосяного стержня вверх и его «прорывом» наружу с использованием специальной щели в толще эпидермиса над волосяным фолликулом. Молекулярные механизмы морфогенеза волос и их сальных желёз известны (Fuchs 2007). Так, формирование плакоды и её даль-

нейший рост, и дифференциация волос на разные морфотипы находятся под контролем градиента сигнальных белков Wnt/BMPs, а также при участии других регуляторов, таких как градиент Wnt/noggin, Shh, Lef1, Lef2. Например, мыши, лишённые Lef1, имеют остевые волосы, но волосы других типов у них отсутствуют. Все эти процессы происходят под индуцирующим влиянием мезенхимы. Например, дерма влияет на размеры и плотность фолликулов, что подтверждается молекулярными различиями, найденными в дермальных клетках из разных участков тела. Среди генов, рано экспрессирующихся в плакоде, идентифицирован Shh, который играет ключевую роль в организации дермальных клеток в конденсаты или дермальные сосочки, обязательно входящие в волосяной фолликул. Именно от дермального сосочка поступает сигнал в плакоду, определяя её вращение, ведущее к формированию волосяного фолликула, который далее «созревает» под воздействием ещё целого ряда экто-мезодермальных взаимодействий. Стволовые клетки зоны bulge активизируются во время анагена – периода активного роста волоса, когда дермальный сосочек достигает этой зоны и, вероятно, индуцирует «спящие» стволовые клетки; но эти процессы отличаются от процессов эмбриональной закладки волос.

Клетки-предшественники сальной железы возникают ближе к завершению эмбриогенеза (у мышей), но сами железы не начинают функционировать вплоть до рождения. Процессы дифференцировки себоцитов также подвержены влиянию сигнальных белков, таких как c-myc, и адипогенного транскрипционного фактора PPAR-gamma. При анализе периодичности функционирования желёз всегда встаёт вопрос об источниках новых генераций glanduloцитов. Во многих случаях доказано, что ими служат недифференцированные клетки (соматические стволовые) герминативного слоя эпидермиса, что ещё раз подтверждает потенциальную секреторную функцию эпителиоцитов. Например, в сальных железах млекопитающих восстановление железистой паренхимы происходит путем «наползания» эпидермальных стволовых клеток по стенкам протоков в железистые ацинусы и преобразования их в glanduloциты. Стволовые клетки участвуют в возобновлении деятельности сальных желёз после гибели себоцитов, формируя слой недифференцированных клеток-предшественников себоцитов, что было доказано в тканевой культуре. При процессах регенерации кожи после повреждений стволовые клетки зоны bulge также участвуют в регенерации сальных желёз.

Конвергенция и параллелизм как пути эволюции кожных дериватов. Вероятно, эволюция дериватов в филогенезе позвоночных шла сходными параллельными и конвергентными путями при адаптивной радиации таксонов. Она происходила в результате количественных и качественных морфологических преобразований на основе способности

герминативного слоя (соматических стволовых клеток) покровного эпителия к пролиферации и дифференциации под влиянием единства и антагонизма опорной и железистой функций покрова.

Среди дериватов аналогии хорошо прослеживаются. Например, многие СЖ представителей исторически разобщённых таксонов сходно устроены, особенно сигнальные СЖ, играющие определённую роль в обонятельной коммуникации животных, или СЖ, вырабатывающие защитную смазку органов чувств и слизистых оболочек. Кожные железы связаны с зародышевыми листками по своему происхождению и функционируют как гетерогенные органы, состоящие из компартментов — производных эпителиальной, соединительной, нервной, кровеносной и мышечной тканей. Такие комплексные СЖ имеются во всех классах хордовых, за исключением бесчерепных.

Отсутствие ОЖ у перьевых фолликулов птиц объясняется необходимостью облегчения покровов, невозможностью смазывания перьев из отверстия фолликулярной воронки, развитием специализированной для ухода за перьевым покровом копчиковой СЖ не в ущерб аэродинамическим свойствам тела (благодаря определённому положению центра тяжести), гидрофобными свойствами самого кератина пера. Тем не менее, себоциты наружной периферической «сальной» части копчиковой СЖ очень похожи на себоциты сальных желёз млекопитающих как по строению, так и по особенностям ферментативной системы, что, вероятно, носит конвергентный характер или служит органотипичным признаком сальных glanduloцитов.

Примером конвергентного сходства можно считать и такие исторически разобщённые структуры, как волос и перо. Как известно, млекопитающие и птицы представляют собой две самостоятельные филогенетические ветви. Из всех позвоночных лишь они гомойотермны. В обоих классах наружные покровы — волосяной покров у млекопитающих и перьевой покров у птиц, обеспечивают поддержание внутреннего гомеостаза. Закономерно возникают вопросы о степени сходства структурных приспособлений волосяного и перьевого покровов, служащих для теплозащиты, а также о морфологических структурах, обеспечивающих выполнение и взаимоотношение их различных функций. Помимо сходного устройства волосяного и перьевого покровов (ярусность, сильная дифференциация, способность к регенерации, производство различных генераций, цикличность свободного роста, периодическая линька и т.д.) их основные структурно-функциональные единицы (волос и перо) похожи как микроанатомические роговые структуры (сходное развитие воздухоносных полостей, трёхслойное строение) (Чернова 2005а,б, 2006, 2008а). Полиморфизм волос и перьев определяется существованием нескольких генераций, производимых фолликулами в онтогенезе, а специфичность их топографии и строения обусловлены

как молекулярными механизмами, так и другими факторами, в том числе и изменением обмена веществ в онтогенезе. С этой точки зрения фолликул волоса и фолликул пера можно определить как динамичные системы с достаточно большой пластичностью (позволяющей изменять морфотип волоса или пера), подверженные возрастным и сезонным изменениям. Фолликулы пера и волоса во многом сходны, но это сходство носит конвергентный характер.

Сходство при конвергенции, в отличие от параллелизмов, всегда поверхностно и затрагивает лишь немногие черты организации групп, развивавшихся в филогенезе по конвергентному пути (Шмальгаузен 1969), в нашем случае в основном это архитектоника волоса и пера. Вероятно, найденная аналогия архитектоники волоса и пера может быть отнесена к категории «гомоплазии» (термин Ланкестера – Бляхер 1976) – подобию в строении, возникшему независимо, но на общей морфологической основе. В нашем случае это экто-мезодермальное взаимодействие, что подтверждается общностью и молекулярно-генетических механизмов регуляции морфогенеза, и жизненного цикла волоса и пера. Этот феномен может служить примером «конвергирующей аналогии» (Догель 1938) или «гомотипии» (Беклемишев 1964) – конструкционному подобию сравниваемых структур без генетической преемственности таксонов.

Гипотезы об эволюционных взаимосвязях кожных дериватов. Один из аргументов против гипотезы эволюционной связи желёз всех трёх классов амниот приведён ещё в 1898 году Гегенбауэром (Gabe, Saint-Girons 1965): сальные железы млекопитающих тесно связаны с волосяным фолликулом и, следовательно, как и фолликул, являются новообразованием. Причём, эта связь прослеживается в ходе всего онтогенеза. Однако Северцов (1949) и Матвеев (1949), рассматривая эволюцию волос, не придают эволюционного значения кожным железам и не относят их возникновение к разряду ароморфоза. По нашему мнению, правомерно рассматривать в качестве ароморфоза не только возникновение волос, но и процесс становления железисто-волосяного комплекса в целом как структурно-функциональной единицы, поскольку ОЖ млекопитающих происходят из волосяного фолликула и тесно с ним связаны.

Прямые эволюционные связи между железами представителей разных классов позвоночных не просматриваются, и никакого усложнения строения желёз, особенно СЖ, не происходит. Усложнение строения СЖ при переходе от низших хордовых к анамниям и далее к амниотам не выявляется. Структурная сложность СЖ не зависит от филогенетического статуса таксона. Уже миксины отличаются хорошо развитыми и сложно устроенными слизевыми СЖ. Многочисленны очень сложно устроенные комплексные бактериальные и светящиеся СЖ рыб.

Общим для всех таксонов позвоночных (и в целом хордовых) является наличие у них герминативного слоя эпителия, производящего путём пролиферации и дифференцировки все glanduloциты, что и послужило основной отправной точкой для выделения морфогенетических линий секреторирующих эпидермальных клеток и формулировки следующих положений (Quay 1972). Эволюционный путь состоит из центральной морфогенетической линии стволовых эпидермальных клеток, затем её разделения на две крупные ветви – слизистых и белковых glanduloцитов амниот, давших различные модификации, и далее – на сальные и потовые железы амниот. Считается, что ветвь слизистых желёз обрывается в классе земноводных (хотя у амниот они сохранились лишь в слизистых оболочках, тем не менее, эпителиоциты сохраняют способность к слизистой метаплазии), а ветвь белковых желёз в классе пресмыкающихся, где она дала роговые клетки эпидермиса. Последние послужили источником развития железистых структур амниот. Боковая ветвь белковых glanduloцитов, секреторирующих эмаль (амелобластов, формирующих зубы), тянется от предков хрящевых рыб до млекопитающих включительно. Попытка подобного филогенетического построения представляет собой пример типичной ошибки, так как в данном случае сравнивается ряд рецентных форм, являющихся не прямыми потомками, а лишь боковыми ветвями филогенетического древа. Неудачны и другие построения, например, попытки объяснения полиморфизма однотипных голокриновых желёз у пресмыкающихся, так как не принимается во внимание то, что морфологическое разнообразие и усложнение вовсе не соответствует филогенетическим связям таксонов (Gabe, Saint-Girons 1965; Соколов и др. 1994; Чернова 2008б).

Млечные СЖ млекопитающих (у человека молочные) произошли от апокриновых ОЖ волос, собранных в железистое поле (поле ещё имеется у однопроходных, у сумчатых даже сохраняются закладки волос). У предковых форм их первичная функция – увлажнение отложенных яиц, заменилась на функцию выкармливания потомства, что сопровождалось разрастанием железистой паренхимы в форме от железистого поля до альвеолярно-трубчатого образования, снабжённого кожным сосцом (или соском), или без них (железистое поле, секрет стекает по пучкам волос). Возможно, подобные млечные железы имелись у цинодонтов. Обнаружены сигнальные пути, регулирующие закладку и развитие млечных желёз (у мышей), например, градиент Wnt/ β -catenin (Veltmaat *et al.* 2003). У трансгенных мышей блокирование этого пути приводило к отсутствию млечных желёз, волос и зубов.

Детально гипотезы о возникновении пера и волоса рассматривались нами ранее (Чернова, Целикова 2004; Чернова 2008а). Для решения широко обсуждающегося в последнее время вопроса об эволюционной связи чешуи пресмыкающихся и пера предложены три основных под-

хода: 1) перо произошло от чешуи, которая завернулась в трубку, а затем опустилась в дермальный слой с образованием фолликула; 2) перо в своей эволюции прошло стадию протопера – простого трубчатого рогового выроста; 3) сначала возник перьевой фолликул как новообразование, который и произвёл перьевую структуру, развивавшуюся либо по пути дифференциации пухового пера до асимметричного махового или наоборот.

Из множества гипотез о возникновении волос, вероятно, надо отдать предпочтение предположению о независимом возникновении волосяного фолликула как новообразования и параллельных путях формирования вибрисс и волос в филогенезе с исторически более древним возникновением вибрисс.

Поскольку эволюционные связи дериватов не выявляются, то некоторые авторы пошли по другому пути – представили иерархическое структурное усложнение дериватов без обсуждения эволюционных связей (Wu *et al.* 2004). В таком иерархическом ряду вершиной структурной сложности служат асимметричные маховые перья птиц. Однако такой подход не решает проблему эволюции кожных придатков.

Обоснования «генеративной концепции» возникновения и диверсификации дериватов. Идея о самостоятельном и независимом возникновении разнообразных производных кожного покрова не нова. Например, схема их мезодермальных взаимодействий независимого происхождения на основе экто-мезодермальных взаимодействий и процессов пролиферации и/или агрегации эпителиальных и мезенхимных клеток в зачаток (у представителей разных классов), давший разнообразные структуры, наглядно представлена в книге «Human comparative vertebrate anatomy» (1979). Эта гипотеза поддерживается не только морфологией и выявленными гетерохрониями (как в онтогенезе, так и в филогенезе) возникновения различных кожных дериватов, но и данными молекулярно-генетических исследований. Она не противоречит, а вполне соответствует теории филэмбриогенезов Северцова (1949), связавшего эволюционные преобразования органов с самыми ранними этапами эмбриогенеза организмов.

На основе данных молекулярно-генетических исследований морфогенеза таких дериватов, как придатки, предложена гипотетическая модель их развития и показано, что все придатки являются «вариациями на общую тему» (Chuong, Hornberger 2003), так как обнаруживают сходство молекулярных сигнальных путей регуляции их морфогенеза (Chuong *et al.* 2000; Wu *et al.* 2004; Fuchs 2007). То же справедливо и для таких дериватов, как железы (Чернова 20086). Модель предполагает, что в эволюции из покровного эпителия и подстилающей эпителиальную закладку мезенхимы происходило новообразование и диверсификация дериватов (придатков и желёз) благодаря различным

факторам: индукции эпителиальной закладки мезенхимой, взаимовлиянию этих тканей под контролем молекулярно-генетических механизмов, воздействию факторов окружающей среды на молекулярные процессы и гетерохрониям морфогенеза. Различия в сигнальных путях и соотношениях сигнальных белков в период морфогенеза придатков вкупе с предопределёнными потенциями эпителия и мезенхимы и приводят к различным вариациям эпителиальных органов.

Экспериментальное изучение клеточных и молекулярных закономерностей морфогенеза методами тканевой инженерии относится к приоритетным направлениям науки и помогает понять механизмы формирования и эволюции кожных дериватов (Матвеев 1932, 1949; Quay 1972; Chuong, Homburger 2003; Wu *et al.* 2004). Покровный эпителий как тканевая структура и его герминативный слой имеют генетически обусловленные, потенциально различные способности к производству тех или иных структур в ограничительных рамках типа ткани (эпителиальной и рыхлой соединительной).

На основании новейших данных разработана «морфо-регуляторная концепция», которая предполагает, что морфогенетические процессы могут модулироваться морфологическими регуляторами, что ведёт к изменению фенотипических особенностей органов в развитии и эволюции (Wu *et al.* 2004). В эволюции позвоночных различные вариации в числе и размерах кожных дериватов могли послужить базой для возникновения спектра различных фенотипов животных (адаптивной радиации), т.е. такие вариации являются субстратом для отбора и становятся «продвинутыми» при определённых изменениях окружающей среды.

Анализ современных знаний о дериватах кожи позвоночных и собственные многолетние исследования кожных желёз, волос и перьев позволяют нам поддержать концепцию об их независимом эволюционном возникновении, которую можно сформулировать следующим образом.

В эволюции позвоночных разнообразные кожные дериваты возникли как экто-мезодермальные новообразования на узловых этапах филогенеза, формируясь в разных классах независимо, параллельно или конвергентно в зависимости от особенностей межтканевого взаимодействия, изменений характера обмена веществ и молекулярно-генетической регуляции морфогенеза для обеспечения внутреннего гомеостаза. Диверсификация структур в рамках одного морфотипа шла не путём их эволюции от простейшей до более сложной формы или наоборот, а благодаря возникновению новых генераций экто-мезодермальных структур, разделённых гетерохрониями и регулируемых изменениями градиентов молекулярных сигнальных путей под воздействием факторов окружающей среды. Дериваты, как тканевые структуры, являются гомологичными образованиями, так как происходят из

эпителия и мезенхимы, но как органы они не связаны эволюционной преемственностью и не переходили один в другой. Вот почему бесполезно выискивать пути преобразования одних структур в другие, представляя различные эволюционные схемы таких переходов, так как все эти структуры являются новообразованиями. Чешуя, волос, перо, железы, как независимые органы наружных покровов, возникли на узловых этапах филогенеза позвоночных благодаря полипотентности (в рамках свойств эпителиальной и мезенхимной тканей и тканевых взаимодействий) стволовых клеток эпителия и мезенхимы. Независимое происхождение этих придатков может объяснить отсутствие чётких переходных форм между ними. Единственным исключением, по-видимому, служат зубы, так как амелобласты гомологичны у всех позвоночных, а также, вероятно, железы, ассоциированные с органами чувств и эволюционировавшие вместе с ними (например, Гардерова СЖ амниот).

Л и т е р а т у р а

- Беклемишев В.И. 1964. *Основы сравнительной анатомии беспозвоночных*. Т. 1. Проморфология. М.: 1-432.
- Белоусов Л.В. 1987. *Биологический морфогенез*. М.: 1-239.
- Бляхер Л.Я. 1976. *Проблемы морфологии животных*. М.: 1-358.
- Догель В.А. 1938. *Сравнительная анатомия беспозвоночных*. Л., 2: 1-400.
- Марфенин И.И. 1999. Концепция модульной организации в развитии // *Журн. общ. биол.* **60**, 1: 6-17.
- Матвеев Б.С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путём эмбриональных изменений // *Зоол. журн.* **24**, 2: 39-54.
- Матвеев Б.С. 1949. О происхождении чешуйчатого покрова и волос у млекопитающих // *Зоол. журн.* **28**, 1: 59-70.
- Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // *Журн. общ. биол.* **60**, 1: 60-79.
- Савостьянов Г.А. 2005. *Основы структурной гистологии*. СПб.: 1-375.
- Северцов А.И. 1949. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л., 5: 1-536.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994а. *Кожные железы первичноводных хордовых. Обзор исследований*. М.: 1-135.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994б. Кожные железы птиц: морфология, функционирование // *Структура, рост и некоторые аспекты гормональной регуляции развития специфических желёз*. М.: 76-111.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 2001. *Кожные железы млекопитающих*. М.: 1-648.
- Соколов В.Е., Котова Е.Л., Чернова О.Ф. 1994. *Кожные железы рептилий. Обзор исследований*. М.: 1-91.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., Соломатина Н.И. 1988а. Химическая коммуникация амфибий // *Итоги науки и техники*. Сер. Зоол. позвоночных. Этологические и экологические аспекты химической коммуникации наземных позвоночных. М.: 5-91.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.Б. и др. 1988б. *Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих*. М.: 1-279.
- Терских В.В., Васильев А.В., Воротеляк Е.Я. 2003. Структурно-функциональные единицы эпидермиса // *Изв. РАН*. Сер. биол. 6: 645-649.
- Терских В.В., Васильев А.В., Воротеляк Е.Я. 2007. Ниши стволовых клеток // *Изв. РАН*. Сер. биол. 3: 261-272.

- Хрущов Г.К., Бродский В.Я. 1961. Орган и клетка (некоторые проблемы цитологии и гистологии) // *Изв. РАН. Сер. биол.* **52**, 2: 181-207.
- Черданцев В.Т. 2003. *Морфогенез и эволюция*. М.: 1-360.
- Чернова О.Ф. 1996. *Железы наружных покровов в эволюции Chordata (Морфофункциональный анализ)*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: 1-48.
- Чернова О.Ф. 2005а. Полиморфизм архитектоники дефинитивных покровных перьев // *Докл. РАН* **405**, 2: 280-285.
- Чернова О.Ф. 2005б. Новый пример морфологической конвергенции: сходство архитектоники волоса и пера // *Докл. РАН* **405**, 3: 425-429.
- Чернова О.Ф. 2006. Эволюционные аспекты полиморфизма волос // *Изв. РАН. Сер. биол.* 1: 52-62.
- Чернова О.Ф. (2008а) 2018. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки – чешуя, перо, волос // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1696): 5623-5662.
- Чернова О.Ф. 2008б. Железы наружных покровов хордовых в аспекте морфобиологической теории эволюции А.Н. Северцова // *Тр. Зоол. музея Моск. ун-та* **49**: 279-342.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. 2004. *Атлас волос млекопитающих*. М.: 1-429.
- Шабадаш С.А., Чернова О.Ф. 2006. *Гепатоидные железы млекопитающих*. М.: 1-217.
- Шмальгаузен И.И. 1964. *Регуляция формообразования в индивидуальном развитии*. М.: 1-143.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. Л.: 1-494.
- Chang Ch.-H., Jiang T.-X., Lin C.-M. *et al.* 2004a. Distinctive phenotypes generated by WNT member misexpression during hierarchical morphogenesis of dermis, skin regions and individual feathers // *Mech. Develop.* **121**: 157-171.
- Chang Ch.-H., Yu M, Wu P. *et al.* 2004b. Sculpting skin appendages out of epidermal layers via temporally and spatially regulated apoptotic events // *J. Invest. Dermatol.* **122**: 1348-1355.
- Chuong Ch.-M., Homberger D.G. 2003. Development and evolution of the amniote integument: current landscape and future horizon // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298**, 1: 1-11.
- Chuong Ch.-M., Chodankar R., Widelitz R.B., Jiang T.-X. 2000. Evo-Devo of feathers and scales: building complex epithelial appendages // *Curr. Opin. Genet. Dev.* **10**: 449-456.
- Fuchs E. 2007. Scratching the surface of skin development // *Nature* **445** (7130): 834-842.
- Gabe M., Saint-Girons H. 1965. Contribution a la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la region cloacale chez les Lépidosauriens // *Mem. Mus. Nat. Hist. Paris. Ser. A. Zool.* **33**: 15-292.
- Hyman's comparative vertebrate anatomy*. 1979. Univ. Chicago Press: 1-795.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R. 1972. Avian anatomy. Integument // *Agriculture Handbook*. Parts 1, 2. Washington, D.C.: US Dept. Agricult, № 362: 1-626.
- Oster G., Albrech P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs // *Evolution* **36**: 444-459.
- Quay W. 1972. Integument and the environment: glandular composition, function, and evolution // *Amer. Zool.* **12**, 1: 95-108.
- Veltmaat J.M., Mailleux A.A., Thiery J.P. *et al.* 2003. Mouse embryonic mammaryogenesis as a model for the molecular regulation of pattern formation // *Differentiation* **71**: 1-17.
- Widelitz R.B., Jiang T.-X., Yu V. *et al.* 2003. Molecular biology of feather morphogenesis: a testable model for Evo-Devo research // *J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol.* **298**, 1: 109-122.
- Widelitz R.B., Veltmaat J.M., Mayer J.A. *et al.* 2007. Mammary glands and feathers: comparing two skin appendages which help define novel classes during vertebrate evolution // *Semin. Cell. Dev. Biol.* **18**, 2: 255-266.

- Wu P., Hou L., Plikus M. *et al.* 2004. Evo-Devo of amniote integuments and appendages // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 249-270.
- Yu M., Wu P., Widelitz R.B., Chuong Ch.-M. 2002. The morphogenesis of feathers // *Nature* **420** (6911/6917): 308-312.
- Yu M., Yue Zh., Wu P. *et al.* 2004. The developmental biology of feather follicles // *Int. J. Dev. Biol.* **48**: 181-191.
- Yue Zh., Jiang T.-X., Widelitz R.B., Chuong Ch.-M. 2006. Wnt3a gradient converts radial bilateral feather symmetry via topological arrangement of epithelia // *Proc. Natl. Acad. Sci.* **103**, 4: 951-955.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2020, Том 29, Экспресс-выпуск **1986**: 4862-4866

Малый лебедь *Cygnus bewickii* в Волжско-Уральском междуречье

В.П.Белик, П.В.Дебело, В.В.Морозов, В.Л.Шевченко

Второе издание. Первая публикация в 1997*

О том, что малые лебеди *Cygnus bewickii* зимуют на Каспийском море, в принципе, хорошо известно. Об этом свидетельствуют многие литературные источники (Хлебников 1928; Исаков, Воробьев 1940; Ferguson 1972; Ткаченко 1990; Mead, Clark 1990; Караваев 1991; Perennou *et al.* 1994; и др.). Главный вопрос заключается в том, насколько значительны зимние скопления малых лебедей на Каспии и где эти скопления сосредоточены. Подробно данная проблема обсуждается в статье одного из авторов этой заметки (Морозов 1996). Здесь мы только укажем, что многочисленных скоплений малых лебедей в южной половине Каспия не отмечено, и лишь в работе Д.А.Фергюсона (Ferguson 1972) говорится о зимовке более 800 птиц у южного побережья моря. Этот единственный случай регистрации значительного скопления малых лебедей на юге Каспия отмечен в 1969 году. Ни до, ни после 1969 года таких концентраций этих лебедей там не отмечалось. В последние 20 лет максимальное число малых лебедей, зимовавших в южной половине Каспия (в Иране), зарегистрировано в 1993 году (Rose, Taylor 1993). Оно равнялось 246 особям, в другие же годы их суммарная численность на западном, восточном и южном побережьях Каспия была значительно ниже и не превышала 100 особей (Perennou *et al.* 1994).

Для окончательного разрешения проблемы о конкретных местах зимовочных скоплений малых лебедей на Каспийском море и их чис-

* Белик В.П., Дебело П.В., Морозов В.В., Шевченко В.Л. 1997. Малый лебедь (*Cygnus bewickii*) в Волжско-Уральском междуречье // *Казарка* **3**: 280-285.

ленности весьма интересны сведения, полученные в ходе экспедиционных работ по проекту 065-3 Союза охраны птиц России «Поиск мест гнездования тонкоклювого кроншнепа в России и Казахстане». Эти работы проводились на территории Саратовской и Оренбургской областей России и Западно-Казахстанской области Казахстана при финансовой поддержке Vogelbescherming Nederland, за что мы выражаем этой организации искреннюю признательность.

При обследовании системы Камыш-Самарских озёр 18 апреля 1996 на озере Камбак в низовьях реки Малый Узень близ посёлка Новая Казанка было учтено 148 лебедей, привлёкших наше внимание своим голосом. Помимо голоса, многие лебеди отличались от кликунов *Cygnus cygnus* относительно толстой и короткой шеей. После того как у части птиц удалось рассмотреть окраску клюва, оказалось, что среди них было 94 малых лебедя, 2 молодых кликуна и 52 птицы, видовая принадлежность которых в 8-кратный бинокль точно не установлена. Из последних 52 лебедей 15 птиц, судя по пропорциям тела, скорее всего были кликунами, а 25, по всей вероятности, малыми лебедями. 19 апреля при повторной проверке этого озера и определения птиц с помощью телескопа «Optolyth» 20-60 учтено 72 малых лебедя и 24 кликуна.

18 апреля малые лебеди кормились небольшими стайками от 2 до 26 птиц, в среднем – по 5 особей ($n = 25$). В большинстве это были пары или семьи. Всего учтено 6 семей, в каждой было 2-3 молодых (в среднем 2.3). Как минимум 10 пар были без молодых, и в 5 стаях общей численностью 51 особь возраст лебедей определить не удалось. 19 апреля лебеди держались тремя стаями, одна из которых состояла из 3 кликунов и 3 малых лебедей, вторая – из 6 кликунов и 6 малых лебедей, а третья – из 63 малых лебедей и 15 кликунов.

Озеро Камбак, на котором обнаружены малые лебеди, представляет собой довольно глубокий замкнутый водоём сложной конфигурации, длиной 8.5 км и шириной от 400 м в наиболее узкой его части до 2.5 км в наиболее широкой. Озеро имеет обширный открытый плёс и широкий бордюрный пояс рогозово-тростниковых зарослей, тянущихся по мелководью вдоль берега. В заливах у юго-западного берега озера есть участки, где кромку берега отделяют от тростниковых плавней небольшие закрытые от ветра плёсы. Лебеди придерживались этих заливов, укрытых стеной тростника со стороны центрального плёса, ещё затянутого рыхлым ледяным полем, разрушившимся к полудню 19 апреля.

Кроме этого, малые лебеди встречены 20 апреля на озере Эдельсор, уже вне системы Камыш-Самарских озёр. Здесь учтено 9 взрослых малых лебедей среди большого скопления из 39 кликунов и 217 шипунов *Cygnus olor*.

Озеро Эдельсор представляет водоём, образовавшийся в результате сброса избытка вод из реки Кушум и Урало-Кушумской системы ирри-

гационных каналов в бессточную высохшую котловину. Озеро мелководное, с открытыми голыми берегами, лишь кое-где встречаются небольшие куртинки тростника. В день учёта, 20 апреля, Эдельсор ещё не освободился от ледяного панциря, только у его южного берега была полоса воды шириной от 50 до 150 м, где и держались лебеди.

В связи с особенностями гидрологического режима, которые заключаются в постоянном либо регулярном поступлении воды из оросительных систем или во время весеннего половодья, озёра Эдельсор и Камбак существуют долгое время, пересыхая только в самые засушливые периоды при циклических колебаниях климата. Поэтому допустимо предполагать, что лебеди могут останавливаться на этих озёрах регулярно. Однако окончательно решить данный вопрос и выяснить, сколь долго малые лебеди держатся на названных водоёмах, реально только при проведении дополнительных наблюдений.

Выраженной миграции малых лебедей мы не наблюдали. Только утром 18 апреля на озере Камбак неоднократно отмечались перемещения их стаяк в восточном направлении, хотя это могли быть и местные перекочёвки потревоженных птиц. Заметного пролёта кликунов у северной окраины Волжско-Уральских песков 15-20 апреля также не отмечено: небольшие стайки этих лебедей периодически попадались на разных озёрах Камыш-Самарской системы, исчезая оттуда в последующие дни.

Перечисленные встречи малых лебедей в Волжско-Уральском междуречье являются дополнительным подтверждением существования значительных зимовочных скоплений этого вида именно в северной трети Каспийского моря. Об этом, в частности, свидетельствует отсутствие заметного пролёта птиц на западном и восточном берегах Каспия, в то время как неподалёку от дельты Урала известны встречи мигрирующих стай численностью до нескольких десятков особей (Варшавский 1987). Другие аргументы в пользу утверждения о зимовках малых лебедей на севере Каспия приведены ранее (Морозов 1996).

По всей вероятности, системы Камыш-Самарских озёр и низовьев Кушума могут быть первым районом остановки малых лебедей после их отлёта с Каспия. Дальнейший маршрут движения этих птиц точно не известен. Скорее всего, малые лебеди далее летят к востоку, огибают Уральский хребет, а потом (по крайней мере, какая-то их часть) движутся к северу вдоль Урала, Тобола, Ишима и Иртыша к Оби, после чего по долине Оби и вдоль Уральских гор – к местам гнездования. О таком маршруте миграции птиц свидетельствуют встречи малых лебедей в степной зоне Приуралья и на юге Западной Сибири (Юрлов 1981; Блинова, Блинов 1988; Березовиков и др. 1992; Давыгора и др. 1995; Лыхварь 1995; Самигуллин и др. 1995). Вполне вероятно, что на этой территории пролёт малых лебедей идёт широким фронтом, поскольку

езде вплоть до Двубья отмечали только одиночек или небольшие стайки этих лебедей (Раевский 1982; Блинова, Блинов 1988; Давыгора и др. 1995; Лыхварь 1995; Самигуллин и др. 1995), и только в Тургайской депрессии встречены значительные стаи малых лебедей, правда, уже в осеннее время (Хроков и др. 1990). Возможно, что некоторые озёра Тургайской депрессии – ещё одно место массовой остановки малых лебедей на пути миграций с Каспийского моря в Западную Сибирь и обратно.

Во время весеннего пролёта малый лебедь становится более обычным только на нижней Оби (Брауде 1987), а для бассейна реки Войкар М.Г.Головатин (1995) считает его многочисленным весенним мигрантом, однако не приводя никаких учётных данных. Мы полагаем, что это обусловлено сужением фронта пролёта малых лебедей после достижения ими долины Оби, используемой птицами в качестве направляющего русла миграции.

Л и т е р а т у р а

- Березовиков Н.Н., Хроков В.В., Коваленко А.В., Карпов Ф.Ф. 1992. Редкие и исчезающие птицы Утва-Илекского междуречья // *Редкие виды растений и животных Оренбургской области*. Оренбург: 25-27.
- Блинова Т.К., Блинов В.Н. 1988. Исчезающие, редкие, уязвимые и малоизученные птицы лесостепного Зауралья // *Редкие наземные позвоночные Сибири*. Новосибирск: 27-41.
- Брауде М.И. 1987. Миграции лебедя-кликун и малого лебедя на Нижней Оби // *Экология и миграции лебедей в СССР*. М.: 97-99.
- Варшавский С.Н. 1987. Пролёт лебедей в северном Приаралье и северном Прикаспии и некоторые особенности его в разные годы // *Экология и миграции лебедей в СССР*. М.: 119-121.
- Головатин М.Г. 1995. Новые сведения о распространении птиц Нижнего Приобья // *Материалы по распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 12-13.
- Давыгора А.В., Корнев С.В., Коршиков Л.В. 1995. Новые материалы по авифауне степного Предуралья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 17-18.
- Исаков Ю.А., Воробьёв К. А. 1940. Обзор зимовок и пролёта птиц на Южном Каспии // *Тр. заповедника Гасан-Кули* 1: 5-159.
- Караваев А.А. 1991. Численность и размещение водно-болотных птиц в юго-восточном Прикаспии (поганки, веслоногие, голенастые, пластинчатоклювые) // *Тр. Красноводского заповедника* 2: 37-143.
- Лыхварь В.П. 1995. Материалы по орнитофауне Северного Зауралья // *Материалы по распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 47-49.
- Морозов В. В. 1996. Где же зимуют малые лебеди? // *Казарка* 2: 237-243.
- Раевский В.В. 1982. *Позвоночные животные Северного Зауралья*. М.: 1-148.
- Самигуллин Г.М., Батурина Н.М., Парасич О.М. 1995. Редкие виды гусеобразных Оренбургской области // *Вопросы орнитологии. Тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири*. Барнаул: 115-116.
- Ткаченко Е.Э. 1990. Численность и размещение лебедей на зимовках в Азербайджане // *Экология и охрана лебедей в СССР*. Мелитополь, 1: 135-139.

- Хлебников В.А. 1928. Список птиц Астраханского Края с распределением их по характеру пребывания в Крае // *Материалы к познанию природы Астраханского Края* 1, 3: 1-39.
- Хроков В.В., Ауэзов Э.М., Букетов М.Е., Грачёв А.В. (1990) 2020. Новые и редкие птицы Тургайской ложбины // *Рус. орнитол. журн.* 29 (1986): 4866-4867.
- Юрлов К.Т. 1981. Видовой состав и приуроченность к биотопам птиц в озёрной лесостепи Барабинской низменности (Западная Сибирь) // *Экология и биоценоотические связи перелётных птиц Западной Сибири*. Новосибирск: 5-29.
- Ferguson D.A. 1972. Waterfowl wintering, resting and breeding areas of the south-west Caspian lowlands // *Wildfowl* 23: 5-24.
- Mead C.J., Clark J.A. 1990. Report on bird ringing for Britain and Ireland for 1989 // *Ring. and Migr.* 11, 3: 137-176.
- Perennou C., Mundkur T., Scott D.A., Follestad A., Kvenild L. 1994. *The Asian Waterfowl Census 1987-91: Distribution and Status of Asian Waterfowl*. AWB, Kuala-Lumpur and IWRB, Slimbridge; AWB Publication № 86, IWRB Publication № 24: 1-372.
- Rose P., Taylor V. 1993. *Western Palearctic and South West Asia Waterfowl Census 1993*. IWRB, Slimbridge: 1-215.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2020, Том 29, Экспресс-выпуск 1986: 4866-4867

Новые и редкие птицы юга Тургайской ложбины

В.В.Хроков, Э.М.Ауэзов, М.Е.Букетов, А.В.Грачёв

Второе издание. Первая публикация в 1990*

Малый лебедь *Cygnus bewickii*. 4 апреля[†] 1986 в урочище Жарбасы (междуречье Тургая и Улькайка) отмечена стая из 120 птиц, пролетевших в северном направлении. С 5 до 25 октября встречались почти ежедневно. 7 октября осмотрен экземпляр, оказавшийся прошлогодней самкой (масса 5300 г, длина крыла 450 мм, фабрициева сумка 30×20 мм). Всего на осеннем пролёте зарегистрировано 97 взрослых и 59 молодых (сеголеток) малых лебедей.

Белохвостая пигалица *Vanellochetusia leucura*. В 1986 году первая стайка (до 15 особей) появились в Тургайской ложбине 1 апреля, в конце месяца наблюдались пары. Гнездовое поведение отмечено 9 мая. На берегу озера Шолакколь 28 мая найдены 2 гнезда с 2 (кладка окончена 30 мая) и 4 свежими яйцами. Там же 6 июня обнаружено гнездо с 4 слегка насиженными яйцами. Всего в районе загнездились 5 пар. Гнездились они и на других озёрах междуречья Улькайка и Тургая. Пара встречена 16 августа 1984 значительно севернее (на 200 км) — на

* Хроков В.В., Ауэзов Э.М., Букетов М.Е., Грачёв А.В. 1990. Новые и редкие птицы юга Тургайской ложбины // *Орнитология* 24: 164-165ю

[†] В первом издании статьи месяц встречи указан как «VI», что является, вероятно, опечаткой.

озере Сарыкопа близ устья реки Теке. Можно говорить о дальнейшем расселении белохвостой пигалицы на север.

Турухтан *Philomachus pugnax*. На острове озера Кызылколь 21 мая и 7 июня 1986 обнаружены 2 гнезда с кладками. Таким образом, южная граница гнездовой части ареала доходит до 49° с.ш.

Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*. Отмечена впервые. В посёлке Иргиз во дворе жилого дома, стоящего на берегу реки, с 7 по 16 мая 1986 наблюдалась пара кольчатых горлиц и неоднократно слышалось их брачное воркование.

Горная трясогузка *Motacilla cinerea*. На юге Тургайской ложбины встречена впервые. У озёр Байтерек и Кызылколь 15-17 апреля, 13 и 14 мая 1986 наблюдались одиночные птицы, иногда державшиеся вместе с жёлтыми трясогузками (13 мая добыта самка массой 16.5 г).

Чернозобый дрозд *Turdus atrogularis*. Утром 3 апреля 1986 отмечена стайка из 12 особей, пролетевших на восток.

Пустынная каменка *Oenanthe deserti*. 23 июля 1983 на реке Тургай в 6 км южнее границы с Тургайской областью отловлена молодая птица. У озера Кызылколь 4 мая 1986 поймана взрослая самка с хорошо развитым наседным пятном.

Пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix*. Взрослый самец отловлен 24 августа 1985 в зарослях тамарикса на берегу реки Тургай в 6 км южнее границы с Тургайской областью.

Южная дроздовидная камышевка *Acrocephalus stentoreus*. Встречена впервые в устье реки Тургай у озера Караколь, где 20 августа 1983 отловлен молодой самец массой 31.0 г.

Садовая славка *Sylvia borin*. На озере Кызылколь в кустах тамарикса 26 мая 1985 отловлен самец массой 18.3 г.

Славка-черноголовка *Sylvia atricapilla*. 19 мая 1986 там же добыт самец массой 17.0 г.

Гималайская завирушка *Prunella himalayana*. На реке Тургай в 4 км к югу от границы с Тургайской областью с 10 по 12 октября 1986 наблюдался молодой самец. Масса добытой птицы 24.0 г.

Овсянка-крошка *Emberiza pusilla*. На протоке, соединяющей реку Тургай и озеро Кармакколь, 12 октября 1986 добыт молодой самец массой 14.0 г, который кормился на земле вместе с камышовыми овсянками *Emberiza schoeniclus*.

