

11 20
116
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО МОРФОЛОГИИ
И
БИОЛОГИИ ПТИЦ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 116

ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО МОРФОЛОГИИ
И
БИОЛОГИИ ПТИЦ

Под редакцией В. М. Лоскота

ЛЕНИНГРАД
1983

INVESTIGATIONS ON MORPHOLOGY
AND LIFE HISTORY OF BIRDS

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*,
И. М. Кержнер, *Я. И. Старобогатов* (заместитель редактора), *В. А. Тряпцын*

Рецензенты:
А. С. Мальчевский, *В. А. Паевский*



И 2005000000—001

055(02)3—83

Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1983

К. А. Юдин

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ КЛАССА ПТИЦ
И ВОЗМОЖНОСТИ
ИХ ДАЛЬНЕЙШЕГО УСОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ

Для большинства современных орнитологов классические системы птиц (от системы Т. Хаксли до систем Фюрбрингера и Гадова) столь же чужды и малопонятны, как грандиозные архитектурные памятники народов майя и Древнего Египта для рядовых туристов. Одних орнитологов эти системы изумляют колоссальным объемом труда и материалов, затраченных на их сооружение, других раздражают своей сложностью, а у третьих вызывают скепсис и злой критицизм, возникающие на почве непонимания их смысла и значения. Между тем классические системы представляют собой не только памятники определенной эпохи истории развития орнитологии, но вместе с тем составляют основу орнитологии и ту отправную базу, помимо которой вряд ли возможен дальнейший прогресс систематики птиц.

К сожалению, придти к этому, в общем, весьма элементарному заключению далеко не так просто, как это кажется, ибо на пути проникновения его в сознание современного орнитолога лежат горы субъективных оценок и предубеждений, выросшие за три четверти века, отделяющие наше время от периода расцвета классической и филогенетической систематики. Вреднейшим из этих предрассудков я считаю мнение, утверждающее, что классическая система Фюрбрингера — Гадова, в которой обобщены все достижения науки XIX века в области сравнительной морфологии и эволюции птиц, была кем-то и когда-то фактически опровергнута. Я долго и упорно искал такие опровергающие исследования и не нашел их. Правда, критицизма было много, но исходил он в большей части не из фактов, а из принципиальных соображений и был направлен не столько против самой системы, сколько против классического сравнительно-морфологического метода и теории монофилетической дивергентной эволюции.

Не составила в этом отношении исключения и система Штреземана (Stresemann, 1927—1934), которую в недавнем прошлом обычно противопоставляли системе Фюрбрингера — Гадова как нечто новое и прогрессивное. При ближайшем рассмотрении оказалось, что эта «новая» система есть не что иное как все та же система Фюрбрингера — Гадова, но без «верхнего яруса», то есть объединений ранга отрядов и подотрядов, которые у этих авторов трактовались очень широко. Кроме того, Штреземан поднял ранг семейств системы Фюрбрингера — Гадова до уровня отрядов, чем и облегчил себе составление диагнозов этих таксонов. В результате система стала практически несколько «удобней», но менее целостной, чем у классиков.

Что же касается систем Пайкрафта (Pycraft, 1900) и Уитмора (Wetmore, 1960), то они не опровергают, а напротив, развивают классическую систему, что вполне закономерно, поскольку эти системы основываются не на прагматизме и нигилизме, а на результатах оригинальных исследований.

В отношении всех других систем класса птиц можно с уверенностью утверждать, что они построены на много более низких фактических и идейных основаниях, чем классическая система, а поэтому и не могут противопоставляться ей, тем более потому, что лучшие из них представляют собой упрощенные варианты все той же системы Фюрбрингера — Гадова. О системах, построенных на прагматическом принципе, говорить здесь нет необходимости, поскольку они вообще не имеют научных обоснований. Суммируя все ранее сказанное, приходится с грустью констатировать, что мы живем и работаем в такой период развития орнитологии, когда классическая система скомпрометирована широкой, но необоснованной критикой, а вновь создаваемые системы по своему фактическому содержанию и теоретическим основам далеко уступают старой.

Придя к столь малоутешительному выводу, естественно поставить вопрос: а что же делать дальше? Вернуться ли к классической системе и пытаться развивать ее, или счесть все ранее достигнутое заблуждением и начать всю работу заново, на чистом месте. В настоящее время в разных странах и разными людьми ведется разведка обоих этих путей. Сам я уже давно избрал первый из них. Решающими при этом выборе были моя приверженность теории Ч. Дарвина и глубокое убеждение в том, что если систематика птиц есть объективная наука, то она должна развиваться преемственно. Практика дальнейших моих исследований подтвердила правильность этих по началу чисто теоретических предпосылок. Это обстоятельство, а также и конкретные результаты работы дают мне хотя и не очень большие, но все же вполне реальные основания для участия в дискуссии о путях дальнейшего развития систематики птиц.

Исходной предпосылкой для прогресса в этой области я считаю пересмотр отношения к классическим системам и, прежде всего, к системе Фюрбрингера — Гадова. Практически это означает, что должен быть проведен объективный анализ всех аргументов, на которых классические системы базируются, после чего станут ясными как положительные, так и отрицательные стороны этих построений. Нет сомнения в том, что фактических пробелов в них окажется много, но это вполне закономерно, так как классические системы отражают лишь разные уровни познания конкретных филогенезов внутри класса птиц. Заполнение этих пробелов посредством специальных исследований уже обеспечивает значительный шаг в направлении усовершенствования научной классификации птиц, однако таким способом можно лишь расширить и укрепить базу для дальнейших исследований, но нельзя вывести систематику на более высокий, чем у классиков, уровень.

Прежде чем начинать обсуждение вопроса о том, как практически возможно кардинально улучшить классическую систему птиц, необходимо пояснить, какое содержание вкладывается здесь и далее в понятие «уровень развития». Для этого, прежде всего, надлежит напомнить, что как в настоящее время, так и в прошлом систематика птиц разрабатывалась на разных идейных основах и различными методами. В результате построено множество систем, которые в той или иной мере отражают реально существующие внутри класса группировки. Для того чтобы как-то ориентироваться во всей этой массе систем и необходимо представление об «уровнях развития», исходя из которого можно было оценивать качество каждой из них и искать дальнейшие пути для их усовершенствования. К сожалению, деление систем

на три уровня (альфа, бета и гамма), предложенное Э. Майром и хорошо соответствующее задачам микросистематики, не может быть применено для группировок более высокого таксономического ранга, поскольку отражает, главным образом, отношение к концепции политипического вида. Поэтому мной (Юдин, 1972, 1973) была предложена другая схема, также трехступенчатая, но основанная на иных критериях. Первый уровень этой классификации условно назван диагностическим, второй — классическим филогенетическим, а третий — морфобиологическим. В качестве основы для определения этих трех уровней приняты следующие показатели: а) характер материала, из которого создается данная система; б) принципы, на которых она основывается; в) отношение системы к экологии; г) отношение системы к теории естественного отбора, а через нее и к генетике; д) возможности дальнейшей разработки.

Системы первого уровня строятся на основе тех самых диагностических признаков, по которым опознаются виды и другие таксоны. В основе их лежит принцип сходства и различия. С экологией они связаны лишь формально, в той мере, в какой экологические особенности применяются в качестве диагностических признаков. Связи их с теорией естественного отбора и генетикой не обязательны. При желании диагностические системы могут быть интерпретированы в духе этой теории, но лишь в том случае, если показатели степени сходства по диагностическим признакам будут рассматриваться как показатели родства. С генетикой диагностические системы практически связываются нередко, поскольку среди диагностических признаков немного моногенных. Однако пользы от этого не так уж много, поскольку функциональное и биологическое значение диагностических признаков, как правило, не только неизвестно, но едва ли и установимо. Эти признаки обычно представляют собой некие ближе не изученные фрагменты разных морфофункциональных единств и как таковые не поддаются обособленной интерпретации ни в функциональном, ни в экологическом аспектах. Прогресс систематики на диагностическом уровне возможен в направлениях наращивания числа используемых признаков и усовершенствования методик получения и обработки информации.

Системы второго уровня строятся на данных анализа преобразований различных органов и их частей в сравнительно-анатомических, онтогенетических и нередко палеонтологических рядах, методом тройного параллелизма, на основе теории Ч. Дарвина. С экологией эти системы не связаны, так как изучение особенностей образа жизни и морфологических адаптаций к ним не входит в задачи систематики классического уровня. Поэтому классические системы, отражая лишь морфологическую сторону филогенезов, оказываются искусственно изолированными от экологии, а вместе с тем и лишены информации о конкретных результатах влияния естественного отбора на строение и эволюцию исследуемых объектов. Улучшение классических филогенетических систем, не выходящее за их уровень, вполне возможно, о чем подробнее уже и говорилось ранее.

Системы третьего уровня характеризуются, прежде всего, тем, что они, базируясь на теории естественного отбора, создаются многими методами, применяемыми в комплексе, в том числе методами сравнительной морфологии (в самом широком смысле), функциональной анатомии и сравнительной экологии. Таким образом, в них осуществляется синтез методов классической филогенетики и учения о морфологических адаптациях (этология, в понимании Долло). Материалом для комплексного анализа служат: морфофункциональное единство различных категорий (системы органов, отдельные органы, аппараты, механизмы и их отдельные «узлы»), а также информация, характеризующая функциональное и биологическое значение этих структур. Синтез резуль-

татов дает представления о конкретных связях между образом жизни, строением, историей становления и естественных группировках изучаемых объектов. Обработанные таким образом материалы могут быть далее интерпретированы в виде филогенетической схемы, а вслед за тем и оформленной по всем правилам номенклатуры.

Из всего сказанного выше ясно, что связь систем морфобиологического уровня с экологией и теорией естественного отбора органична. Следовательно, в дальнейшем они могут быть связаны и с генетикой. Что касается перспектив, то для выведения на этот уровень системы даже такого хорошо изученного класса животных как птиц, потребуется настолько много труда и времени, что возможности будущих исследований практически можно считать беспредельными.

Обращаясь к рассмотрению современных систем класса птиц в целом или отдельных его таксонов, следует, прежде всего, констатировать, что значительное число этих систем находится ниже требований предложенной здесь шкалы. Фактически это означает, что некий довольно значительный процент современных орнитологических систем разрабатывается не с целью отобразить объективные группировки и их взаимоотношения в пределах класса, а ради того, чтобы навести формальный порядок в многообразии форм птиц, то есть создать искусственную классификацию, простую и удобную для практического применения.

К первому — диагностическому — уровню оказываются принадлежащими почти все системы, где дело касается внутривидовых таксонов, а также все макросистемы, построенные математическими методами, и даже некоторые, базирующиеся на данных анатомии.

На втором уровне находятся классические системы XIX века и лучшие системы нашего столетия, такие как системы Пайкрафта, Уитмора и некоторые, производные от них. Система Штреземана определяется как эклектическая, так как в ней классическая основа сочетается с диагностическим и прагматическими элементами.

Что же касается систем третьего уровня, то наиболее полные из ныне возможных их вариантов разрабатывались не на птицах, а на рыбах и низших наземных позвоночных (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1964). Однако комплексный морфологический метод уже неоднократно применялся для разработки системы отдельных групп птиц, до уровня отрядов. Элементы этого метода содержатся в ряде работ Козловой (1961, 1962), Штегмана (1958, 1959, 1966, 1974, 1978), Юдина (1965), Зуси (Zusi, 1962) и некоторых других авторов. Хотя изучение птиц на морфобиологическом уровне начато относительно недавно, тем не менее уже сейчас ясно, что комплексный метод не только практически применим в систематике птиц, но и что его применение дает много нового для понимания естественных подразделений и родственных связей внутри этого класса. Следовательно, возможность повышения уровня филогенетических систем вполне реальна. Открывается она в направлении объединения классического метода тройного параллелизма с методами сравнительной экологии и функциональной морфологии. В дальнейшем, что очень существенно, число методов, входящих в комплекс, может быть увеличиваемо по мере возникновения в ходе работы необходимости.

К сожалению, на пути к осуществлению возможностей, открываемых введением комплексного метода, находится очень много препятствий, в том числе весьма прочно укрепившееся мнение, утверждающее непригодность так называемых «адаптивных признаков» как материала для филогенетических построений. Несмотря на то, что это положение противоречит основным принципам теории естественного отбора, рассматривающей филогенез как адаптивный процесс, преодолеть его чрезвычайно трудно и, прежде всего, потому, что его ввел сам Ч. Дар-

вин. Причины, по которым он это сделал, были отнюдь не принципиальными, а чисто практическими. Дело в том, что после первых же достаточно полных исследований по сравнительной анатомии птиц стало ясным, что системы додарвиновского периода, основывающиеся на особенностях строения ног, крыльев и клювов птиц, представляют собой типологические схемы, отражающие в большей степени параллелизмы в развитии (то есть адаптации к сходным условиям жизни), чем «истинное родство». Против применения именно таких показателей поверхностного сходства при филогенетических построениях собственно и предупредил Ч. Дарвин. К сожалению, его высказывания были в дальнейшем распространены вообще на все структуры, функциональный смысл которых более или менее ясен. В результате, системы стали создаваться на базе изучения так называемых «филогенетических признаков», якобы отражающих только степень родства. В наше время крайние сторонники этой концепции дошли до утверждения, что естественная система класса птиц вообще может быть построена только на признаках, «иммунных» по отношению к воздействиям внешней среды (Verheyen, 1961). Между тем, анализ некоторых «классических морфологических признаков» (таких как типы костного неба, формы носовых ям, элементы пропатагиального механизма) показал, что они представляют собой, все без исключения, очень важные детали различных морфофункциональных единств, которые имеют в свою очередь первостепенное биологическое значение (Юдин, 1958, 1961, 1964, 1965, 1970, 1974). Классики же не могли этого знать по той простой причине, что во второй половине прошлого века функциональная морфология птиц еще не была достаточно разработана. Таким образом, классические филогенетические признаки отличаются от адаптивных признаков практически лишь тем, что их функциональное значение остается по тем или иным причинам до известного времени нерасшифрованным. Поэтому концепция филогенетического признака имеет временное значение; раньше или позже от нее придется неизбежно отказаться под давлением новых фактов. И чем скорее это будет сделано, тем лучше для систематики птиц, так как она после этого сможет обратиться вполне осознанно к изучению анатомических структур в связи с их функцией и биологическим значением, что собственно и требуется в настоящее время. Классические системы при этом могут послужить прекрасной основой, поскольку аргументирующий их материал давно ожидает функционального и биологического анализа. Особенно ценна в указанном отношении система Фюрбрингера — Гадова, содержащая колоссальное количество данных о преобразованиях многих жизненно важных органов птиц в сравнительно-анатомическом и, в некоторых случаях, онтогенетических рядах. Проработка всех этих материалов в функциональном плане не только станет началом комплексного применения методов, но и первым шагом в направлении повышения общего уровня исследований по систематике птиц.

Конкретное представление о том, какой смысл вкладывается в понятие «комплексное применение методов» дает следующий пример. Как известно, Т. Хаксли (T. Huxley, 1867) в свое время установил для птиц четыре типа костного неба (дромеогнатический, схизогнатический, десмогнатический и эгитогнатический). В соответствии с типами неба он выделил в отряде килегрудных птиц (Carninatae) четыре подотряда. С современной точки зрения его классификацию можно назвать типологической, однако и в ней уже содержались объективные элементы, в чем мы убедимся далее. Следующий шаг вперед был сделан много позже, когда Пайкрафт (Percraft, 1900) на большом сравнительно-морфологическом материале доказал, что дромеогнатическая конструкция неба принципиально отличается от трех прочих своей архаичностью,

и объединил всех птиц, обладающих таким небом, в группу древнебных (Palaeognathae), противостоящую всем остальные рецентным птицам (Neognathae). В дальнейшем было показано (Hofer, 1955), что небо палеогнат архаично не только морфологически, но и с точки зрения биомеханики черепа как целого. Таким образом было установлено совершенно объективное функциональное значение филогенетически очень важного морфологического «признака». Однако Хофер не сделал из этого открытия филогенетических и таксономических выводов, поскольку он придерживается ортодоксальной точки зрения, утверждающей непригодность адаптивных признаков для таких целей. Наконец, еще 15 лет спустя (Юдин, 1970) удалось показать, что костное небо есть лишь одна из многих конструктивных деталей большого и сложного механизма, обеспечивающего у птиц захват, первичную обработку и заглатывание пищи. При этом выяснился и морфобиологический смысл различий между группами палео- и неогнатических птиц.

Оказалось, что у всех неогнат верхняя челюсть и связанные с ней элементы неба весьма подвижны и активно участвуют в продвижении схваченного объекта в глубь глотки, вплоть до входа в пищевод. Подвижность же этих частей во многом зависит от наличия суставов между pterygoidea и palatina, то есть от самой основной конструктивной особенности костного неба неогнатического типа.

Палеогнаты, напротив, замечательны тем, что у них небо-крыло-видный комплекс представляет собой неподвижную внутри себя конструкцию, которая лишь в ограниченных пределах может смещаться вдоль длинной оси черепа. Этого смещения вполне достаточно, чтобы создать активную напряженность ажурного надклювья, но явно не хватает для продвижения заглатываемого объекта.

С различиями в строении челюстного аппарата связаны и разные способы заглатывания пищи. Палеогнаты забрасывают куски пищи резким движением головы и шеи прямо в начало пищевода, чему способствуют длинный разрез рта и особые устройства в виде коготков или зубчиков, располагающихся у задней границы глотки. Неогнаты во время заглатывания проделывают многократно движения, внешне похожие на жевательные; при этом их небо, двигаясь вперед и назад одновременно с языком, втягивает заглатываемый объект в глубь глотки. В схеме этот процесс у неогнат совершается так же как у змей, но с той весьма существенной разницей, что у неогнат небо работает все, целиком, а у змей его правая и левая половины втягивают пищу в глотку попеременно.

Рассмотрев небо птиц одновременно с разных точек зрения, представляется возможным далее сделать вывод, что класс Aves естественно делится на две крупные группы, из которых одна (Neognathae) приобрела в ходе филогенеза специфический для всех ее представителей особый аппарат, повышающий эффективность заглатывания пищи, а у другой группы (Palaeognathae) такого приспособления нет. Судя по тому, что неогнаты проходят в онтогенезе «палеогнатическую стадию» развития, их следует считать более модернизированной группой, чем страусы, бескрылые и тинаму.

Из рассмотренного выше примера ясно, что под комплексированием здесь понимается последовательное изучение какого-либо морфологического элемента несколькими методами с целью выяснения особенностей его строения, функций, биологического значения и формирования в онто- и филогенезе. Дальнейшее сопоставление полученных таким путем данных в сравнительных рядах дает представление уже о морфобиологической специфике естественных групп, при этом тем более обоснованное, чем больше морфофункциональных единств будет исследовано.

Как видно, комплексное применение методов дает принципиально

иной результат, чем применение комплекса таксономических признаков. В первом случае мы получаем характеристику таксона, в которой более или менее полно отражена его морфобиологическая специфика и история становления; во втором — диагноз, включающий то или иное число крайне разнородных признаков, полученных различными методами и никак между собой не связанных.

В рассмотренном примере типы неба птиц изучались различными методами с большими временными интервалами, причем задачи исследования расширялись и углублялись соответственно уровням развития систематики. В настоящее время, когда систематика птиц выходит на третий, морфобиологический уровень, нет причин, которые бы препятствовали одновременному применению всех упоминавшихся ранее, а также и многих других методов. Не обязательна и та последовательность применения методов, которая имела место при изучении типов неба. Ее целесообразно придерживаться лишь в тех случаях, когда будут перерабатываться материалы, обосновывающие классические системы. Поиски же «новых» морфофункциональных единств, по-видимому, лучше начинать с накопления и анализа данных по биологии отдельных видов и других групп птиц, и уже потом переходить к изучению морфологических элементов.

История изучения типов неба птиц интересна также и в том отношении, что на ее примере удобно обсудить вопрос о правомерности применения понятий «диагностический и таксономический признаки» на всех уровнях развития систематики.

Т. Хаксли, как мы видели, охарактеризовав четыре типа костного неба, использовал каждый из них далее в качестве и диагностического, и таксономического признака*. Вместе с тем, эти же показатели он положил и в основу своих рассуждений об эволюции и филогении птиц. Как видно, Т. Хаксли строго придерживался тех же правил, которые излагаются во всех руководствах по практической систематике и в наши дни. Пайкрафт изучал уже не диагностические и таксономические признаки, а изменения строения некоторых скелетных частей головы птиц в сравнительном ряду. И если он при этом называл некоторые морфологические особенности признаками, то лишь в описательном смысле. То есть Пайкрафт действовал точно так же, как и все авторы «анатомических систем» классического периода, поэтому построенная им система отразила только морфологическую сторону филогенеза.

Исследование Хофера вообще не ставило таксономических задач и не касалось вопроса о признаках. Тем не менее, его результаты, как было показано ранее, существенно исправили односторонность построенной Пайкрафта, а позже послужили и материалом для синтеза на более высоком уровне. О том, что завершающая фаза исследования прошла без применения понятия «признак», нет надобности говорить. Несмотря на это «упущение», синтез дал вполне удовлетворительный результат: реальность групп палео- и неогнатических птиц была подтверждена целой системой причинно связанных между собой фактов из областей анатомии, биомеханики и экологии.

Делая такое заключение, уместно спросить себя, а не был бы результат лучше, если бы в основе выводов находились традиционные понятия — таксономический, диагностический и другие признаки. Ответ на этот вопрос дает, как мне кажется, работа Мак-Дауэлла (McDowell, 1948). Проведя детальный сравнительный анализ большого числа мелких остеологических признаков, биомеханическое значение которых было совершенно невозможно понять, этот автор пришел в конце кон-

* То есть применил эти признаки и в диагнозах, и при определении ранга таксонов.

цов к ряду интересных выводов частного характера, но вопрос о биологическом, а следовательно и эволюционном значении палео- и неогнатизма так и не решил.

Из всего сказанного выше о понятиях диагностический и таксономический признаки выделяются следующие два обстоятельства: 1) оба эти понятия органически связаны лишь с первым, диагностическим уровнем развития систематики и практически перестают применяться как «материал, из которого создается система» уже на втором, филогенетическом уровне; 2) вместе с тем, диагностические и таксономические признаки не только рекомендуются в современных руководствах, но и применяются практически очень широко в качестве исходных материалов для решения почти всех вопросов надвидовой систематики птиц, в том числе в исследованиях, имеющих целью «проверку» классической системы.

Оба эти обстоятельства удивительны хотя бы уже по одному тому, что подбор и оценка признаков проводятся иначе, чем при анатомическом обосновании классических систем. Признаки, как известно, подбираются прежде всего применительно к требованиям человека, который должен быстро, легко и надежно распознавать и классифицировать виды, и лишь во вторую очередь они используются как материал для эволюционных выводов. Анатомические же данные подбираются и оцениваются с точки зрения эволюционной и биологической значимости той или иной морфологической особенности для данного вида или группы видов.

Разница в подходах здесь очевидна, поскольку в одном случае на первом месте стоит человек и его практические интересы, а в другом — изучаемый организм и его успех в борьбе за существование. В диапазоне между этими двумя точками зрения собственно и происходит весь процесс развития систематики животных. В начале его находятся чисто прагматические системы, в промежуточной фазе — классические морфологические, а в верхней фазе — морфобиологические, ставящие своей целью познание морфобиологической специфики видов и других естественных групп и реконструкцию конкретных филогенезов в виде адаптивного процесса.

Глубокий разрыв между прагматической (диагностической) систематикой и систематикой филогенетической был очевиден уже и для классиков орнитологии, точно так же как и бесперспективность построения так называемых «компромиссных систем». Вместе с тем классики прекрасно понимали практическую ценность хороших диагнозов и определительных ключей, поэтому многие из них стремились преодолеть противоречие между теоретической и практической систематикой. Наиболее рациональное решение, как я полагаю, было найдено П. П. Сушкиным. В своей монографии по остеологии дневных хищных птиц (Сушкин, 1902) он, как известно, обосновал по всем правилам классической сравнительной морфологии объем и подразделения семейства Falconidae, вплоть до групп подродового (с современной точки зрения) ранга, и оформил систему номенклатурно. Но он не остановился на этом, а продолжил исследование в направлении поиска простых и удобных диагностических признаков, на основе которых составил формальные диагнозы и определительные ключи, необходимые для практических работ с коллекциями. К сожалению, этот полезный опыт не был достаточно широко воспринят, вследствие чего некоторые орнитологи и в наши дни пытаются еще и еще раз безуспешно строить компромиссные системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд кулики, ч. 2. — Фауна СССР, нов. сер., 1961, 80, с. 1—500.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд кулики, ч. 3. — Фауна СССР, нов. сер., 1962, 81, с. 1—433.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М. — Л., 1939, с. 1—610.
- Сушкин П. П. К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (Accipitres) и вопросы классификации. — Учен. зап. Моск. ун-в., Отд. ест.-ист., 1902, 17, с. 1—415.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., 1964, с. 1—272.
- Штегман Б. К. Филогенетические отношения между голубями и рябками и положение этих птиц в системе. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1958, 63, с. 25—36.
- Штегман Б. К. Некоторые особенности строения черепа и позвоночника у голубей и рябков. — Зоол. журн., 1959, 38, 7, с. 1049—1059.
- Штегман Б. К. Функциональное значение некоторых особенностей морфологии кисти крыла у птиц. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1966, 71, 1, с. 51—61.
- Штегман Б. К. О филогенетических взаимоотношениях между семействами Gaviidae и Podicipedidae. — Орнитология, 1974, 11, с. 6—19.
- (Штегман Б. К.) Stegmann B. K. Relationships of the superorders Alectoromorphae and Charadriomorphae (Aves): a comparative study of the avian hand. — Publ. Nuttall Ornithol. Club, 1978, Cambridge-Massachusetts, 17, 119 p.
- Юдин К. А. Кинетизм черепа чайковых и чистиковых птиц. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1958, 25, с. 164—182.
- Юдин К. А. О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1961, 29, с. 257—302.
- Юдин К. А. Пропатагнальный аппарат ржанкообразных (Charadriiformes, Aves). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964, 33, с. 212—255.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. — Фауна СССР, нов. сер., 1965, 91, с. 1—261.
- Юдин К. А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1970, 47, с. 32—66.
- Юдин К. А. О понятии признак и уровнях развития систематики животных. — В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1971 г. Зоол. ин-т АН СССР, 20—27 марта 1972 г. Тез. докл. Л., 1972, с. 32—33.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, 53, с. 5—29.
- Hofer H. Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. — Acta XI Congr. Intern. Ornithol., Basel, 1955, S. 104—137.
- Huxley T. H. On the classification of birds, and on the taxonomic value of certain of the cranial bones observable in that class. — Proc. Zool. Soc. London, 1867, p. 415—472.
- McDowell S. The bony palate of birds. — Auk, 1948, 65, 4, p. 520—549.
- Pycraft W. P. On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae and Neognathae. — Trans. Zool. Soc. London, 1900, 15, 5, 6, p. 149—290.
- Stresemann E. Aves. In: Kükenthal und Krumbach, Handb. Zool., Berlin — Leipzig, 1927—1934, 7, 2, S. 1—889.
- Verheyen R. A new classification for the non-passerine birds of the world. — Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belgique, 1961, 37, 27, p. 1—36.
- Wetmore A. A classification for the birds of the world. — Smithsonian Misc. Coll., 1960, 139, p. 1—32.
- Zusi R. Structural adaptations of the head and the neck in the Black Skimmer. — Publ. Nuttall Ornithol. Club, Cambridge — Massachusetts, 1962, 3, p. 1—101.

Ф. Я. Дзержинский

ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ТИНАМУ *EUDROMIA ELEGANS* К ВОПРОСУ О МОРФОБИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКЕ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА ПАЛЕОГНАТ

Вопрос о характере родственных связей палеогнат и месте их в системе класса относится к числу наиболее старых в истории систематики птиц, но сохраняет свое значение до сих пор. Представление об относительной примитивности включенных Пайкрафтом (Puscraft, 1900) в эту группу птиц, звучавшее лейтмотивом соответствующих дискуссий на протяжении более чем ста лет, дает надежду извлечь из конструкции челюстного аппарата палеогнат ценную информацию о начальных этапах формирования морфофизиологической организации птиц. Воспользоваться рецентным материалом как источником филогенетических сведений тем более соблазнительно, что история класса птиц чрезвычайно скудно освещена палеонтологической летописью.

Один из путей филогенетической интерпретации морфологического материала предлагает морфобиологический метод (Юдин, 1970б, 1974), основанный на вскрытии и анализе адаптаций и нацеленный на восстановление филогенеза современных животных в форме адаптивного процесса. Выяснение морфобиологической специфики изучаемых видов и групп образует важнейшую промежуточную задачу в самых разных зоологических исследованиях, от общетеоретических до сугубо прикладных.

История попыток сформулировать и использовать в филогенетике своеобразие челюстного аппарата страусообразных птиц (*Ratitae*) и тинаму (*Tinamidae*) открылась в 1867 г. работой Т. Хаксли (Huxley), давшего диагноз характерного для них дромеогнатного типа нёба, одного из четырех, выделенных им для птиц. Пайкрафт (Puscraft, 1900) усилил значение этого типа, противопоставив его в качестве палеогнатного всем остальным вариантам, объединенным в неогнатный тип, и отразив в названии представление об архаичности первого типа. Понятие палеогнатизма оставалось широко признанным как типологическая и таксономическая категория почти столетия, но в 1948 г. Мак-Дауэлл (McDowell, 1948) ревизовал эту типологию с весьма строгих формальных позиций и показал, что разнообразие морфологических состояний в различных вариантах палеогнатизма мешает дать ему универсальное, правомерное для всех случаев определение. В условиях широкого признания формального диагноза как необходимой основы всякой таксономической категории работа Мак-Дауэлла глубоко сомпрометировала, по сути дела, разрушила понятие палеогнатизма. Не случайно Уитмор после этого в очередной своей системе (Wetmore, 1951) использовал термин «неогнаты» в совершенно новом смысле —

фактически как непреокупированный, включив в соответствующее понятие пайкрафтовских палеогнат.

Однако еще задолго до работы Мак-Дауэлла Бём (Böhm, 1930) заинтересовалась причинами редукции базиптеригиоидного сочленения, которая происходит в онтогенезе многих неогнатных птиц, и в связи с этим внесла функциональный аспект в сопоставление палеогнатного нёба с неогнатным. После этого Хофер (Hofer, 1945, 1955), предпринявший широкую разработку функциональной морфологии черепа птиц, показал, что морфологическое своеобразие палеогнатного нёба должно оказывать глубокое влияние на работу челюстного аппарата и не может рассматриваться просто как набор анатомических признаков.

Юдин (1970а, 1978) подошел к оценке челюстного аппарата палеогнат на основе целенаправленного выяснения его морфобиологической специфики как целостного морфологического единства и показал, что это состояние представляет собой промежуточный этап на сложном пути становления неогнатной конструкции и обладает лишь некоторыми из ее биологических достоинств. У палеогнат гораздо слабее выражена кинетичность черепа, т. е. подвижность первичной и вторичной верхней челюсти относительно черепной коробки. Эта кинетичность обеспечивает лишь укрепляющее напряжение субтильной верхней челюсти и, вероятно, амортизацию толчков. Неогнаты же используют кинетичность черепа для разнообразной манипуляции с кормом, прежде всего, для выполняемого при участии языка препровождения добычи ко входу в пищевод. Юдин наполнил конкретным биологическим содержанием представление Пайкрафта (Puscraft, 1900) об ответственной роли подвижного нёбно-крыловидного сочленения в качестве критерия неогнатного нёба.

Нельзя сказать, чтобы результаты интерпретации палеогнатизма с морфобиологических позиций заняли достойное место в современной литературе. Например, Бок (Bock, 1963) и Крэкрафт (Cracraft, 1974) считают палеогнатизм не примитивным, а вторичным состоянием, причем в упомянутой работе Крэкрафта снова предложен формальный анализ морфологических признаков, на этот раз по рецептам кладистической систематики. Кроме того, эта работа, как и некоторые предшествовавшие ей (например, De Veer, 1956, Bock, 1963), выполнены без привлечения оригинальных данных и строят дискуссию на общеизвестном материале, что, видимо, уже само по себе ограничивает их продуктивность.

Для того, чтобы сделать очередной конструктивный шаг в решении этой более чем вековой проблемы, необходимо заново проработать в сравнительном и функциональном плане морфологию различных узлов организма, в частности, челюстного аппарата палеогнатных птиц.

Наименее изучен челюстной аппарат скрытохвостов. В литературе имеется описание и изображение черепа лишь для нескольких видов, и только в одной работе (Lakjer, 1926) — некоторые сведения о челюстной мускулатуре одного вида. Ничего не известно об онтогенезе черепа. Между тем, для оценки относительной примитивности палеогнатизма очень важно опереться именно на данные о скрытохвостах. В отношении бескилевых этот вопрос сильно осложнен гипотезами о вторичной регрессивности, в том числе, неотеничности. Естественно, что на тинаму эти гипотезы распространяться не могут. Они не специализированы столь резко и, по-видимому, близки по своей организации общим предкам бескилевых и килегрудых птиц, как предполагают многие авторы в том числе, Бок (Bock, 1963) и Крэкрафт (Cracraft, 1974).

Предлагаемая работа посвящена детальному макроморфологическому изучению черепа, его связок и челюстной мускулатуры молодой

особи тинаму *Eudromia elegans albida* (Wetmore). Кроме того, использованы три черепа тинаму из собрания ЗИН АН СССР и два черепа из Зоомузея Московского университета. Голова фиксированной в спирте молодой особи тинаму, присланной в отделение орнитологии ЗИН АН СССР (Prof. Amadeo M. Rea Prescott Institution, Prescott, U.S.A.) была представлена автору для обработки доктором биологических наук К. А. Юдиным, как и черепа скрытохвостов. Материал из Зоомузея МГУ получен благодаря любезности В. С. Никольского. Автор пользуется случаем выразить свою признательность перечисленным лицам, а также кандидату биологических наук Л. П. Корзуну за критический просмотр рукописи и сделанные замечания.

Некоторые черты биологии питания скрытохвостов

Данные о питании тинаму чрезвычайно скудны, поэтому полезно учесть имеющиеся в литературе сведения о рационе и кормовых поведенческих разностях видов. Эти источники свидетельствуют о простоте используемых приемов кормодобывания, а также о смешанном рационе скрытохвостов, в котором преобладающую долю составляют растительные корма, но важную роль играют также безпозвоночные, прежде всего, насекомые (имеются единичные указания на поедание мелких лягушек и ящериц). Например, у *Nothura maculosa* в Аргентине растительные корма составляют в среднем за год 65,8% — от 11% летом до 76% зимой (Bump G., J. W. Bump, 1969).

Nothocercus bonapartei (Schäfer, 1954), *Crypturellus soui* (Skutch, 1963), *C. boucardi* (Lancaster, 1964b) преимущественно собирают опавшие плоды и семена, ловят насекомых на земле. Срывание листьев, почек, цветов и плодов, щипание травы двумя видами *Nothoprocta* отмечают Пирсоны (Pearson A. K., Pearson O. P., 1955) и Лэнкэстер (Lancaster, 1964a). Добыча может обрабатываться перед проглатыванием при помощи энергичного встряхивания в клюве боковыми движениями головы и ударов, как об этом сообщает Лэнкэстер (1964a, b) для *Nothoprocta cinerascens* и *Crypturellus boucardi*. Это либо резкие повторные клевки, либо удары о землю зажатой в клюве добычей (например, крылатые семена или маленькие лягушки). Хофер (Hofer, 1945) сообщает (по наблюдениям в зоопарке) об использовании долбящих ударов *Rhynchotus rufescens*. *Crypturellus boucardi* часто отбрасывает клювом в сторону опавшие листья и ветки, но никогда не пользуется для этого ногами (Lancaster, 1964b).

По сообщениям упомянутых авторов о видах *Nothoprocta*, эти птицы используют клюв для обработки различных субстратов — зондируют в поисках насекомых влажную почву сомкнутыми или полураскрытыми челюстями, разрывают сухой коровий навоз.

Подводя итог, можно констатировать, что наиболее характерно для тинаму собирание клювом неподвижных объектов, при котором он действует как простейший пинцет, но обычно также ловля насекомых, требующая быстроты и ловкости схватывания. Срывание листьев и плодов сопровождается дополнительным усилием, помимо сжимания челюстей, и тем осложняет их работу. Челюстной аппарат при обработке добычи нагружается также добавочными усилиями, ориентированными продольно при долбящих клевках и поперечно при встряхивании или боковых ударов добычей о землю. Препровождение добычи в глубь зева для проглатывания, по-видимому, осуществляется путем забрасывания, как это описано Юдиным (1970a) для страусов. Такая версия подтверждается примитивной конструкцией языка тинаму, в силу которой он не способен прижимать добычу к нёбу и эффективно участвовать в ее заглатывании (Корзун, 1978).

Череп и связки

В последующем описании главное внимание уделено специфическим особенностям черепа тинаму, общие же сведения о его строении у птиц, как и о связках челюстного аппарата, читатель сможет найти у Юдина (1965, 1970a), а также в прежних работах автора (Дзержинский, 1971, 1972).

По общей конфигурации череп скрытохвостов (рис. 1) принадлежит к растянутому или ортокраниальному типу, поскольку в нем клюв направлен вперед в плоскости основания черепа, роострума парасфеноида и скуловых дуг.

В черепной коробке у взрослых птиц сохраняется шов, отделяющий пару сросшихся между собой лобных костей (frontale) от теменных (parietale), боковых клиновидных (laterosphenoidium) и от задней части межглазничной перегородки, образованной, по-видимому, мезетмоидом (mesethmoidium). Чешуйчатая кость (squamosum), как и у большинства других палеогнат, расположена вентральнее, чем это обычно для птиц, и отделена от лобной кости широким промежутком, который занят теменной костью. Скуловой отросток чешуйчатой кости заметно выступает вниз впереди и латеральнее квадратно-черепного сустава.

Барабанная полость и наружный слуховой проход широко открыты вбок и вниз, поскольку образованное боковой затылочной костью (exoccipitale) затылочное крыло развито слабо. Однако оно заметно выступает вниз, почти достигая уровня костного нёба. Боковая затылочная кость принимает участие в квадратно-черепном сочленении, образуя медиокаудальную часть соответствующей суставной ямки. Из производных парасфеноида основная височная кость (basitemporale) слабо вытянута в поперечном направлении, оставляя открытой вентрально барабанную полость; она не образует козырька, прикрывающего снизу евстахиеву трубу, а соединена с основной клиновидной костью (basisphenoidium) и основанием роострума малозаметным даже у молодой птицы швом. Перед медиальным выступом обсуждаемой кости сохраняется небольшое отверстие, по-видимому, остаток передней базикраниальной фонтанели, как и у бескилевых (Parker, 1866). Передняя пластинка парасфеноида (alarasphenoidium, по Jollie, 1957), ограничивающая роостральную барабанную полость и ее передний дивертикул, у молодой *Eudromia* не выдается латеральнее основной височной кости, но на черепах взрослых скрытохвостов разрастается вбок, плотно прижимаясь краем к телу и ушному отростку квадратной кости. Роострум парасфеноида (rostrum), как и у других палеогнат, особенно длинен и оканчивается уже в пределах надклювья, на уровне середины костной ноздри.

Основная клиновидная кость специфична мощно развитыми базиптеригоидными отростками, расположенными, как и у бескилевых, более каудально, чем у обладающих ими неогнат, и ориентированными поперечно. Образованная срединной обонятельной костью межглазничная перегородка непрерывно переходит в носовую перегородку, еще не окостеневшую на изученном экземпляре *Eudromia*. В переходной области хрящ утоньшен, а у взрослых тинаму может даже быть прободен небольшими фонтанелями.

Лобные кости над глазами чрезвычайно узки, но у взрослых птиц дополнены по бокам вторичными окостенениями, остеодермами, которые, сливаясь, образуют сплошную крышу глазниц. Предлобная кость (praefrontale) у взрослых птиц полностью слилась с лобной, носовой и окостеневшим крылом мезетмоида. Ее лобная пластинка образует небольшой козырек, нависающий над передней частью глазницы, а перпендикулярная часть дает опору скуловой дуге. Латерально на

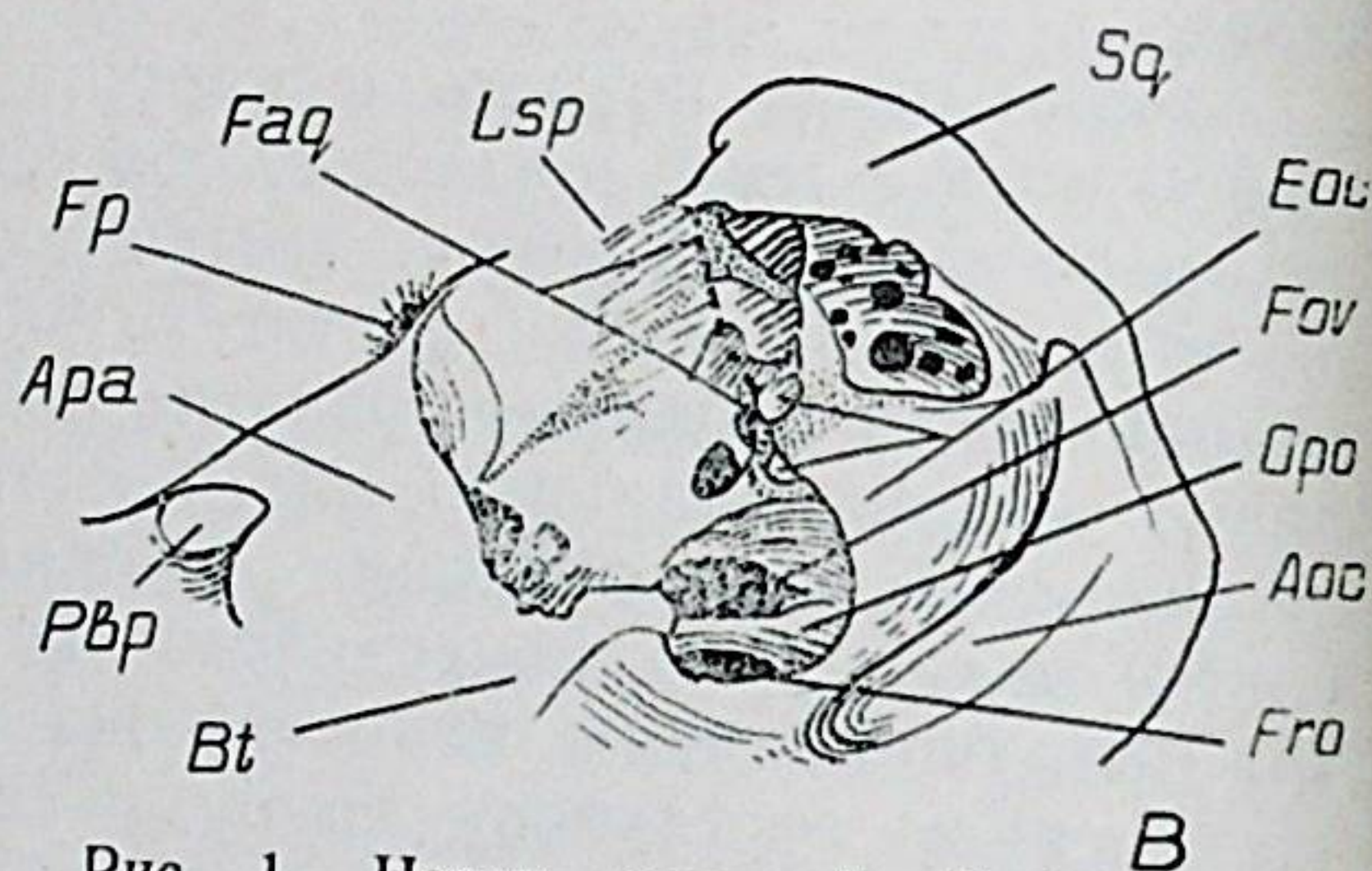
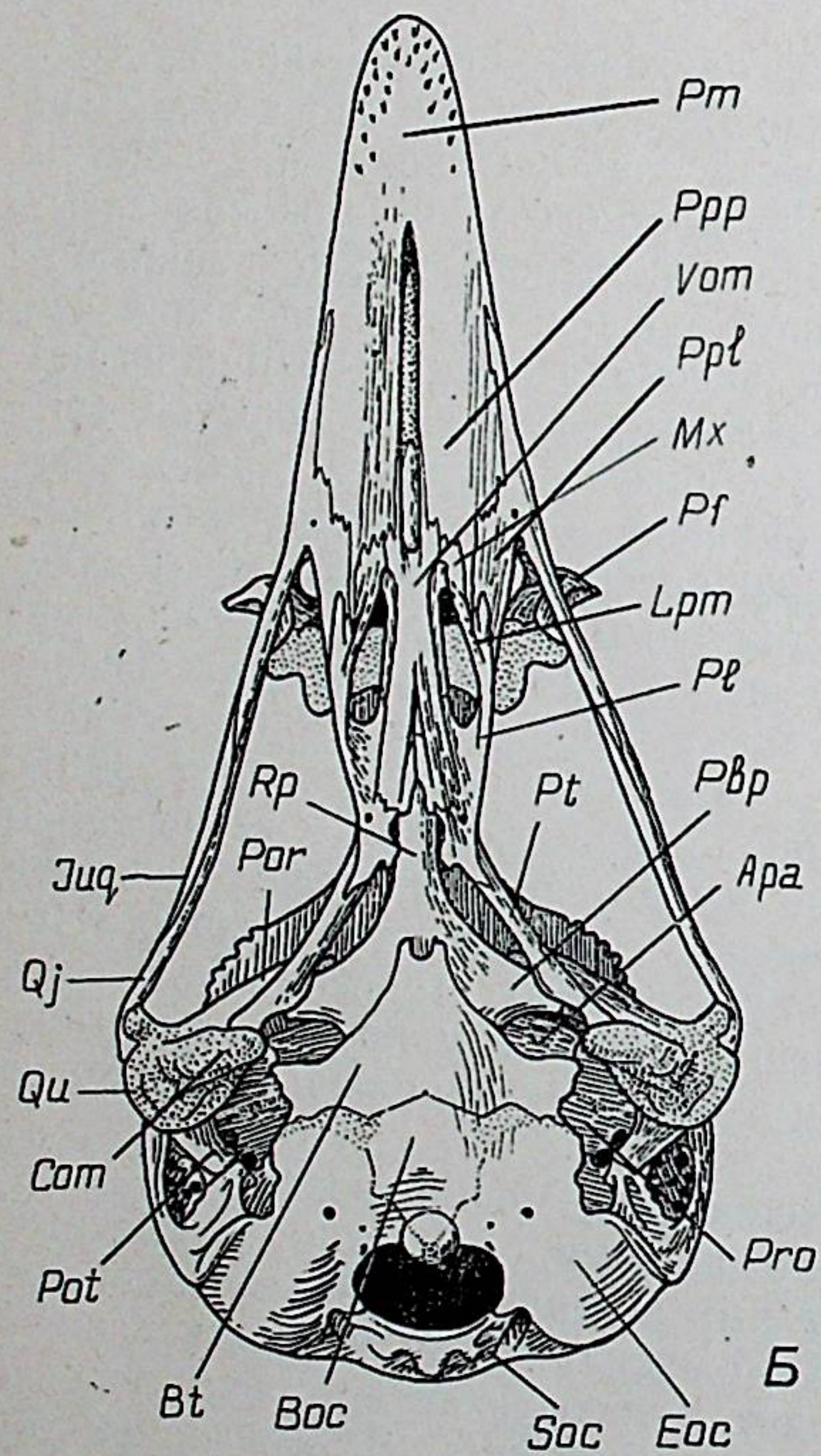
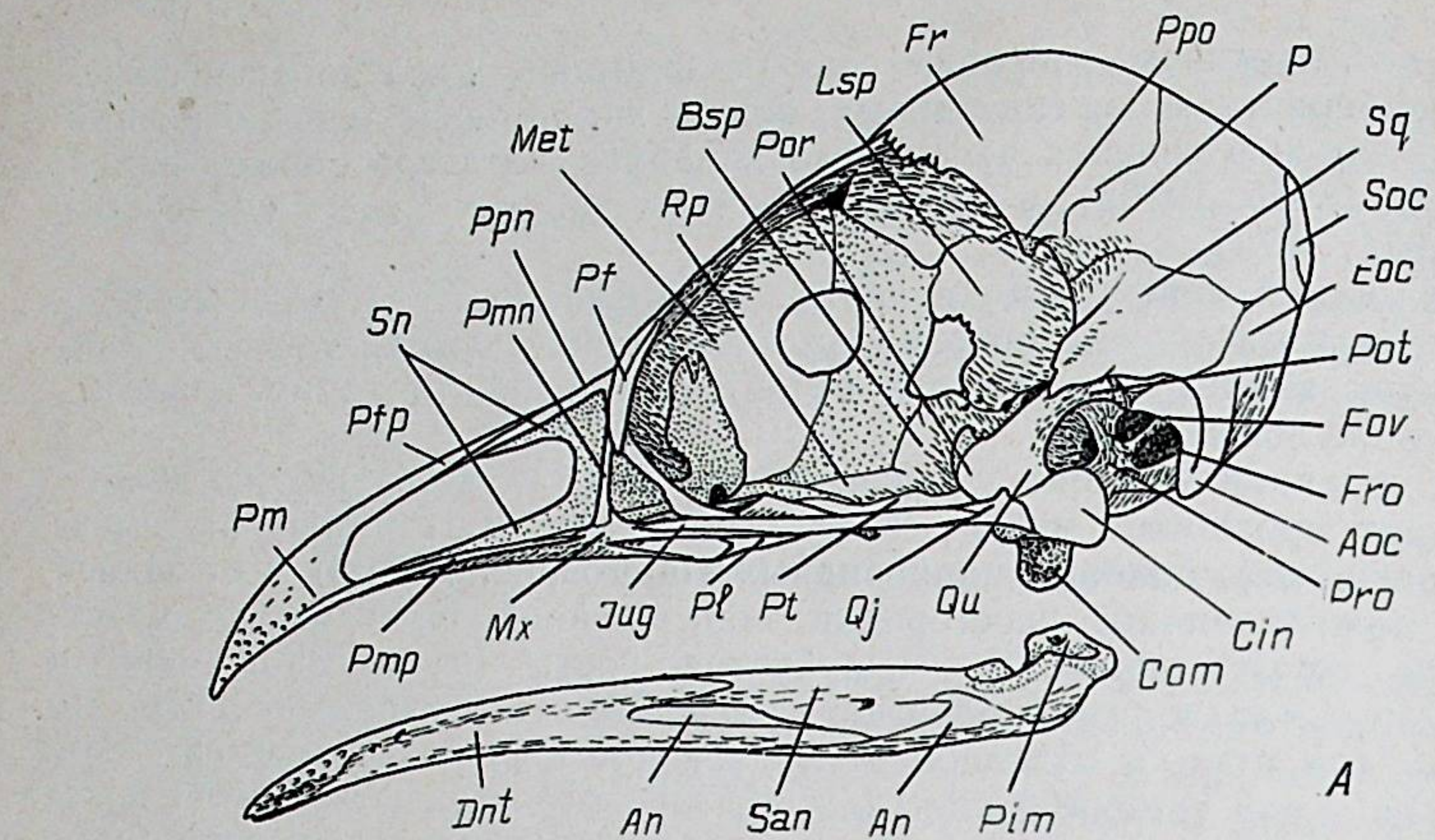


Рис. 1. Череп молодой *Eudromia elegans*.

Хрящ отмечен точками. А — вид сбоку с нижней челюстью, Б — вид снизу, В — фрагмент черепной коробки в ушной области влоборота сбоку и снизу, квадратная и крыловидная кости удалены, передний контур ямки квадратно-черепного сустава условно обозначен пунктиром. *Ara* — alaragaspheoideum; *An* — angulare; *Aoc* — затылочное крыло; *Boc* — basioccipitale; *Bsp* — basisphenoideum; *Bt* — basitemporale; *Cin* — «cingulum»; *Com* — медиальный мышелок quadratum в челюстном суставе; *Dnt* — dentale; *Eoc* — exoccipitale; *Faq* — ямка квадратно-черепного сустава; *Fov* — овальное окно; *Fr* — переднеушное отверстие; *Fr* — frontale; *Fro* — круглое окно; *Jug* — jugale; *Lpm* — lig. palatomaxillare; *Lsp* — laterosphenoideum; *Met* — mesethmoideum; *Mx* — maxillare; *Opo* — opisthoticum; *P* — parietale; *Pbp* — базиптеригидный отросток; *Pf* — praefrontale; *Pfp* — лобный отросток praemaxillare; *Pim* — внутренний отросток нижней челюсти; *Pl* — palatinum; *Pm* — praemaxillare; *Pmn* — верхнечелюстной отросток nasale; *Pmp* — верхнечелюстной отросток praemaxillare; *Por* — глазничный отросток quadratum; *Pot* — ушной отросток quadratum; *Pp* — небный отросток maxillare; *Ppn* — предчелюстной отросток nasale; *Ppo* — заглазничный отросток черепа; *Ppp* — небный отросток praemaxillare; *Pro* — prooticum; *Pt* — pterygoideum; *Qj* — quadratojugale; *Qu* — quadratum; *Rp* — rostrum; *San* — supraangulare; *Sn* — носовая перегородка; *Soc* — supraoccipitale; *Spl* — spleniale; *Sq* — squamosum; *Vom* — vomer.

нисходящем отростке предлобной кости имеется вырезка для слезно-носового протока, которая у некоторых представителей рода *Tinamus* замкнута в отверстие.

Верхнечелюстной отросток носовой кости (nasale) тонкий и нисходит вертикально, как у *Eudromia*, или же слегка наклонно, как у *Tinamus*, к носовому отростку верхнечелюстной кости и концу верхнечелюстного отростка предчелюстной, с которыми при помощи рыхлого синдесмоза соединен во взрослом состоянии его расширенный в парасагиттальной плоскости конец. Основание этого отростка у взрослых птиц может быть прикрыто передним краем лобной пластинки предлобной кости и плотно срастаться с ней (*Tinamus*) или же оставаться открытым (*Rhynchotus*), а средняя часть отростка у *Eudromia* соединена связкой с нижним концом лобной пластинки (рис. 2 Д). В верхней части свободного отрезка этот отросток сплюснут спереди назад, что обеспечивает ему гибкость в парасагиттальной плоскости. Форма заднего обрамления ноздри у скрытохвостов варьирует, в том числе, индивидуально: она то заострена, то округлена; в связи с этим различные авторы формально считают надклювье тинаму то схизориальным (Hofer, 1945), то голориальным (Pycraft, 1900; Verheyen, 1960).

Большая часть надклювья образована предчелюстной костью (praemaxillare), пожизненно сохраняющей границы с носовой, верхнечелюстной костями и сошником. Предчелюстная кость своеобразна утратой следов парности своего лобного отростка, даже на конце. Гибкая зона конька, образованная этим отростком при участии носовых костей, резко уплощена. Специфически широкий, тонкий, буквально прозрачный, волокнистой структуры небный отросток предчелюстной кости образует характерную для большинства палеогнат сплошную костную пластинку дна надклювья (ниже она именуется небной пластинкой), подразделенную впереди от сошника медиальной продольной щелью. В отличие от обычного для большинства птиц варианта ее прямая связь с небной костью очень слаба.

Тело верхнечелюстной кости (maxillare) вклинено между верхнечелюстным и небным отростками предчелюстной кости, налегая сверху на последний. На заднем краю костной ноздри она образует небольшой выступающий дорсально носовой отросток. Небный отросток этой кости относительно велик, он тянется медиально и назад от тела кости, соединяясь внутренним краем с сошником [вопреки утверждению Мак-Дауэлла, (McDowell, 1948), отрицавшего существование этой связи], а позади образует плоскую длинную горизонтальную лопасть, на которую снизу налегает передний конец небной кости. Тело и небный отросток верхнечелюстной кости обнаруживают зачатки двухслойности. От носового отростка тела кости в медиальном направлении тянется до самого сошника узкий гребешок, сильно отклоненный назад (под углом примерно 45°), так что между ним и основной пластинкой небного отростка образуется поперечно вытянутая ниша. Пайкрафт (Pycraft, 1900) и Мак-Дауэлл (McDowell, 1948) отмечают такую двухслойность у бескилевых (особенно у казуара и эму, где она ярко выражена), но не заметили никаких признаков ее у скрытохвостов.

Основание скулового отростка верхнечелюстной кости сплюснуто в вертикальной плоскости. Скуловая кость (jugale), образующая небольшой дорсомедиальный выступ (утолщение) в месте контакта с предлобной костью, простирается почти до заднего конца скуловой дуги. Здесь последняя сплюснута с боков и образует небольшой заостренный дорсальный выступ для окончания заглазничной связки (lig. postorbitale), которая идет от заглазничного отростка черепа и не достигает нижней челюсти. Задний конец квадратно-скуловой кости (quadratojugale) косо срезан и слегка отогнут вентрально, причем об-

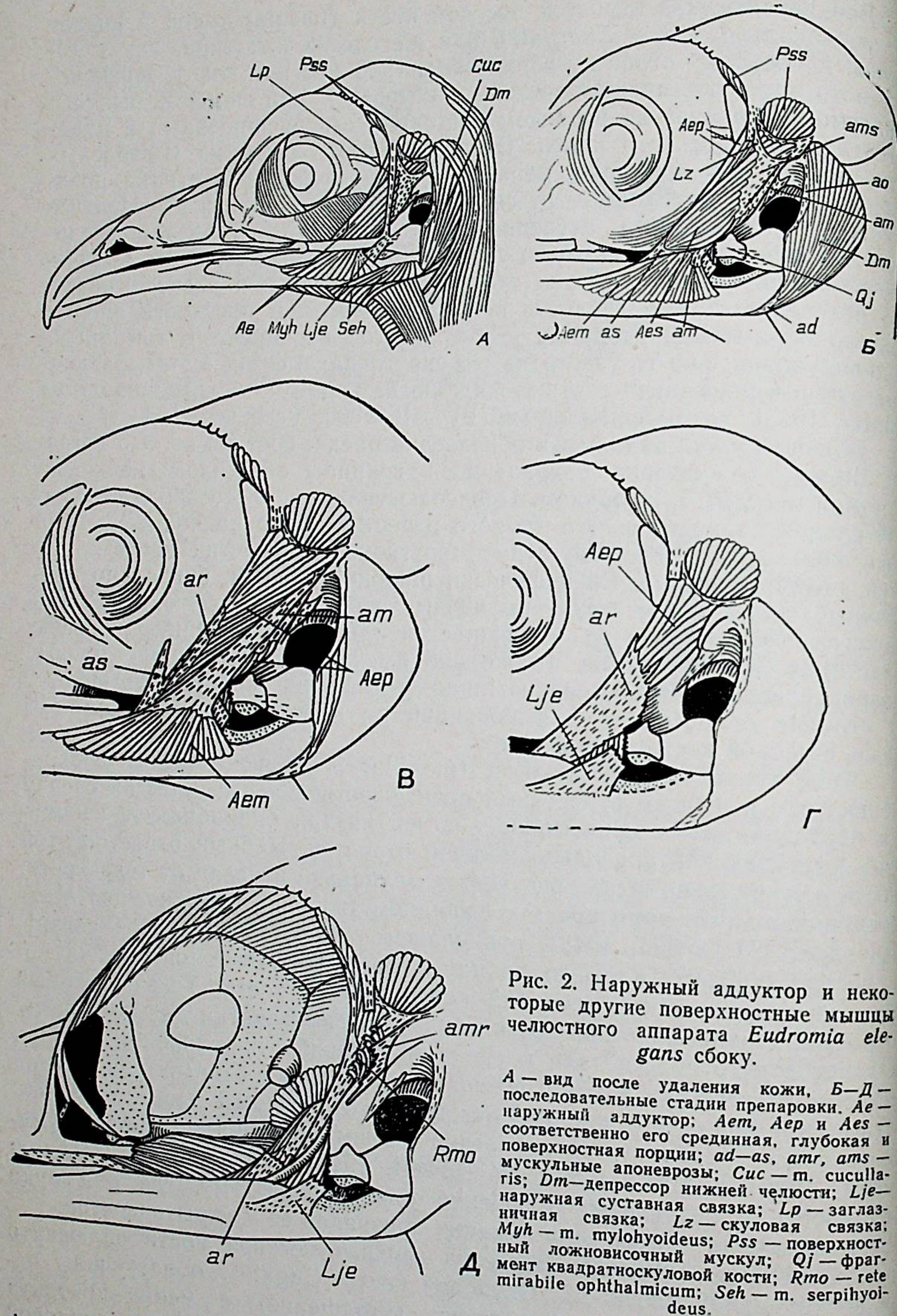


Рис. 2. Наружный аддуктор и некоторые другие поверхностные мышцы челюстного аппарата *Eudromia elegans* сбоку.

А — вид после удаления кожи, Б—Д — последовательные стадии препаровки. Ae — наружный аддуктор; Aem, Aep и Aes — соответственно его срединная, глубокая и поверхностная порции; ad—as, amr, ams — мышечные апоневрозы; Cuc — m. cucullaris; Dm — депрессор нижней челюсти; Lje — наружная суставная связка; Lp — заглазничная связка; Lz — скуловая связка; Myh — m. mylohyoideus; Pss — поверхностный ложновисочный мускул; Qj — фрагмент квадратноскуловой кости; Rmo — rete mirabile ophthalmicum; Seh — m. serpihyoideus.

разует утолщение, иногда участвующее в формировании челюстного сустава (*Tinamus* sp. из собрания ЗИН АН СССР).

Крупный сошник (vomer) впереди несет вилку из двух заостренных зубцов, разделенных относительно широкой закругленной на конце вырезкой. Каждый зубец налегает сверху на небный отросток предчелюстной кости, а латерально соединен с концом небного отростка верхнечелюстной кости. Позади сошник глубоко расщеплен на две так называемые ножки. В целом он представляет собой пластинку, которая изогнута в поперечной плоскости и охватывает снизу роstrum парасфеноида, образуя перемещающиеся вдоль него салазки.

Из костей первичной верхней челюсти небная (palatinum) своеобразна тем, что коротка: у молодой птицы она не простирается дальше уровня каудального края костной ноздри. При этом она прочно соединена с каудальной лопастью небного отростка верхнечелюстной кости и имеет лишь самый слабый контакт с одноименным отростком предчелюстной кости. Небольшая связка, которую можно назвать небо-челюстной (lig. palatamaxillare, рис. 1, Б, Lpm), соединяет внутренний край с медиальным концом небного отростка верхнечелюстной кости. Такую же связку Уэбб (Webb, 1957) отметил у *Struthio*.

Небная кость весьма тонка и узка. Она имеет небольшое расширение лишь в задней части, где охватывает хоану сверху, образуя медиальнее ее небольшой направленный вперед выступ. Внутренним краем она прирастает к сошнику, а сверху на нее налегает и сливается с ней крыловидная кость. Позади небная кость простирается дальше сошника, образуя медиальную пластинку, прободенную маленьким отверстием. Последние наблюдения противоречат данным Мак-Дауэлла (McDowell, 1948), который однако не располагал ювенильным черепом тинаму.

Сравнительно длинная крыловидная кость (pterygoideum) уплощена, слегка перекручена, в средней части вогнута желобком с внутренней стороны. Своей передней половиной она прирастает сверху к небной кости и несколько более коротким швом (у взрослых — синочлещеточно) соединена с сошником. Медиально передний ее отдел участвует в скользящем контакте с роstrum. Близ заднего конца крыловидная кость имеет на медиальной стороне суставной желобок для сочленения с базиптеригидным отростком. С квадратной костью она сочленена двояко. Во-первых, ее вогнутый при взгляде снизу задний конец охватывает своей седловидной поверхностью вертикальный край тела квадратной кости непосредственно под челюстным суставом. Во-вторых, расширенный по вертикали задний конец птеригоида образует сустав с медиальной стороной глазничного отростка квадратной кости. На рассмотренных черепах взрослых птиц это сочленение локализовано более четко, чем у молодой *Eudromia*, и расположено точно против базиптеригидного отростка. На птеригоиде в этом месте развит горизонтальный гребень, выступающий вбок и подпирающий снизу глазничный отросток квадратной кости.

Ушной отросток квадратной кости (quadratum) сильно отогнут в каудальном направлении, а его головка снабжена медиокаудальным клювовидным шипом, благодаря которому единая суставная поверхность отростка имеет узкую, вытянутую форму, причем ее длинная ось ориентирована перпендикулярно продольной оси крыловидной кости. Глазничный отросток тонок и уплощен в вертикальной плоскости, иногда вогнут изнутри. Относительная длина базального участка этого отростка, занятого сочленением с крыловидной костью, у разных видов заметно варьирует. Его конец соединен со стенкой мозговой капсулы (с боковой клиновидной костью) связкой, которая, по-видимому, гомологична эпиптеригоиду рептилий (Держинский, Юдин, 1979) и по-

тому может быть названа верхнекрыловидной связкой (lig. epipterygoideum, рис. 3, Б, Lep).

Поверхность квадратной кости в челюстном суставе весьма специфична по форме и снабжена двумя мышелками. Медиальный мышелок необычно высок, у разных родов он варьирует по форме. Латеральный мышелок имеет вид низкого и сильно вытянутого продольного валика, так что его передняя часть может располагаться под квадратно-скуловым сочленением. Тело квадратной кости сильно вздуто

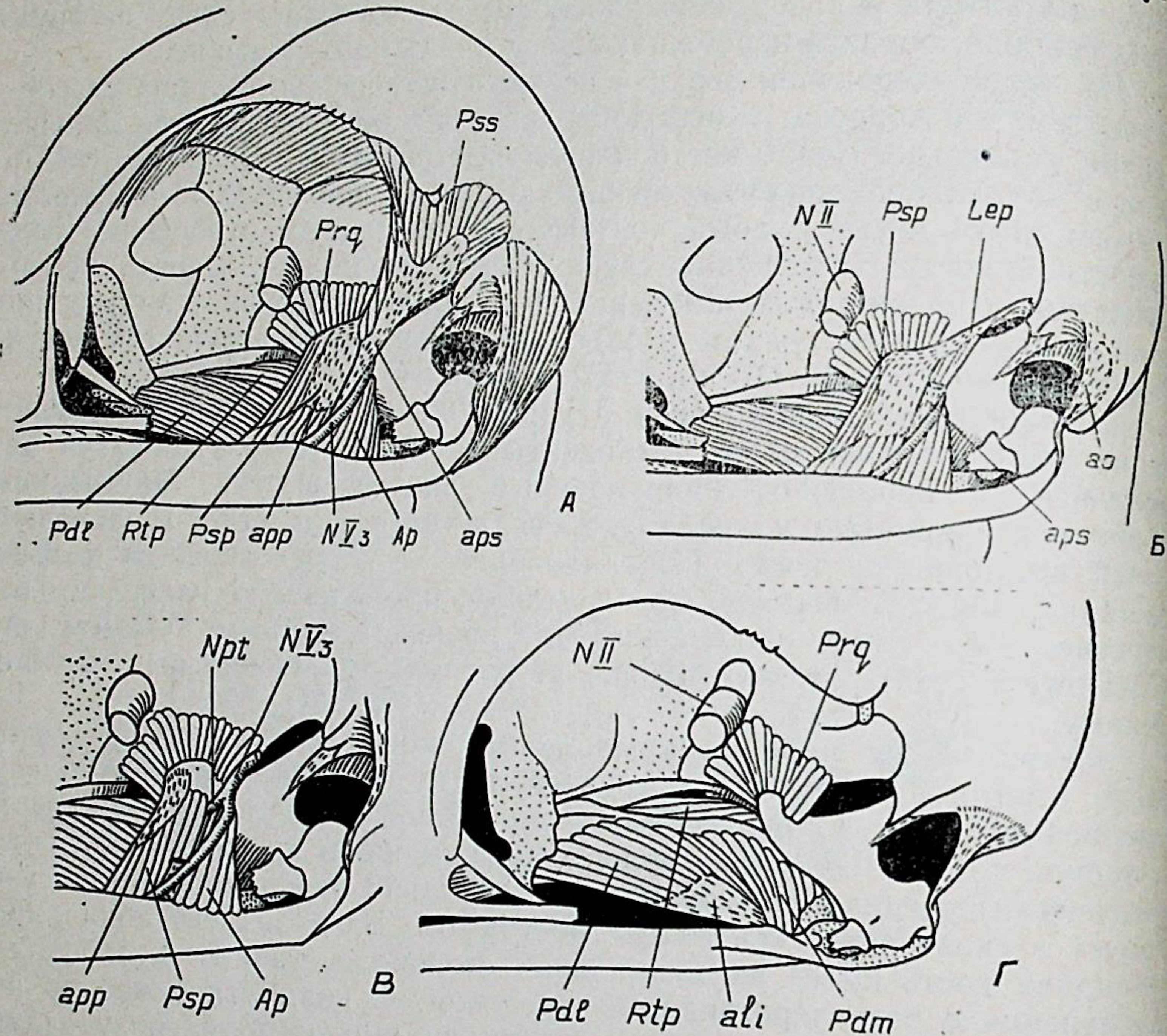


Рис. 3. Внутренние аддукторы *Eudromia elegans* вполборота сбоку, сверху и спереди. А — вид после удаления наружного аддуктора и глаза; Б—Г — последующие стадии препаровки; ali—aps — мускульные апоневрозы; Ap — задний аддуктор; Lep — верхнекрыловидная связка; NII — зрительный нерв; NV₃ — нижнечелюстная ветвь тройничного нерва; Npt — крыловидный нерв; Pdl, Pdm — соответственно дорсолатеральная и дорсомедиальная порции крыловидного мускула; Prq — протрактор квадратной кости; Psp — глубокий ложновисочный мускул; Rtp — ретрактор небной кости. Остальные обозначения см. на рис. 2.

позади, образуя резко выступающий дорсокаудально поперечный валик, так называемый поясик (singulum), по Пайкрафту (Pycraft, 1900), который придает квадратной кости весьма специфическую внешнюю форму. Сочленовная поверхность в квадратно-скуловом суставе представлена неглубоким желобком, который проходит наискось сверху вниз и немного назад по передней части латеральной стороны тела квадратной кости.

Нижняя челюсть сохраняет у взрослых особей границы между окантованными зубной (dentale) и пластинчатой (spleniale) костями, что отмечал еще Пайкрафт (Pycraft, 1900). Особенно необычно вытянута последняя, которая простирается от симфиза назад до уровня зрительного отверстия черепной коробки и конца глазничного отростка квадратной кости. Предсочленовная кость (praearticulare) наоборот необычно слаба, у *Tinamus* рудиментарна. На латеральной стороне под-

клювья видна длинная продольная щель, ограниченная вентрально зубной и угловой (angulare) костями, а дорсально — надугловой костью (surgaangulare). Несмотря на сохранение швов, нижняя челюсть не обнаруживает каких-либо признаков стрептогнатизма, ее жесткость отмечена Хофером (Hofer, 1945). Симфиз довольно длинен и прочен, образует плоскую дорсальную поверхность, благодаря которой соответствующий участок рамфотеки четко согласуется с небной пластинкой эпитеки и плотно прилегает к ней.

Внутренний отросток нижней челюсти расширен в трансверзальной плоскости и образует тонкую вертикальную пластинку, вентральный край которой располагается на уровне, а иногда (*Tinamus major*) даже вентральнее нижней поверхности суставного отдела подклювья. Последний представляет собой чашу, относительно тонкостенную и

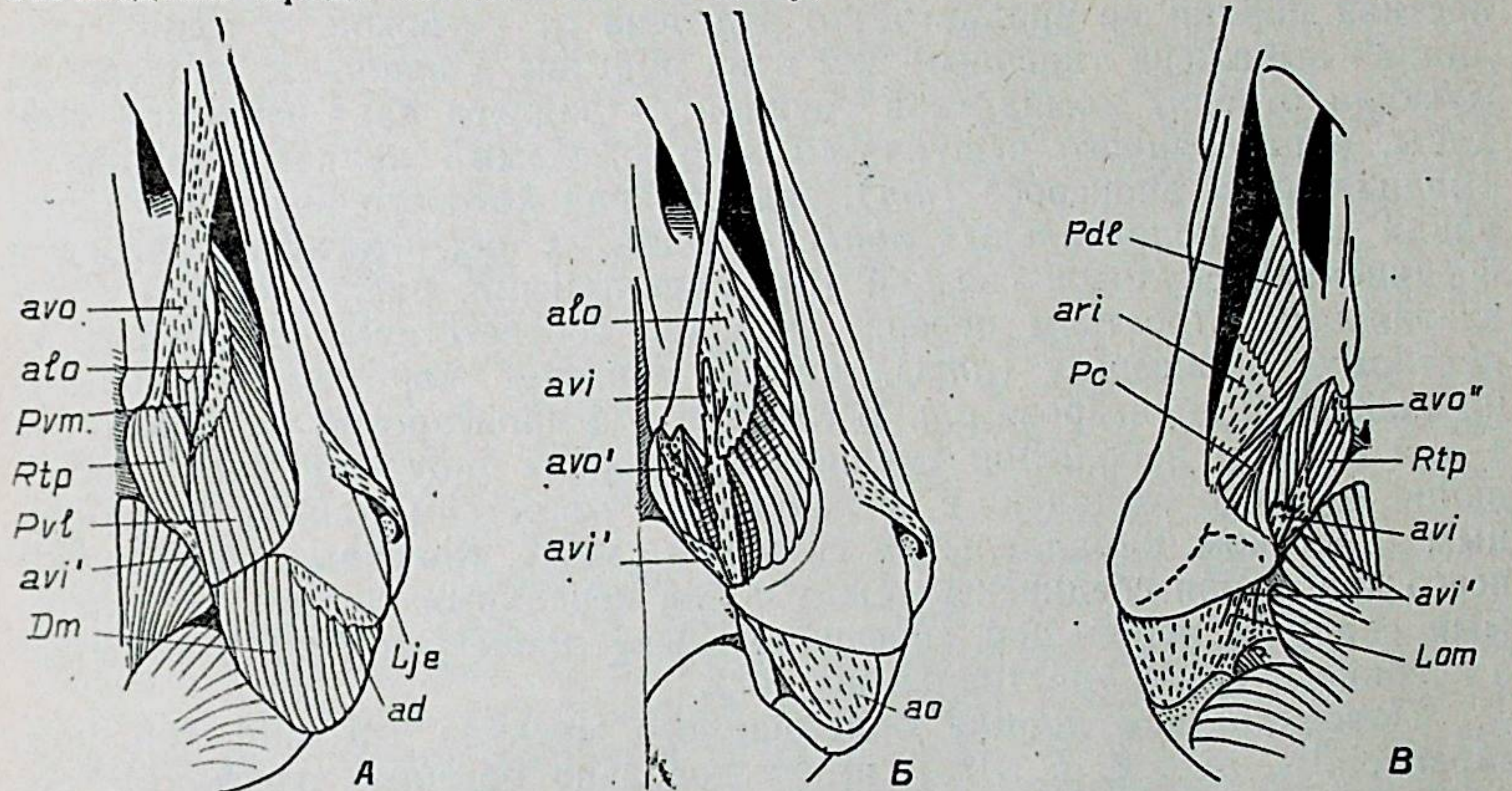


Рис. 4. Крыловидный мускул *Eudromia elegans* снизу.

А — вид с поверхности; Б, В — последовательные стадии препаровки. alo—avo — мускульные апоневрозы; Lom — затылочно-челюстная связка; Pc, Pvl и Pvm — соответственно каудальная, вентролатеральная и вентромедиальная порции крыловидного мускула.

Остальные обозначения см. на рис. 2 и 3.

довольно глубокую, соответственно высоте медиального мышелка квадратной кости. Переднемедиальная стенка этой чаши несет глубокую вырезку, образующую выход из суставной ямки. Заднелатеральная стенка чаши имеет по краю суставную поверхность для латерального мышелка квадратной кости. Позади она высока, а роstralнее снижается, отступая от поверхности квадратной кости так, что при том положении сустава, которое сохранилось у изученного экземпляра *Eudromia*, эта часть сустава не сомкнута.

Нижняя челюсть подвешена к заднему концу квадратно-скуловой кости прочной и длинной наружной суставной связкой (lig. jugomandibulare externum, рис. 2, А, Д, Lje), которая выглядит весьма типично. Внутренняя суставная связка отсутствует. Затылочно-челюстная связка (lig. occipitomandibulare, рис. 4, В, Lom) у *Eudromia* ослаблена, поскольку ее отщепившаяся медиальная часть образует прямое продолжение конечного апоневроза одной из порций крыловидного мускула и тем самым утратила связь с нижней челюстью.

Челюстная мускулатура

Общее подразделение мускулатуры челюстного аппарата тинаму, многие особенности перистой внутренней структуры мышц и схема дифференцировки лежащего в ее основе апоневротического каркаса

совпадают с известными для неогнат. Сведения о них и использованные в данной работе общие установки изложены в ряде работ, выполненных при участии автора (Держинский, Потапова, 1974; Держинский Юдин, 1979; Держинский, 1980). Поэтому в последующем описании затронуты лишь специфические особенности изученного вида, а общие сведения опущены.

Наружный аддуктор нижней челюсти (*m. adductor mandibulae externa*, рис. 2) обнаруживает удивительную простоту конструкции, которая выражается, в частности, в слабом развитии перистости и в бедности апоневротического каркаса. Глубокая порция мускула находится по сути дела, в зачаточном состоянии; она не занимает височной впадины на боковой стенке черепной коробки и не обнаруживает никаких признаков подразделения на ростральную и каудальную части. Поверхностная порция не вполне четко отделена от глубокой, и только срединная выражена типичным для птиц образом. Начальные апоневрозы мускула отходят компактной группой от заднего края височной впадины, образованного чешуйчатой костью. Самый крупный из них — «медиальный» апоневроз (*am*), задний край которого несет при основании две дополнительных лопасти. Одна из них, отогнутая вперед и соединенная скуловой связкой (*lig. zygomaticum*, рис. 2, *B*, *Lz*) с заглазничным отростком черепа, очевидно соответствует «медиопервостному» апоневрозу (*ams*), другая образует короткое каудальное продолжение апоневроза *am*. В глубине под апоневрозом *am* совместно с ним отходит небольшой «медиоростральный» апоневроз (*amr*), основание которого соединено с заглазничным отростком тонким сухожильным хлястиком, параллельным скуловой связке. Конечных апоневрозов всего два, и они соединены между собой передними краями. Это видимый снаружи небольшой «поверхностный» апоневроз (*as*) и скрытый в глубине мускула «ростральный» (*ar*).

Поверхностная порция описываемого мускула (*m. add. md. ext. superficialis*, рис. 2, *B*, *Aes*) имеет довольно обычные очертания, сужаясь к концу. Ее волокна берут начало на апоневрозе *ams*, а также на латеральной поверхности апоневроза *am*. Оканчивается порция коротким апоневрозом *as* на латеральной стороне нижней челюсти близ ее верхнего края.

Срединная порция (*m. add. md. ext. medialis*, рис. 2, *B*, *Aem*) начинается на скуловом отростке чешуйчатой кости апоневрозом *am*, оканчивается веером на латеральной стороне нижней челюсти, а также на конечном участке мощной наружной суставной связки, скрытом в глубине порции.

Глубокая порция наружного аддуктора (*m. add. md. ext. profundus*, рис. 2, *B*, *G*, *Aep*) развита слабее, чем в любом другом известном автору случае у птиц. Вся порция монолитна, она выступает из-под поверхностной и срединной порции впереди и слабее позади. Ее главное начало — от чешуйчатой кости — опосредовано несколькими апоневрозами. Снаружи это основание апоневроза *am* и его задняя дополнительная лопасть, изнутри — апоневроз *amr*. Кроме того, порция начинается от тонкого сухожильного хлястика, соединяющего чешуйчатую кость с заглазничным отростком, и немногими волокнами — от самого отростка.

Задний аддуктор нижней челюсти (*m. add. md. posterior*, рис. 3, *A—B*, *Ap*) невелик, но развит весьма типично, снабжен маленьким начальным «задним квадратным» апоневрозом (*apq*).

Поверхностный ложновисочный мускул (*m. pseudotemporalis superficialis*, рис. 3, *A*, *Pss*) хорошо развит и выглядит очень обычно для птиц, ориентирован несколько круче, чем наружный аддуктор. Его лицевое апоневрозное начало широко распластано по стенке мозговой капсулы, образуя две лопасти: на задней стенке глазницы и снаружи,

в височной впадине, где у птиц обычно располагается ростральная головка глубокой порции наружного аддуктора. Конечное сухожилие мускула (*aps*) крепится на медиальной стороне нижней челюсти к предсочленовой кости.

Глубокий ложновисочный мускул (*m. pseudotemporalis profundus*, рис. 3, *A—B*, *Psp*) начинается при помощи двойного «глубокого ложновисочного» апоневроза (*app*), большая лопасть которого тянется по поверхности мускула от переднего конца верхнекрыловидной связки, а меньшая, не связанная с ней (*app'*), начинается на конце глазничного отростка в глубине мускула. Кроме того, тонкая прядь мускульных волокон начинается от среднего участка верхнекрыловидной связки, как отмечал еще Лакьер (Lakjer, 1926), и тянется к конечному участку апоневроза *aps*.

Крыловидный мускул (*m. pterygoideus*, рис. 3, *G*; 4) хорошо развит и четко дифференцирован на несколько порций, среди которых необычной мощностью отличается так называемый ретрактор небной кости, по-видимому, выделившийся из вентромедиальной порции. Обе латеральные порции, как обычно у птиц, слиты воедино. Их волокна идут главным образом от дорсальной стороны крупного «латерального начального» апоневроза (*alo*), но также и непосредственно от края дорсолатеральной поверхности небной кости. Часть волокон, составляющая вентролатеральную порцию (*m. pt. ventralis lateralis*, рис. 4, *A*, *Pvl*), оканчивается в целом медиальнее, чем обычно, занимая всю переднюю поверхность расширенного по вертикали внутреннего отростка нижней челюсти. Остальные волокна, оканчивающиеся на нижней челюсти при помощи «латерального конечного» апоневроза (рис. 3, *G*; 4 *B*, *ali*), принимаются за дорсолатеральную порцию (*m. pt. dorsalis lateralis*). Типичная часть вентромедиальной порции (*m. pt. ventralis medialis*, рис. 4, *A*, *Pvm*) относительно невелика и просто устроена. Широкий «вентральный начальный» апоневроз (*avo*), который связан с небной костью и тянется вдоль нее от верхнечелюстной кости, возможно, включает остаток «небного» апоневроза, хорошо представленного у многих птиц (особенно, у пчелопы — Держинский, 1980). Позади «вентральный конечный» апоневроз этой порции (*avi*) крепится дорсально на конце внутреннего отростка нижней челюсти, но большая часть его волокон переходит в затылочно-челюстную связку.

Ретрактор небной кости (*m. retractor palatini*, рис. 3, *G*; 4, *A*, *Rtp*) расположен медиальнее других частей крыловидного мускула. Он начинается от заднего конца небной кости при помощи небольшой скрытой в глубине мускула группы сухожильных листков, очевидно, дериватов заднего отдела «вентрального начального» апоневроза (рис. 4, *B*, *B*, *avo'*, *avo''*), а также непосредственно от медиальной поверхности крыловидной кости. Конечный апоневроз *avi'* (рис. 4, *B*) примыкает медиально к «вентральному конечному» и очевидно обособился от него. Он замечателен тем, что не связан с нижней челюстью, а оканчивается позади на так называемом затылочном крыле, к которому идет вдоль затылочно-челюстной связки (по ее медиальной стороне). Тем самым обсуждаемая порция крыловидного мускула *Eudrotia* не имеет отношения к движениям нижней челюсти, а действует соответственно названию, эффективно оттягивая небо назад.

Каудальная порция крыловидного мускула (*m. pt. caudalis*, рис. 4, *B*, *Pc*) развита у тинаму очень слабо. Небольшая дорсомедиальная порция (*m. pt. dorsalis medialis*, рис. 3, *G*, *Pdm*), соединяет каудальные отделы крыловидной кости и нижней челюсти, как обычно, проходя круче других порций по отношению к средней линии.

Протракторы крыловидной и квадратной кости (*m. protractor pterygoidei*, *m. pr. quadrati*, рис. 3, *G*, *Prq*; первый из них не изображен)

слиты между собой и выглядят довольно обычно для птиц, если считать того, что второй из них распространяет свое окончание на латеральную сторону упомянутого отростка.

Депрессор нижней челюсти (*m. depressor mandibulae*, рис. 2, А, В, 4, А, Dm) устроен у тинаму в целом весьма типично для птиц, но беден апоневрозами. В нем хорошо развит глубокий начальный «затылочный» апоневроз (*ao*), важный также своим участием в формировании стенок наружного слухового прохода. Оканчивается депрессор на наклонной вентрокаудально задней поверхности нижней челюсти с участием маленького поверхностного «депрессорного» апоневроза (*ad*).

Обсуждение

Пытаясь охарактеризовать череп тинаму в целом, нужно отметить, что он сильно облегчен, тонок, ажурен и несомненно внутренне подвижен, однако не обнаруживает столь четкого приспособления к подвижности, как у неогнат. Такое впечатление заставило заключить Ферхайна (Verheyen, 1960), будто череп тинаму кинетичен пассивно. Пассивный кинетизм можно было бы представить себе как неуправляемую деформацию облегченного черепа под влиянием перегрузки, т. е. ситуацию неадаптивную, а потому и ненормальную. Такая деформация, по-видимому, может происходить, но компенсируется взаимным перемещением частей черепа, которое осуществляется мускулатурой, т. е. активно, как справедливо указывал Хофер (Hofer, 1945). При этом реализуется встречное по отношению к нагрузке, укрепляющее напряжение челюстного аппарата, с которым Юдин (1970а) связывал наибольшее универсальный биологический эффект внутрикраниальной подвижности. Способность к безопасной (обратимой) и притом управляемой деформации — так можно охарактеризовать кинетизм черепа палеогнат в качестве удачной альтернативы по отношению к неколебимой жесткости монолитного черепа, который был бы слишком тяжел для таких подвижных существ, как птицы.

Если исходить из нагрузок надклювья при сжимании добычи, то ясно, что наиболее ответственны его дорсальная и вентральная стенки, т. е. подверженный продольному сжатию конек и испытывающая растяжение небная пластинка. Редукция попадающих в «мёртвое» пространство (т. е. ненагруженных) боковых стенок верхней челюсти при этом вполне понятна, тем более, что она обеспечивает свободу взаимной подвижности небной пластинки и конька верхней челюсти, необходимую для деформации последней. При этом кажется вполне естественным допустить, что адаптация к подвижности по типу ринхокинетизма возникла на первом этапе формирования вытянутого клюва. Такого же мнения Юдина (1970а), считавшего возникновение палеогнатического ринхокинетизма закономерной стадией на магистральной линии развития класса птиц. Хофер (Hofer, 1954, 1955) не признавал глубокой специфики кинетизма черепа палеогнат и автоматически распространял на него интерпретацию ринхокинетизма неогнатных птиц как высоко-специализированного состояния, откуда четко выводил вторичность целого ряда важных особенностей черепа палеогнат, таких как отсутствие черепно-лицевой щели, длинный роstrum и опора на него верхне-челюстных костей через посредство сошника.

Кости первичной верхней челюсти и скуловая дуга связаны между собой и с черепной коробкой четко дифференцированными подвижными сочленениями, которые, однако, не обеспечивают значительного размаха движений. В этом убеждает несовпадение направлений подвижности разных частей кинетического механизма. Унаследованное от рептилий базиптеригонное сочленение обуславливает здесь, как и у многих других его обладателей, косую траекторию движений птери-

гоида и квадратной кости, сопрягая их ретракцию с отведением вбок. Соответствующим образом ориентированы квадратно-крыловидное и квадратно-черепное сочленения. Но костное небо в связи с необходимостью прочного соединения его половинок (см. ниже) неизбежно смещается по строго продольной траектории. При самых малых перемещениях это несоответствие несущественно, но при более значительных оно должно быть компенсировано. Такая компенсация мыслима двояким путем: в случае протракции — благодаря размыканию базиптеригонного сочленения, которое лишено здесь мало-мальски прочной суставной капсулы, а при ретракции — только за счет латерального отгибания птеригоида. По-видимому, тинаму используют как первый, так и второй путь. На это позволяет рассчитывать отмеченная Хофером (Hofer, 1945) и Юдиным (1970а) гибкость тонких и уплощенных птеригоидов; к тому же они имеют значительную длину и отлого ориентированы, что снижает, при прочих равных условиях, величину требуемого отгибания.

В конструкции челюстного аппарата тинаму можно отметить еще несколько ограничителей размаха кинетизма. Прежде всего, это верхнекрыловидная связка. Соединяя конец глазничного отростка квадратной кости со стенкой черепа (латеросфеноидом), она препятствует сопрождающему ретракцию вентральному отклонению отростка. Но у *Eudromia* приближение связки к квадратно-черепному суставу значительно снижает ее эффективность, тем самым открывая путь преодоления этого ограничителя размаха движений верхней челюсти.

В квадратно-крыловидном суставе упор между птеригоидом и глазничным отростком *quadratum*, способный передавать вертикальные усилия, также должен жестко ограничивать опускание упомянутого отростка и тем самым — движение ретракции.

Существует также несколько ограничителей сопряженной с подниманием надклювья протракции, два из которых связаны с квадратной костью. Это, во-первых, конфигурация ее ушного отростка, резко отогнутого назад, благодаря чему, как отметил Хофер (Hofer, 1945), отсутствует существенный запас движения протракции квадратной кости, точнее, это движение имеет лишь незначительный горизонтально направленный компонент. Во-вторых, это прочная суставная капсула в передней части квадратно-крыловидного сочленения, препятствующая подниманию глазничного отростка при протракции. Некоторую аналогичную роль может также играть связка, соединяющая верхнечелюстной отросток носовой кости с предлобной костью. Ограничители протракции не обнаруживают свойств, которые можно связать с восприятием значительной нагрузки. Как будет показано ниже, ее принимает на себя мускулатура.

Скуловой отросток чешуйчатой кости и латеральный конец алапосфеноида (у взрослых птиц), примыкающие соответственно снаружи и изнутри к ушному отростку квадратной кости, едва ли препятствуют ее качаниям в направлении продольной оси птеригоида, но могут укреплять квадратно-черепное сочленение.

Многообразие ограничителей ретракции в челюстном аппарате тинаму придает особый интерес вопросу о его адаптации к ударным нагрузкам при долбящих клевках. Хофер (Hofer, 1945) справедливо придавал важное значение этим нагрузкам, считая их важнейшей предпосылкой многих конструктивных особенностей черепа скрытохвостов.

В связи с адаптацией ринхокинетического надклювья тинаму к сжиманию добычи его элементы развиваются под влиянием диаметрально противоположных требований и оказались в корне различными по своим свойствам: конек укреплен против сил сжатия, а небная пластинка приспособлена к передаче вперед сил натяжения, создаваемых аддукторной мускулатурой. При долбящем ударе оба этих элемента

получают одинаковую нагрузку, которая предъявляет к ним противоположные требования. Конек оказывается слишком жестким, вследствие чего возникает проблема амортизации передаваемых им ударов. Нёбная пластинка, адаптированная к подвижности, не может оказать достаточного сопротивления каудально направленной внешней силе и нуждается в дополнительном укреплении, чтобы удержать надклювье от пассивной ретракции.

Пытаясь как-то классифицировать известные пути решения птицами этой проблемы, можно начать с рассмотрения ориентации клюва относительно черепной коробки. Адаптированные к использованию долбящего удара птицы имеют, как правило, растянутый ортокраниальный череп, в котором надклювье направлено строго вперед, как например, у дятлов, цапель. В этом случае ориентация конька приближена к направлению силы удара, благодаря чему он воспринимает большую часть нагрузки. Этот путь укрепления надклювья при ударах использован скрытохвостами; таким образом, их ортокrania имеет четкие адаптивные предпосылки.

Прижатая мышцами-аддукторами со значительным запасом силы нижняя челюсть также может укреплять надклювье против пассивного подгибания (Корзун, Держинский, 1975), целиком направив силу толчка вдоль его конька. Правда, у птиц, сжимающих добычу так называемым первым способом (Держинский, 1972), такого значительного запаса силы подклювья не возникает, поскольку их мышцы адаптированы к одновременному встречному приведению обеих челюстей. Скрытохвостам свойственна, как будет показано ниже, адаптация к использованию другого, так называемого второго способа сжимания челюстей (Держинский, 1972), при котором преобладающую роль в их встречном приведении играют мышцы, обслуживающие лишь одну челюсть. Поэтому скрытохвостам должна быть доступна аддукция нижней челюсти, полезная при долбящих ударах.

Однако, надо думать, что быстрое схватывание, склевывание объектов на твердом субстрате, производимое полураскрытым клювом, неизбежно сопровождается случайными ударами челюстей о субстрат, при которых подпирание со стороны нижней челюсти не может защитить верхнюю челюсть от пассивной ретракции. Поэтому большой интерес представляют адаптации, сообщающие нёбной пластинке надклювья и первичной верхней челюсти непосредственную способность к восприятию и передаче на череп каудально направленных толчков. Хофер (Hofer, 1945) полагал, что монолитный скелет нёба с огромным сошником, образующий вместе со скуловыми дугами жесткую рамку, сформировался у скрытохвостов, вторично, как раз под влиянием ударных нагрузок, однако детальный анализ конструкции обсуждаемого узла не подтверждает заключения Хофера.

Главный путь передачи толчка у тинаму, по-видимому, проходит с предчелюстной кости на сошник и дальше на крыловидные кости. Для успешного сопротивления образованного этими костями стебля продольному сжатию очень существенно, что он в двух местах опирается на осевой череп (на роstrum и на базиптеригонидные отростки).

Сошниково-крыловидный контакт, вероятно, унаследован птицами от предков — он известен для триасовых архозавров (например, *Sphenosuchus*, по Walker, 1972), но соединение предчелюстной кости с сошником — это чисто птичья черта, как и ее крупные относительные размеры. На формирование этой особенности вполне могла повлиять нагрузка на сжатие при ударах. Предельная слабость, фактически отсутствие прямого соединения нёбной и предчелюстной костей, характерного для неогнатных птиц, — это исходная для архозавров особенность. Она не свидетельствует против приспособленности нёбной кости тинаму к передаче продольных толчков, поскольку нёбная и предчелюстная

кости надежно скреплены телом и нёбным отростком верхнечелюстной кости. Но такой косвенный способ их соединения, несомненно, более архаичен и едва ли мыслим как результат вторичной специализации на базе неогнатного состояния. У неогнат, среди которых, как известно, есть группы, высоко адаптированные к ударам клювом, нёбная кость, несомненно, играет ведущую роль в передаче продольных сил сжатия. Их сошник в принципе не может жестко соединять предчелюстную кость с крыловидными, поскольку в прокинетическом черепе (по-видимому, исходном для неогнат) эти части взаимно подвижны в сагиттальной плоскости. Таким образом, большая или меньшая редукция сошника у неогнат вполне закономерна и уже сама по себе делает чрезвычайно маловероятной вторичность палеогнатизма по отношению к неогнатизму.

Можно спросить, почему именно сошник утратил у неогнат роль передатчика продольных толчков, а не нёбная кость? Во-первых нёбная кость приобрела на уровне задней границы надклювья уплощенный гибкий участок, а сошнику мешала в этом желобчатая форма, связанная с выполняемой им ролью скользящих по роstrumu салазок. Во-вторых, на нёбной кости, а не на сошнике, начинается крыловидный мускул, в связи с чем она предрасположена к передаче сил натяжения и незаменима в этой роли.

От скуловой дуги трудно ожидать серьезного участия в передаче продольных толчков уже на том основании, что конструкция квадратно-скулового сочленения не обнаруживает соответствующих особенностей. В этом сочленении скуловая дуга свободно вращается в парасагиттальной плоскости, а ее сплюснутый в той же плоскости передний конец обеспечивает гибкость в горизонтальном направлении. По-видимому, главная роль скуловой дуги, как предполагалось ранее (ссылки см. в работе Держинского, 1972), связана с повышением устойчивости квадратной кости. Подвижность квадратно-крыловидного, квадратно-скулового сочленений, гибкость птеригоида и скуловой дуги лишают нёбно-скуловую рамку той жесткости, от которой Хофер (Hofer, 1945) ожидал важного вклада в повышение ее устойчивости против продольных толчков.

Упомянутые выше ограничители ретракции (верхнекрыловидная связка и упор глазничного отростка квадратной кости в птеригонид) благоприятствуют восприятию толчка. А отогнутый каудально ушной отросток квадратной кости, как отмечал Хофер (Hofer, 1945), приближен к направлению этой силы, что повышает эффективность ее передачи на череп, ибо позволяет квадратной кости действовать в качестве распорки. В этом же смысле интерпретируется и участие боковой затылочной кости в формировании квадратно-черепного сустава. Ее направленный вперед выступ, подпирающий сзади наподобие контрфорса головку ушного отростка квадратной кости, характерен также для *Rhea* (Müller, 1963) и *Casuaris* (Pycraft, 1900), но, по данным Уэбба (Webb, 1957), отсутствует у *Struthio*. Мюллер (Müller, 1963) отвергает предполагавшуюся Лоуэ (Lowe, 1926) гомологию этого выступа *opisthoticum*, указывая на то, что он отделен от названной кости нижним дивертикулом барабанной полости. Тем самым уменьшается вероятность найти в этом выросте рудимент характерного для архозавров сочленения квадратной кости с околоушным отростком, образованным заднеушной костью. Скорее отмеченное своеобразие черепа нескольких палеогнат связано как раз с восприятием ударных сил с квадратной кости. Пример африканского страуса косвенно подтверждает это. Сила ударов передается у него иным путем, чем у остальных бескилевых и у скрытохвостов — через *maxillare*, *palatinum* и *pterygoideum* на базиптеригонидный отросток, т. е. минуя квадратную кость. Отсутствие образованного боковой затылочной костью контр-

форса в квадратно-черепном суставе, возможно, связано с этим обстоятельством.

В сопротивлении пассивной ретракции при ударах участвуют также мускулы-протракторы. Они выглядят относительно скромными, хотя и не слабее обычного для птиц уровня. Отмеченное действие квадратной кости в качестве распорки резко повышает их эффективность.

Передача толчка через конек надклювья, как указывалось, порождает проблему амортизации, которая может обеспечиваться синдесмотическими соединениями костей. На пути передачи ударов вдоль конька расположены два синдесмоза, т. е. пожизненно сохраняющихся шва. Один из них отделяет лобный отросток предчелюстной кости от предчелюстных отростков носовых костей и, по-видимому, допускает их взаимное микросмещение с укорочением конька. Другой незарастающий у взрослых птиц шов, единственный в черепной коробке, отделяет пару слившихся лобных костей (механическое продолжение конька) от остальной части мозговой капсулы.

В целом приходится констатировать, что специфические адаптации к ударам клювом проявляются у тинаму очень четко, несоразмерно с той силой ударов, которой можно ожидать при их относительно слабом и, главное, изогнутом клюве. Это обстоятельство может служить признаком того, что данная адаптация формировалась на базе относительно примитивного, малодифференцированного состояния, на базе принципиально более слабых, чем у неогнат, конструктивных предпосылок. И результат этой специфической адаптации едва ли достигает исходного для неогнат уровня, который вытекает из общих свойств конструкции их челюстного аппарата.

Образующая крышку ротовой полости нёбная пластинка надклювья вместе с нижней челюстью участвует в сжимании добычи, поэтому она получает вертикальную нагрузку и нуждается в опоре, особенно если объект зажат в основании клюва. У скрытохвостов эта опора достигает максимальной сложности — она устанавливается тройным способом. Во-первых, это наиболее обычная для птиц связь с крышей черепа через верхнечелюстной отросток носовой кости, которого, как известно, лишены бескилевые. Во-вторых, это характерное для палеогнат и для многих неогнат скользящее сочленение переднего участка скуловой дуги с нижним концом предлобной кости. Наконец, в-третьих, это специфичный для палеогнат скользящий контакт с необычно вытянутым вперед рострумом парасфеноида, который дно надклювья получает через сошник. Эффективность этой опоры в значительной мере зависит от жесткости тела верхнечелюстной кости, ее нёбного отростка и прочности его соединения с сошником. Эти качества повышаются благодаря отмеченным признакам двухслойности верхнечелюстной кости, которая в полной мере выражена у имеющих полулю верхнечелюстную кость эму и казуаров.

Бок (Bock, 1963) полагает, что верхнечелюстной отросток носовой кости у скрытохвостов, как и у сохранивших его остатки бескилевых, полностью неподвижен, а верхнечелюстная кость продольно скользит относительно его конца, благодаря рыхлости соединяющего их синдесмоза. Но этот синдесмоз, укрепленный торчащим вверх носовым отростком верхнечелюстной кости, не проявляет никаких признаков скользящего сочленения. К тому же форма интересующего нас отростка носовой кости не исключает, а наоборот, предусматривает его гибкость в парасагиттальной плоскости. Все это не позволяет согласиться с упомянутым автором.

В развитии у тинаму всех трех категорий опоры легко увидеть малодифференцированное состояние, относительно архаичное как по сравнению с неогнатами, так и на фоне бескилевых. Оно уже само по себе свидетельствует о незначительной величине размаха кинетизма

у скрытохвостов. При большом размахе эти опоры вступили бы в конфликт между собой, поскольку верхнечелюстной отросток носовой кости водит нёбную пластинку надклювья по дуге, а салазки сошника — по прямой.

Признание Хофером (Hofer, 1955) надклювья палеогнат функционально десмогнатичным кажется слишком поверхностным. По его же представлениям (Hofer, 1945), основная роль десмогнатии состоит в придании надклювью коробчатой конструкции, укрепляющей его половинки за счет медиальной взаимной опоры. В данном случае коробчатая конструкция верхней челюсти недостижима, поскольку надклювье не имеет более или менее прочных боковых стенок. И передача поперечных усилий соединением сошника с нёбными отростками верхнечелюстных костей едва ли составляет основную их роль. Функциональный смысл этого поперечного мостика связан у палеогнат, как указывал позже и Хофер (Hofer, 1955), с передачей на рострум вертикальной нагрузки. Кроме того, его существование можно связать с укреплением более или менее длинного надклювья против приложенных на конце боковых сил. Можно представить себе асимметричную деформацию надклювья под действием такой нагрузки с взаимным продольным смещением половинок нёба, скуловых дуг и квадратных костей. Медиальное соединение этих половинок сошником должно исключать возможность такой асимметрии и тем самым эффективно укреплять верхнюю челюсть против отклонения вбок, тем более, что сошник фиксирован рельсом рострума на средней линии.

Кинетический челюстной аппарат в целом построен у тинаму значительно проще, чем у неогнатных птиц. Из четырех отмеченных у птиц 4-звенных механизмов (Держинский, 1972), т. е. четырехугольников, образованных подвижно соединенными звеньями, у них имеются лишь два, фактически соединенные воедино. Это главный механизм черепа (он включает черепную коробку, пару квадратных костей, нёбно-скуловую костную рамку и пару верхнечелюстных отростков носовых костей) и механизм ринхокинетического надклювья (упомянутые отростки носовой кости, укрепленное носовой перегородкой основание конька, основание нёбной пластинки надклювья и его кончик). Второй механизм делит с первым все свои звенья, кроме кончика надклювья. У бескилевых вследствие редукции верхнечелюстного отростка носовой кости слияние обоих механизмов завершено.

Другие механизмы челюстного аппарата, управляющие у неогнат поперечными движениями квадратной кости, у скрытохвостов не развиты в связи с тем, что она лишена соответствующей степени свободы в силу специфической для палеогнат каудальной позиции базиптеригоидного сочленения. Нёбный механизм находится в зачаточном состоянии, способность к деформации костной рамки, образованной костями нёба, сошником, скуловой дугой и верхнечелюстной костью, очень невелика. Механизм Кrippa вовсе отсутствует, поскольку заглазничная связка у *Eudromia*, как и у некоторых других тинаму (Юдин, 1970а) не достигает нижней челюсти, а оканчивается на заднем конце скуловой дуги.

Как уже было подчеркнуто выше, кинетизм черепа у скрытохвостов активен, и челюстные мышцы обнаруживают четкую адаптированность к выполнению определенных движений нёба и надклювья, о чем можно судить по ориентации этих мышц и точкам их крепления к скелетным элементам. Прежде всего, это мышцы и их порции, осуществляющие ретракцию, т. е. опускание верхней челюсти наперекор усилию со стороны нижней при сжимании добычи кончиком клюва. Можно различать три отдельных пути выполнения этой функции, которые реализуются, по-видимому, одновременно. Во-первых, это создаваемый глубоким ложновисочным мускулом ретракционный компонент

(Дзержинский, 1972), который может передаваться на надклювье как непосредственно с квадратной кости костным связки, нижней челюсти и так и через посредство наружной суставной связки, крыловидного мускула. Во-вторых, это усилие латеральных и вентромедиальной порций крыловидного мускула, которое передает на небо ретракционные компоненты сил наружного аддуктора и поверхностного ложновисочного мускула, возникающие вследствие их наклонной ориентации. В-третьих, это самостоятельное ретракционное действие крыловидного мускула, различными способами получающего возможность тянуть костное небо назад, благодаря опоре на затылочное крыло, специфическим образом выступающее вентрально до уровня костного неба. Латеральные порции мускула, получающие контакт с черепной коробкой косвенно, через затылочно-челюстную связку и нижнюю челюсть, совмещают ретракционное действие с приведением последней. Вентромедиальная порция крепится к нижней челюсти дорсальнее сустава и потому лишена аддукционного эффекта. Но особый интерес представляет так называемый ретрактор небной кости, специальная порция крыловидного мускула, перенесшая точку своего крепления с нижней челюсти на основание осевого черепа. У взрослых птиц (преимущественно, рода *Tinamus*) латеральные концы основной височной кости имеют короткие продольные вентральные гребешки, выступающие вперед; это несомненно следы промежуточной фиксации сухожилия ретрактора, которые еще не окостенели в этих местах у молодой *Eudroma*. Судя по этой детали, обсуждаемая мускульная порция широко распространена у скрытохвостов. Она сообщает этим птицам способность с силой опускать верхнюю челюсть вне зависимости от движений и усилий нижней челюсти, что характерно для так называемого второго способа сжимания челюстей с разобщенным управлением их усилиями (Дзержинский, 1972).

Таким образом, оба ложновисочных мускула, наружный аддуктор и большая часть крыловидного мускула приводят навстречу друг другу обе челюсти. Из порций крыловидного мускула вентролатеральная отличается повышенной эффективностью в качестве аддуктора подклювья благодаря расширенной зоне окончания, которая расположена вентральнее, чем у остальных порций, т. е. дальше от оси вращения сустава. Эффективности приведения нижней челюсти горизонтальной силой способствуют также мощная наружная суставная связка и устройство челюстного сустава, характерного высоким медиальным мышелком квадратной кости и глубокой вмещающей его чашей на нижней челюсти. Эти образования повышают устойчивость нижней челюсти по отношению к протрагирующему усилию крыловидного мускула, что позволяет преобразовать его в силу аддукции.

Направленный вперед и медиально выход из суставной чаши нижней челюсти и неполное совпадение поверхностей в латеральной части челюстного сустава свидетельствуют о том, что его конструкцией предусмотрены широкое открывание клюва с отведением нижней челюсти на значительный угол и продольная скользящая подвижность последней относительно квадратной кости. Представление о возможности широкого раскрытия клюва вполне согласуется также с некоторыми другими особенностями конструкции челюстного аппарата. Прежде всего, это длинный, достигающий у *Eudromia* вертикали середины глаза разрез рта, который Юдин (1970а) связывал с присущим палеогнатам способом забрасывания пищевых объектов в глубину зева. Во-вторых, это слабое развитие перистой структуры в наружном аддукторе, которое связано со значительной длиной волокон мускула и большой амплитудой его сокращения. Это естественно при широком открывании рта, которое, возможно, связано как с упомянутым забрасыванием добычи в глотку, так и со способностью к потреблению относи-

тельно крупных объектов [например, Лэнкэстер (Lancaster, 1964b) указывает на присутствие небольших лягушек в рационе *Crypturellus boucardi*].

Скольжение квадратной кости относительно нижней челюсти в каудальном направлении заблокировано наружной суставной связкой и высоким суставным мышелком, но при протракции она несомненно смещается вперед относительно нижней челюсти, положение которой зафиксировано затылочно-челюстной связкой. Исходя из этого соображения, можно предполагать, что для представителей рода *Tinamus*, обнаруживающих признаки более широкой скользящей подвижности в челюстном суставе, чем у *Eudromia*, *Rhynchotus* или *Crypturellus*, характерен более широкий размах кинетизма черепа.

Заднее вздутие тела, пояска квадратной кости, которое, по Пайкрафту (Purcraft, 1900), специфично для скрытохвостов, остается весьма загадочным образованием. Единственное предположение о его роли, которое можно выдвинуть, связано с обрамлением наружного слухового прохода. Упираясь в депрессор, это вздутие не допускает сужения промежутка между названным мускулом и квадратной костью.

Заключение

Изученный в данной работе материал подтверждает мнение Юдина (1970а) о роли кинетизма черепа птиц и об ограниченности размаха движений верхней челюсти у палеогнат, а также его взгляд на палеогнатический ринхокинетизм как на закономерную стадию в эволюции челюстного аппарата птиц. Представление о первичности ринхокинетизма для палеогнат согласуется с важной ролью образованной сошником продольной распорки между небной пластинкой надклювья и птеригоидами (кроме *Struthio*), поскольку прокинетизм неизбежно должен был разрушить распорку, что характерно для всех неогнат.

По-видимому, одной из причин ограниченности размаха кинетизма на первых этапах эволюции челюстного аппарата птиц оказался диссонанс древней косо подвижности базиптеригоидного сочленения с новой продольной подвижностью вытянутого и облегченного клюва. Путь преодоления этого конфликта, намеченный уже у тинаму, основан на характере взаимного соединения небной и крыловидной костей, т. е. том самом пункте, которому Пайкрафт прозорливо придавал значение ведущего критерия палео- и неогнатизма. Совмещение у скрытохвостов всех трех известных для птиц типов опоры небной пластинки (дна) надклювья на черепную коробку, между которыми неизбежно должен был возникнуть диссонанс при расширении размаха кинетизма, также свидетельствует об архаичности челюстного аппарата скрытохвостов и о первичной ограниченности их кинетизма.

Главный 4-звенный механизм (фактически включающий механизм ринхокинетического надклювья) — единственный в челюстном аппарате тинаму. Приближенное к квадратной кости базиптеригоидное сочленение исключает ее независимую поперечную подвижность, поэтому естественным и притом первичным представляется отсутствие 4-звенных механизмов, управляющих этой подвижностью и координирующих ее — небного и механизма Криппа.

Особенности подвижного аппарата в черепе тинаму, связанные с передачей продольных сил давления при ударах, накладывают существенный отпечаток на конструкцию, но далеко не исчерпывают ее специфики, оставляя значительное место гипотезам об архаичности этого состояния. Более того, упомянутая адаптация кажется чрезмерной при слабом и изогнутом клюве скрытохвостов, что может служить косвенным указанием на архаическое несовершенство общей конструкции их челюстного аппарата, по сравнению с таковым палеогнат.

Итак, проведенное изучение черепа и челюстного аппарата молодой особи тинаму с попыткой выяснения его морфобиологической специфики дает материал для продолжения дискуссии о проблемах филогении палеогнат. Ограниченность материала, который лежит в основе настоящего сообщения, с неизбежностью придает предварительный характер части сделанных заключений. Однако уже на этом уровне, как представляется автору, итог работы подтверждает продуктивность использованного подхода и позволяет ожидать интересных результатов от аналогичных исследований на более широком материале — с включением других видов тинаму и бескилевых.

ЛИТЕРАТУРА

- Держинский Ф. Я. Челюстной аппарат птиц. Итоги науки. Зоология позвоночных. 1969. М., 1971, с. 16—59.
- Держинский Ф. Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972, с. 1—155.
- Держинский Ф. Я. Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных. Морфологические аспекты эволюции. М., 1980, с. 148—158.
- Держинский Ф. Я., Потапова Е. Г. Система сухожильных образований как объект сравнительной мнологии челюстного аппарата птиц. — Зоол. ж., 1974, 53, 9, с. 1341—1351.
- Держинский Ф. Я., Юдин К. А. О гомологии челюстных мускулов гаттерии и птиц. — Орнитология, 1979, 14, с. 14—34.
- Корзун Л. П. Некоторые аспекты биомеханики подклюзычного аппарата и его роли в пищевой специализации птиц. — Зоол. ж., 1978, 57, 10, с. 1545—1554.
- Корзун Л. П., Держинский Ф. Я. Некоторые морфофункциональные особенности челюстного аппарата гагар. — Зоол. ж., 1975, 54, 3, с. 392—401.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. — Фауна СССР, нов. сер., 1965, 91, с. 1—261.
- Юдин К. А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1970а, 47, с. 32—66.
- Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц. — Зоол. ж., 1970б, 49, 4, с. 588—600.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, 53, с. 5—29.
- Юдин К. А. Классические морфологические признаки и современная классификация животных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1978, 76, с. 3—8.
- Bock W. J. The cranial evidence of Ratitae affinities. — Proc. XIII Internat. Ornithol. Congr., 1963, p. 39—54.
- Böhm M. Über den Bau des jugendlichen Schädels von *Balaeniceps rex* nebst Bemerkungen über dessen systematische Stellung und über das Gaumenskelett der Vögel. — Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere, 1930, 17, 4, S. 677—718.
- Bump G., Bump J. W. A study of the Spotted Tinamou and the Pale Spotted Tinamou of Argentina. Special scientific report — Wildlife, Washington, 1969, 120, 160 p.
- Cracraft J. Phylogeny and evolution of the Ratite birds. — Ibis, 1974, 116, p. 494—521.
- De Beer G. The evolution of Ratites. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., 1956, 4, 2, p. 59—70.
- Hofer H. Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steisshühner. — Zool. Jb. (Anat.), 1945, 69, 1, S. 1—158.
- Hofer H. Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. Acta XI Congr. Intern. Ornithol., Basel, 1955, S. 104—137.
- Huxley T. H. On the classification of birds, and on the taxonomic value of certain of the cranial bones observable in that class. — Proc. Zool. Soc. London, 1867, p. 415—472.
- Jollie M. T. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. — J. Morph., 1957, 100, 3, p. 389—436.
- Lakjer T. Studien über die Trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden, Kopenhagen, 1926, S. 1—155.
- Lancaster D. A. Biology of the Brushland Tinamou, *Nothoprocta cinerascens*. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1964a, 127, 6, p. 269—314.
- Lancaster D. A. Life history of the Boucard Tinamou in British Honduras. I. Distribution and general behavior. — Condor, 1964b, 66, 3, p. 165—181.
- Lowe P. R. More notes on the quadrate as a factor in avian classification. — Ibis, 1926, 12, 2, p. 152—188.
- McDowell S. The bony palate of birds. Part I. The Palaeognathae. — Auk, 1948, 65, p. 520—549.
- Müller H. J. Die Morphologie und Entwicklung des Craniums von *Rhea americana*

- Linne. II. Visceralskelett, Mittelohr und Osteocranium. — Z. wiss. Zool., 1963, 168, 1—2, S. 35—118.
- Parker W. K. On the structure and development of the skull in the Ostrich tribe. — Phyl. Trans. Roy. Soc., 1866, 156, p. 113—183.
- Pearson A. K., Pearson O. P. Natural history and breeding behavior of the Tinamou *Nothoprocta ornata*. — Auk, 1955, 72, 2, p. 113—127.
- Pycraft W. P. On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae and Neognathae. — Trans. Zool. Soc. London, 1900, 15, 5, 6, p. 149—290.
- Schäfer E. Zur Biologie des Steisshuhnes *Nothocercus bonapartei*. — J. Ornith., 1954, 95, 3/4, S. 219—232.
- Skutch A. F. Life history of the Little Tinamou. — Condor, 1963, 65, 3, p. 224—231.
- Verheyen R. Les tinamous. — Bull. Inst. Sci. Natur. Belgique, 1960, 36, 1, p. 1—11.
- Walker A. D. New light on the origin of birds and crocodiles. — Nature, 1972, 237, p. 257—263.
- Webb M. The ontogeny of the cranial bones, cranial peripheral and cranial parasymphetic nerves, together with a study of the visceral muscles in *Struthio*. — Acta Zool., Stockholm, 1957, 38, p. 81—203.
- Wetmore A. A revised classification for the birds of the world. — Smithsonian Misc. Coll., 1951, 117, 4, p. 1—22.

Классификация отряда Galliformes у различных авторов

| Peters, 1934 | Brodskord, 1964 | Hudson et al. 1966 | Holman, 1961 | Автор |
|---|--|---|--|---|
| по. Galli нс. Cracoidea с. Cracidae с. Megapodiidae нс. Phasianoidea с. Tetraonidae с. Phasianidae нс. Odontophorinae нс. Phasianinae с. Numididae с. Meleagridae по. Opisthocomi по. Opisthocomi с. Opisthocomi- dea | с. Cracidae нс. Cracinae по. Penelopinae с. Megapodiidae с. Numididae с. Phasianidae нс. Odontophorinae нс. Phasianinae нс. Tetraoninae нс. Meleagrinae с. Opisthocomi- dae | нс. Cracoidea с. Cracidae с. Megapodiidae нс. Phasianoi- dae с. Phasianidae нс. Odontophorinae нс. Pavoninae нс. Numidinae нс. Meleagrinae с. Tetraonidae | с. Cracidae с. Megapodiidae с. Opisthocomi- dae с. Numididae с. Meleagridae с. Phasianidae нс. Tetraoninae нс. Phasianinae нс. Odontophorinae | нс. Cracoidea с. Cracidae нс. Cracinae нс. Penelopinae с. Megapodiidae нс. Phasianoi- dea с. Meleagridae с. Phasianidae нс. Phasianinae нс. Perdicinae нс. Odontophorinae нс. Numidinae с. Tetraonidae |

Примечание. по — подотряд, нс — надсемейство, с — семейство, нс — подсемейство.

Р. Л. Потапов

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В СТРОЕНИИ И ОКРАСКЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА GALLIFORMES

Несмотря на то, что отряд Galliformes представляет собой сравнительно монолитную группу, отдельные ее ветви разошлись достаточно далеко. Сравнительная малоподвижность куриных птиц, выражающаяся, как правило, в строго оседлом образе жизни, поставила их эволюцию в более зависимое положение от развития природной обстановки в отдельных областях земного шара, по сравнению с более мобильными группами, для которых характерны дальние кочевки и миграции. Это обстоятельство несомненно должно было ускорить дивергентные процессы, и действительно, у наиболее древних и географически хорошо изолированных семейств — Cracidae (Южная и Центральная Америка) и Megapodiidae (Австралия и близлежащие острова) мы видим наибольшее количество отличий как в морфологии, так и в экологии. Оба эти семейства, объединяемые ныне в надсемейство Cracoidea, в свою очередь, имеют существенные отличия от нескольких более молодых групп, объединяемых в надсемейство Phasianoidea. Примечательно, что основное диагностическое различие между этими надсемействами — расположение заднего пальца (hallux) на одном уровне с остальными (Cracoidea) или же значительно выше (Phasianoidea) до сих пор не получило удовлетворительного функционального объяснения: в пределах обоих надсемейств имеются очень сходные жизненные формы.

В пределах надсемейства Phasianoidea дивергенция отдельных групп еще не достигла того уровня, когда ранг семейства становится вполне очевидным. Это породило большой разнобой в трактовке таксономического ранга отдельных групп внутри надсемейства (см. табл. 1). Но и здесь заметно выделяются группы, распространение которых ограничено определенными географическими областями (Odontophorinae, Meleagridae, Numidinae).

Важным критерием в оценке степени дивергенции четко обособленных филумов ранга семейства и выше является диапазон освоенных ими адаптивных зон. Подобный анализ в отношении отряда Galliformes (табл. 2) дает достаточные основания для того, чтобы считать адаптивную радиацию куриных птиц весьма широкой, что, в свою очередь, подразумевает и соответствующую широту дивергентных процессов. Действительно, в настоящее время мы фиксируем исключительно широкое как ландшафтное, так и климатическое разнообразие в отношении мест обитания отряда в целом. Анализируя материал, приводимый в табл. 2, нетрудно заметить явный параллелизм в ходе многих процессов адаптивной радиации как на отдельных материках, так и внутри систематических групп — семейств и подсемейств. Логично ожидать, что эти

Таблица 2

Места обитания, освоенные различными группами отряда Galliformes

| Семейство, подсемейство | Тропики и субтропики | | | | | Умеренные и высокие широты | | | | | | | | |
|-------------------------|----------------------|----------------------------|---------|---------|-------|----------------------------|-------|-------|-----|---|-----------|------------|--------|----------------------|
| | лес | аридн. древ.-куст. заросли | саванна | пустыня | | полупустыня | степь | | лес | | лесостепь | лесотундра | тундра | альп., субальп. поля |
| | | | | разн. | горн. | | разн. | горн. | | | | | | |
| Cracidae | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Megapodiidae | + | + | + | — | — | — | — | — | — | + | + | — | — | — |
| Meleagridae | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Phasianidae | | | | | | | | | | | | | | |
| Phasianinae | + | + | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | — | — |
| Perdicinae | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | — | — |
| Numidinae | + | + | + | — | — | — | + | + | + | + | + | — | — | — |
| Odontophorinae | + | + | + | — | — | — | — | + | + | + | + | + | + | + |
| Tetraonidae | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + | + | + | + | + |

экологические параллелизмы базируются на сходном генотипическом фундаменте, наиболее очевидным проявлением которого являются параллелизмы морфологического порядка.

Наконец, временной критерий в оценке дивергенции различных групп отряда Galliformes также недвусмысленно говорит о ее широте. Возраст таких групп, как Cracidae, восходит к среднему эоцену (Milne-Edwards, 1869; Eastman, 1900; Lambrecht, 1933), т. е. отряд Galliformes в целом немногим моложе верхне-меловых птиц. Прекращение сухопутной связи между Южной Америкой и Австралией около 70 млн. лет назад указывает на те же примерно сроки дифференциации, давшей современных Cracidae и Megapodiidae.

Таким образом, отряд Galliformes объединяет несколько групп куриных птиц, процесс дифференциации которых начался около 70 млн. лет назад и зашел к настоящему времени довольно далеко. Поэтому те случаи несомненного параллелизма, которые обнаружены к настоящему времени у представителей различных групп отряда, особенно

у далеко разошедшихся, представляют большой интерес. Рассмотрим теперь ряд конкретных случаев таких параллелизмов.

1. Форма маховых перьев. В свое время анализ морфологических особенностей азиатской дикуши (*Falciennis falciennis*, сем. Tetraonidae, Потапов, 1970), прежде всего необычной формы резко заостренных дистальных первостепенных маховых перьев, привел нас

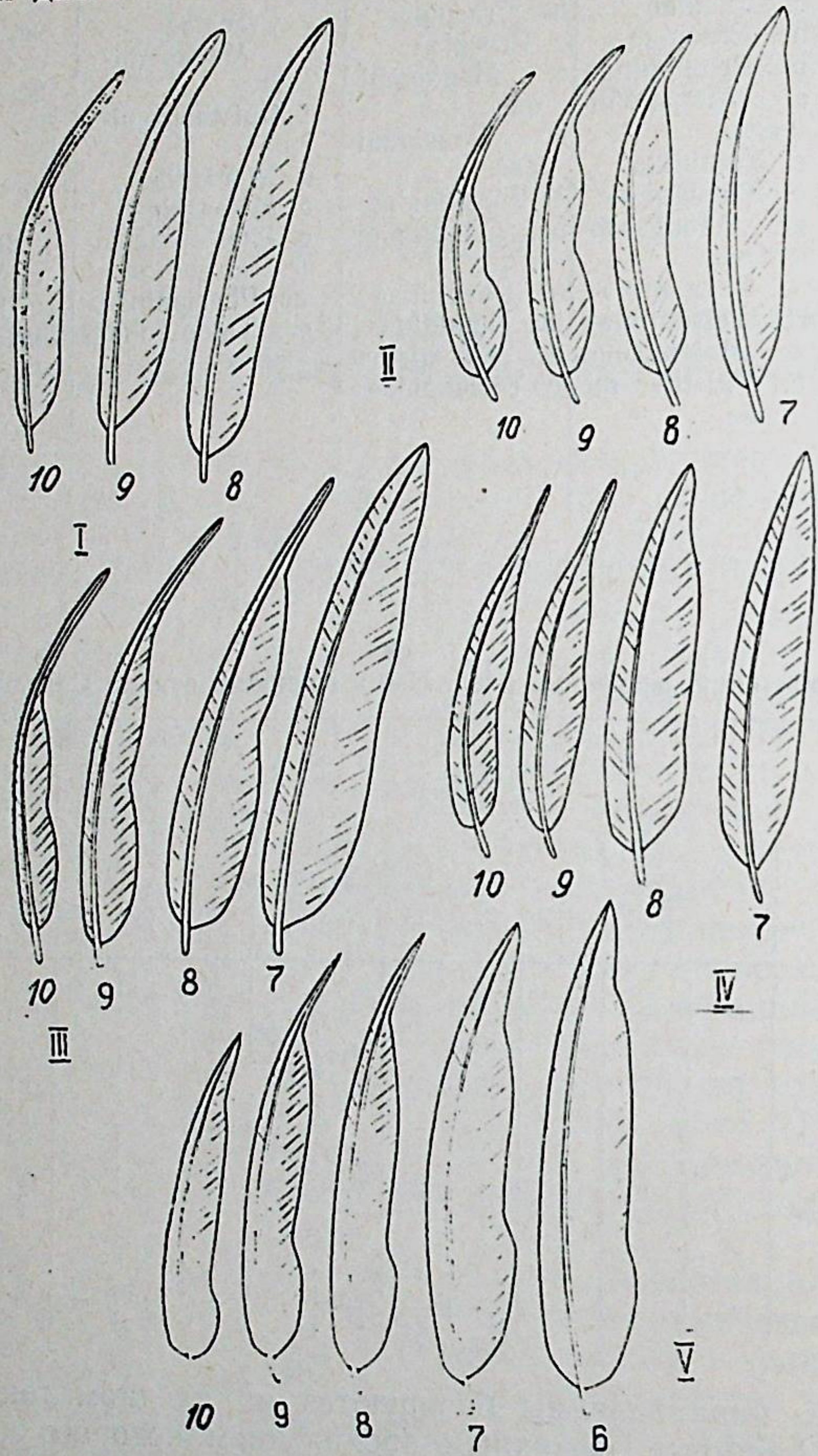


Рис. 1. Заострение дистальных маховых перьев кисти.

Арабскими цифрами указаны номера первостепенных маховых перьев. 10-е — наружное.
I — *Penelope superciliaris*, II — *Aburria carunculatus*, III — *Pipile jacutinga*, IV — *Chamaepetes goudoti*, V — *Falciennis falciennis*.

к поиску аналогичных случаев у других птиц и, прежде всего, куриных. Оказалось, что подобное заострение тех же маховых перьев характерно для целой группы видов семейства краксов (рис. 1). Часть из них была описана ранее (Taibel, 1964), причем данному факту не было дано функционального объяснения. Примечательно, что как азиатская дикуша, так и приведенные на рис. 1 виды краксов — сугубо лесные птицы, вынужденные летать, или во всяком случае взлетать в условиях крайне ограниченного для взлета пространства. «Взрывной» характер взлета куриных птиц вообще требует эффективной работы про-

пеллирующих маховых перьев, что достигается разъединением дистальных маховых, в основном благодаря значительному сужению этих перьев за счет вырезок на внутренних опахалах (Штегман, 1950). Эти вырезки характерны для большинства куриных птиц (рис. 2), поэтому мы можем рассматривать резкое заострение дистальных маховых перьев у азиатской дикуши и некоторых краксов как крайний случай развития такого процесса. Однако действительное понимание таких явлений крайне затруднено тем обстоятельством, что другие близко родственные виды (в случае с дикушами — виды того же рода), обитающие практически в тех же условиях, при том же образе жизни имеют дистальные маховые перья вполне нормальной формы (рис. 2). Предположения о какой-то роли такого заострения маховых перьев в брачном ритуале пока приходится оставить за отсутствием каких-либо доказательств. Важное же функциональное значение этого признака несомненно, поскольку он развивается на перьях, исключительно важных для полета птицы.

Среди краксов мы видим различную степень развития заостренности дистальных маховых перьев, причем наиболее крайнее его развитие характерно для *Pipile jacutinga*. К сожалению, у нас нет никаких данных о развитии этого признака в онтогенезе краксов, но сам мор-

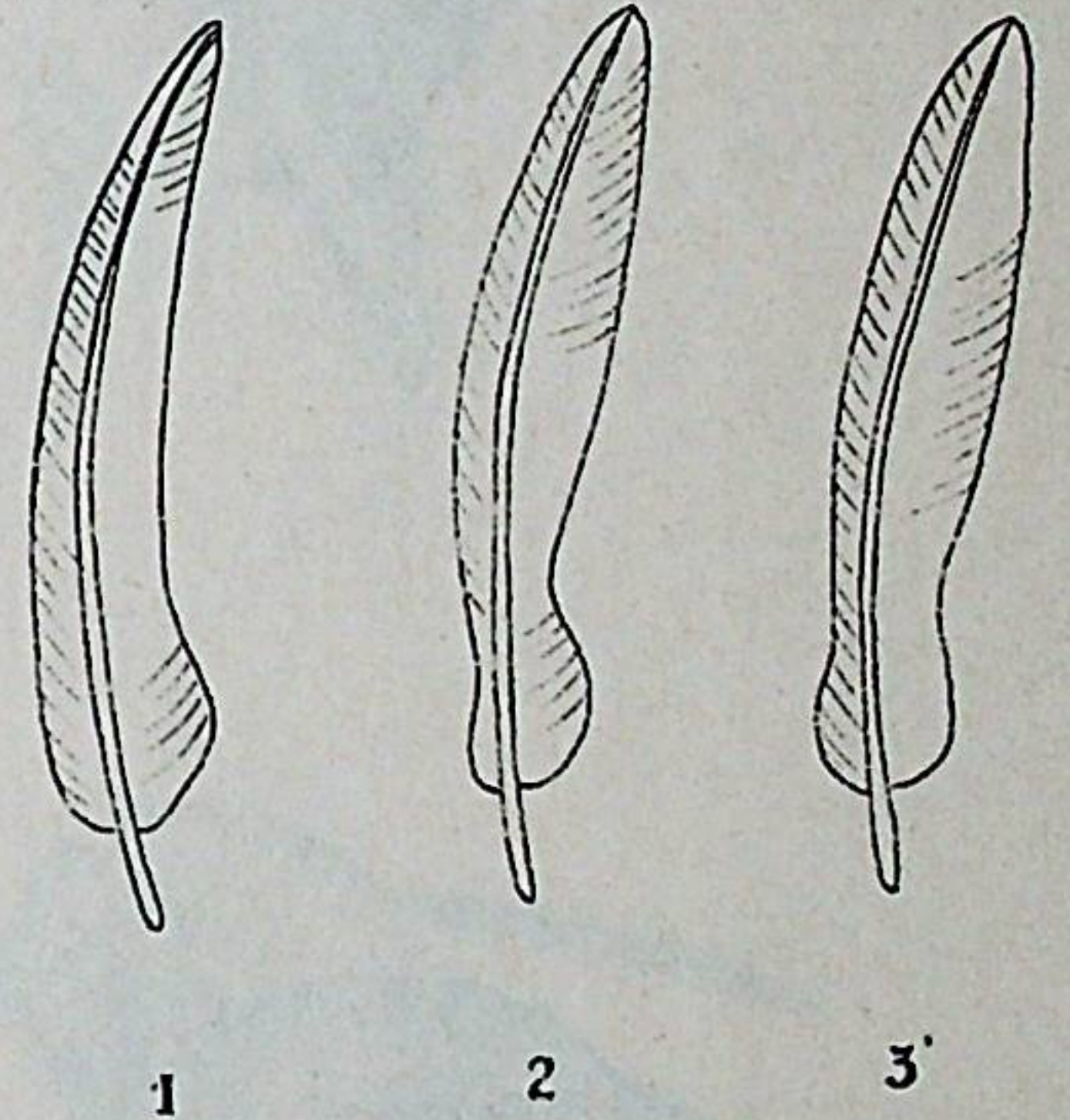


Рис. 2. 10-е первостепенное маховое перо. 1 — *Lyrurus tetrrix*, 2 — *Falciennis franklini*, 3 — *F. canadensis* (2 и 3 — по Short, 1967).

фологический ряд, составленный по степени выраженности заострения маховых перьев в дефинитивном состоянии у различных видов, очень напоминает (хотя и без полной гомологии) картину развития этого признака в онтогенезе у *Falciennis falciennis*.

2. Окраска горла и груди. Сходство в окраске различных перьев распространено в классе птиц очень широко, в силу сравнительно небольшого числа исходных вариантов, определяемого в основном степенью окисления меланинов и скоростью и ритмичностью их продуцирования и отложения в бородках развивающегося пера. Однако сходство в сложных рисунках, в создании которых принимают участие сотни отдельных перьев, встречается гораздо реже и несомненно находится в связи с генетическим родством сравниваемых форм. В этом отношении наше внимание привлекла специфичная окраска горла и верхней части груди, встречающаяся у некоторых видов, принадлежащих к сравнительно далеко разошедшимся ветвям отряда Galliformes. Так, у некоторых тетеревиных птиц горло и передняя часть шеи окрашены в черный цвет, ограниченный белой полосой (рис. 3). Наиболее полно этот рисунок выражен у палеарктических рябчиков (*Bonasa bonasia* и *B. sewerzowi*). Он несколько затушеван у дикуш (*Falciennis spp.*) и только намечен у дымчатых тетеревов (*Dendragapus spp.*). В заметно измененном виде он присутствует у резко уклоняющегося по окраске и строению полярного тетерева, *Centrocercus urophasianus*, а отдельные следы его (белое окаймление черного горлового пятна) намечаются в первом годовом наряде самцов *Lyrurus tetrrix*, особенно у наиболее примитивно окрашенной его формы *L. t. viridanus*. Во всех случаях этот рисунок развит только у самцов.

Другая группа, у которой мы видим развитие такого же рисунка — семейство Odontophorinae, причем степень его выраженности бывает различной. У одних он только намечен (*Colinus ridgwayi*), у других — неполный (*Oreortyx picta*), но у некоторых он развит очень хорошо (*Lophortyx californica*), отличаясь четкостью разграничения цветовых зон и сложностью узора (рис. 4). У остальных видов семейства Phasianidae этот рисунок практически не встречается, за исключением *Arboricola torquata*, у которого он носит довольно примитивный характер. Однако нам кажется, что рисунок этот распространен в данном се-

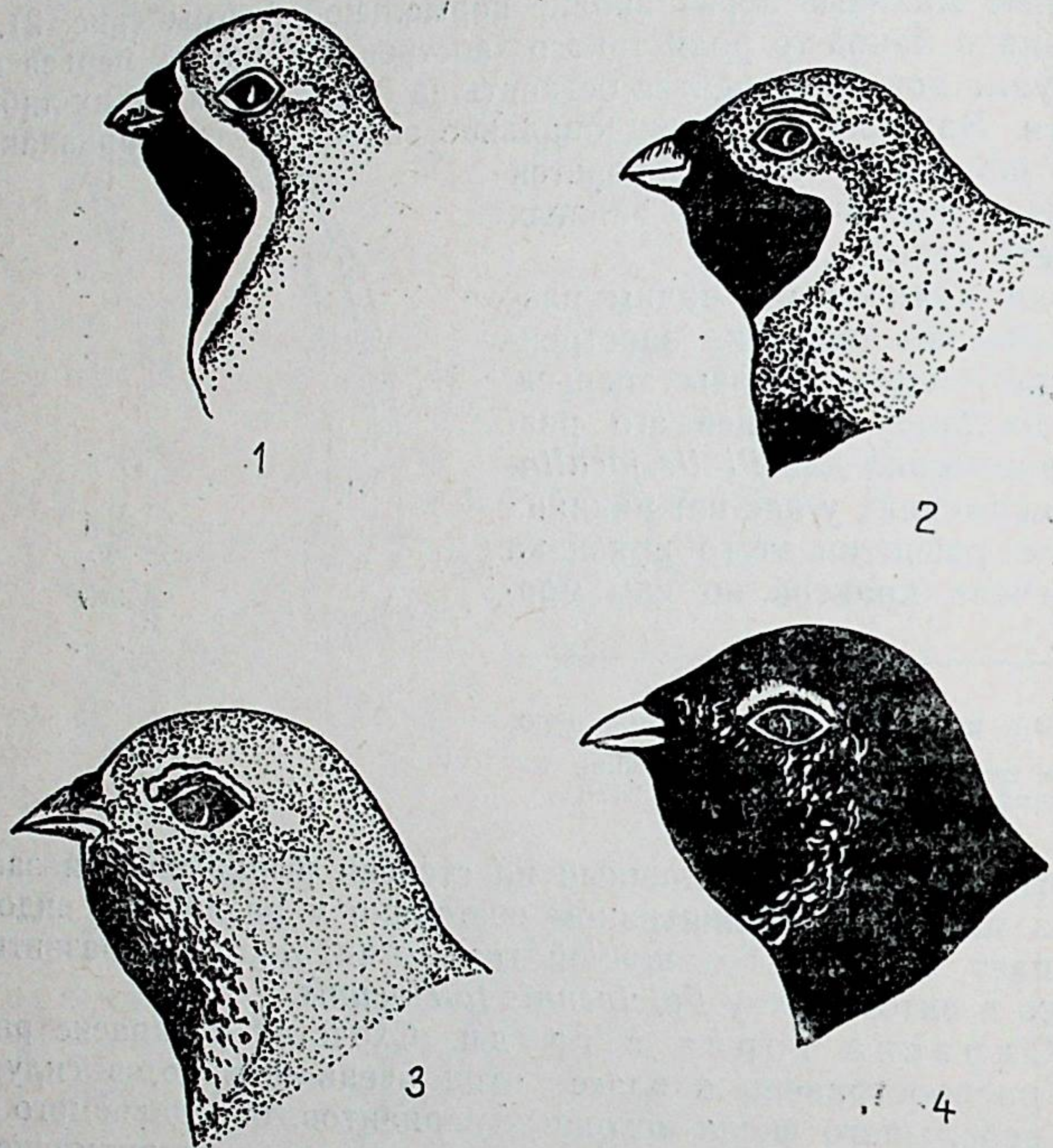


Рис. 3. Горловое пятно самцов тетеревиных птиц.

1 — *Bonasa bonasia*, 2 — *Falcipennis falcipennis*, 3 — *Dendragapus fuliginosus*, 4 — *Lyrurus tetrix viridanus* (1-й взрослый наряд).

мействе гораздо шире, но в виде своего негативного, явно гомологичного варианта, с инверсионным расположением цветовых участков — черные или темные становятся белыми и наоборот. Наиболее яркий пример в этом отношении — *Colinus virginianus* и *C. ridgwayi* (рис. 4), где инверсия цветовых зон наблюдается у двух близких видов. Совершенно такую же ситуацию мы видим и у видов, филогенетически разобщенных гораздо сильнее, у таких, например, как *Alectoris kakelik* и *A. rufa*, с одной стороны, *Bonasa bonasia* и *Lophortyx californica* — с другой. В дальнейшем происходило уже усложнение такого рисунка, вернее обоих его вариантов, с черным и белым горловым пятном. Сходные усложнения первого варианта мы видим у *Coturnix coturnix*, *Exaltatoria australis*, *Cyrtornis montezumae* (т. е. параллельно в двух подсемействах — *Perdicinae* и *Odontophorinae*). Усложнение рисунка второго варианта наблюдается у уларов (*Tetraogallus* spp., за исключением *T. altaicus*).

В отношении того, какой из этих вариантов следует считать исходным, можно предположить, что таковым был вариант с белым горловым пятном. Такое пятно развивается у подавляющего большинства видов надсемейства Phasianoidea в ювенильном наряде, в том числе и у тех, у кого впоследствии горло становится черным. О том же говорит развитие белого горлового пятна в летнем, примитивном по характеру окраски наряде *Lyrurus tetrix*. Как возможный ход развития черного пятна из белого, мы можем рассматривать появление на нем темных пестрин, увеличение их размеров и плотности и, наконец, их слияния, что могло происходить параллельно с дифференциацией белого обрам-

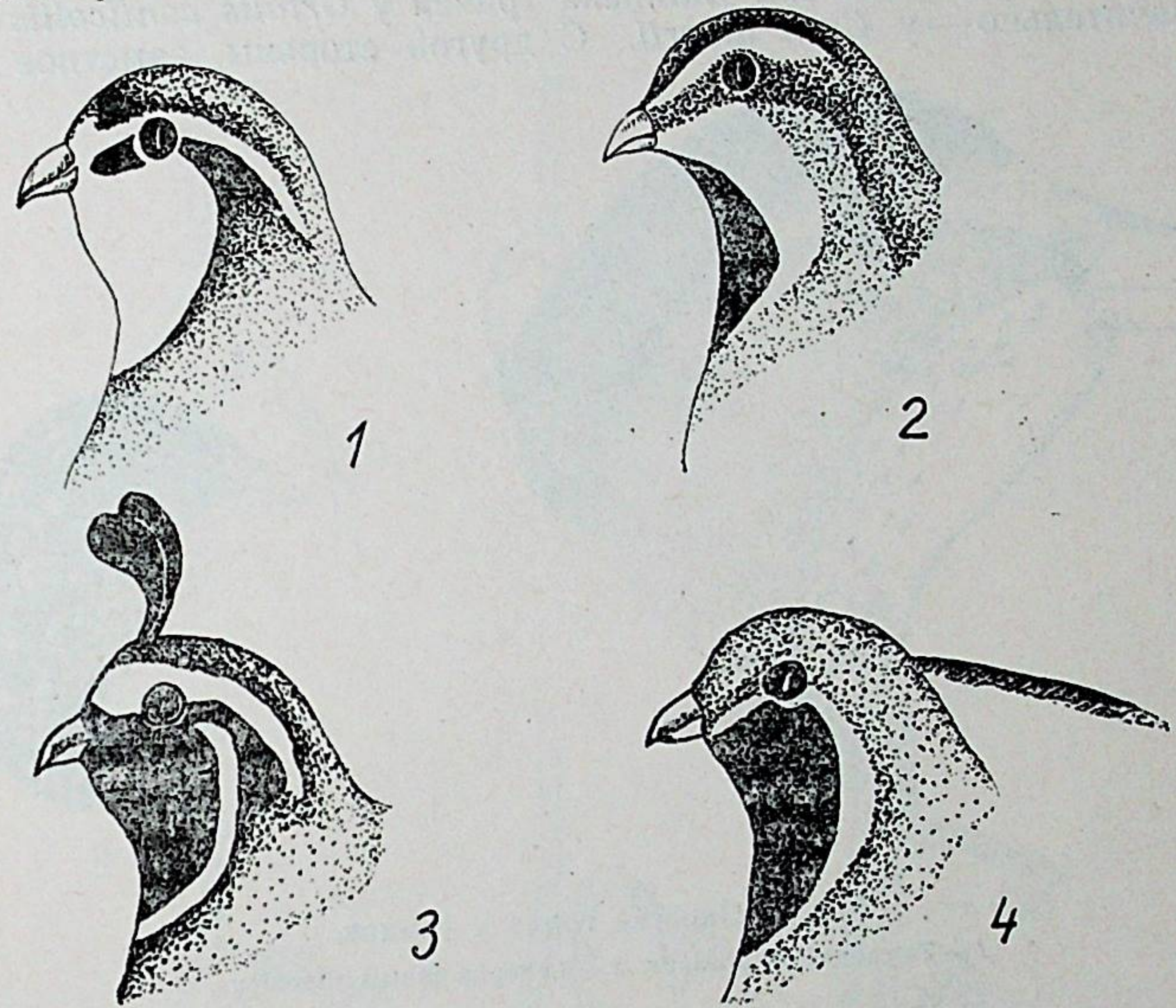


Рис. 4. Горловое пятно самцов зубчатоклювых куропаток.

1 — *Colinus ridgwayi*, 2 — *C. virginianus*, 3 — *Oreortyx picta*, 4 — *Lophortyx californica*.

ления. Примитивный характер такого рисунка свойствен *Dendragapus* spp., *Lagopus mutus*, *Tetraogallus altaicus*. (рис. 5).

Примечательно, что и в более древнем надсемействе Scaptoidea есть виды с таким типом рисунка, правда не столь дифференцированного (*Leipoa ocellata*, *Megapodiidae*).

3. Окраска головы пуховых птенцов. В семействе Tetraonidae получила широкое распространение окраска темени типа «шапочка» — коричневого пятна с темным, нередко черным обрамлением. Такой узор характерен для всех видов родов *Falcipennis*, *Lagopus* (за исключением *L. leucurus*), а также свойствен еще двум видам — *Lyrurus tetrix* и *Tetrao urogalloides*. Высказывалось мнение, что такой узор был свойствен птенцам предковой формы семейства (Short, 1967), который впоследствии претерпел изменения тем больше, чем больше данный вид изменился по сравнению с исходной формой. Возможно, что это действительно имело место и узор такого типа встречается у целого ряда видов семейства Phasianidae. Пуховые наряды птенцов этого обширного семейства мало изучены, но те виды, наличие в пуховом наряде которых «шапочки» нам удалось установить, отнюдь не являются близкими родственниками или же наоборот. Так, весьма при-

мечательно полное отсутствие такого узора у птенцов домашних пород *Gallus gallus*, тогда как у их дикого представителя, *G. sonnerati*, он присутствует в довольно специализированном виде. К сожалению, мы не располагаем исчерпывающими сведениями о пуховых нарядах видов надсемейства *Gracoidea*, но в настоящее время узор типа «шапочки» для них еще не описан.

4. Увеличение длины трахеи. В пределах отряда резко удлинение трахей свойственно представителям обоих надсемейств. В семействе *Gracidae* особенно большой длиной отличается трахея самцов *Mitu mitu*, *Nothocrax urunutum* и *Penelope superciliaris*. В несколько меньшей степени удлинена трахея у *Ortalis canticollis* и очень незначительно — у *Crax alberti*. С другой стороны, заметное удлине-

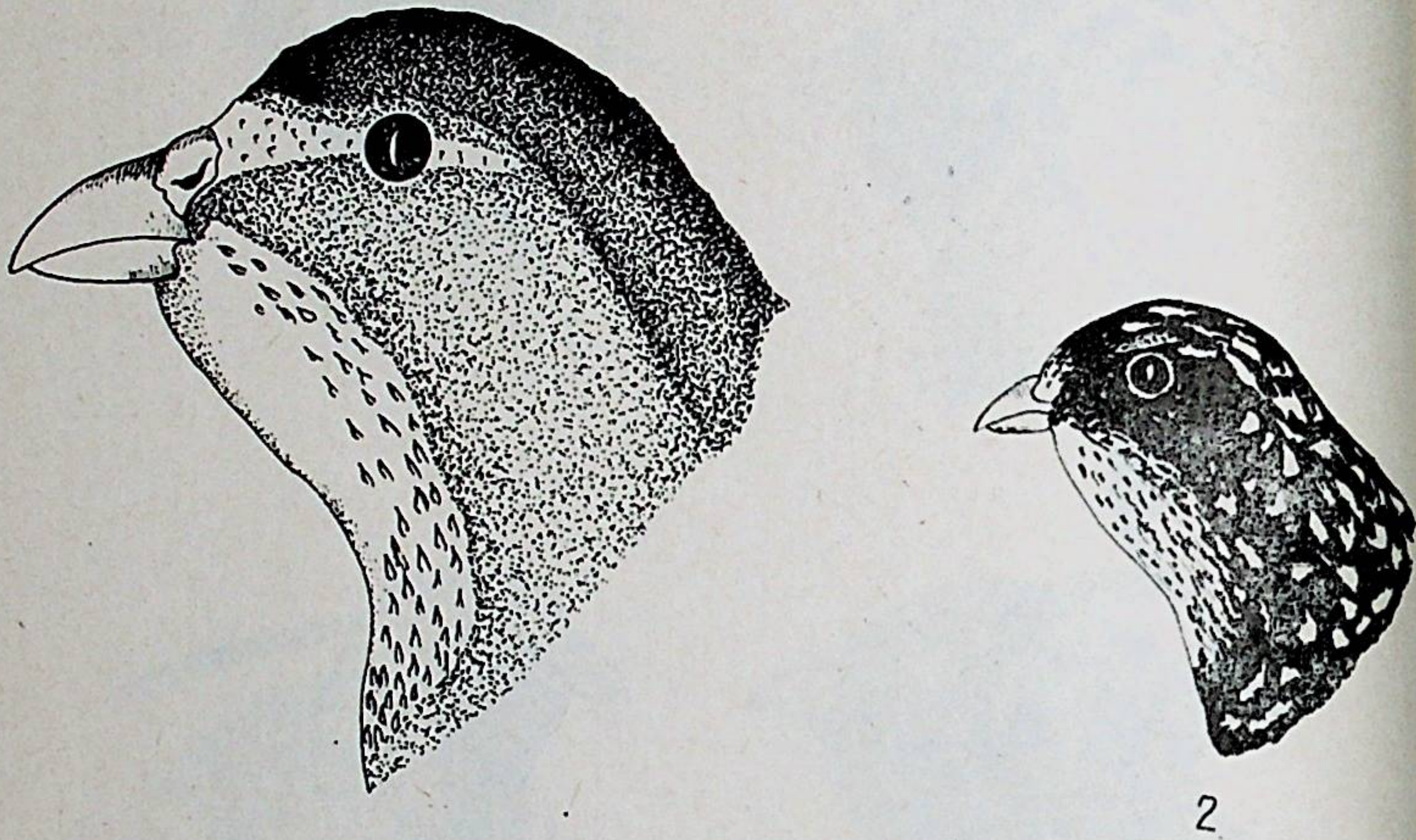


Рис. 5. Окраска горла у самцов.

1 — *Tetraogallus altaicus*, 2 — *Lagopus mutus japonicus*.

ние трахеи характерно для видов рода *Tetrao*, сем. *Tetraonidae*, причем особенно большой длиной (но все же уступающей таковой многих краксов) отличается трахея *T. urogalloides* (рис. 6). Как и у наиболее древних представителей отряда — краксов, так и у более молодых тетеревиных птиц это удлинение трахеи свойственно только самцам. До сих пор не удается удовлетворительно связать это явление с каким-либо из факторов, будь то размеры тела или особенности брачного поведения, хотя несомненно удлинение трахеи усиливает ее резонирующую функцию и может быть полезным при брачных вокализациях. Это объясняет в какой-то степени развитие длинной трахеи только у самцов, но остается неясным, почему этот признак развивается у одних и отсутствует у других близких видов.

Удлинение трахеи в большинстве случаев не сопровождается другими морфологическими изменениями, но в подсемействе *Numidinae* есть виды, где возникают соответствующие изменения и в скелете. Имеется в виду, прежде всего, *Guttifera pucherani*, у которой на месте *hurocleidum* разрастается своеобразный костный футляр, в котором и располагается петля трахеи (Boetticher, 1954).

Таким образом, резкое увеличение длины трахеи мы встречаем у представителей обоих надсемейств отряда. Если учесть, что в некоторых семействах (*Megarodiidae*, *Meleagridae*) эта особенность пока не обнаружена, то ее встречаемость в пределах отряда следует признать достаточно мозаичной. Общеизвестно, что одна из побочных

функций трахеи — это роль своеобразного резонатора, усиливающего голосовые сигналы. Удлинение трахеи усиливает прежде всего именно эту функцию и никак не связано с ее основной воздухопроводящей ролью (Rüppel, 1933), однако здесь прослеживается определенная генетическая связь на уровне рода и даже подсемейства. Так, у краксов это удлинение свойственно только видам подсемейства *Penelopinae*, в противоположность подсемейству *Gracinae* (Taibel, 1964). Однако несомненная генетическая обусловленность развития этого признака в пределах таксона уровня рода или подсемейства все равно не сни-

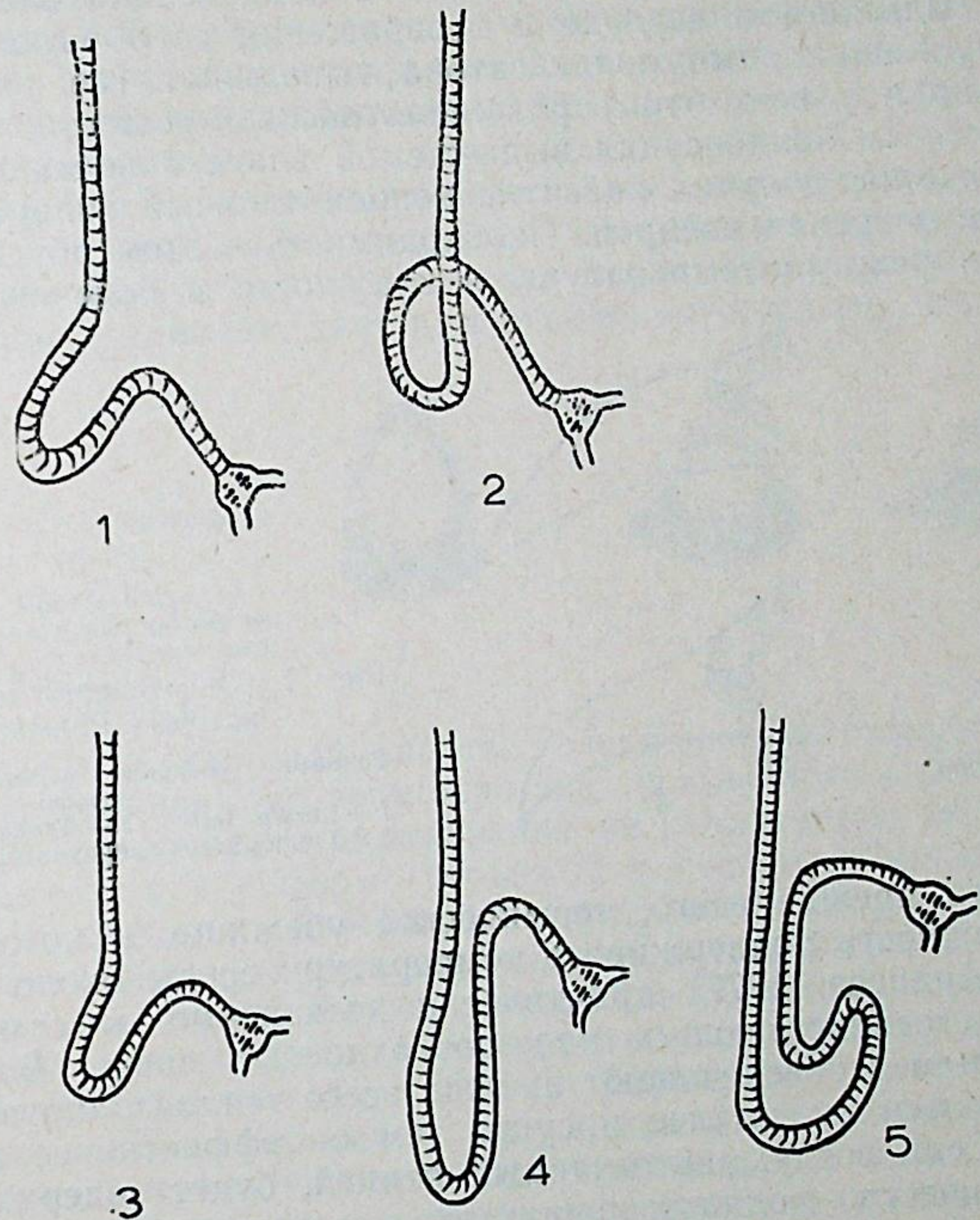


Рис. 6. Удлинение трахей у некоторых Galliformes.

1 — *Tetrao urogallus*, 2 — *T. urogalloides*, 3 — *Ortalis canticollis*, 4 — *Penelope superciliaris*, 5 — *Mitu mitu*.

мает вопроса о причине выборочного развития удлинения трахей у отдельных родоначальных форм этих таксонов. Трудно допустить, чтобы условия, вызвавшие удлинение трахеи у ряда краксов, глухарей и цесарок, не действовали бы нигде и никогда в течение длительного (с эоцена) промежутка времени и на обширных, крайне разнообразных по природной обстановке территориях. Собственно, этот вопрос не ограничивается частными рамками развития отряда *Calliformes*, но относится ко всему классу птиц в целом, поскольку такое удлинение трахей свойственно представителям и иных отрядов (например, *Anseriformes*).

5. Оперение ноздрей. Сплошное оперение ноздрей — характернейшая черта семейства *Tetraonidae*. Развитие его было обусловлено адаптацией к особенностям условий существования в зимний период и привело к полной атрофии ноздревой крышечки. Частичное развитие оперения на ноздрях мы наблюдаем у ряда фазановых птиц, оби-

тающих в горных лесах Гималаев и Сино-Тибетских гор. В таких случаях оперение развивается в основном на ноздревой крышечке (рис. 7). Тем более интересен факт полного оперения ноздрей, также сопровождающегося полной атрофией ноздревой крышечки, у одного из тропических видов краксов (*Oreophasis derbianus*). Изучение оперения ноздрей тетеревиных птиц заставило автора, кстати говоря, совершенно по-новому взглянуть на его функциональную роль. До сих пор полагалось, что оно препятствует попаданию снега в ноздри при запылении под снег. Это, действительно, так. Но главное его значение на наш взгляд, состоит прежде всего в конденсации влаги, содержащейся в выдыхаемом воздухе и возвращении ее обратно в организм птицы. Функции такого конденсатора выполняют (не только у тетеревиных, но и у всех птиц) раковины носовой полости, но у тетеревиных, которым конденсация выдыхаемой влаги в подснежной камере особенно важна, получил развитие дополнительный аппарат конденсации в виде оперения ноздрей. Необходимость в этом обусловлена особенностями режима температуры и влажности в подснежной камере.

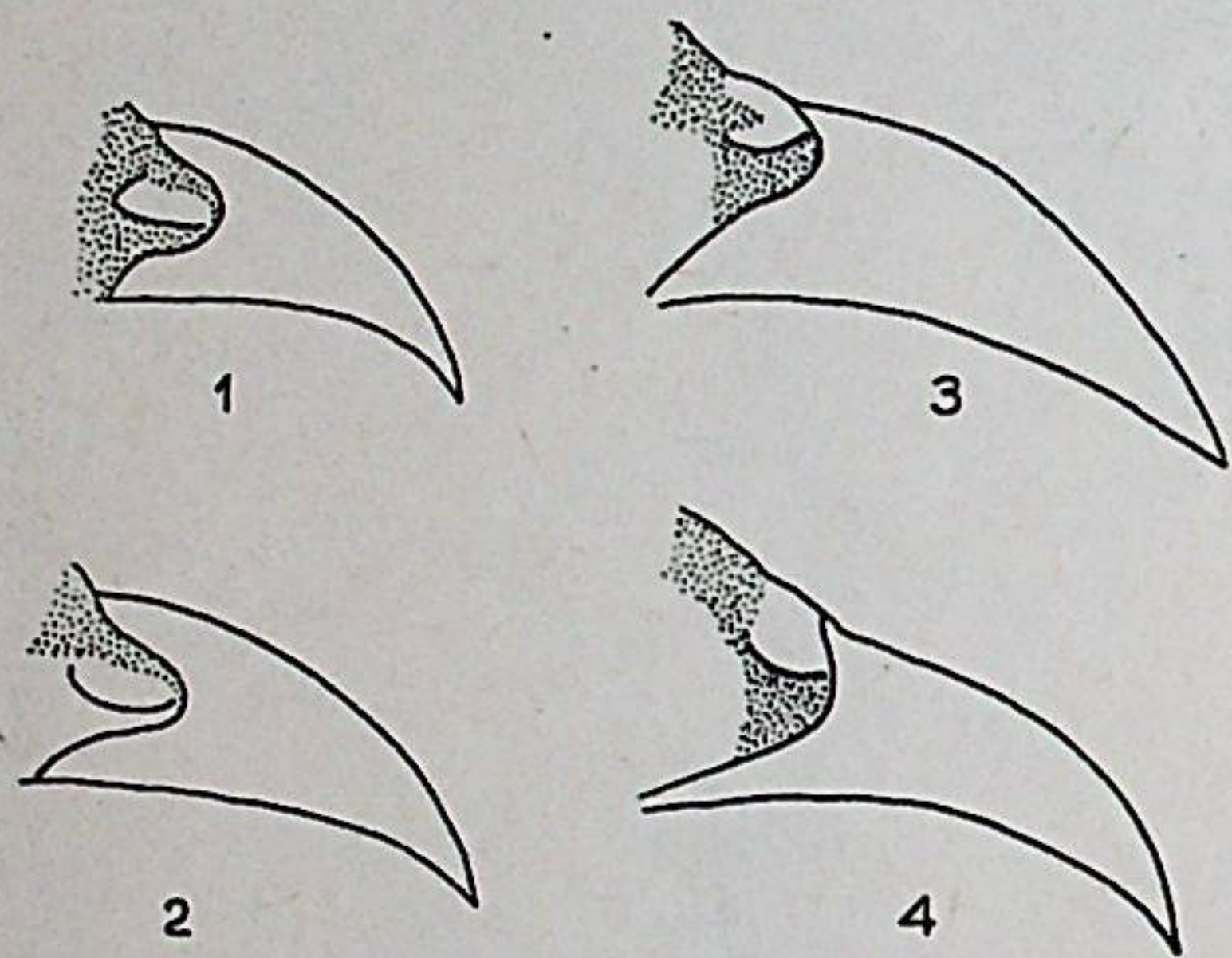


Рис. 7. Оперенность ноздрей у некоторых Phasianidae.

Точками указаны места прикрепления перьев:
1 — *Lerwa lerwa*, 2 — *Tragopan temminckii*,
3 — *Lophophorus impeyanus*, 4 — *L. lhuysi*.

Камера — это прежде всего, термическое убежище, в котором птица имеет возможность поддерживать температуру среды около 5°С (Волков, 1968; Андреев, 1977) практически независимо от самых низких температур, господствующих над поверхностью снега. Возможность такого результата обеспечивают прежде всего теплоизолирующие свойства снега — чем он рыхлее и суше, тем он эффективнее в качестве изолятора. Если воздух, выдыхаемый птицей, будет содержать значительное количество водяных паров, то последние будут конденсироваться как на перьях птицы, так и на стенках камеры, вызывая намокание первых и обледенение вторых. Обледенение же камеры неминуемо повлечет за собой ухудшение ее теплоизоляционных качеств и повышение концентрации CO₂ в камере. Следовательно, оперение ноздрей вполне понятно у тетеревиных птиц, но не имеет пока своего объяснения у фазановых и краксов. В то же время несомненно, что развитие такого оперения у тетеревиных птиц не явилось для отряда в целом новым приобретением.

6. Роговые выросты на пальцах. Это также один из наиболее характерных признаков семейства тетеревиных птиц, но в отличие от остальных, во всем классе птиц он свойствен только тетеревиным, что одно само по себе делает эту группу уникальной. Эти роговые выросты, образующие сплошную бахрому по краям пальцев, вырастают осенью, функционируют всю зиму, и весной обламываются и опадают. Они представляют собой выросты подотки и имеют особую совкообразную форму, значительно облегчающую птице зарывание в снег и хождение по нему (Потапов, 1969, 1974). Однако даже в этом, действительно новом для отряда Galliformes случае, можно

проследить его развитие на достаточно общей для птиц основе. Дело в том, что сезонная активизация роста подотки свойственна и ряду фазановых птиц, обитающих в условиях холодной зимы. У таких видов, как *Alectoris kakelik*, *Ammoperdix griseogularis*, *Tetraogallus* spp., *Perdix* spp., *Phasianus colchicus*, осенью отрастает толстый роговой подошвенный слой, который постепенно стирается к следующей осени (Кузьмина, 1969, наши данные). На рис. 8 показан вероятный ход образования и развития роговых выростов у тетеревиных птиц. Такое развитие могло быть обусловлено тенденцией к уплощению нижней поверхности пальцев при обитании на мягких субстратах (мох, лесная подстилка, снег). Эта тенденция привела первоначально к развитию боковых рядов щитков, ориентированных в горизонтальной плоскости, а затем и к разрастанию подошвенного слоя в стороны, с образованием совкообразных выростов.

7. Некоторые морфологические особенности домашних кур, не свойственные их диким родственникам. Огромное разнообразие домашних пород *Gallus gallus*, полученное к настоящему времени, дает нам основания полагать, что в резуль-

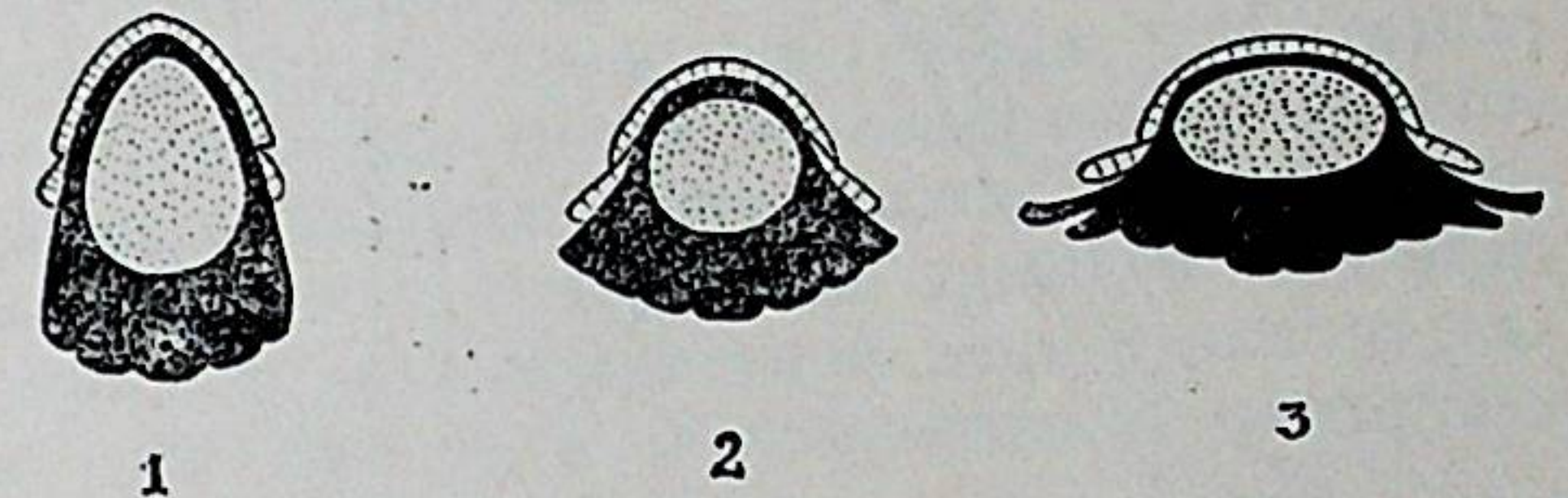


Рис. 8. Срез через концевую фалангу пальца.

1 — *Tetraogallus himalayensis*, 2 — гипотетическая предковая форма тетеревиных птиц, 3 — *Tetrao urogallus*.

тате длительной и массовой работы селекционеров было «проявлено» подавляющее большинство возможностей, заложенных в генотипе вида, что в обычных условиях существования не реализуется. Это относится как к окраске, так и к форме перьев, и к особенностям птерилогизиса. Среди многочисленных специфических черт, свойственных той или иной породе, наше внимание привлекли, прежде всего, оперенность плюсны, особые перья на темени, формирующие своеобразный «султан» и, наконец, сплошь белая окраска. Оперенность плюсны характерна для так называемых «шелковых» кур (рис. 9). Характерно расположение оперения только по бокам плюсны, так же, как и у тех тетеревиных птиц, у которых она оперена не полностью (рябчики), а также у тех фазановых птиц, где развито частичное оперение на плюсне. Вероятно, новые птицы, где развито частичное оперение на плюсне, заменяются щитки по бокам плюсны более легко, чем остальные, заменяются перьями. Столь же примечательно явное сходство между оперением на темени у некоторых краксов (например, *Crax alector*) и у кур голландской породы. Вырастающие здесь крупные перья имеют особую, сильно изогнутую форму и создают пышный декоративный султан.

Большое разнообразие типов окраски различных пород кур также дает несколько интересных примеров в интересующем нас плане. О наличии гомологических рядов окраски самцов и самок одной из тетеревиных птиц (*Lyrurus tetrix*) и домашних пород *Gallus gallus* уже сообщалось ранее (Котс, 1937). На наш взгляд, здесь особого внимания заслуживает сам факт получения у ряда пород кур сплошной и устойчивой белой окраски, столь характерной для зимнего наряда *Lagopus* (Tetraonidae).

В свете вышеизложенных фактов особенный интерес представляет развитие самого молодого семейства отряда — Tetraonidae, становление и начальное развитие которого происходило в плиоцене, одновременно с наступлением значительного похолодания климата в Северном полушарии. Начало этому семейству дали какие-то фазановые птицы, обитавшие в так называемых аркто-третичных лесах высоких широт (По-

тапов, 1974, 1977). Становление и развитие этого семейства явилось результатом приспособления куриных птиц к совершенно новым условиям, которые к началу антропогена стали господствующими на обширных пространствах суши современной Голарктики. Наиболее характерная черта этих условий — зимний сезон с его коротким световым днем, господством отрицательных температур и снежным покровом. Рассматривая специфические черты тетеревиных птиц, являющиеся прежде всего, адаптациями к перенесению этого зимнего периода в месте, мы практически не находим ни одной новой черты, не имеющейся бы в зачаточном или даже развитом состоянии у фазановых птиц. Новое качество, качество именно тетеревиной птицы, дает здесь весь комплекс морфофизиологических признаков, столь характерный для каждого вида семейства, а не отдельные, слагающие этот комплекс компоненты. Tetraonidae собрали как бы воедино особенно важные для них свойства, разбросанные среди многочисленных видов фазановых птиц. Поэтому мы можем предполагать, что развивавшаяся

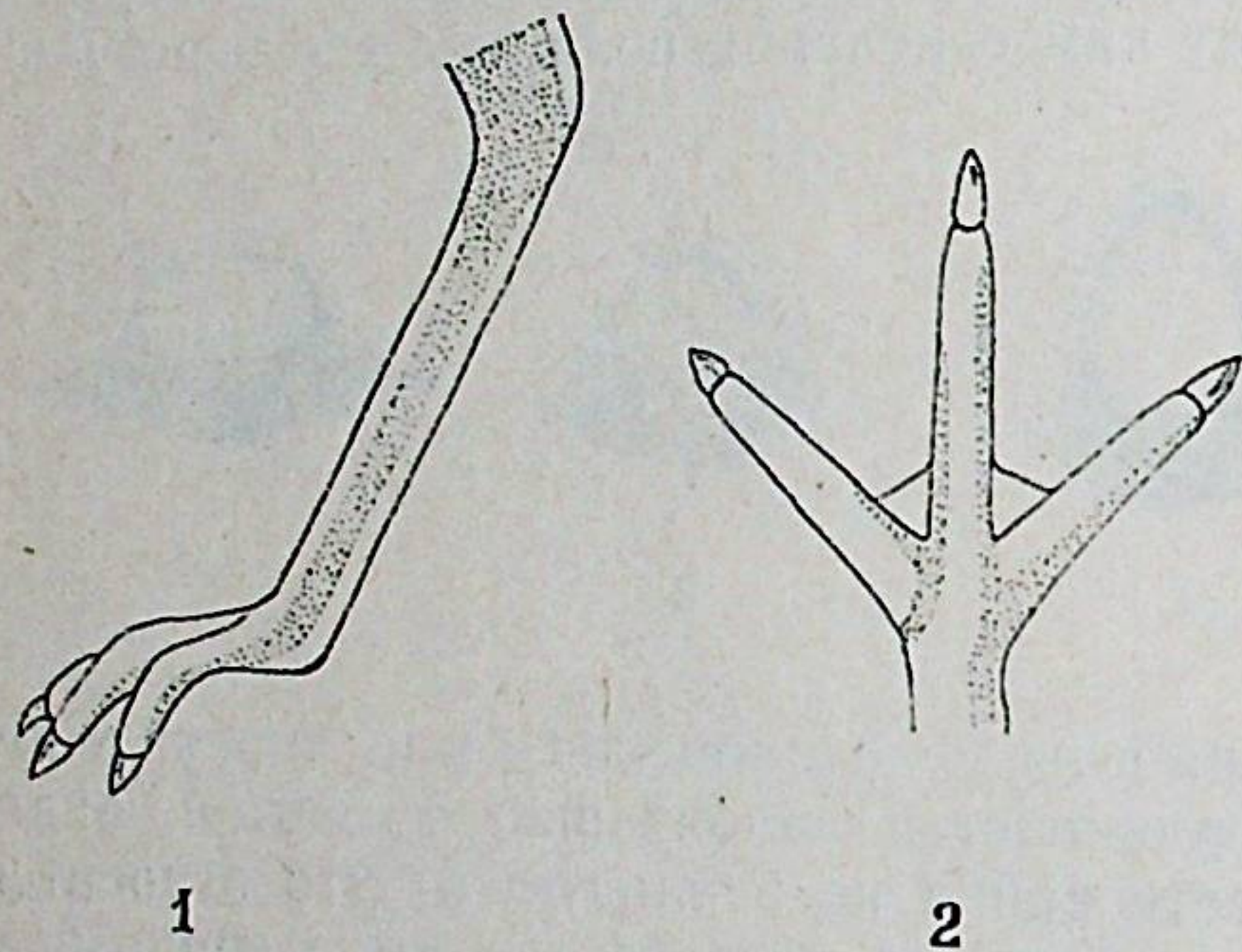


Рис. 9. Схема оперения плюсны у „шелковистых“ кур. Точками указаны места, покрытые перьями.

ветвь тетеревиных птиц только реализовала те возможности, которые были заложены в генофонде первых Galliformes.

В этом отношении особенно примечательна степень развития слепого отдела кишечника у различных представителей отряда. У тетеревиных птиц парные слепые кишки не просто сильно удлинены, но несут весьма сложную и ответственную пищеварительную функцию. В зимний сезон они действуют непрерывно и, по нашим расчетам, дают организму птицы не менее 60% всей энергии, извлекаемой из пищи. В то же время у фазановых птиц этот отдел кишечника также имеет значительные размеры, хотя и существенно уступающие таковому тетеревиных. Причем, по-видимому, только у нескольких видов этого обширного семейства, обитающих в условиях сезонного климата с достаточно холодной зимой (*Perdix* spp.), этот отдел кишечника имеет сходные по значению функции. В то же время у подавляющего большинства остальных видов данного семейства, обитающего в субтропической и тропической зонах, слепые кишки также достаточно хорошо развиты, хотя явно не имеют существенного значения в жизни птиц. На это убедительно указывают опыты по удалению слепых кишок как у домашних (*Gallus gallus*) так и у диких представителей отряда (*Coturnix japonica*). Удаление этого органа не только не нарушало нормального функционирования организма у взрослых птиц, но (в случае с цыплятами) и нормального роста и развития организма (Sunde et al., 1950; Beattie, Shrimpton, 1958; Hill, 1971; Thompson, Boag, 1975). Однако всюду, где происходит относительное увеличение слепого отдела кишечника от тропической «нормы», мы находим либо возрастание процента содержания клетчатки в рационе, либо наличие доста-

точно холодного зимнего сезона, либо и то и другое вместе. Различная степень развития слепых кишок в пределах отряда Galliformes позволяет построить почти непрерывный ряд от видов с минимальным развитием этого органа до видов рода *Lagopus* (Tetraonidae) с максимальным его развитием. Этот ряд в определенной степени отражает развитие слепого отдела кишечника у куриных в процессе эволюции, но развитие, начавшееся от определенного момента, когда этот орган был уже вполне хорошо развит. Здесь и возникает противоречие с общепринятым мнением о тропическом происхождении отряда. В этом случае невозможно объяснить столь значительное развитие слепых кишок при их минимальной функциональной значимости в условиях тропиков. Для того, чтобы снять это противоречие, можно предположить следующие варианты развития группы.

1. Предки отряда Galliformes были обитателями тропического леса, глубоко специализированными к питанию листвой (как современный гоацин).

2. Предковая группа, развиваясь в тропических условиях и будучи исходно экологически пластичной и всеядной, регулярно сталкивалась с сезонными засухами, во время которых в рационе птиц преобладал грубый корм с большим процентным содержанием клетчатки.

3. Начальные этапы становления и развития отряда Galliformes проходили в лесах умеренного типа, состоящих из лиственных (листопадных) пород с участием также и хвойных, в условиях умеренно теплого климата с ясно выраженным холодным, типа зимнего, сезоном. Для последнего были характерны короткий световой день и значительное понижение температуры, что вместе и обуславливало листопадность, т. е. речь идет о приполярных областях суши.

Все три гипотезы имеют свои недостатки, причем наименее вероятной выглядит именно последняя. Действительно, кажется невозможным отыскать на земном шаре такие условия в начале третичного периода, во времена почти полного доминирования тропического и субтропического климата. Однако последние исследования сейчас резко удревняют возраст холодных эпох, доминирующих и поныне в высоких широтах. Так, было установлено, что уже в первой половине эоцена (около 50 млн. лет назад) в Антарктиде господствовал умеренный климат, и там произрастали богатые по составу леса, состоявшие из листопадных и хвойных видов (Denton et al., 1971; Монин, Шишков, 1979). Напомним, что в это время Антарктида была еще тесно связана с Австралией и только что отделилась от Южной Америки. Вообще следует заметить, что масса новых данных, полученных за последнее время геологической наукой, особенно при изучении колонок, добытых бурами «Гломара Челленджера», дает совершенно новые представления об истории лика земли, контуров и взаимоотношений континентов. Все это заставляет пересматривать заново эволюционную историю всех крупных таксонов, в том числе и отряда куриных, но эти вопросы явно выходят за рамки настоящей статьи.

Заканчивая обзор наиболее примечательных параллелизмов в развитии некоторых морфологических особенностей у различных семейств отряда Galliformes, необходимо сказать, что проблема эта, по крайней мере, в объеме, касающемся данного отряда, еще далека от своего разрешения. Несомненно, что еще до начала становления и развития предковой формы тетеревиных птиц генофонд семейства Phasianidae уже располагал всеми потенциальными возможностями, необходимыми для развития тех адаптивных особенностей, которые составляют характерный облик современных Tetraonidae. Значительная часть этих возможностей уже имелась и даже реализовывалась на том древнем примитивном уровне, когда группа курообразных птиц еще не дивергировала на две основные современные ветви — Cacoidea и Phasianoi-

dea. Поэтому нам кажется особенно интересным выяснить примерные масштабы тех эволюционных приобретений, которые были получены в процессе развития более молодой и прогрессивной линии фазановых птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А. В. Температурные условия в снежных лунках рябчика (*Tetrastes bonasia kolytensis* But.). — Экология, 1977, 5, с. 93—95.
- Волков Н. Н. Экспериментальное изучение температурных условий в норах тетеревиных птиц. — Зоол. ж., 1968, 47, 2, с. 283—286.
- Котс А. Ф. О гомологических рядах в окраске оперения Tetraonidae и Phasianidae. — Сб. памяти акад. Мензбира, М., 1937, с. 211—234.
- Кузьмина М. А. Морфо-функциональные особенности задних конечностей куриных. — Тр. ин-та зоол. АН Казах. ССР, 1964, 24, с. 9—120.
- Монин А. С., Шишков Ю. А. История климата. Л., 1979, 407 с.
- Потапов Р. Л. О функциональном значении роговой бахромы на пальцах тетеревиных птиц. — Зоол. ж., 1969, 48, 9, с. 1379—1382.
- Потапов Р. Л. Сравнительный обзор дикуш (роды *Falcipennis* и *Canachites*, Tetraonidae, Азии и Северной Америки. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1970, т. 47, с. 205—235.
- Потапов Р. Л. Адаптации семейства Tetraonidae к зимнему сезону. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 55, с. 207—251.
- Потапов Р. Л. Основные моменты эволюции семейства Tetraonidae. — Тез. докл. 7-ой Всесоюз. орнитол. конф., 1977, с. 22—24.
- Штегман Б. К. Исследования о полете птиц. — Сб. памяти акад. П. П. Сушкина, 1950, с. 237—265.
- Beattie J., Shrimpton D. H. Surgical and chemical techniques for in vitro studies of the metabolism of the intestinal microflora of domestic fowl. — Q. Journ. Exp. Physiol., 1958, 43, p. 399—407.
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds. Part 2 (Anseriformes through Galliformes). — Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., 1964, 8, 3, p. 95—335.
- Denton G. H., Armstrong R. L., Stuiver M. The late Cenozoic glacial history of Antarctica. — In: The late cenozoic glacial ages, London, 1971, p. 267—306.
- Eastman Ch. R. New fossil bird and fish remains from the middle eocene of Wyoming. — Geol. Mag., 1900, n. s., dec. 4, 7, 2, p. 54—57.
- Hill K. J. The physiology of digestion. — In: Physiology and biochemistry of the domestic fowl. London, New York, 1971, p. 25—49.
- Holman J. A. Osteology of gallinaceous birds — Q. Journ. Florida Ac. Sci., 1964, 27, 3, p. 230—252.
- Hudson G. E., Parker R. A., Berge J. V., Lanzilotti P. J. A numerical analysis of the modifications of the appendicular muscles in various genera of Gallinaceous birds. — Amer. Midl. Nat., 1966, 76, 1, p. 1—73.
- Lambrecht K. Handbuch der Palaeornithologie. — Berlin, 1933, S. 1—1024.
- Milne-Edwards A. Recherches Anatomiques et Paleontologiques pour servir a l'histoire des Oiseaux Fossiles de la France, 2, 1869, p. 223—224.
- Peters I. L. Check-list of birds of the world. — Cambridge, USA, 1934, 2, 401 p.
- Rüppel W. Physiologie und Akustik der Vogelstimme. — Journ. für Ornith., 1933, 81, S. 433—542.
- Short L. L. A review of the genera of Grouse (Aves, Tetraonidae). — Amer. Mus. Nov., 1967, 2289, p. 1—39.
- Sunde M. L., Cravens W. W., Elvehjem C. A., Halpin J. G. The effect of diet and caectomy on the intestinal synthesis of biotin in mature fowl. — Poult. Sci., 1950, 29, p. 10—14.
- Taibel A. M. Caratteristiche e peculiarita anatomiche nei veri membri della famiglia «Cracidae». — Suppl. alle Ricerche di Biol. della Selvaggina, 1976, 7, 1, p. 677—726.
- Thompson D. C., Boag D. A. Role of the caeca in Japanese quail energetics. — Canad. Journ. of Zool., 1975, 53, 2, p. 166—170.

А. А. Кищинский

О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ ОБЛАСТЕЙ ГНЕЗДОВАНИЯ ПТИЦ НА СЕВЕРЕ

Известно, что у некоторых птиц как границы ареалов, так и размещение внутри них не постоянно по годам. Тем не менее в качестве рабочего мнения обычно принимается, что, поскольку у птиц сильно развит территориальный консерватизм, таких случаев немного, и области гнездования птиц сравнительно стабильны. Исследования показали, однако, что во многих случаях это не совсем так. Мы попытаемся проанализировать эти вопросы на примере северных авифаун, прежде всего — авифауны северо-восточной Азии и берингской области.

Динамика внутриареального размещения птиц

Давно уже отмечено и теперь подтверждено большим количеством данных, что численность хищников-миофагов (сов, канюков, поморников и др.) в каждой конкретной местности сильно колеблется по годам, а в годы с низкой численностью полевок эти птицы редки и зачастую не гнездятся вообще. Локальные колебания их численности имеют большую амплитуду, не объяснимую естественной динамикой популяции. Еще А. Н. Формозов (1934) предположил, что у этих видов ежегодно происходит перераспределение особей внутри ареала в соответствии с размещением мест интенсивного размножения грызунов. Чем больше мы узнаем о локальных колебаниях численности этих птиц, тем более верной представляется эта мысль, хотя она еще не была строго доказана мечением*. Дополнительные факты в ее пользу недавно привел В. М. Галушин (Galushin, 1974).

Впоследствии накопились данные, что резкие годовые колебания численности свойственны и многим другим северным птицам, в том числе массовым видам куликов, воробьиных и пластинчатоклювых. Это было показано в тех или иных районах для *Clangula hyemalis*, *Pluvialis dominica*, *Phalaropus fulicarius*, *Calidris melanotos*, *C. minuta*, *C. mauri*, *Tringa erythropus*, *Acanthis flammea*, *Fringilla montifringilla* и др. (Fay, Cade, 1959; Кищинский, 1960, 1974; Малышевский, 1962; Holmes, 1966; Винокуров, 1971; Кондратьев, 1978; Lien et al., 1975; наши наблюдения). Бывает, что в одни годы данный вид в данной местности гнездится в изобилии, а в другие — совершенно отсутствует, или же встречаются лишь отдельные бродячие особи. Существенно, что во многих случаях такие колебания происходят не на периферии ареала этих птиц, а и в центральных частях области их гнездования.

* Мечением в стационарных условиях значительно легче доказать постоянство локальных популяций, чем их непостоянство, так как судьба особей, не вернувшихся к местам мечения, остается обычно неизвестной.

Амплитуда их может быть весьма велика — до 5—10-кратной. Это значительно выше, чем можно было бы объяснить естественной динамикой местных популяций. Такими большими бывают не только спады (что можно объяснять неудачным размножением и высокой смертностью в отдельные годы), но и локальные подъемы численности.

Причины этих колебаний часто могут быть поставлены в связь с локальными погодными или кормовыми условиями, но часто остаются совершенно неясными; может быть, иногда они связаны с ситуацией не в местах гнездования, а в областях миграций и зимовок.

Эти факты дают основание думать, что здесь происходят не только (и, может быть, не столько) истинные изменения численности популяций, но и их перераспределение в достаточно широких масштабах. Мы можем предположить, что для ряда северных птиц правилом является не существование сравнительно небольших и постоянных локальных популяций, а ежегодное «перемешивание» значительной части населения, возможно, в масштабах крупных географических популяций.

Приведем некоторые дополнительные примеры.

Соотношение самцов и самок в популяциях *Calidris melanotos* колеблется от 1:1 до 1:7 и в восточносибирских тундрах (Кишинский, 1974; Флинт, Томкович, 1978), и на Аляске (Holmes, 1966). При невысокой интенсивности размножения куликов такие колебания едва ли возможны в территориально консервативной популяции. На севере Аляски дутышей кольцевали в конце 1960-х гг. несколько лет, но до 1971 г. на гнездовье в этом месте не было повторно поймано ни одной птицы (S. F. MacLean, личное сообщение).

Показано (Schamel, Трасу, 1977), что у плосконосых плавунчиков к местам рождения возвращался в последующие годы лишь 1% молодых птиц, а к местам прошлого гнездования — 8% самцов и ни одной самки.

В некоторые годы розовые чайки у Береляха гнездятся в малом числе в немногочисленных, постоянных из года в год колониях; в другие годы — в очень большом количестве как в тех же постоянных, так и в многих создающихся только в данный год колониях (В. Е. Флинт, личное сообщение). В низовьях Колымы в 1912—1917 гг. И. Курин не нашел колоний розовых чаек в местах, где их в изобилии встречал в 1905 г. С. А. Бутурлин, а в 1959 г. — Е. П. Спангенберг.

Приведенные факты и соображения не нужно переоценивать. Строгие территориальные связи и постоянство локальных популяций доказаны мечением, например, для чернозобика на севере Аляски (Holmes, 1966), для *Cygnus columbianus* (Sladen, 1973), белого гуся, ряда популяций *Somateria mollissima* и некоторых морских колониальных птиц. Столь же строго они доказаны для многих видов птиц в умеренном поясе. В тропических аридных областях опять становится много «номадных» видов. Общеизвестные примеры — ткачики в Африке, утки и воробьиные в пустынных районах Австралии и др.

Территориальным связям и консерватизму у птиц посвящена обширная литература, в которой высказывались весьма различные взгляды. Связи птиц с территорией значительно усложнены вследствие их сезонных перемещений. Можно, однако, из совокупности всех данных сделать заключение, что в популяциях птиц существует как территориальное «ядро» в основном из более старых особей, возвращающихся в район рождения или прошлого гнездования, так и «надстрой-ка», в основном из молодых птиц, перемещающихся в более широких пределах. Особи, вернувшиеся к прежним местам, могут не загнестраниться и откочевать. Например, мечение взрослых (уже гнездившихся ранее) длиннохвостых поморников в Швеции показало, что птицы возвращались к местам прошлого гнездования даже через 4—7 лет и гнездились там в годы следующих пиков численности грызунов; в годы

депрессий часть их весной появлялась там же, но они не гнездились и вскоре исчезали (Andersson, 1975). Таким образом, хотя связи с определенной территорией у птиц сохранялись, налицо была фактическая смена мест летнего пребывания.

Вероятно, описываемые ежегодные «перемешивания» видового населения происходят не беспорядочно на любые расстояния, но главным образом в пределах ареалов географических популяций, связанных единством миграционных явлений. Иначе трудно себе представить, как поддерживается популяционная структура вида.

Соотношение «территориальной» и «номадной» частей популяций может быть чрезвычайно различным. Существенно, что у многих видов, в популяциях которых доминируют территориальные особи, образуются постоянные пары, а соотношение полов бывает близко к 1:1. Наоборот, у видов, для которых есть основания предполагать номадность, соотношение полов нередко несбалансировано, а брачные отношения основаны на разных формах полигинии или миксогамии. Это рассмотрено нами для *Calidris melanotos* и *Phalaropus fulicarius* (Кишинский, 1974; Kistchinski, 1975). Вероятно, это справедливо и для других плавунчиков (Höhn, 1967; Raner, 1972; Hilden, Vuolanto, 1972, и др.) и некоторых песочников (Pitelka et al., 1974). Номадность чаще встречается у видов с малой продолжительностью жизни (быстрый оборот популяции), чем у крупных и долго живущих птиц.

Интересно, что многие северные виды птиц, для которых вероятно номадность, трофически связаны с животными, численность которых сильно колеблется по годам или сезонам. Во-первых, это — миофаги. Во-вторых, сюда же относится группа птиц, питающихся беспозвоночными, обитающими в дернине и водоемах. Особенно важное место в их пище занимают двукрылые (во всех стадиях метаморфоза), обилие которых подвержено сильным флюктуациям во времени. Некоторые взаимоотношения в этих трофических цепях рассмотрены нами в специальной работе (Кишинский, 1978). В лесной полосе номадность свойственна ряду выюрковых птиц, питающихся семенами, урожай которых нестабильны. В целом, «номадный» тип популяционной организации можно рассматривать как один из путей адаптации к использованию флюктуирующих ресурсов в нестабильных экосистемах. Понятно, что он легче формируется в неустойчивых аридных и северных экосистемах, особенно в арктических тундрах. Наоборот, стабильные экосистемы благоприятствуют «территориальному» типу организации популяций.

О структуре области гнездования

Непостоянство внутриареального размещения во времени отражается и на пространственной структуре ареалов.

Изучая распространение птиц на Севере, мы убедились, что изучение, например, областей гнездования на основе недифференцированных летних встреч (а тем более на основе музейного материала) часто не отражает действительного положения дел и, прежде всего, для таких групп, как гусеобразные, кулики, чайки и совы. Необходимо базироваться на фактических гнездовых находках. Как уже сказано, в одной и той же местности вид может в одно лето гнездиться в изобилии, в другое — отсутствовать вообще, а в третье — регулярно встречаться, но не гнездиться. Массовое негнездование — хорошо известное явление для северных птиц. На периферии ареала эта нестабильность проявляется в форме неперидических пульсаций, на фоне которых происходят общие изменения границ ареалов. Отсюда вытекают следующие выводы, важные в методическом отношении.

Отсутствие вида при одногодичном, хотя бы и очень детально обследовании, еще не доказывает, что данная территория находится вне его ареала. Только серия отрицательных данных позволяет исключить эту местность из области нормального распространения вида.

Суммируя все имеющиеся сведения о гнездовых находках, мы получаем, так сказать, максимальную или общую область гнездования вида, включающую как места регулярного и нерегулярного гнездования, так и лежащие между ними территории, где данный вид не гнездится. Эта «общая область» превышает по площади пространства, реально занимаемые популяциями в каждой отдельно взятой год.

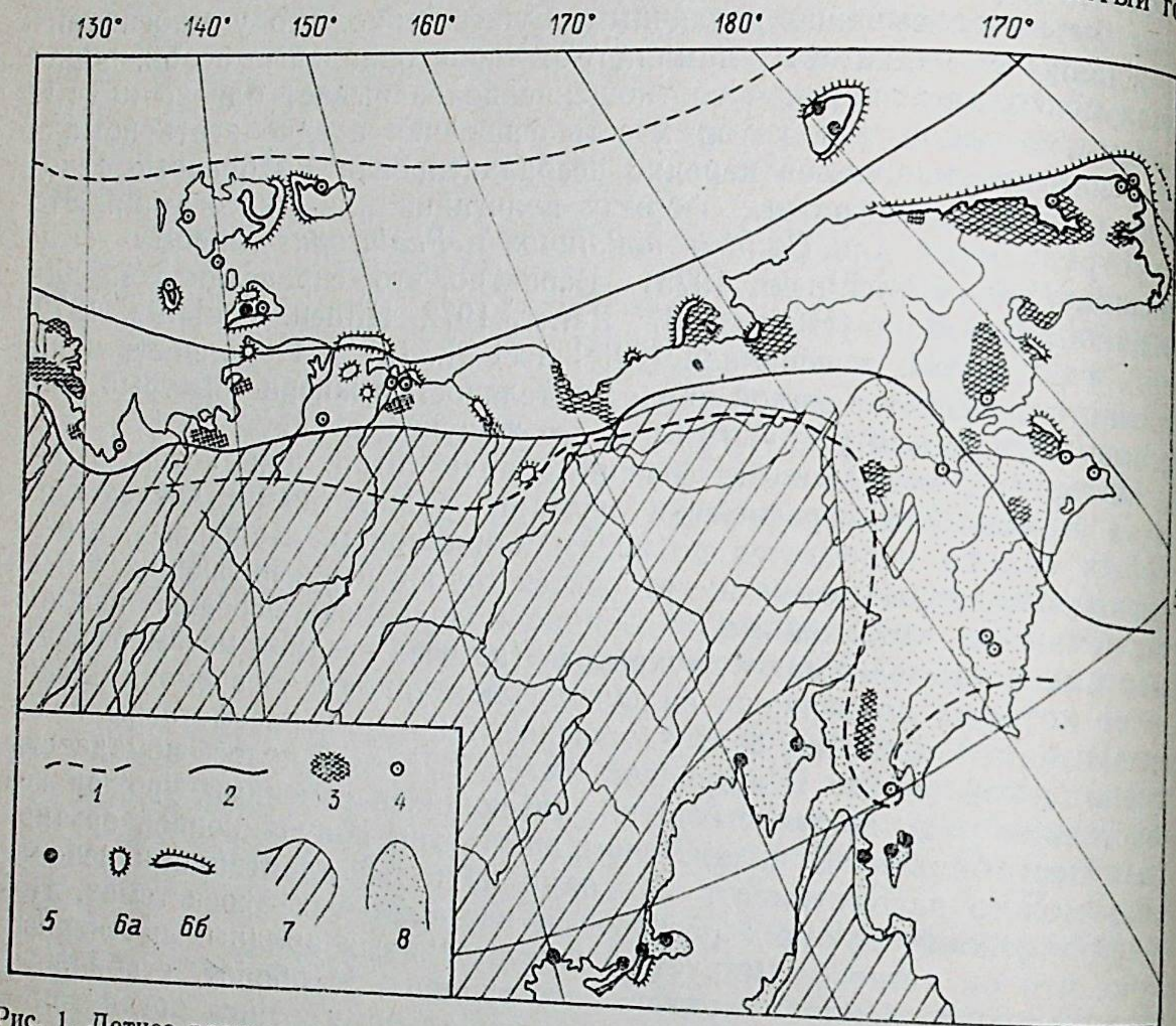


Рис. 1. Летнее распространение морянки (*Clangula hyemalis*) в северо-восточной Азии. Северная и южная границы; 1 — общей области гнездования, 2 — основной области гнездования, 3 — места, где морянка обычна на гнездовье; 4 — отдельные гнездовые находки вне этих мест; 5 — летние находки, позволяющие предполагать спорадическое гнездование; 6 — места скопления на ливне: а — на пресных водоемах, б — в прибрежной полосе морей; 7 — область лиственничных или каменноберезовых лесов и редколесий, 8 — область берингийской стланиковой лесотундры.

Для картографического оконтуривания этих областей мы соединяем крайние точки находок, руководствуясь ландшафтно-географическими критериями, с обязательным учетом отрицательных данных. Пункты гнездования, сильно удаленные от основной массы находок, мы отмечаем в качестве изолированных или спорадических гнездовий.

В пределах этих общих областей гнездования мы дифференцируем основные области гнездования, где вид гнездится более или менее регулярно и с относительно высокой численностью. Остальные территории рассматриваются как периферийные области нерегулярного или спорадического гнездования. Аналогичные соображения недавно были высказаны В. Б. Зиминым (1977). Он выделил целый ряд «концентрических» полос в периферийной области, рассматривая их, в первую очередь, как «географическую проекцию» определенных этапов расселения вида. Во многих случаях

это так, но нам хочется подчеркнуть другой аспект. Периферийная область нерегулярного гнездования — естественная часть ареала и тогда, когда ареал остается стабильным во времени, и в подавляющем большинстве случаев дело, видимо, так и обстоит. Эта периферийная зона, если брать ее в целом, может быть постоянной в пределах достаточно долгого времени. Она — естественный результат дисперсии независимо от того, расширяется ареал вида или нет.

Практическое применение такого подхода иллюстрируют рис. 1—2, составленные нами на основании всего имеющегося ныне материала.

Существенно, что в Субарктике и Арктике площади периферийных областей по отношению к общей, не столь уж большой площади областей гнездования, сравнительно велики. Они даже могут превышать площадь областей регулярного гнездования, хотя в последних обитает, разумеется, намного больше особей.

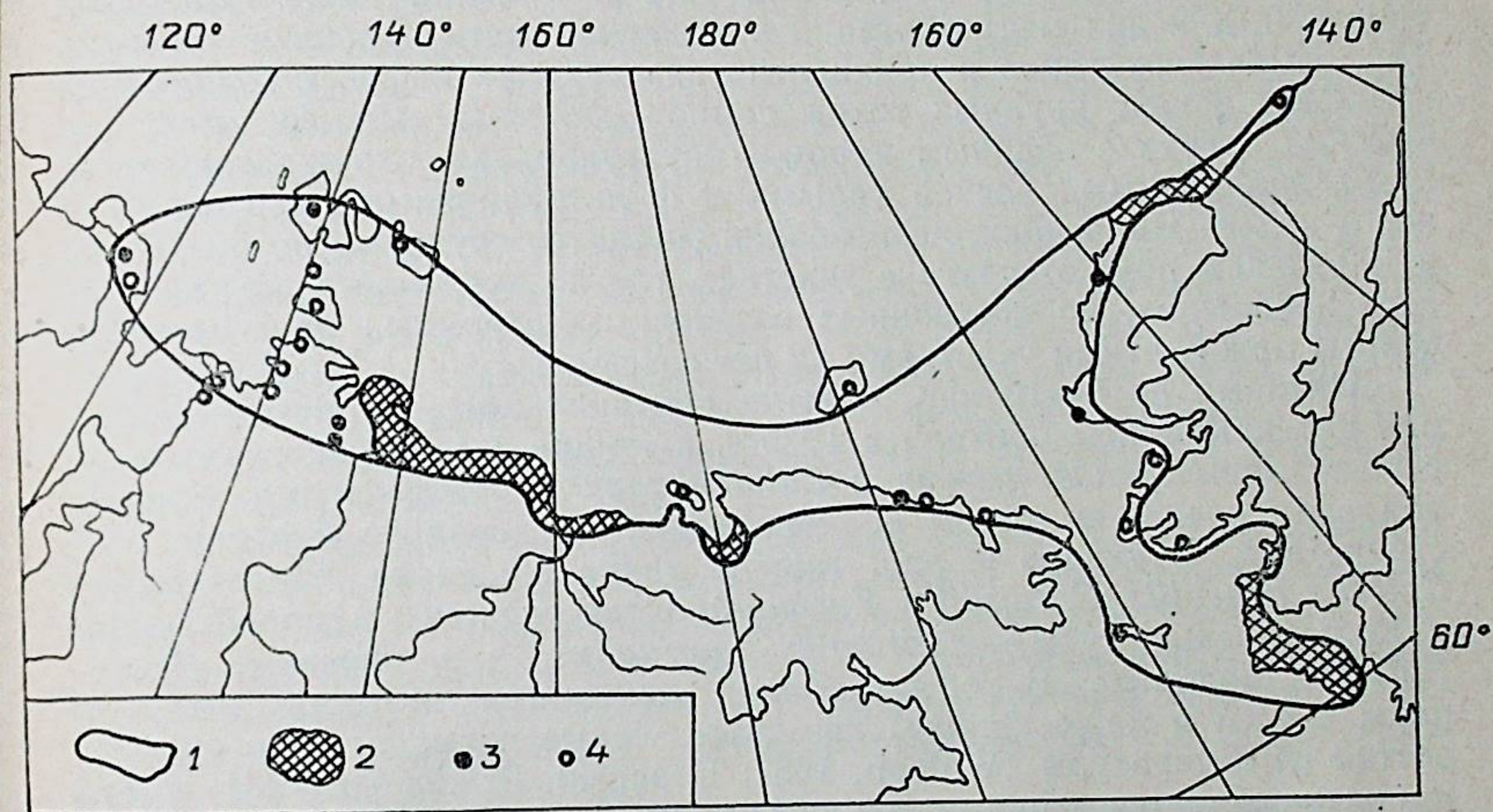


Рис. 2. Область гнездования очковой гаги (*Somateria fischeri*)

1 — границы общей области гнездования; 2 — основные области регулярного и обильного гнездования; 3 — отдельные гнездовые находки вне этих областей в разные годы; 4 — встречи на пресных водоемах в гнездовое время, но не доказывающие гнездования.

При изучении структуры ареалов важное место придается показателям численности особей. Однако в отношении птиц из изложенного следует, что применимость данных о плотности гнездовых популяций, собранных в каждом районе в течение одного сезона, ограничена вследствие возможности сильных локальных флюктуаций, не синхронных в разных местах. Поэтому при анализе структуры ареалов птиц вводить количественные градации плотности популяций можно лишь на основании многолетних данных, когда проявляются как сезонная динамика численности в результате разного рода миграций, так и пределы годовых колебаний.

В зоогеографии уже давно разработаны понятия об оптимуме и пессимуме ареала. Применение этих понятий к птицам чрезвычайно усложняется в связи с сезонными перемещениями последних. Развиваемые выше представления об основной и периферийной областях гнездования в какой-то мере соответствуют классической концепции о зонах оптимума и пессимума, но лишь в применении к определенному сезону и определенной фазе годового цикла популяций. В другие сезоны как географическая картина размещения, так и пространственная структура популяций могут кардинально перестраиваться.

Размещение видового населения в периферийной зоне неравномерно и спорадично, и большие пространства остаются вообще не заселенными. В основной же области гнездования размещение вида бывает как сравнительно равномерным, так и весьма неравномерным. Примером первой ситуации на Севере может служить, например, самый многочисленный вид тундры — лапландский подорожник. Сравнительно равномерно бывают распределены в пределах подходящих ландшафтов тулес, бурокрылая ржанка, длиннохвостый поморник, канадский журавль.

Бросающаяся в глаза неравномерность размещения других видов часто связана с их приуроченностью к узко локализованным биотопам, например, к лентам пойменных ивняков, береговым галечным косам устьям рек и т. п.; в пределах же своих биотопов популяции размещены сравнительно гомогенно. Однако для многих птиц характерна спонтанная неравномерность, пятнистость размещения даже в пределах типичных для них местообитаний в основной части гнездовой области. Так, самки турухтанов в прииндигирских тундрах концентрируются на гнездовье вокруг крупных токов самцов, которые располагаются на высоких буграх с ледяным ядром — «булгуннях», окруженных низинами, заливаемыми весной талыми и фильтрационными водами. Там же, в дельте Индигирки, чернозобики гнездятся группами по 5—10 пар в 100—300 м друг от друга в участках, где до конца лета сохраняется сеть небольших, но постоянных озерков; на огромных пространствах дельты между этими участками их нет совсем.

Пятнами по 5—10 пар, участки обитания которых соприкасались или перекрывались, обитали в 1970 г. в тундре северчукотского побережья *Limnodromus griseus* и *Calidris mauri*; между этими пятнами оба вида зачастую совсем не попадались на довольно больших пространствах. В тундре у зал. Креста такие же пятна образовывали *Calidris ruficollis*, *C. bairdii* и *Eurynorhynchus pygmaeus*; в горной тундре у Колючинской губы — *Eudromias morinellus*, а в низовьях Яны — *Pluvialis dominica*. В годы изобилия леммингов пятнами (пара от пары в 1 км и даже ближе) гнездятся белые совы; это хорошо известно из литературы (Watson, 1957; Uspenski, Priklonski, 1961; и др.) и подтверждается нашими наблюдениями. Можно было бы привести и другие примеры.

В большинстве этих случаев пятнистость размещения не находит простого объяснения биотопическими условиями, которые в заселенных «пятнах» и в незаселенных пространствах вокруг них могут быть похожи. Причина, видимо, заключается в особенностях популяционной организации — тенденции поддерживать эволюционно закрепленную оптимальную плотность населения и частоту контактов при любом количестве особей. Такая «ячеистая» пространственная структура популяции, состоящей из отдельных групп «знакомых» между собой особей, вероятно, нормальна для птиц при сравнительно низкой численности. Аналогичные данные приводят О. Калела (Kalela, 1954) и Н. Б. Бируля (1971).

Неравномерность размещения вида внутри области гнездования проявляется и в более крупных географических масштабах. Это, по видимому, обычное явление у птиц.

Иногда тип размещения внутри ареала постоянен из года в год, иногда же (например, у птиц, питающихся леммингами) места высокой численности меняются, и структура ареала, в принципе «пятнистая», принимает «переливающийся» характер.

Отдельные спорадические гнездовья и залеты

Помимо приведенных выше примеров выявления периферийных зон, стоит упомянуть еще некоторые случаи спорадических гнездова-

ний вдали от основной гнездовой области, наталкивающие на понимание того, как они формируются.

Белоклювая гагара загнездилась однажды на острове в Тауйской губе (Васьковский, 1956); белошей — на о. Амак (Mugie, 1959); шилохвость — на Земле Элмира (Maher, Nettleship, 1968); кулик-воробей — на косе Беляка в горле Колючинской губы (Кондратьев, 1978); краснозобик в 1962 и 1972 гг. — у м. Барроу на севере Аляски (Pitelka et al., 1974). Известен целый ряд случаев спорадического гнездования азиатских птиц на крайнем западе Аляски (Портенко, 1973; Кищинский, 1979), а чукотских форм — на о. Врангеля, лежащем вне их основного ареала (*Clangula hyemalis*, *Charadrius hiaticula*, *Eudromias morinellus*, *Acanthis flammea exilipes* и др.). В 1897 г. в море у о. Карагинского был добыт птенец гребенушки, едва начавший летать (Bagget-Hamilton, 1900). На Новосибирских островах в 1930—1950 гг. спорадически гнезвился чирок-клокотун (Рутилевский, 1957). Известны попытки спорадического гнездования белых гусей в последние 20 лет в приколымских тундрах, на о. Айон и у побережий Чукотского полуострова.

Такие попытки могут возникать на путях весенних миграций как до достижения основной области гнездования, так и при «перелете» через эту область и далее. Залеты за пределы ареала, особенно весенние и раннелетние — обычное явление у птиц. Предлагается даже выделять области регулярных залетов в качестве особых подразделений периферийной зоны ареала (Носков, 1976; Зимин, 1977). По нашим исследованиям на северо-востоке Азии, «полосы» регулярных залетов хорошо просматриваются у многих птиц, в первую очередь, у гусеобразных. Многие азиатские птицы регулярно залетают на Алеутские острова (Byrd et al., 1974, 1978).

Эти залеты могут рассматриваться как первый шаг к расширению ареала, но в подавляющем большинстве случаев, по-видимому, они все же не приводят к закреплению вида на новых местах. Основным препятствием к тому нам представляются не физические преграды в виде гор и проливов, а «биоценотический барьер», который встречают вселенцы в виде местных видов, лучше адаптированных к местным условиям и более многочисленных.

По-видимому, один из обычных путей попадания в новые области — присоединение к мигрирующим стаям птиц экологически близкого вида, имеющего иные пути пролета. Так, появление молодых дутышей на пролете на тихоокеанских побережьях СССР и в Японии может объясняться увлечением их по путям молодых острохвостых песочников, с которыми они осенью порой образуют общие стаи. Добычу весной в бухте Провидения двух крякв, окольцованных в канадских прериях (Dzubin, 1962), можно объяснить увлечением их на пролете стаями шилохвостей, мигрирующих из Америки на гнездовья на северо-восток Сибири. На о. Врангеля весной изредка появляются вместе со стаями белых гусей канадские казарки *Branta canadensis minima* (Е. В. Сыроечковский, личное сообщение).

Приведенные примеры касаются в основном очень дальних случаев спорадического гнездования и залетов. Это крайние проявления нормальных процессов, характерных для периферийной части ареала, по-видимому, не являющиеся первым этапом его расширения.

Общие изменения ареалов

На фоне описанных спонтанных пульсаций и переселений происходят многолетние изменения границ ареалов, связанные с многолетними климатическими колебаниями и изменениями гидрологического режима океанов. Для атлантического сектора Субарктики и Арктики, например, в обширной литературе хорошо документированы изменения

ареалов птиц, связанные с потеплением северных широт в 1920-1960 гг. и его климатическими последствиями.

Изучая динамику ареалов, чрезвычайно важно отличать истинно прогрессирующие их изменения от пульсационных процессов, нормальных происходящих в периферийной зоне. Это подчеркивал, например, Кумари (Kumari, 1970). Для этого необходимо располагать данными за значительный период.

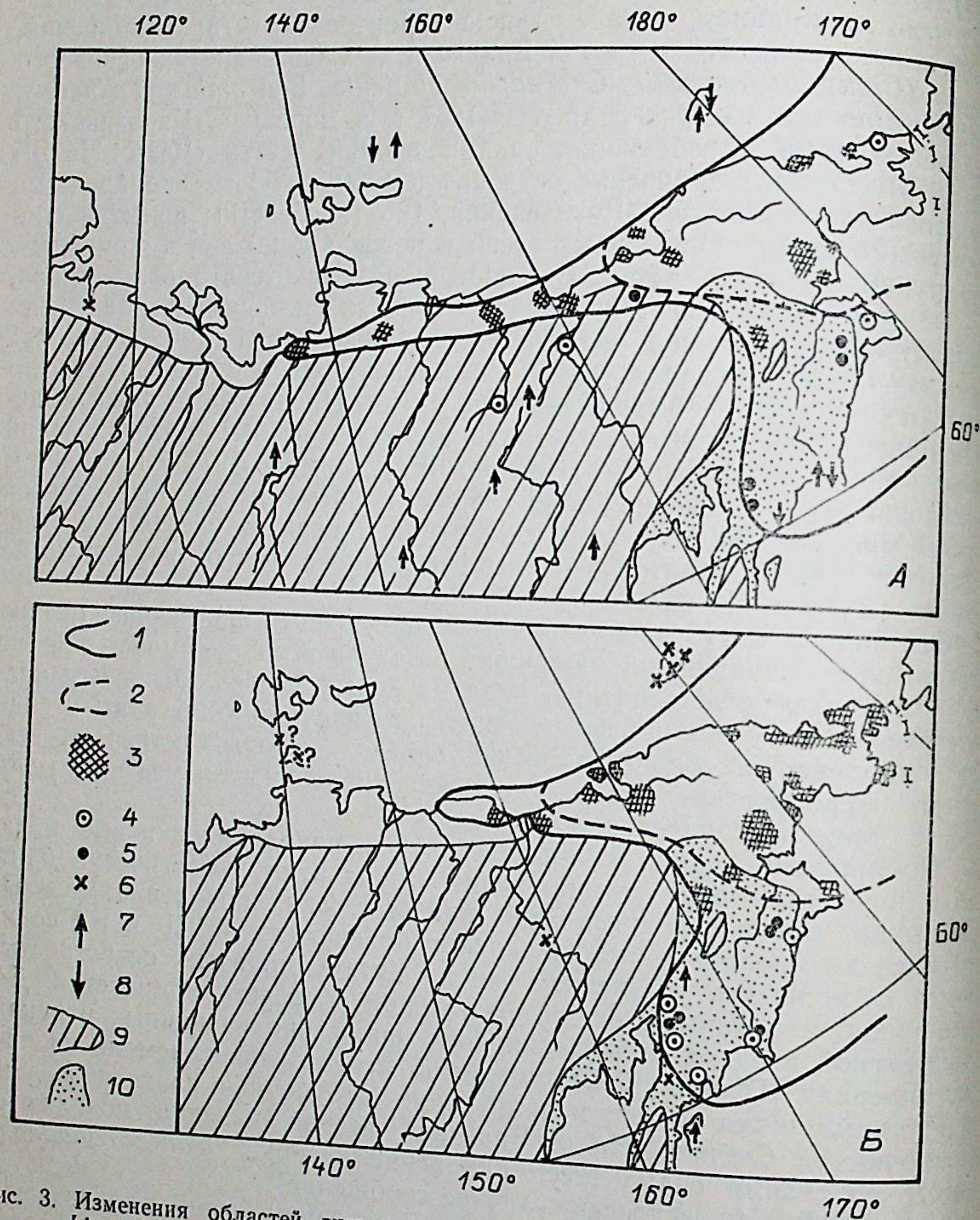


Рис. 3. Изменения областей гнездования американского бекасовидного веретенника *Limnodromus griseus* (А) и канадского журавля *Grus canadensis* (Б).
 1 — современные области гнездования; 2 — вероятные границы областей гнездования до 1920-х гг.; 3 — места, где данный вид сейчас обитает на гнездовье; 4 — отдельные гнездовые находки вне этих мест; 5 — летние встречи, указывающие на вероятное гнездование; 6 — летние встречи негнездящихся птиц (знак вопроса — если есть сомнения в определении вида). Встречи во время миграций; 7 — весной, 8 — осенью; 9 — область лиственных или каменноберезовых лесов и редколесий, 10 — область берингийской стланиковой лесотундры.

Ареалы ряда северных птиц претерпели большие изменения под влиянием антропогенных факторов, действовавших как в областях гнездования, так и в местах зимовок и пролетов. Общеизвестны уже примеры — истории эскимосского кроншнепа и белого гуся. Приведем еще некоторые.

В последние 20—25 лет резко снизилась численность многих водоплавающих птиц на северо-востоке Азии, пожалуй, в наибольшей степени — чирка-клоктуна. Вероятно, это уже привело к сокращению периферийной части области его гнездования. Если в 1930-е годы эта утка была обычна в чаунской тундре (Портенко, 1972), а в 1940-х гг. спорадически гнездилась на Новосибирских островах (Рутилевский, 1957), то теперь она не встречается ни в низовьях рек Чаунской низменности, ни даже в дельте Индигирки.

Область летнего пребывания якутской популяции стерха во второй половине XIX в. включала, помимо современной, низменности центральной Якутии, низовья Колымы и северное Забайкалье, впрочем, гнездование в этих местах так и не было доказано.

Бурокрылая ржанка подвида *Pluvialis dominica dominica* Müll., в конце XIX в. обитавшая в Анадырском хребте, на Чукотском полуострове и западе Аляски (Bent, 1927; Портенко, 1939, 1972), гнездится теперь лишь в северных и внутренних частях Аляски и далее к востоку. В перечисленных выше областях ее место занял сибирский подвид *P. d. fulva* (Gm.) (Gabrielson, Lincoln, 1959; наши данные).

Во всех этих случаях важную роль сыграла, как можно думать, антропогенная деградация мест пролетных остановок и зимовок. Не обнаруживает прямой связи с деятельностью человека расселение в последние десятилетия *Grus canadensis* и *Limnodromus griseus* в Восточной Азии (рис. 3).

Знакомство с образом жизни этих птиц позволяет нам утверждать, что необнаружение их в 1900—1930 гг. С. А. Бутурлиным, И. Куринным и Н. М. Михелем в дельте Колымы и западнее, а в 1930-х гг. рядом лиц в бассейне Пенжины свидетельствуют о том, что их в те годы там и не было. Пропустить их при мало-мальски детальном обследовании невозможно. Сейчас *Grus canadensis* гнездится к западу до Алазеи, а *Limnodromus griseus* — по крайней мере до Яны. На юг оба они распространились до южных пределов Коряцкого нагорья.

В последнее время продвигается на северо-восток чирок-трескунок. Если в 1930-е гг. он лишь изредка залетал в верхнее течение Колымы (Дементьев, Шохин, 1939), то сейчас нередок там на гнездовье (Назаров, 1971); начиная с 1970 г., отмечаются почти ежегодные залеты даже на Алеутские острова (Byrd et al., 1974).

В последних трех случаях не обнаруживается связи расселения с антропогенными факторами, действующими там, куда птицы расселяются. Однако первичной причиной расселения является увеличение общей численности вида в прежнем основном ареале, а оно вполне может быть связано с антропогенными причинами, пока нам неизвестными.

Существенно, что эти быстрые расселения прослежены пока только на протяжении десятилетий; впоследствии они могут оказаться лишь «трансгрессивной фазой» пульсаций с очень длительным периодом.

Еще ряд случаев естественных расселений северных птиц (как современных, так и несколько более ранних) известен из литературы (Nørgaard, 1963; Портенко, 1974; Кишинский, 1979; и др.). Анализ их показывает, что, несмотря на постоянно происходящие у многих видов птиц выселения и спорадические гнездования, действительные изменения ареалов сравнительно редки. Известные случаи таких быстрых изменений не «подрывают» основ орнитогеографии, но лишь заставляют тщательнее относиться к трактовке фактов и глубже анализировать динамичность современного распространения птиц.

Мы полагаем, что рассмотренные нами особенности распространения птиц в той или иной мере справедливы повсеместно. Однако в молодых, довольно однородных и еще не вполне «устоявшихся» северных биотомах, особенно в тундрах, динамичность размещения птиц проя-

ляется сильнее, а попытки расселения более интенсивны, чем в более стабильных и сложных биомах умеренной полосы. В аридных областях колебания границ ареалов и внутриареального размещения, как известно, вновь становятся велики.

ЛИТЕРАТУРА

- Бируля Н. Б. О структуре зооэкологических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1971, 76, вып. 6, с. 5—21.
- Васильковский А. П. Новые орнитологические находки на северном побережье Охотского моря. — Зоол. ж., 1956, 35, 7, с. 1051—1058.
- Винокуров А. А. Фауна позвоночных животных района Таймырского стационар (Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 212—231.
- (Галушин В. М.) Galushin V. M. Synchronous fluctuations in populations of some raptors and their prey. — Ibis, 1974, 116, 2, p. 127—134.
- Дементьев Г. П., Шохин А. Н. К авифауне верховьев р. Колымы — Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та, 5, 1939, с. 43—52.
- Зимин В. Б. О структуре периферийной зоны ареала у птиц. — VII Всесоюз. орнитол. конф. Тез. докл., 1, Киев, 1977, с. 62—63.
- Кищинский А. А. К фауне и экологии птиц Терiberского района Мурманской области. — Тр. Кандалакшк. гос. заповедн., 2, 1960, с. 122—212.
- Кищинский А. А. Биология и поведение кулика-дутьша в восточносибирских тундрах. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1974, 79, 1, с. 73—88.
- (Кищинский А. А.) Kistchinski A. A. Breeding biology and behaviour of the Green Phalarope *Phalaropus fulicarius* in East Siberia. — Ibis, 1975, 117, 4, p. 285—301.
- Кищинский А. А. Трофические взаимоотношения птиц и некоторых беспозвоночных в тундровых экосистемах. — Журн. общ. биол., 1978, 39, 2, с. 212—226.
- Кищинский А. А. Птицы и вопрос о берингийском соединении материков. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1979, 84, 1, с. 5—12.
- Кондратьев А. Я. Птицы побережий Колючинской губы и о. Колючин. — В кн.: Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР. М., 1978, с. 113—191.
- (Кумари Э. В.) Kumari E. Changes in the bird-fauna of the Matsalu Bay during the last 100 years. — Ornis Fennica, 1970, 47, 2, p. 45—51.
- Мальшевский Р. И. Летние наблюдения над птицами Терского берега Белого моря. — Орнитология, 1962, 5, с. 13—27.
- Назаров Ю. Н. К фауне птиц юго-запада Магаданской области. — Тр. Сев.-вост. компл. н.-и. ин-та ДВНЦ АН СССР, 42, Магадан, 1971, с. 64—66.
- Носков Г. А. Некоторые особенности вида у птиц. — Матер. 2-го Всесоюзн. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1976, с. 94—96.
- Портенко Л. А. Фауна Анадырского края. Птицы. Часть I. — Тр. н.-и. ин-та полярн. землед., животн. и промысл. хоз-ва, сер. «Промысл. хоз-во», 5, Л., 1939, с. 1—211.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. I. Л., 1972, 423 с., 2, Л., 1973, 323 с.
- Портенко Л. А. Изменчивость ареалов птиц. — Орнитология, 1974, 11, с. 143—149.
- Рутилевский Г. Л. Распространение чирка-клоктуна *Anas formosa* Georgi на Новосибирских островах. — Проблемы Арктики, 1957, 1, с. 165—170.
- (Успенский С. М., Приклонский С. Г.) Uspenski S. M., Priklonski S. G. Zur Biologie der Schnee-Eule in Nordostsibirien. — Falke, 1961, 8, S. 403—407.
- Флинт В. Е., Томкович П. С. Сравнительно-экологический очерк кулика-дутьша и острохвостого песочника. — Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та, 17, М., 1978, с. 73—118.
- Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. — Зоол. ж., 1934, 13, 4, с. 664—700.
- Andersson M. Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). — J. Anim. Ecol., 1975, 44, 4, p. 537—559.
- Barret-Hamilton G. E. Notes on the birds observed during three visits to Kamtchatka in 1896 and 1897. — Ibis, 1900, ser. 7, 6, p. 271—298.
- Bent A. C. Life histories of North American shore birds. Order Limicolae (Part I). — U. S. Nat. Mus. Bull., 142, 1927, p. 1—420.
- Byrd G. V., Gibson D. D., Johnson D. L. The birds of Adak Island, Alaska. — Condor, 1974, 76, 3, p. 288—300.
- Byrd G. V., Trapp J. L., Gibson D. D. New information of Asiatic birds in the Aleutian Islands, Alaska. — Condor, 1978, 80, 3, p. 309—315.
- Dzubin A. Saskatchewan banded Mallard recovered in Eastern Siberia. — Bird-Banding, 1962, 33, 3, p. 152—153.
- Fay F. N., Cade T. J. An ecological analysis of the avifauna of St. Lawrence Island, Alaska. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1959, 63, 2, p. 73—150.
- Gabrielson I. N., Lincoln F. C. The birds of Alaska. Harrisburg — Washington, 1959, 922 p.
- Hildén O., Vuolanto S. Breeding biology of the Red-necked Phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland. — Ornis Fennica, 1972, 49, 3—4, p. 57—85.
- Höhn O. Observations on the breeding biology of Wilson's Phalarope (*Steganopus tricolor*) in Central Alberta. — Auk, 1967, 84, 2, p. 220—244.
- Holmes R. T. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the Red-backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska. — Condor, 1966, 68, 1, p. 3—46.
- Kalela O. Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als Populationsökologischer Faktor. — Ann. Zool. Soc. «Vanamo», 1954, 16, 2, S. 1—48.
- Lien L., Østbye E., Hagen A., Skar H.-J., Svalastog D. Density variations of bird populations in high mountain habitats Hardangervidda. — Ecol. Stud., 17, 1975, p. 105—110.
- Maher W. J., Nettleship D. N. The pintail (*Anas acuta*) breeding at latitude 82° N, on Ellesmere Island, N. W. T., Canada. — Auk, 1968, 85, 3, p. 320—321.
- Murie O. J. Fauna of the Aleutian Islands and Alaska Peninsula. — North Amer. Fauna, 61, 1959, p. 1—364.
- Norrevang A. Considerations on avifaunal connections across the orth Atlantic. — Dansk Ornith. Foren. Tidsskr., 1963, 57, 2, p. 99—109.
- Pitelka F. A., Holmes R. T., MacLean S. F. Jr. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. — Amer. Zool., 1974, 14, 1, p. 185—204.
- Raner L. Förekommer polyandri hos smalnäbbad simsnäppa (*Phalaropus lobatus*) och svartsnäppa (*Tringa erythropus*)? — Fauna och Flora, 1972, 67, 2, p. 135—138.
- Schamel D., Tracy D. Polyandry, replacement clutches, and site tenacity in the Red Phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow, Alaska. — Bird-Banding, 1977, 48, 4, p. 314—324.
- Sladen W. J. L. A continental study of Whistling Swans using neck collars. — Wildfowl, 24, 1973, p. 8—14.
- Watson A. The behaviour, breeding, and food-ecology of the Snowy Owl *Nyctea scandiaca*. — Ibis, 1957, 99, 3, p. 419—462.

В. А. Нечаев

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПУХОВЫХ ПТЕНЦАХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Приводимые ниже первые описания пуховых птенцов сделаны по материалам, собранным автором на Сахалине в 1971—1978 гг. (хранятся в коллекции Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра Академии наук СССР).

Японский жаворонок — *Alauda japonica* Temminck et Schlegel, 7 экз.

Густой пух (желтовато-белый в основании и у вершины, белый посередине) на надглазничных (длина 5—6 мм), затылочной (6—7 мм), плечевых (14—16 мм), локтевых (7—8 мм), спинной (10—12 мм) и бедренных (8—10 мм) птерилиях. Короткие рудиментарные пушинки на кистях. Окраска кожи тела, ног и когтей бледно-розовая. Клюв темно-серый, яйцевой зуб серый. Складки в углах рта, язык и ротовая полость желтые. На языке 3 округлых черных пятна; по одному пятну на нижней стороне надклювья и верхней стороне подклювья.

Зеленоголовая трясогузка — *Motacilla taiwana* (Swinhoe), 9 экз.

Золотисто-серое в основании и серое в вершинной части оперение на веках (длина 1—2 мм), над глазами (6—8 мм), на затылке (8—9 мм), спине (8—10 мм), плечах (10—12 мм) и предплечьях (5—6 мм); есть рудиментарная копчиковая птерилия. Кожа и ноги розовые, когти светлые. Надклювье серовато-розовое, подклювье желтоватое. Яйцевой зуб серый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость оранжево-желтая, язык розовато-желтый.

Большеклювая ворона — *Corvus macrorhynchos japonensis* Bonaparte.

В отличие от описанных ранее птенцов *C. m. intermedius* (Ticehurst, 1926) и *C. m. mandshuricus* (Нейфельдт, 1972) у всех осмотренных в одном гнезде 5 экз. островной формы обнаружены редкие, очень короткие (до 1 мм) одиночные серые пушинки на предплечьях, кистях и копчике, а также 4 пары более длинных (от менее 1 до 3 мм) в средней части спины. Для решения вопроса, имеет ли здесь место внутривидовая географическая или индивидуальная изменчивость, понадобится изучение массового материала из разных частей ареала. Кожа птенца серовато-розовая с незначительным потемнением на верхней стороне тела, такого же цвета ноги; когти и клюв серые; яйцевой зуб белый. Складки в углах рта светло-малиновые. Ротовая полость и язык малиново-красные.

Пятнистый сверчок — *Locustella lanceolata* (Temminck), 7 экз.

Серый пух на надглазничных (длина 5—7 мм), затылочной (5—7 мм), плечевых (8—10 мм) и спинной (7—9 мм) птерилиях. Кожа розовая. Ноги желтовато-розовые, когти бледно-желтые. Клюв желтоватый с потемнением на вершине надклювья, яйцевой зуб розовато-желтый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость желтая, такого же цвета язык с двумя черными точками у основания.

Бледноногая пеночка — *Phylloscopus tenellipes* Swinhoe, 5 экз.

Темно-серый пух располагается над глазами (длина 5—7 мм), на затылке (8—9 мм) и плечах (6—7 мм). Цвет кожи и ног бледно-розовый, когти серые. Клюв желтовато-серый, яйцевой зуб желтоватый. Складки в углах рта, ротовая полость и язык светло-желтые.

Корольковая пеночка — *Phylloscopus proregulus proregulus* (Pallas), 10 экз.

Темно-серый пух вырастает над глазами (длина 4—5 мм) и на затылке (5—6 мм). Окраска кожи и ног желтовато-розовая, когти светло-желтые. Клюв желтовато-серый, яйцевой зуб светло-желтый. Складки в углах рта желтые. Ротовая полость и язык такого же цвета.

Японская мухоловка — *Ficedula narcissina narcissina* (Temminck), 13 экз.

Серый пух на надглазничных (длина 5—7 мм), затылочной (5—8 мм), плечевых (5—8 мм), локтевых (2—3 мм) и спинной (5—8 мм) птерилиях, а у 6 птенцов из одного гнезда отмечен и на веках (до 3 мм). Кожа розовато-желтая. Ноги розовые, когти бледно-розовые. Клюв серовато-розовый, яйцевой зуб серый. Складки в углах рта бледно-желтые. Ротовая полость и язык желтые.

Мухоловка-мугимаки — *Ficedula mugimaki* (Temminck), 5 экз.

Черный пух на веках (длина 1—2 мм), над глазами (8—10 мм), на затылке (12—15 мм), плечах (8—10 мм) и спине (10—12 мм). Отмечены рудиментарные локтевые и копчиковая птерилии. Цвет кожи и ног желтовато-розовый, яйцевой зуб серый. Когти желтые. Клюв серовато-желтый с потемнением на вершине. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык желтые.

Японская зарянка — *Erithacus akahige akahige* (Temminck), 8 экз.

Густой темно-серый пух размещен на следующих птерилиях: надглазничных (длина 8—16 мм), затылочной (10—17 мм), спинной (10—15 мм) и плечевых (9—11 мм), а у 1 птенца обнаружен также на локтевых. Кожа бледно-розовая, ноги розовато-желтые, когти желтые. Клюв розовато-желтый, яйцевой зуб белый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык оранжево-желтые.

Синий соловей — *Luscinia cyane bochaiensis* (Shulpin), 13 экз.

Темно-серый пух занимает следующие птерилии: надглазничные (длина 8—10 мм), затылочную (10—14 мм), плечевые (10—14 мм) и спинную (12—16 мм). У одного из осмотренных птенцов обнаружен короткий пух на копчике. Окраска кожи и ног желтовато-розовая, когти светло-желтые. Клюв желтовато-серый, яйцевой зуб серый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык оранжево-желтые.

Соловей-свистун — *Luscinia sibilans* (Swinhoe), 8 экз.

Темно-серое опушение над глазами (длина 7—9 мм), на затылке (8—10 мм), спине (12—15 мм) и плечах (12—14 мм), у 1 птенца отмечена рудиментарная локтевая птерилия. Кожа оранжево-желтая, ног желтовато-розовые, когти светло-желтые. Клюв желтовато-розовый, сероватый у вершины надклювья. Яйцевой зуб серовато-белый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык оранжево-желтые.

Золотистый дрозд — *Turdus chrysolaus* Temminck, 4 экз.

Желтоватый пух размещен над глазами (длина 10—12 мм), на затылке (11—13 мм), плечах (10—14 мм), предплечьях (8—10 мм), спине (15—17 мм); отмечена рудиментарная кистевая птерилия. Цвета кожи и ног желтовато-розовый, когти серые. Клюв серовато-розовый, яйцевой зуб белый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык желтые, последний на конце красноватый.

Уссурийский снегирь — *Pyrrhula griseiventris rosacea* Seeborn, 4 экз.

Темно-серый пух размещен над глазами (длина 7—9 мм), на затылке (10—11 мм), спине (10—12 мм), плечах (12—15 мм), предплечьях (10—11 мм), бедрах (8—10 мм), голенях (2—3 мм) и по бокам брюшка (4—5 мм). Кожа розовато-красная, ноги светло-розовые, когти желтовато-белые. Надклювье желтое с темной вершиной, подклювье желтовато-серое, яйцевой зуб белый. Складки в углах рта светло-желтые с малиновыми каемками. Ротовая полость малиновая. Язык красновато-малиновый.

Овсянка-ремез* — *Emberiza rustica* Pallas, 11 экз.

Серый пух на надглазничных (длина 10—11 мм), затылочной (9—10 мм), плечевых (10—11 мм), локтевых (8—9 мм), спинной (9—10 мм), бедренных (7—8 мм), голенных (1—2 мм), брюшных (1—2 мм) и рудиментарной копчиковой (до 1 мм) птерилиях. У 1 птенца опушение слабо выражено на правой стороне брюшка и отсутствует на левой. Кожа розоватая, ноги светло-розовые, когти серые. Вершина клюва серая, основание, включая ноздри, бледно-розовое. Яйцевой зуб серый. Складки в углах рта светло-желтые. Ротовая полость и язык розовато-малиновые.

ЛИТЕРАТУРА

- Нейфельд И. А. Ювенильные признаки воробьиных птиц (Passeriformes) и возможности их использования в систематике. — Зоол. ж., 1972, 51, 12, с. 1836—1845.
- Ticehurst C. B. On the down plumage of some Indian birds. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1926, 31, 2, p. 368—378.

* Здесь не могли быть учтены данные статьи Т. А. Рымкевич «Материалы по экологии овсянки-ремеза (*Emberiza rustica* Pall.) в Ленинградской области», опубликованной в 1979 г. (Вестник ЛГУ, № 3, Биология, вып. 1, с. 37—47) уже после сдачи в печать настоящей работы.

С. В. Винтер, Е. П. Соколов

МАЛЫЙ СКВОРЕЦ, *STURNIA STURNINA* (PALL.) В СРЕДНЕМ ПРИАМУРЬЕ

Малый скворец, *Sturnia sturnina* (Pall.) — представитель китайского типа фауны, распространенный в низменных и равнинных районах лесостепи и прилегающей узкой зоне широколиственных лесов Дальнего Востока. По разреженным пойменным лесам вид местами проникает в зоны хвойно-широколиственных лесов и степи Восточной Азии. На гнездовье малый скворец связан с островками или разреженными опушками широколиственных лесов, соседствующими с открытыми пространствами.

Авифаунистические исследования, проведенные в 1974—1976 гг. и в 1978 г. на низменном междуречье Буреи и Урилы, от Дальневосточной железной дороги на севере до р. Амур на юге, позволили собрать ряд новых данных о гнездовании малого скворца, биология которого в СССР изучена крайне слабо. В литературе имеются лишь краткие сведения о гнездовании этого вида в Нижнем и Среднем Приамурье (Рашкевич, 1965; Ефремов, Панькин, 1977). До сих пор не описаны пуховые птенцы; данные об их развитии фрагментарны (Рашкевич, 1965) и требуют дополнений; почти нет сведений о питании, врагах, паразитах, численности вида в пределах ареала.

Преобладающий ландшафт на Буреинско-Хинганской низменности — обширные переувлажненные луга и травяные болота, чередующиеся с островами разреженных лесов, площадью 0.5—10.0 га. Малый скворец занимал для гнездования обе группы лесных биотопов низменности: леса первой и второй надпойменных террас, включающие биотопы осиново-белоберезовых и дубово-черноберезовых лесов, и леса поймы Амура и Буреи, с биотопами ивовых и ильмово-черемуховых лесов. Роль пойменных лесов в сложении растительного покрова низменности незначительна, поэтому охарактеризуем лишь леса надпойменных террас. Редкий древостой лесов первой террасы представлен осиною Давида (*Populus davidiana*), плосколистной березой (*Betula platyphylla*), ивами козьею или Радде (*Salix carnea*, *S. raddeana*). Слабо выраженный подлесок состоит из отдельных или разбросанных небольшими группами кустарниковых ив; травяной ярус — злаково-разнотравный луг. Значительно более плотные древостои второй террасы состоят в первом ярусе из дуба монгольского (*Quercus mongolica*), березы даурской (*Betula dahurica*), реже осины Давида, липы амурской (*Tilia amurensis*), березы плосколистной, клена мелколистного (*Acer mono*). Слабо выраженный второй ярус представлен подростом берез названных видов, мелколистным кленом, ивой Радде; в подлеске доминируют лещина разнолистная (*Corylus heterophylla*) и леспедеца двухцветная (*Lespedeza bicolor*), кустарниковые ивы. В травяном ярусе — остепненный бобово-злаково-разнотравный луг.

На учетных площадках (35.8 га), где были представлены все лесные биотопы низменности, средняя плотность малого скворца в упомянутые сезоны составила 2.91 пар/10 га. В целом плотность вида в низменности неравномерна даже в одних биотопах. Так, в 1978 г. в дубово-черноберезовых лесных островках (удаленных лишь на 0.5 км) площадью 13.6 и 4.0 га, гнездились соответственно 8 и 1 пары.

Особь малого скворца составили 1.98% населения птиц лесопоймы и 3.04% — лесов надпойменных террас, занимая по плотности соответственно 17 и 11 места в этих группах биотопов.

В пойменных лесах с малым скворцом соседствуют многочисленные *Emberiza spodocephala**, *Zanthopygia zanthopygia*, *Spodiopsar cineraceus*, *Chloris sinica*, *Phragmaticola aedon*, *Streptopelia orientalis*, *Pericrocotus divaricatus*, *Turdus hortulorum*, обычные — *Sitta europaea*, *Alseonax latirostris*, *Cuculus canorus*, *Parus palustris*, *P. minor*, *Zosterops erythropleura*, *Cyanopica cyanus*, *Parus cyanus*, *Calliope calliope*, *Corvus corone*, *Dendrocopos minor*, *Oriolus chinensis*, *Uragus sibiricus*, *Lanius cristatus*.

В лесах надпойменных террас по соседству с малым скворцом гнездятся многочисленные *Spodiopsar cineraceus*, *Phragmaticola aedon*, *Emberiza spodocephala*, *Locustella fasciolata*, *Streptopelia orientalis*, *Lanius cristatus*, обычные — *Sitta europaea*, *Cuculus canorus*, *Parus minor*, *Anthus hodgsoni*, *Calliope calliope*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Corvus corone*, *Eophona migratoria*, *Zanthopygia zanthopygia*, *Chloris sinica*, *Dendrocopos minor*, *Pica pica*, *Oriolus chinensis*, *Pericrocotus divaricatus*, *Cuculus micropterus*.

Одиночные птицы и стайки малых скворцов у г. Благовещенска и устья р. Бурей в 1967, 1970 и 1971 гг. встречены 20—30 IV (Ефремов, Панькин, 1977). Наши и другие данные (Пржевальский, 1870; Спангенберг, 1954; Рашкевич, 1965; Кистяковский, Смогоржевский, 1973) свидетельствуют о более позднем и дружном появлении большинства особей на гнездовьях в других участках ареала. Прилет этого вида на Бурейско-Хинганской низменности проходил в конце второй — начале третьей декады мая: первые птицы в 1975 г. отмечены 19, в 1976 — 17, в 1978 — 24 V.

Около недели после прилета малые скворцы держатся стайками, часто вместе с серыми скворцами. Часть пар, вероятно, образуется еще на пролете и они заметны в первых стайках; в конце мая большинство птиц держится в парах.

Занятие гнездовых участков отмечено сразу после прилета. Так, 19 V 1975 г. (день прилета) пара беспокоилась у дупла, а 22 V наблюдали процесс занятия дупла: пара осматривала дупло в сухой осине, затем самец подолгу пел у летка, периодически посещая дупло. Через несколько часов обе птицы время от времени забирались в него (вначале самец, за ним — самка) и самка выглядывала из летка.

Гнезда ($n=23$) были расположены у опушек и полян лесов или на одиночных деревьях; минимальное расстояние между ними — 50—80 м. На монгольском дубе найдены 12 гнезд, на осине Давида — 6, иве Радде — 3 и плосколистной березе — 2; высота их над землей — 1.2—8.0 м, в среднем — 3.8 м. В 11 случаях птицы занимали естественные дупла, в 2 — ниши в стволах (рис. 1), в 10 — дупла белоспинных дятлов (*Dendrocopos leucotos*). Размеры дупел ($n=12$): глубина от нижнего края летка — 10—40 см, в среднем — 20 см; диаметр дупла — 7—13 см (в одном случае — 20 см), в среднем — 9.9 см. Леток в 18 гнездах был округлым, размером ($n=12$) — 3.0—7.0×5.5—8.0 см (в среднем — 5.5×6.7 см), в 5 — щелевидным; размеры в трех из них — 4.0—7.0×30.0—45.0 см (в среднем — 5.3×38.0 см). Гнездо состоит

из сухих стеблей и листьев злаков, осок и иногда выстилается небольшим количеством перьев 3—5 см длиной, среди которых встречены перья фазана (*Phasianus colchicus*), дятлов (*Dendrocopos leucotos*, *D. minor*), серой цапли (*Ardea cinerea*).

Не замечено предпочтения видом какого-либо из лесных биотопов. Вероятно, плотность его здесь прежде всего зависит от обилия дупел, не занятых другими дуплогнездниками (*Spodiopsar cineraceus*, *Sitta europaea*, *Parus minor*, *Dendrocopos leucotos*, *Upupa epops*, *Jynx torquilla*, *Corvus dauuricus*), начинающими гнездование (за исключением вертишейки) раньше малого скворца.

О готовности недавно прилетевших птиц к размножению можно судить по состоянию гонад. У самки, добытой из пары близ дуплянки 19.V, яичник еще не развит: диаметр наиболее крупных фолликулов

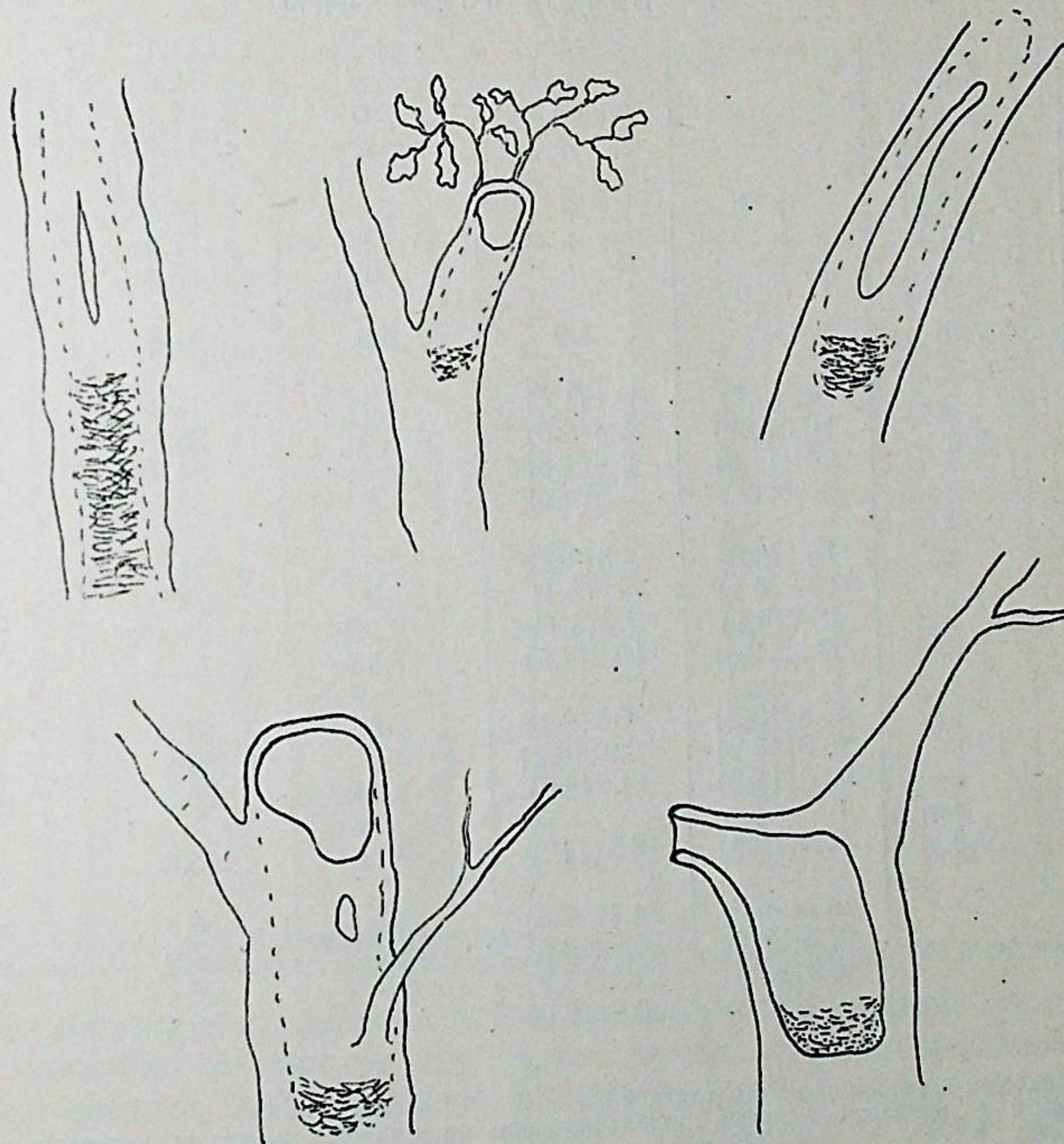


Рис. 1. Типы расположения гнезд малого скворца.

до 3 мм, но семенники самца достигли размеров, близких к максимальным — 12×5 и 6×6 мм. У 4 самцов, добытых из пар 21, 27 (два) V и 3 VI, размеры семенников: 14×8 и 9×8; 9×5 и 7×5; 7×4 и 5×4; 8×5 и 6×5 мм соответственно.

Первые яйца в гнездах 17 пар появлялись* с 28 V по 13 VI. Кладка состоит из 4 (3 гнезда) или 5 (3), реже 3 (2) или 6 (1) яиц яркого зеленовато-голубого цвета с заметным блеском скорлупы; их размеры (10 из трех гнезд): 22.9—26.4×16.0—18.5 мм, в среднем — 24.27×17.32 мм. В период откладки яиц и в начале насиживания самка молча покидала дупло в 10—15 м от человека и улетала, если же у гнезда оказывался самец, то пара некоторое время негромко

* Наблюдения и расчетные данные.

* Здесь и ниже виды перечислены в порядке убывания плотности населения.

Таблица 1
Рост и развитие птенцов малого скворца ($n=4$) из одного гнезда

| Птенцы | Возраст, дни | Длина, мм | | | | Вес, г |
|------------------|--------------|-------------------------------------|----------------------|------------------|--------|--------|
| | | 8-е* первостепенное маховое перо*** | крайнее рулевое перо | клюв /от ноздри/ | плюсна | |
| 1 | 2-й | — | — | 3.2 | 8.1 | 5.6 |
| 2 | | — | — | 3.4 | 7.9 | 5.7 |
| 3 | | — | — | 3.1 | 8.0 | 5.3 |
| 4 | | — | — | 3.3 | 7.8 | 6.2 |
| 5 | | — | — | 3.6 | 8.2 | 6.7 |
| Взят в коллекцию | | | | | | |
| 1 | 4-й | — | — | 4.2 | 11.1 | 10.9 |
| 2 | | — | — | 5.0 | 12.5 | 11.7 |
| 3 | | — | — | 4.0 | 12.1 | 12.7 |
| 4 | | — | — | 4.2 | 11.7 | 11.2 |
| 5 | | — | — | — | — | — |
| 2 | 6-й | + | + | 5.4 | 16.5 | 20.8 |
| 3 | | + | + | 5.2 | 17.0 | 21.6 |
| 4 | | + | + | 6.0 | 16.4 | 21.1 |
| 5 | 7-й | 3.3 | 1.2 | 5.8 | 21.8 | 28.5 |
| 2 | 9-й | 9.2(0.7) | 3.1(1.4) | 7.1 | 24.3 | 36.3 |
| 3 | | 10.0(0.7) | 3.4(2.0) | 7.9 | 25.4 | 35.4 |
| 4 | | 10.1(1.3) | 2.6(1.8) | 7.0 | 24.0 | 34.3 |
| 5 | | 9.5 | 3.5(0.7) | 7.1 | 23.1 | 31.7 |
| — | | — | — | — | — | — |
| 2 | 11-й | 18.1(3.0) | 7.8(4.3) | 7.5 | 24.7 | 39.1 |
| 3 | | 19.5(6.4) | 8.7(3.4) | 7.9 | 25.8 | 37.1 |
| 4 | | 19.9(4.7) | 7.3(3.7) | 7.9 | 25.4 | 35.7 |
| 5 | | 22.2(17.8) | 10.6(4.5) | 7.5 | 23.7 | 39.6 |
| 2 | 13-й | 29.8(15.5) | 16.8(9.1) | 8.5 | 24.9 | 44.7 |
| 3 | | 29.8(16.9) | 16.9(10.2) | 8.3 | 26.2 | 44.0 |
| 4 | | 32.0(15.3) | 14.5(8.9) | 8.5 | 26.3 | 42.7 |
| 5 | 14-й | 34.4(19.5) | 18.5(11.3) | 8.1 | 25.0 | 41.2 |
| 2 | 16-й | 43.3(26.7) | 24.4(17.3) | 8.7 | 25.1 | 41.2 |
| 3 | | 42.2(29.8) | 25.5(18.8) | 9.3 | 26.2 | 43.3 |
| 4 | | 40.9(30.4) | 22.3(15.2) | 8.9 | 26.4 | 42.5 |
| 5 | | 43.7(30.3) | 23.6(16.0) | 8.6 | 25.5 | 34.0 |
| — | | — | — | — | — | — |

* Счет маховых — от карпального сустава.
 ** Значок «+» показывает время появления пеньков маховых и рулевых перьев над поверхностью кожи.
 *** В скобках — длина развернувшейся части опахала.

покрикивала в 25—30 м от дупла, не проявляя сильного беспокойства, столь характерного для серого скворца в сходной ситуации. Первые птенцы у 17 пар вылуплялись с 12 по 29 VI. В гнезде с 5 яйцами в первый день появились 4 птенца, на следующий — 1; в другом, с 6 яйцами — в первый — 4, а во второй и третий — по одному птенцу. Разновозрастность недавно вылупившихся птенцов свидетельствует о том, что малые скворцы начинают насиживание с откладки третьего (4 гнезда с 4, 5, 5 и 6 яйцами) или четвертого (2 гнезда с 4 и 5 яйцами) яйца. С появлением птенцов некоторые взрослые птицы проявляют большее беспокойство у гнезда, подлетая к человеку на 10—15 м. В это время они нередко преследовали бурундуков (*Eutamias sibiricus*), появившихся у гнезда. Иногда на тревожные крики скворцов подлетали соседние пары.

Таблица 2
Рост и развитие птенцов малого скворца ($n=18$) из 5 гнезд

| Номер гнезда | Возраст, дни | Длина, мм | | | | Вес, г |
|--------------|--------------|---------------------------------|----------------------|------------------|--------|--------|
| | | 8-е первостепенное маховое перо | крайнее рулевое перо | клюв /от ноздри/ | плюсна | |
| 3 | 2-й | — | — | 3.3 | 8.1 | 5.4 |
| | | — | — | 3.5 | 7.5 | 5.7 |
| 3 | 3-й | — | — | 3.3 | 9.4 | 8.7 |
| | | — | — | 3.4 | 9.5 | 8.2 |
| | | — | — | 3.5 | 9.4 | 8.4 |
| 4 | 4-й | — | — | 3.5 | 9.6 | 9.5 |
| 4 | | — | — | 3.9 | 12.4 | 10.7 |
| | | — | — | 4.1 | 13.1 | 11.0 |
| — | | — | 4.1 | 12.5 | 13.1 | |
| — | | — | 4.0 | 12.7 | 11.9 | |
| 7 | 4-й | — | — | 4.1 | 12.7 | 12.3 |
| | | — | — | 4.6 | 12.4 | 11.2 |
| 7 | 4-й | — | — | 4.4 | 14.9 | 17.4 |
| | | — | — | 4.6 | 14.4 | 16.8 |
| | | — | — | 4.7 | 14.3 | 16.9 |
| 4 | 5-й | — | — | 4.6 | 12.9 | 12.5 |
| | | — | — | 4.8 | 16.2 | 15.8 |
| | | — | — | 4.9 | 14.5 | 17.8 |
| | | — | — | 4.7 | 14.5 | 19.9 |
| 8 | 6-й | 1.2 | + | 5.5 | 18.1 | — |
| | | 1.3 | + | 5.6 | 17.1 | — |
| | | 0.8 | + | 5.7 | 17.6 | — |
| 5 | 6-й | 0.7 | + | 5.0 | 18.4 | — |
| | | — | — | — | — | — |
| 5 | 7-й | 2.9 | + | 5.8 | 18.1 | 24.6 |
| | | 3.4 | + | 5.4 | 19.1 | 30.8 |
| | | 3.8 | + | 5.4 | 19.8 | 28.1 |

* Счет маховых — от карпального сустава.
 ** Значок «+» показывает время появления пеньков рулевых перьев над поверхностью кожи.

У однодневного птенца кожа бледно-розовая, клюв серовато-желтый, клювные валики внутри более яркие, лимонно-желтые; лапы и пальцы светлее кожи, белесые. Ноздри округлые, позади них на клюве расположено более темное пятно. Светло-серый пух расположен у птенцов (21 из 5 гнезд) на надглазничных (длина — 6—7 мм), затылочной (6—7 мм), плечевых (8—9 мм), локтевых (5—6 мм), спинной (8—10 мм), бедренных (5—6 мм) и голенных (2—3 мм) птерилиях. У 11 птенцов из 3 гнезд имелись также брюшные птерилии с коротким (2—4 мм) пухом. У 4 птенцов из одного гнезда на копчике, кроме (2—4 мм) пухом. У 4 птенцов из одного гнезда на копчике, кроме нормальных, но укороченных (2—3 мм) пушинок, имелись редуцированные пушинки со слипшимися бородками первого порядка, покрытые прозрачным роговым колпачком (1—4 мм), а у двух из другого гнезда — только последние. Редуцированные пушинки отмечены также на кистях у 8 птенцов из 2 гнезд, причем, у некоторых птенцов на кисти одного крыла были только редуцированные пушинки, а на другом крыле они чередовались с нормальными, но короткими (2—3 мм) пушинками. Интересно, что не только отдельные длинные пушинки основных птерилий, но даже короткий пух голенных птерилий сохранялись на концах перьев юношеского наряда до 13-дневного возраста. О темпах роста и развития птенцов можно судить по данным

Таблица
Вес и размеры птенцов малого скворца (n=10) из 4 гнезд накануне вылета

| Возраст, дни | Длина, мм | | | | | | Вес, г |
|--------------|----------------------------------|-------|-----------------------|-----------|-----------------|--------|--------|
| | 8-е первостепенное маховое перо* | крыло | крайнее рулевое перо* | клюв | | плюсна | |
| | | | | от ноздри | от оперения лба | | |
| 15-й | 33.5 (21.8) | 62.2 | 15.5 (10.2) | 7.4 | 10.5 | 23.5 | 35.0 |
| 16-й | 46.5 (35.5) | 77.0 | 29.0 (18.0) | 8.3 | 10.5 | 23.8 | 25.7 |
| 15-й | 31.5 (17.9) | — | 15.4 (7.4) | 7.8 | 10.4 | 26.5 | 42.8 |
| 15-й | 29.2 (13.0) | — | — | — | — | — | 39.1 |
| 15-й | 34.5 (22.8) | 65.5 | 16.4 (12.2) | 8.5 | 10.4 | 24.1 | 34.3 |
| 16-й | 40.5 (27.8) | 70.5 | 23.8 (17.2) | 8.7 | 10.7 | 25.5 | 41.4 |
| 16-й | 44.2 (31.7) | 77.0 | 25.5 (16.0) | 8.8 | 11.7 | 24.5 | 41.7 |
| 16-й | 45.2 (29.7) | 78.0 | 25.1 (17.5) | 8.5 | 10.3 | 25.4 | 43.8 |
| 16-й | 41.9 (30.2) | — | — | — | — | — | 41.0 |
| 16-й | 42.3 (31.5) | — | — | — | — | — | 44.3 |

* В скобках — длина развернувшейся части опахала.

табл 1, 2 и 3. У 3-дневных птенцов уже открыты слуховые отверстия, ноздри более выпуклые, несколько увеличены относительные размеры клювных валиков. На 6-й день сквозь кожу спины и боков тела просвечивают пеньки перьев; из-под кожи показались пеньки маховых и рулевых перьев, кожа головы и спины потемнела, глаза приоткрылись. На 7-е сутки разворачиваются опахала перьев груди и боков тела, на 9-е — основания шеи, верхних и нижних кроющих рулевых, нижней части голеней. При этом опахала оперения спины и боков тела начинают разворачиваться, едва появившись над поверхностью кожи, почти минуя стадию пенька. Почти все тело птенцов на 11-е сутки покрыто развернувшимся пером, но на голове и уздечке оперение еще в пеньках, лишь у части перьев здесь начали разворачиваться опахала. Верхние большие кроющие крыла еще не закрывают оснований маховых перьев, нижние кроющие крыла представлены в основном пеньками. На 15 птенцах из 4 гнезд появились пухоеды (Mallophaga). На 13-е сутки жизни птенец выглядит сверху вполне оперенным; вокруг ноздрей, в основании клюва, на уздечке и темени опахала значительно развернулись и почти скрывают кожу. Верхние большие кроющие крыла закрывают сверху основания маховых перьев. На 15—16-е сутки жизни птенцы при опасности уже не прижимаются ко дну дупла, а выпрыгивают из него и затаиваются в траве. Яйцевой зуб у таких птенцов еще не отпал (табл. 3). Оба птенца из первого гнезда (табл. 3) были заражены личинками мухи *Trypocalliphora lindneri* (Peus) из семейства Calliphoridae*, хорошо заметными сквозь отверстия в коже на поверхности мышц. У младшего птенца было 2 личинки — на предплечье и у затылка, у старшего — 7 на пропатагнуме правого крыла, по 1 — на кистях и предплечьях обоих крыльев, 1 — на лбу у основания клюва. Все личинки находились на последних стадиях развития: извлеченные из птенцов, они окуклились, и позднее из них вывелись взрослые насекомые. Младший птенец по весу, размерам и развитию не отличался от птенцов такого же возраста из других гнезд, не зараженных мухами. Состояние оперения старшего птенца было таким же, как у птенцов из других гнезд, однако его вес составлял лишь 61.9% от среднего для таких птенцов (9 из 3 гнезд), что возможно связано с влиянием паразитов.

* Авторы благодарны К. Я. Грунину за определение материала.

Таблица 4
Пища малого скворца (анализ содержимого 7 желудков взрослых птиц)*

| Объекты питания | Число | |
|---|-------------|----------|
| | экземпляров | желудков |
| Mollusca, Gastropoda | 2 | 1 |
| Arachnoidea, Aranae | 1 | 1 |
| Insecta | 388 | 7 |
| Odonata | 1 | 1 |
| Orthoptera | 2 | 1 |
| Tettigonoidea | 1 | 1 |
| Acrididae | 1 | 1 |
| Auchenorrhyncha | 3 | 1 |
| Heteroptera | 16 | 5 |
| Pentatomidae | 9 | 4 |
| Coleoptera | 207 | 7 |
| Carabidae | 2 | 2 |
| Staphylinidae | 1 | 1 |
| Elateridae | 3 | 2 |
| Ampedus sp. | 1 | 1 |
| Denticollis sp. | 1 | 1 |
| Dryopidae, Dryops sp. | 1 | 1 |
| Scarabaeidae, <i>Hoplia aureola</i> Pall. | 14 | 1 |
| Chrysomelidae | 19 | 6 |
| <i>Lema scutellaris</i> Kr. | 2 | 1 |
| <i>Donacia</i> sp. | 5 | 2 |
| <i>Plateumaris</i> sp. | 1 | 1 |
| <i>Altica</i> sp. | 3 | 3 |
| <i>Phratora</i> sp. | 1 | 1 |
| <i>Cryptocephalus janthinus</i> Germ. | 2 | 2 |
| <i>Phaedon</i> sp. | 1 | 1 |
| <i>Cassida</i> sp. | 3 | 2 |
| Attelabidae, <i>Byctiscus</i> sp. | 1 | 1 |
| Curculionidae | 163 | 7 |
| <i>Ellescus schoenherri</i> Fst. | 2 | 1 |
| <i>Rhynchaenus excellens</i> Roel. | 116 | 6 |
| <i>Sitona suturalis</i> Steph. | 35 | 3 |
| <i>Sitona</i> sp. | 1 | 1 |
| <i>Apion</i> sp. | 2 | 2 |
| Curculionidae | 6 | 4 |
| <i>Orchestoides decipiens</i> Roel. | 2 | 2 |
| <i>Lepyryus nebulosus</i> Motsch. | 3 | 1 |
| <i>Limnobaris</i> sp. | 1 | 1 |
| Hymenoptera | 156 | 7 |
| Tenthredinidae | 4 | 2 |
| Formicidae | 130 | 6 |
| <i>Camponotus</i> sp. | 19 | 2 |
| Hymenoptera Parasitica | 1 | 1 |
| Diptera Brachycera | 1 | 1 |
| Lepidoptera | 2 | 1 |

* Авторы благодарят Б. А. Коротяева за определение состава содержимого желудков.

Вылет птенцов происходил на 17—19-е сутки жизни (по 8 из 2 гнезд). Птенцы, отличающиеся возрастом на один день, вылетели одновременно, при отличиях в 2 дня младший оставался в гнезде еще сутки. Оставление гнезд молодыми 17 пар прошло с 30 VI по 15 VII.

В этот период птенцы особенно уязвимы к воздействию хищников. Так, в желудке самки тетеревины (*Accipiter gentilis*), добытой от гнезда 5 VII 1975 г., обнаружены остатки 2 молодых малых скворцов.

В день вылета слетки выглядят сверху полностью оперенными, но их маховые и рулевые перья еще не достигли нормальной для взрослых птиц длины, а середина брюшка не прикрыта оперением. У 19-

дневного слетка яйцевой зуб уже отпал; длина плюсны — 23.7; клюв от ноздри — 8.0; от оперения лба — 10.2; 8-го первостепенного махового пера — 44.4 (развернутая часть опахала — 33.1); крайнего рулевого пера — 33.0 (20.5); крыла — 77.0 мм, вес — 27.0 г.

Молодые малые скворцы в гнездовом наряде очень похожи на молодых японских скворцов, *Sturnia philippensis* — второго гнездящегося вида рода *Sturnia* в фауне СССР, но отличаются от них более сильными вершинами верхних больших и средних кроющих второстепенных маховых, резко контрастирующими с основным фоном спины. У японских скворцов эти вершины темные и сходны с окраской спины (в лекциях Зоологического института АН СССР и Зоомузея МГУ* остротены 21 экз. молодых малых и 6 экз. японских скворцов).

В первые дни после вылета слетки лишь перепархивают с дерева на дерево, при опасности затаиваются; в присутствии человека взрослые беспокоятся в 15—20 м от них. Один из выводков за день переместился на 60 м от гнезда, другой — на 100 м. В возрасте трех недель молодые сидят на деревьях неподалеку друг от друга и ждут прилета родителей; взрослых замечают издали и, громко крича, спешат им на встречу. Через 5—7 дней после вылета молодые уже следуют за родителями к местам кормления. В это время они уже осторожны и улетают при первом тревожном крике взрослых. В этот период скворцы объединяются в стайки по 15—25 птиц, но и в таких стайках выводки держатся группами и заметны еще 10—15 дней.

Месячные молодые уже кормились самостоятельно. Они почти не отличались величиной от взрослых птиц; промеры самца от 26 VII 1978 г.: длина плюсны — 24.5; клюва от ноздри — 10.2; от оперения лба — 13.4; центрального рулевого пера — 54.1; крыла — 104.0 мм.

Таблица 5

Размеры молодых и взрослых особей малого скворца

| Длина \bar{x} и Πm , мм | | | | |
|--------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|----------------------|
| крыло | хвост | плюсна | клюв от ноздри | клюв от оперения лба |
| Молодые (n=13) | | | | |
| 101.10 98.2—104.4 | 49.20 47.6—51.4 | 25.53 24.3—26.5 | 10.45 9.7—11.5 | 13.20 11.8—14.3 |
| Самки (n=30) | | | | |
| 104.53 100.3—109.0 | 50.60 47.6—54.5 | 25.83 24.5—27.2 | 11.54 10.7—12.7 | 14.55 13.1—16.8 |
| Самцы (n=49) | | | | |
| 106.34 103.0—110.0 | 50.79 47.0—55.7 | 26.02 24.8—27.5 | 11.52 10.7—12.8 | 14.58 13.5—15.8 |

вес — 42.4 г. В это время часть молодых еще отличается от взрослых птиц недоросшим IX-м первостепенным маховым, вместо которого вершину крыла образует VIII-е маховое (по 5 молодым разным выводкам). Во второй половине июля стайки малых скворцов увеличиваются до 30—40 птиц; нередко они объединяются с более многочисленными серыми скворцами и кормятся там же, где взрослые собирали корм.

* Далее — ЗИН и ЗМ МГУ.

птенцам — на опушках лесов, лугах, возвышенных участках болот. Птицы в полностью доросшем ювенильном перье отличаются от взрослых более коротким крылом и продолжающим развитие клювом (табл. 5; коллекции ЗМ МГУ и ЗИН).

Взрослые птицы, вероятно, начинают линьку с вылетом птенцов. Так, у самца, добытого нами 3.VII 1975, первое первостепенное маховое (I ПМ) достигло 1/10 нормальной длины, пенок (п); II ПМ — выпало (0) остальное оперение старое. У самки от летного выводка (25 VII 1978) I ПМ=5/6; II ПМ=1/2 (развернутая часть опахала — 16 мм); III ПМ=1/10 (п); их верхние большие кроющие: I=1; II=4/5 (12 мм); III=1/3 (п); на нижней части шеи, боках брюшка, основании бедер, малых нижних кроющих крыла — пеньки перьев. Самец из окрестностей станции Эхо (Северо-Восточный Китай) от 21 VII 1924 (ЗИН) имеет следующее состояние оперения: правое крыло — I и II ПМ=1; III ПМ=1/4; их большие кроющие — I=1; II=9/10; III=1/4 то же на левом крыле); левое крыло I ПМ=1; II ПМ=1/4. Остальные осмотренные нами птицы (3 самца и 3 самки), добытые с 3 по 26 VII в юго-восточном Забайкалье, Среднем и Нижнем Приамурье и Приморье имеют обношенное оперение, но не линяют (коллекции ЗМ МГУ, ЗИН и С. М. Смиренского*).

Таблица 6

Начало первой полной линьки молодых *Sturnia sturnina* (Pall.)

| № п/п | Дата и место добычи, пол, инвентарный номер, место хранения | Первостепенные маховые | | | | | | | | | | Рулевые | | | | | |
|-------|---|------------------------|-----|------|----|-----|--------------|----|------|-----|---|-----------------------|------------------------|-----|--|--|--|
| | | левое крыло | | | | | правое крыло | | | | | левая половина хвоста | правая половина хвоста | | | | |
| | | V | IV | III | II | I | I | II | III | IV | V | II | I | I | | | |
| 1 | 15 VIII, Южн. Приморье, самец, 27856 ЗИН | | | | | 1/2 | 1/2 | | | | | | | | | | |
| 2 | 5 VII, Юг Хабаровского края, sex? 33853, ЗМ МГУ | | | | | 1/2 | 1/2 | 0 | | | | | | | | | |
| 3 | 30 VII, Южн. Приморье, самец, 27857 ЗИН | | | 1/2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1/2 | 0 | | | | | | | |
| 4 | 6 VIII, Южн. Приморье, sex? 57729 ЗМ МГУ | | п | 1/3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1/3 | п | | | | | | | |
| 5 | 20 VII, Окр. Хабаровска, sex? 33639 ЗМ МГУ | п | 1/2 | 2/3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2/3 | 1/2 | п | | | | | | |
| 6 | 10 VII, Нижн. Приамурье, самка, 33762 ЗМ МГУ | п | 1/2 | 9/10 | 1 | 1 | 1 | 1 | 9/10 | 1/2 | п | 0 | 1/4 | 1/4 | | | |

Период от вылета птенцов до начала послегнездовых кочевков длится у разных выводков от 2 до 4 недель. В районе наблюдений в это время линьки молодых не отмечено. Однако материалы коллекций ЗИН и ЗМ МГУ свидетельствуют о том, что часть молодых малых скворцов начинает полную смену оперения в пределах гнездовой части ареала: 6 из 13 птиц в полностью доросшем ювенильном перье.

* Авторы признательны С. М. Смиренскому за предоставленные материалы.

находятся на разных стадиях линьки. Возможно, до начала миграции начинают линьку молодые из самых ранних выводков (табл. 6, № 2, 5 и 6), другие птицы линяют на первых этапах пролета (табл. 6, № 1, 3, 4).

В 1974, 1975 и 1978 гг. отлет малых скворцов заканчивался в последних числах июля. Наиболее поздняя встреча двух птиц — 5 VIII 1975 г.

Данные о питании взрослых особей представлены в табл. 4.

В течение трехчасовых (8—11 ч) наблюдений у гнезда с четырьмя 12-дневными птенцами 30 VI 1978 взрослые кормили 70 раз: 44 — самка, 26 — самец. Промежутки между кормлениями — от 0.3 до 7 мин, в среднем — 2.6 мин. Корм состоял из гусениц, кобылок и кузнечиков.

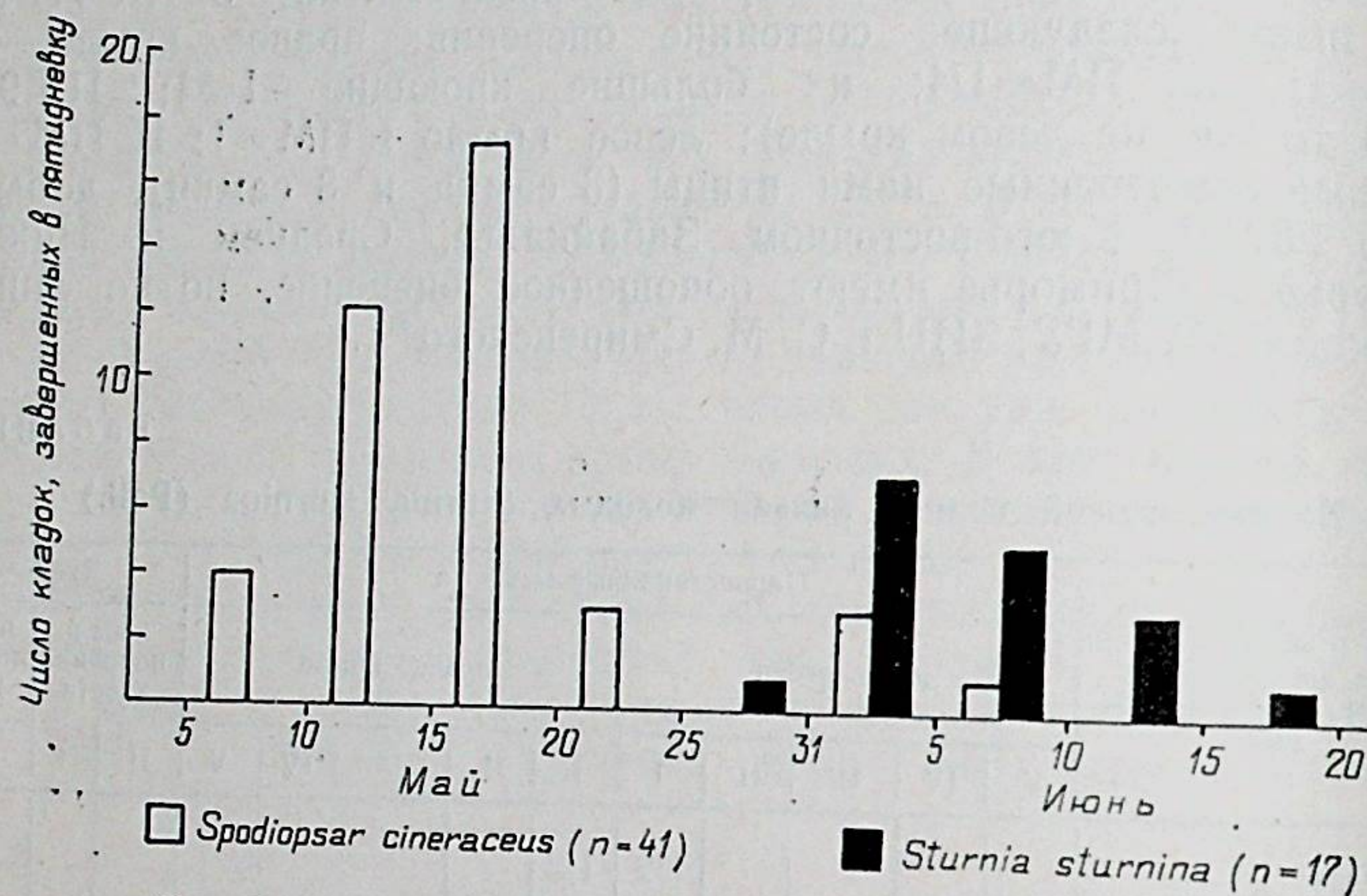


Рис. 2. Сроки откладки яиц у серого и малого скворцов.

Гнездование и питание в одной станции малого и серого скворцов позволяет предположить наличие между ними конкурентных отношений, в которых доминирует более крупный и агрессивный последний вид, что подтверждают следующие данные: а) плотность серого скворца в 4—5 раз выше (в среднем — 13.29 п/10 га на площади 22.5 га); б) его репродуктивные возможности также выше: в Среднем и частично Верхнем Приамурье среднее число яиц в полной кладке — 5.64, у малого — 4.54 (по 55 и 13 кладкам, соответственно; Ефремов, Панькин, 1977; наши данные).

Основным механизмом, ослабляющим конкуренцию между этими видами, служат различия в сроках гнездования. Серый скворец прилетает на гнездовья в Среднее Приамурье значительно раньше малого, сроки откладки яиц у этих видов отличаются на 24—26 дней (рис. 1), поэтому фазы репродуктивного цикла большинства особей этих видов не совпадают. Лишь небольшая часть серых скворцов (около 9.8—17.1%; рис. 2), имеющая повторные кладки (после гибели первых), может конкурировать с малым скворцом за дупла. Кроме того, вероятно высокий порог возбудимости малого скворца на гнездовой территории позволяет ему гнездиться рядом с серым, о чем свидетельствует совместное гнездование этих видов на одних деревьях.

С целью изучения внешней морфологии и окраски оперения малого скворца, кроме собственных сборов и коллекций ЗИН АН СССР, обработаны коллекции Зоологического музея Киевского университета, ЗМ МГУ, а также сборы С. М. Смирнского, всего 100 экз.: 49 самцов,

30 самок, 21 молодая птица в гнездовом наряде; выборками охвачен весь ареал в СССР.

В целом для вида характерна значительная индивидуальная изменчивость размеров и, в меньшей степени, окраски оперения. Размеры взрослых самцов и самок очень сходны, незначительно различается лишь средняя длина крыла (табл. 5). Вес взрослых самцов, добытых в Среднем Приамурье ($n=8$) — 19 (2 экз.), 27 мая (2); 3, 13, 27 июня и 3 июля был, соответственно — 43.5; 49.5; 44.0; 51.5; 55.0; 48.4; 50.5; 49.5, в среднем — 48.99 г, а самок, добытых там же 19 мая, 4 и 25 июля — 48.5; 49.0 и 51.1 г. Вершину крыла взрослых самцов образует IX-е ПМ ($n=40$) или равные VIII и IX-е ПМ (7); у двух — VIII-е ПМ. У большинства самок вершина образована IX-м ПМ ($n=24$), у 4 экз. — VIII и IX-м ПМ, у одной — VIII-м ПМ.

ЛИТЕРАТУРА

- Ефремов В. Ф., Панькин Н. С. К экологии скворцов в Верхнем Приамурье. — В кн.: Животный мир Дальнего Востока, 2. Благовещенск, 1977, с. 29—33.
 Кистяковский А. Б., Смогоржевский Л. А. Материалы по фауне птиц Нижнего Амура. — В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 11, (Зоогеография). Хабаровск, 1973, с. 182—224.
 Пржевальский Н. М. Путешествие в Уссурийском крае. 1867—1869 г. СПб, 1870, III+297+58 с.
 Рашкевич Н. А. Об экологии некоторых воробьиных птиц Нижнего Амура. — Зоол. ж., 1965, 44, 10, с. 1532—1537.
 Спангенберг Е. П. Семейство скворцовые, Sturnidae. — В кн.: Птицы Советского Союза, 5. М., 1954, с. 108—142.

Ю. Н. Назаров, Ю. В. Шibaев

О ГНЕЗДОВАНИИ И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ ОСТРОВНОГО СВЕРЧКА, *LOCUSTELLA PLESKEI* TACZ., НОВОГО ДЛЯ СССР ВИДА

В конце июля 1969 г. Н. М. Литвиненко совместно с одним из авторов обнаружили в заливе Петра Великого на островах Циволько и Клыкова выводки какого-то сверчка, обратившего на себя внимание незнакомой песней. В 1970 г. птицы были найдены также на островах Пахтусова, где 19 июля 1972 г. были добыты взрослая птица и слеток. Предварительно птицы были определены как *Locustella ochotensis*. В 1979 г. нам удалось посетить еще несколько островков в заливе Петра Великого и в конце июля на островах Де-Ливрона, Гильдебрандта и Дурново мы встретили выводки и уже покинутые гнезда этого сверчка, а в 1981 г. нашли его довольно обычным на гнездовье на островах Кротова, Сергеева, Моисеева, Наумова, Клыкова и Козлова. На основании собранного нового коллекционного материала выяснилось, что мы имеем дело с *L. pleskei* — новой гнездящейся птицей фауны СССР. Обнаружено, что этот сверчок обладает рядом специфических черт морфологического, поведенческого и экологического характера, значительно отличающих его от *L. ochotensis*. Оказалось также, что впервые в нашей стране 4 *L. pleskei* были добыты А. И. Черским 22 и 29 мая 1914 г. в заливе Петра Великого на островах Де-Ливрона и Козлова.* Птицы были определены как *L. ochotensis*, и поэтому находка в свое время не привлекла к себе внимания. Нечаев (1979), смотревший сверчков из Приморского краевого музея, отметил их отличие от *L. ochotensis*, но посчитал этих птиц гибридами между *L. o. ochotensis* и *L. o. pleskei*, отдав предпочтение окраске как решающему диагностическому признаку и не учтя, что за долгие годы хранения цвет оперения изменился.

В заливе Петра Великого *L. pleskei* населяет не менее 11 мелких (менее 1 км в длину) островков, но не гнездится на более крупных островах Фуругельма, Большой Пелис, Стенина, хотя на них есть участки, физиономически сходные с гнездовыми биотопами этого сверчка. За пределами СССР (рис. 1) *L. pleskei* гнездится на полуострове Корея и нескольких мелких островах у Инчхона, острове Сасудо в архипелаге Чхуджа, островах Шичихатсу (провинция Чолла-Горе и Уллындо (Taczanowski, 1889; Yamashina, 1938; Won, 1970; Gorge and Won, 1971), в Японии на островах Ниидзима, Мияке, Хатидзё (архипелаг Идзу), мелких островках у северо-западного побережья Кюсю и, по-видимому, у южного побережья Хонсю (Austin and Kuroda, 1953; Check-List..., 1974).

* 2 экз. хранятся в Приморском краевом музее имени В. К. Арсеньева (Владивосток) и 2 — в Зоологическом музее МГУ (Москва).

В Приморье на островах гнездовыми биотопами островного сверчка являются невысокие (0,3—1 м) различной густоты заросли кустарниковой полыни, разнотравья с малиной, шиповника морщинистостлистного с полынью и разнотравьем, криволеся из липы и тисса, покрывающие склоны разной крутизны (рис. 2, вклейка), либо галечниковые берега. На п-ве Корея селится в зарослях ивняка, кустарников, высокотравья (Austin, 1948), а в Японии — в зарослях бамбука или ольхи (Yamashina, 1935, 1938), на влажных болотистых низинах с густой травой, тростником и в низком кустарнике у берега (Austin and Kuroda, 1953; Yamashina, 1974). На пролете в Китае встречен в мангровых зарослях и кустарниках по берегам лагун и тростниках в устье реки (La Touche, 1913).

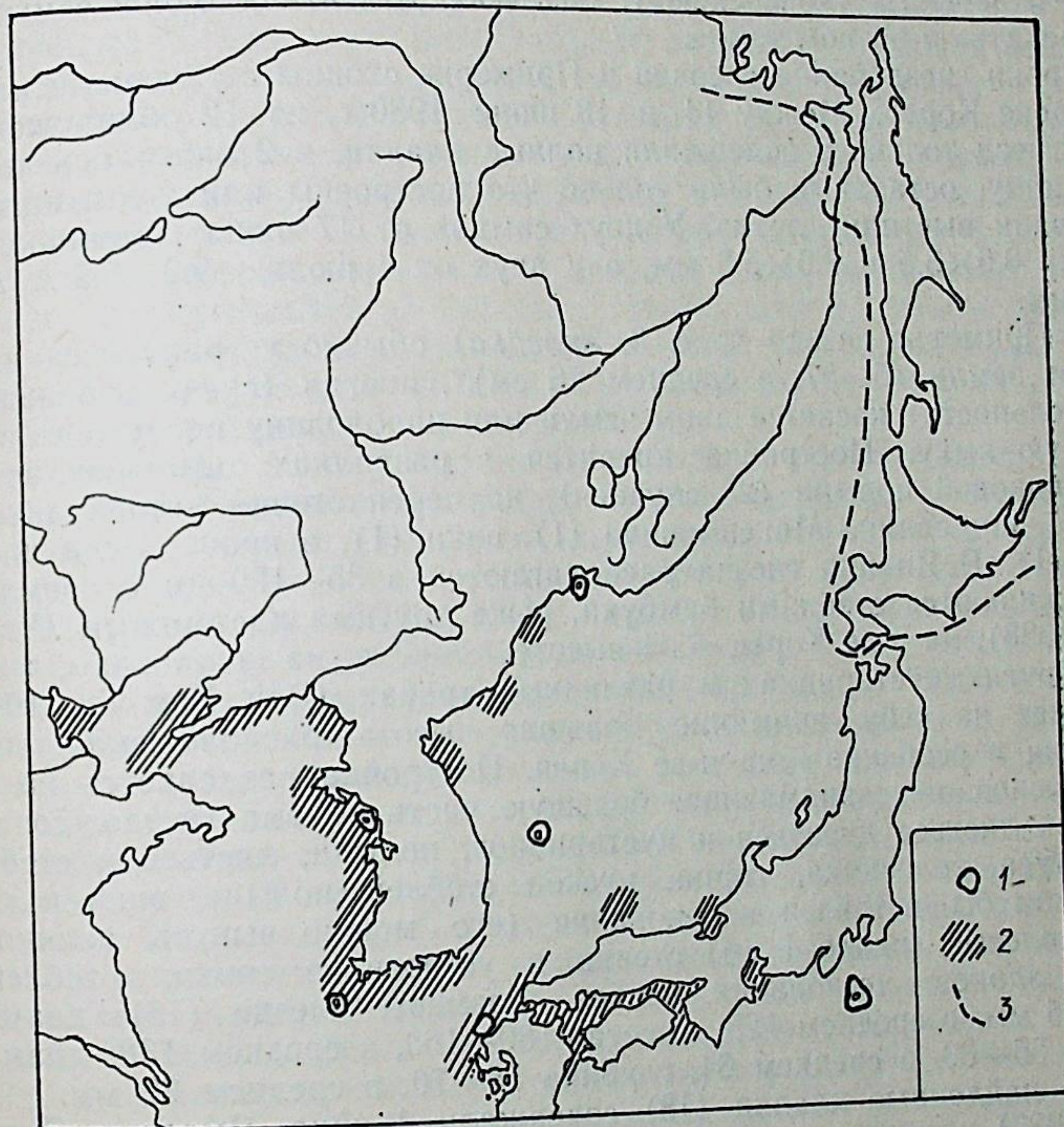


Рис. 1. Ареал островного сверчка.

1 — установленные места гнездования; 2 — районы возможного гнездования; 3 — южная граница ареала охотского сверчка.

В 1980 г. на острове Де-Ливрона гнездились 30 пар сверчков, на острове Гильдебрандта — 3, на острове Дурново — 16; в 1979 г. на острове Пахтусова — не менее 16 пар; в 1969 г. на острове Циволько — 5 пар; на островах Кротова, Сергеева, Моисеева, Наумова, Клыкова и Козлова селится, по-видимому, от 5 до 10 пар. В других частях ареала он нередок на гнездовье (Austin, 1948; Mouer, 1957) или малочислен (Yamashina, 1935; Вон Хон Гу, 1965).

Весной в Приморье первая птица была добыта 22 мая 1914 г.; 28 мая 1980 г. пролетный самец пел на острове Большой Пелис. На осенних кочевках одиночные птицы в гнездовом наряде наблюдались 9 и 16 августа 1980 г. на острове Большой Пелис; последний сверчок встречен 10 сентября 1981 г. на острове Наумова. Самцы поют мало,

активность их несколько увеличивается к середине июля, а в первых числах августа пение прекращается. Песня состоит из трех звонких слогов «чвек-чвек-чвек», «цви-цви-цви» или «тиви-тиви-тиви», звучащих всего около 3 с, а затем (когда самец возбужден) следует точно такая же подпесня, издаваемая скороговоркой вполголоса. В случае опасности самец издает громкую трель «ццюррррр», «ттччрррр» или «ццррррр», обычно в начале песни. Позывка — небystрое с короткими паузами «цик, цик, цик...», «цк, цк, цк, цик...», «чек, цик, цик...». Часто самец издает ее вполголоса перед песней в течение 1—2 с. При беспокойстве голос неровный, временами ненадолго убыстрятся, становясь, более резким, почти истеричным: «чек-чек-чек» (с короткими паузами), «че-че-че...» (быстро), «чере-че-че-че...» (очень быстро), «чере-че-че-че-че» («очередью»), «чек-чек». Две птицы одной семьи могут «чекать» в разном темпе.

Сроки гнездования сверчка в Приморье сходны с таковыми на полуострове Корея. Между 14 и 18 июня 1980 г. из 12 обнаруженных нами гнезд только 2 содержали полные кладки, в 2 оказалось по одному яйцу, остальные были только что построены или же птицы заканчивали выстилку лотка. У двух самцов от 17 июня семенники достигли 8.6×5.5 и 8.0×5.5 мм, а у двух от 4 июля — 9.0×5.5 и 7.0×6.0 мм.

В Приморье гнездо (рис. 3, вклейка) обычно устраивается невысоко от земли (5—87, в среднем 26 см)*, иногда (среди изреженной растительности) касается дном земли или наполовину погружено в неглубокую ямку. Постройка крепится в развилках основных ветвей кустарниковой полыни (28 случаев), на переплетении ветвей актинидии (2), шиповника Максимовича (1), вики (1), в кроне куста жимолости (1). В Японии гнезда располагаются в 35—150 см от земли и поддерживаются стеблями бамбука, реже другими растениями (Yamashina, 1938), на п-ве Корея — на высоте 1.2—2 м, на шиповнике, леспедеце, других кустарниках и различных травах (Вон Хон Гу, 1965). Обращает на себя внимание большая высота расположения гнезд в Японии и особенно — на п-ве Корея. Постройка разделяется на две части: основание, занимающее большую часть объема гнезда, состоит из сухих листьев деревьев и кустарников, полыни, листьев и стеблей мискантуса, колосняка, горца, кусков стеблей полыни, вики и т.д.; лоток как бы вставлен в основание (его можно вынуть целиком), имеет толстые (около 1 см) стенки и устроен из тонких стеблей и листьев злаков, нескольких перьев. Размеры гнезда (18): диаметр лотка — 55—80, в среднем 64, глубина 55—70, в среднем 62 мм.

Все найденные кладки (18) содержали 4 яйца. Ямасина (Yamashina, 1935) указывает, что число их колеблется от 3 до 5, но позднее он (Yamashina, 1938) подчеркивает наличие в кладке всегда 4 яиц. Поверхность яиц матовая. По окраске они четко разделяются на два типа. В одних случаях общий фон бледный, сиренево-розовый, с мелкими поверхностными и глубинными неясными сиренево-бурыми крапинками, равномерно покрывающими яйцо, в других — фон светло-розовый, бледный желтовато-розоватый или сиреневато-розовый с буровато-коричневыми глубинными и поверхностными мазками, крапинами и прожилками, сгущающимися на тупом конце. Из 14 кладок по 2 яйца обоих типов окраски. Размеры яиц (54): $19.7 \times 22.7 \times 14.5 \times 16.1$ мм, в среднем 21.0×15.3 мм. Масса свежотложенных яиц (8): 2.42—2.74 г, в среднем 2.57.

* 95% гнезд (высота промерена в 20 случаях) помещалось на высоте ниже 50 см.

Насиживание, ведущая роль в котором принадлежит самке, начинается после откладки предпоследнего яйца. Период инкубации составляет 14 дней (Austin, 1948). Вылупление птенцов начинается в первой половине дня и растягивается приблизительно на сутки и несколько более. Появление первых молодых отмечено 29 июня (2 гнезда), но в большинстве гнезд (9) — между 3 и 8 июля.

Нами просмотрено 24 пуховика, окраска и опушение которых несколько варьирует. Кожа желтовато-телесная, телесно-бледно-морковная или телесная; надклювье буровато-желтое, яйцевой зуб белый, у двух — желтый; подклювье, стенки ротовой полости, язык, лапы и когти желтые; на рогах языка по черному продолговатому или почти округлому пятну; клювные валики светло-желтые. Серый пух на надглазничных, затылочной, плечевых (до 8 мм), спинной (до 11 мм), бедренных (5 мм) птерилиях, у одного на бедрах пушинок нет; у двух птенцов по 1 короткой пушинке на локтевых птерилиях и у одного 1 пушинка на правой локтевой; у одного короткие светло-серые пушинки на брюшных птерилиях и у двух на этих птерилиях по 1—2 пушинке; несколько рудиментарных белых пушинок (0.3 мм) на кистевой и у 4 птенцов по 2—4 пушинки на локтевой птерилиях. Ноздри овальные, расположены параллельно нижнему краю надклювья; слуховые проходы открываются на 2-й день. На 3-й день у птенцов появляются рудиментарные белые пушинки на копчике. Птенцы покидают гнездо в возрасте 13—16 дней. В 1980 г. на островах Де-Ливрона и Дурново успешность гнездования составила 87%.

Locustella pleskei описан Тачановским (Taczanowski, 1889) по 3 взрослым самцам в сильно обношенном оперении, добытым М. Калиновским 15 июля 1887 г. на маленьких островках у побережья Чемульпо (Инчхон). *L. hondoensis*, описанный по экземпляру в гнездовом наряде (Stejneger, 1893), и *L. styani*, с очень коротким описанием взрослой самки в зимнем наряде (La Touche, 1905, 1913), были сведены этими авторами (Stejneger, 1894; La Touche, 1926) в синонимы *L. pleskei*. Небольшой и, по-видимому, неоднородный по времени добычи и срокам хранения материал послужил причиной разногласий между исследователями относительно отличительных признаков *L. pleskei*. Одни считают окраску спинной стороны взрослых *L. pleskei* более темной (Taczanowski, 1889; Yamashina, 1935) или светлой (La Touche, 1913), чем у *L. ochotensis*, другие (Caldwell and Caldwell, 1931) не находят отличий между этими формами. Формула крыла *L. pleskei* варьирует (Yamashina, 1935). Есть указания (Taczanowski, 1889; Nichisuka, 1935), что этот сверчок крупнее, чем *L. ochotensis*. Все исследователи единодушны, что клюв у *L. pleskei* более длинный и массивный, но приводимые размеры не всегда сопоставимы, т.к. длина клюва измерялась разными способами. Хартерт, оказавшийся в затруднительном положении из-за недостатка материала, предложил считать этого сверчка одним из подвидов близкого к нему *L. ochotensis* (по Nichisuka, 1935), что принимается в настоящее время (Vaurie, 1959; Chesk-List..., 1974). Новый материал позволяет иначе оценить таксономический статус этой формы. Сравнение добытых *L. pleskei* (табл. 1) с сериями *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola* из коллекций Зоологического института АН СССР, Зоологических музеев МГУ и ДВГУ, Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР и Приморского краевого музея им. В. К. Арсеньева, а также наблюдения за птицами на островах залива Петра Великого позволили установить следующее. Окраска взрослых птиц не является специфическим признаком: сверчки, добытые в конце июля — августе 1979 г. в заливе Петра Великого (*L. pleskei*) и на Камчатке (*L. o. subcerthiola*), не отличимы — верх их темный серо-бурый, перья темени, шеи и верхней части спины с неясными более темными продольными срединными пятнами, которые,

Таблица 1
Экземпляры островного сверчка из залива Петра Великого

| № п/п | Пол, возраст | Дата | Острова | Длина клюва, мм | | Длина крыла, мм | Масса, г |
|-------|--------------|-----------|------------|-----------------|-----------|-----------------|----------|
| | | | | от лба | от ноздри | | |
| 1 | ♂ ad | 22/V-14 | Де-Ливрона | 13,9 | 11,3 | 68,0 | — |
| 2 | ♂ ad | 29/V-14 | Козлова | 13,5 | 10,5 | 67,4 | — |
| 3 | ♂ ad | 29/V-14 | » | — | — | 67,0 | — |
| 4 | ♂ ad | 17/VI-80 | Де-Ливрона | 14,4 | 11,0 | 69,0 | 20,8 |
| 5 | ♂ ad | 17/VI-80 | » | 14,0 | 10,4 | 65,6 | 23,5 |
| 6 | ♂ ad | 4/VII-80 | » | 14,8 | 11,5 | 66,9 | 23,3 |
| 7 | ♂ ad | 4/VII-80 | » | 13,9 | 10,7 | 64,7 | 22,8 |
| 8 | ♂ ad | 19/VII-72 | Пахтусова | 14,2 | 10,4 | 69,0 | — |
| 9 | ♂ ad | 31/VII-79 | Де-Ливрона | 14,2 | 10,8 | 64,8 | 20,8 |
| 10 | ♂ ad | 2/VIII-79 | » | 14,8 | 10,8 | 67,3 | 21,7 |
| 11 | ♂ ad | 3/VIII-79 | Дурново | 14,6 | 11,5 | 64,3 | 22,0 |
| 12 | ♂ ad | 4/VIII-79 | Де-Ливрона | 14,5 | 11,4 | 63,3 | 21,0 |
| 13 | ♀ ad | 16/V-14 | Козлова | 13,3 | 10,9 | 64,0 | — |
| 14 | ♀ ad | 14/VII-80 | Дурново | 14,0 | 10,0 | 62,7 | 21,1 |
| 15 | ♀ ad | 14/VII-80 | Де-Ливрона | 14,9 | 10,8 | 63,4 | 21,1 |
| 16 | ♀ ad | 29/VII-79 | Дурново | 14,1 | 11,9 | 61,4 | 20,9 |
| 17 | ♀ ad | 31/VII-79 | Де-Ливрона | 13,9 | 10,7 | 61,5 | 19,3 |
| 18 | sex. ad | 30/VII-79 | » | 14,5 | 10,7 | 62,7 | 19,5 |
| 19 | *♂ sad | 23/VII-81 | Сергеева | 11,9 | 9,0 | 63,7 | 20,5 |
| 20 | ♂ sad | 30/VII-79 | Де-Ливрона | 12,7 | 9,3 | 63,6 | 22,0 |
| 21 | ♂ sad | 4/VIII-79 | Дурново | 13,1 | 9,7 | 64,1 | 22,5 |
| 22 | ♂ sad | 30/VII-79 | Де-Ливрона | 13,0 | — | 63,5 | 23,2 |
| 23 | sex. sad | 30/VII-79 | » | — | — | 62,3 | 19,0 |

по крайней мере у живых *L. pleskei*, хорошо заметны. Брюшная сторона также сходна, лишь одна самка *L. pleskei* отличалась редкими мелкими бурими наствольными пестринами на боках тела. В более свежем перье (17 июня) спинная сторона *L. pleskei* с оливковым налетом, что, по-видимому, свойственно также *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola*. При хранении шкурок даже менее 10 лет оперение сравнимых сверчков приобретает охристо-рыжеватую окраску, а срединные пятна (в том числе, у большинства *L. o. ochotensis*) превращаются в бурые пестрины с размытыми очертаниями. Окраска гнездового наряда у этих форм различна. Спинная сторона *L. pleskei* с более выраженными, хотя и размытыми, пестринами, брюшная — светло-желтая с многочисленными бурими наствольными пестринами (рис. 4), о чем упоминал еще Стейнегер (Stejneger, 1893). Соответствующий наряд *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola* однотонный сверху, желтовато-глинистый снизу, иногда с небольшим количеством пестринок вокруг горла.

Формула крыла сверчков изменчива, но все же видны некоторые характерные особенности. У просмотренных нами 23 экз. *L. pleskei* 1-е маховое перо выступает за вершину кроющих кисти или достигает ее, оно более широкое и закругленное; у экземпляров Тачановского (Taczanowski, 1889) и Стейнегера (Stejneger, 1893) эти перья также отличаются увеличенными размерами. У *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola* 1-е маховое длиннее кроющих кисти только в 11,2 и 15,6% случаев, соответственно, а короче их у 48,1 и 59,4% птиц. У *L. pleskei* 2-е маховое короче или равно 5-му, но у 1 птицы на одном крыле, а также у 2 экз. А. И. Черского (Зоомузей МГУ) и у 2 из 12 экз. Ямасыны (Yamashina, 1935) 2-е длиннее 5-го. У всех 57 экз. *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola*, просмотренных нами, 2-е оказалось длиннее 5-го, а у 40,8 и 75% из них — равно или длиннее 4-го.

Крыло *L. pleskei* в среднем заметно короче (табл. 2), но масса чуть больше, по крайней мере в сравнении с *L. o. ochotensis*. Длина клюва от переднего края ноздри у *L. pleskei* 10,0—11,9, в среднем 10,9 мм, у *L. o. ochotensis* и *L. o. subcerthiola* 8,0—9,4, в среднем 8,7 мм. Ширина клюва сходна, но высота его у переднего края ноздри большая у *L. pleskei*. В гнездовом наряде последний также хорошо отличается более длинным и массивным клювом.

У пуховиков *L. o. ochotensis* (Нечаев, 1979) и *L. pleskei* есть некоторые различия в опушении: первые имеют пух на бедренных птерилиях только в 28,5% случаев, а вторые — почти все (96%); одиночные нормально развитые или несколько рудиментарных пушинок обнаружены на локтевой птерилии у некоторых *L. pleskei*, рудиментарные — на кистевой у всех и нормально развитые пушинки — на брюшной у одного птенца; у *L. o. ochotensis* на этих птерилиях пуха нет.

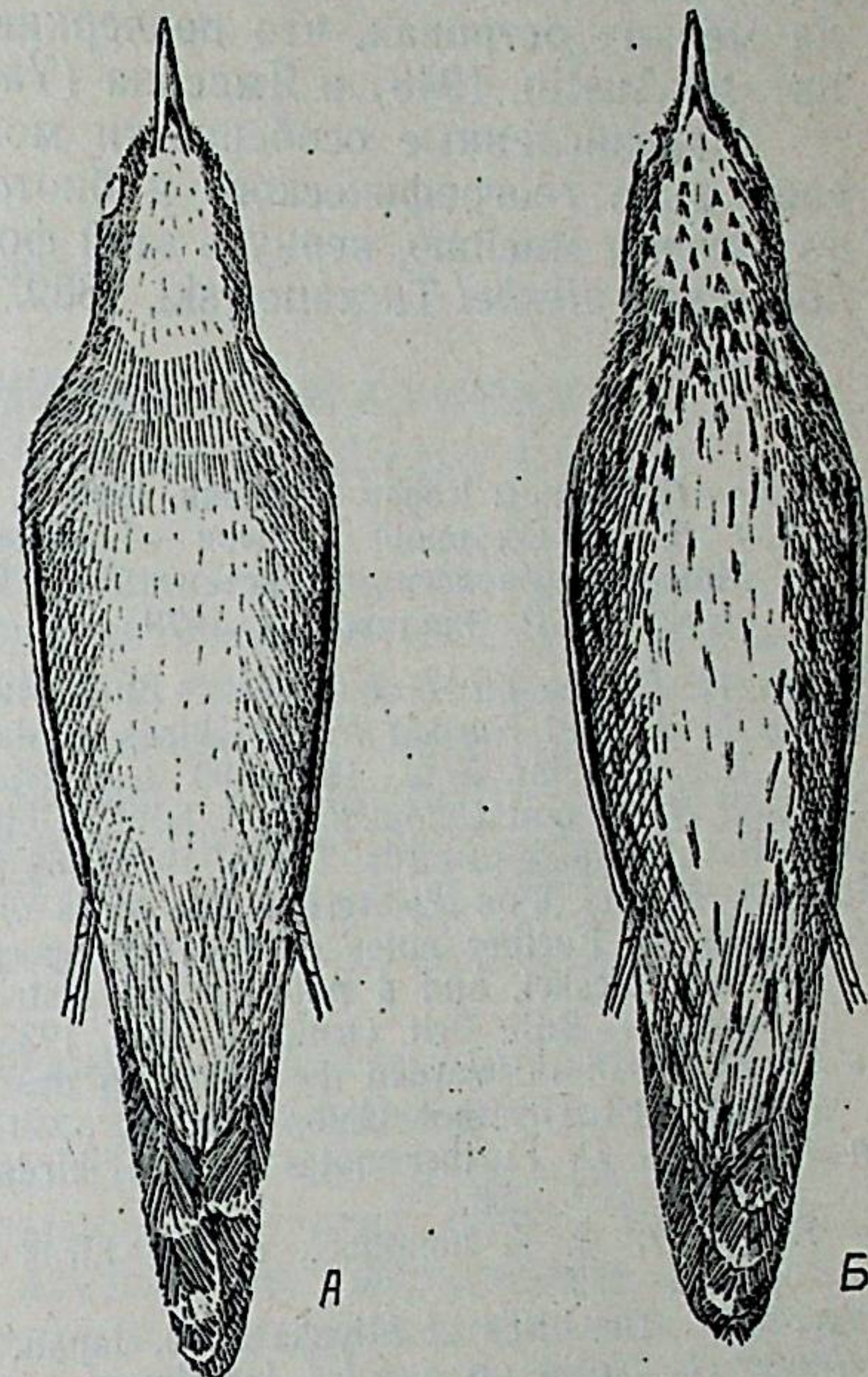


Рис. 4. Гнездовой наряд охотского (А) и островного (Б) сверчков.

В сравнение с *L. o. ochotensis* яйца *L. pleskei* несколько крупнее и отличаются некоторыми деталями окраски, насколько можно судить по описаниям, хотя общий характер ее у этих птиц сходен.

Судя по описанию песни *L. o. ochotensis* (Нечаев, 1979), она хорошо отличается от таковой *L. pleskei*, которая у последнего значительно короче и слагается из иных звуков.

Таблица 2
Некоторые размерные признаки островного и охотского сверчков, ad*

| Форма, пол | Клюв от лобного оперения, мм | | | Крыло, мм | | | Масса, г | | |
|------------------------------|------------------------------|---------|------------|-----------|---------|------------|-----------|---------|------------|
| | пределы | среднее | число экз. | пределы | среднее | число экз. | пределы | среднее | число экз. |
| | | | | | | | | | |
| <i>L. pleskei</i> ♂♂ | 13,9—14,8 | 14,3 | 10 | 63,3—69,0 | 66,4 | 12 | 20,8—23,5 | 22,0 | 8 |
| | 13,3—14,9 | 14,0 | 5 | 61,4—64,0 | 62,6 | 5 | 19,3—21,1 | 20,6 | 4 |
| <i>L. o. ochotensis</i> ♂♂ | 11,5—13,0 | 12,2 | 21 | 64,8—71,1 | 68,1 | 18 | 16,5—21,6 | 18,6 | 27 |
| | 11,6—12,7 | 12,0 | 7 | 63,6—68,0 | 66,7 | 6 | 14,0—20,2 | 16,7 | 6 |
| <i>L. o. subcerthiola</i> ♂♂ | 11,2—13,0 | 12,4 | 13 | 67,0—73,6 | 71,3 | 16 | 19,9—20,8 | 20,4 | 4 |
| | 11,1—13,6 | 12,2 | 11 | 64,6—70,7 | 68,0 | 10 | 19,5—19,6 | — | 2 |

* Масса *L. o. ochotensis* дана по Нечаеву (1979)

Биотопическая приуроченность *L. pleskei* и *L. o. ochotensis* различна, несмотря на то, что обе птицы могут гнездиться в сходных условиях. Первый предпочитает кустарниково-разнотравные заросли сухих склонов и галечниковых кос, а второй — влажные биотопы. Замечательной особенностью *L. pleskei* является гнездование его только на мелких островах, что подчеркивали еще Исизава (Ichizawa, 1933, цит. по Austin, 1948) и Ямашина (Yamashina, 1938).

Перечисленные особенности морфологии и вокализации, а также специфика географического и биотопического размещения позволяют, по нашему мнению, вернуть этой форме ранг самостоятельного вида — *Locustella pleskei* Taczanowski, 1889.

ЛИТЕРАТУРА

- Вон Хон Гу. Птицы Кореи. Пхеньян, 1965, 3, 422 с. (на кор. яз.)
 Нечаев В. А. Охотский сверчок — *Locustella ochotensis* на островах Сахалин и Монерон (биология и систематика). В кн.: Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1979, с. 16—42.
 Austin O. L. The birds of Korea. — Bull. Mus. Compar. Zool., 1948, 101, 1, p. 1—301.
 Austin O. L. and Kuroda N. The birds of Japan, their status and distribution. — Bull. Mus. Compar. Zool., 1953, 109, 4, p. 279—637.
 Caldwell H. R. and Caldwell J. C. South China birds. Shanghai, 1931, p. 1—447.
 Check-list of Japanese birds. Tokyo, 1974, 364 p.
 Gore M. E. and Won Pyong-Oh. The birds of Korea. Seoul, Tokyo, 1971, 450 p.
 Hachisuka M. Further notes on the type-specimens of *Emberiza jankowskii* and *Locustella pleskei*, and a note on the distribution of *Phasianus colchicus mut. tenebrosus*. — Bull. Brit. Ornithol. Club, 1935, 55, p. 69—72.
 La Touche J. D. Forwarded the following descriptions of two new birds from China. — Bull. Brit. Ornithol. Club, 1905, 16, p. 21.
 La Touche J. D. Further notes on the birds of China (plate VI). — Ibis, 1913, 1, 2, p. 263—283.
 La Touche J. D. A handbook of the birds of Eastern China, 1, 3. London, 1926, p. 193—292.
 Moyer J. T. The birds of Miyake Jima, Japan. — Auk, 1957, 74, 2, p. 215—228.
 Stejneger L. Notes on a third instalment of Japanese birds in the Science Colledge Museum, Tokyo, Japan, with descriptions of new species. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1893, 16, p. 615—638.
 Stejneger L. Notes on a Japanese species of Reed Warbler. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1894, 17, 997, p. 205—206.
 Taczanowski L. Description d'une nouvelle *Locustella* de la Coree. — Proc. Zool. Soc. London, 1889, p. 620—621.
 Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. London, 1959, 762 p.
 Won Pyong-Oh. Bird survey in Chuja island, Cheju-Do, Korea. — Tori, 1970, 20, 88, p. 18—23 (на японском языке).
 Yamashina Y. On *Acanthopneuste occipitalis ijimae* and *Locustella ochotensis pleskei*. — Tori, 1935, 8, 40, p. 436—439 (на японском языке).
 Yamashina Y. Die Lebensweise einiger wenig bekannter Sylviiden aus Ostasien. — J. Ornithol., 1938, 80, 4, S. 497—515.
 Yamashina Y. Birds in Japan. A field guide. Tokyo, 1974, 226 p.

В. М. Лоскот

БИОЛОГИЯ ВОСТОЧНОЙ ЧЕРНОПЕГОЙ КАМЕНКИ, *OENANTHE HISPANICA MELANOLEUCA* (GÜLD.) В СССР

Сложная внутривидовая изменчивость чернопегой каменки *Oe. hispanica* (L.), особенно морфизм окраски оперения птиц, и ее взаимоотношения с близким видом — каменкой плешанкой *Oe. pleschanka* Lerechin неоднократно привлекали внимание исследователей. Систематика вида разработана весьма детально (Kleinschmidt, 1936; Grote, 1942; Mayr and Stresemann, 1950; Vaurie, 1949, 1959; Портенко, 1954; Portenko, Vietinghoff-Scheel, 1967; Панов, Иваницкий, 1975; Лоскот, 1976; Haffer, 1977; Степанян, 1978 и др.), хотя ряд вопросов остается спорным и требует уточнений.

В последние годы в СССР интенсивно изучалось поведение каменок, которым посвящена значительная часть специальной монографии о механизмах коммуникации у птиц (Панов, 1978). В ней описаны существенные отличия территориального и других форм поведения чернопегой каменки и плешанки. В превосходно выполненном исследовании сравнительной экологии 11 видов каменок юго-западного Ирана (Cognwallis, 1975) детально освещены питание и другие важные экологические факторы, влияющие на распространение птиц и выбор ими (в том числе *Oe. h. melanoleuca*) мест обитания. Особенности гнездования западного подвида *Oe. hispanica* — *Oe. h. hispanica* (L.) изучены в Испании Суаресом (Suarez, 1977).

Но *Oe. hispanica* остается одной из малоизученных птиц фауны СССР. Ее распространение и места обитания выяснены лишь в общих чертах, ограничены также сведения об образе жизни: до сих пор были известны находки нескольких гнезд в Закавказье (Ляйстер, Соснин, 1942; Даль, 1944; Рапов, 1974) и на полуострове Мангышлак (Гаврилов, 1970; Панов, Иваницкий, 1975). Полностью отсутствуют данные, характеризующие развитие птенцов, почти не изучено питание птиц.

В связи с этим, основная цель данной работы состоит в том, чтобы представить общую характеристику образа жизни вида на территории СССР, выделив те особенности его биологии, которые могут оказаться полезными при оценке степени дивергенции таких близких видов как чернопегая каменка и плешанка и выяснении путей эволюции рода *Oenanthe*.

В связи с тем, что в СССР распространен лишь восточный подвид *Oe. hispanica* — *Oe. h. melanoleuca*, в дальнейшем для краткости изложения под названием «чернопегая каменка» подразумевается именно этот подвид, так же как под названием «плешанка» — *Oe. pleschanka*.

Материал и методика

Основные наблюдения за чернопегой каменкой и другими представителями рода, в первую очередь, плешанкой, проведены в 1974—1982 гг. в 6 пунктах.

1. Южная Армения: Мегри (12 IV—6 VI 1974), с выездами в Акулис (западнее Ордубада, Нахичеванская АССР) 8, 11, 14 V и 5 VI в Ньювады Мегринского района 16 IV и 18 V.

2. Нахичеванская АССР: Абракунис у горы Илан-даг (25 IV—12 V 1978).

3. Азербайджанская ССР: Кахи (14 V—1 VI 1978 и 11—19 VI 1979).

4. Казахстан, полуостров Мангышлак: Таучик (19 IV—21 V 1977).

5. Туркмения, западный Копетдаг: Кара-Кала (25 V—6 VI 1979).

6. Окрестности Ордубада (16 IV—30 V 1982).

Часть данных собрана также во время маршрутных поездок в Армянскую ССР (Ереван, 4 V 1976; Аштарак, 22 IV 1978; Гарни, 23 IV 1978, Хосровский заповедник, 7—11 V 1976) и Азербайджанскую ССР (Абракунис, 19—20 V 1976; Билав, 16—18, 21—23 V 1976; Акулис, 13—15 V 1976; Шуша, 25 V 1976; Зангелан, 8—13 V 1974; Лерик, 21 IV 1976; Диабарская котловина, Космольян, 31 V—1 VI 1976).

В работе использованы также результаты обработки коллекционных материалов Зоологического института АН СССР (ЗИН), Зоологического музея МГУ, Института зоологии АН Украинской ССР, Зоологического музея Киевского государственного университета, Крымского заповедно-охотничьего хозяйства, Института зоологии АН Казахской ССР, а также коллекции В. С. Очаповского.

Проведены длительные наблюдения у гнезд и за отдельными особями, индивидуальное опознавание которых облегчается морфизмом окраски оперения, а также ее половой и возрастной изменчивостью.

В 1979 г. с целью выяснения особенностей роста и линьки молодых птиц в послегнездовой период, 3 самца и 5 самок (2 выводка) *Oe. h. melanoleuca* содержались в вольерах в окрестностях с. Катех Закатальского района, с 10-го по 63-й день их жизни (18 VI—9 VIII)*.

Птицы содержались на смеси рубленого вареного яйца и риса, с добавлением свежих муравьиных коконов и живых насекомых, преимущественно прямокрылых, чешуекрылых (белянок), клопов, жуков (июньских хрущей, листоедов), муравьев и стрекоз, а также ягод (черешни, шелковицы, земляники и черной бузины). В корм добавлялась толченая скорлупа вареных куриных яиц. Вода для питья в вольеры не ставилась, и птицы очевидно в ней не нуждались.

Ежедневно вольеры выставлялись на солнце; время от времени над ними устраивался искусственный дождь с помощью пульверизатора или ставилась вода для купания.

Распространение

Чернопегая каменка (рис. 1, вклейка) гнездится в горах южной Европы от Пиренеев до Балкан, в северо-западной Африке (Атлас), на Кавказе и в Передней Азии на восток до западного Копетдага и гор Загроса. На территории СССР расположена лишь небольшая северо-восточная часть области гнездования, включающая три пространственно изолированных участка.

Северную границу наиболее крупного кавказского участка определяют летние встречи птиц близ Ахалциха, Гори, Ботлиха и Буйнакка (Portenko, Vietinghoff-Scheel, 1967; Лоскот, 1976); к югу эта каменка распространена до долины Аракса и Талыша (Диабарская котловина). Она более многочисленна в Армении и Нахичеванской АССР, на

* Автор глубоко признателен руководству Закатальского заповедника, особенно заместителю директора З. А. Алиеву за содействие в работе.

остальной территории Азербайджана, в Грузии и Дагестане встречается спорадически и в небольшом числе.*

Распространение другой, малочисленной популяции своеобразного морфического состава ограничено невысокими горами полуострова Мангышлак и прилегающей частью Западного чинка плато Устьурт (Долгушин, 1948), на котором возле Мертвого Култука расположен наиболее северный (45° с. ш.) пункт гнездования вида в СССР.

Еще одна немногочисленная популяция населяет западный Копетдаг, где птицы более обычны в бассейне Сумбара, но, как установлено в последнее время, встречаются и за его пределами. Наиболее восточным пунктом гнездования вида сейчас можно считать Гауданский перевал, близ которого в июне 1979 г. добыт самец (коллекция Института зоологии АН УССР). Возможно, эта каменка появилась здесь в последние десятилетия, так как Зарудный (1896) не встретил ее в окрестностях Гаудана в мае—июне 1892 г.

Кроме того, фенотипически «чистых» самцов *Oe. hispanica* отмечали и добывали в гнездовое время на южном побережье Крыма от Севастополя до Феодосии (Nordmann, 1834, 1840; Kaleniczenko, 1839; Blakiston, 1857; Лоскот, 1976). В начале двадцатого столетия были добыты три птицы, затем долгое время никаких сведений об этом виде в Крыму не поступало, но 31 V 1973 взрослый самец добыт близ Судака (коллекция Крымского заповедно-охотничьего хозяйства). Вероятно, чернопегая каменка относится к числу редких, нерегулярно гнездящихся птиц Крыма.

Залетные одиночные птицы, исключительно самцы вывода прошлого года, добыты 14 VI 1970 под Новороссийском (коллекция ЗИН АН СССР), 6 V 1894 на Эмбе, вблизи устья Темира (Сушкин, 1908) и 9 VI 1971 в 12 км восточнее Казалинска (коллекция Института зоологии АН Казахской ССР). Еще один самец, заканчивающий полную линьку, добыт 5 VIII 1966 на береговых обрывах у Толстого мыса возле Геленджика (коллекция ЗИН АН СССР). По-видимому, это также случай редкого залета.

Среди каменок фауны СССР область гнездования чернопегой каменки характеризуется наиболее юго-западным положением, что вероятно объясняется, прежде всего, экологическими особенностями вида, тесно связанного со средиземноморским типом климата и растительности.

Прилет и пролет

В связи с относительно ограниченным распространением вида в СССР сроки прилета в различных частях ареала отличаются значительно, в пределах трех недель.

На юге Армении и Азербайджана самцы появляются в конце марта—начале апреля. Об этом свидетельствуют как прямые наблюдения (весной 1970 г. в Нахичеванской АССР первая птица встречена 28 III (Рапов, 1974), так и наиболее ранние даты добычи коллекционных экземпляров: 31 III 1957, р. Алинджачай, севернее Джульфы (коллекция В. С. Очаповского); 5 IV 1928, «р. Занга, с. Гей-Гмбет» (Ляйстер, Соснин, 1942); 8 IV 1915, «Шушинский округ» (коллекция ЗИН). Первые самки в Нахичеванской АССР отмечены на 10 дней позже самцов—7 IV 1970 (Рапов, 1974).

* Вывод Панова и Иваницкого (1975, 1870—1871) о том, что Главный Кавказский хребет и низменности Азербайджана служат мощной преградой, разделяющей ареалы чернопегой каменки и плешанки, неверен. Обе каменки гнездятся и в Дагестане и у южных подножий Главного Кавказского хребта (Богданов, 1879; Росников, 1888; Серебровский, 1925; коллекции МГУ и ЗИН АН СССР, в том числе 8 экз. из коллекции М. А. Мензбира, добытых в мае 1900 и 1903 гг. Е. В. Цветковым близ Кахи; данные автора).

В западный Копетдаг чернопегая каменка прилетает несколько раньше, возможно, уже в начале третьей декады марта, так как в 1970 г. в долине Сумбара первые слетки отмечены 12 V (Степанян, Степанян, 1972), примерно за неделю до появления в Нахичеванской АССР.

На полуострове Мангышлак в 1972 г. прилет самцов отмечен в конце первой декады апреля; одновременно здесь появились и первые самки (Панов, Иваницкий, 1975).

Предположительно в это же время птицы достигают северных пределов распространения на Кавказе, так как в северо-западном Азербайджане гнездование начинается на 10—12 дней позже, чем в южной Армении и Нахичеванской АССР. В окрестностях Мингечаура («Арешский уезд») два самца добыты 11 IV 1894 (Сатунин, 1907).

Прилет, а в южных районах и пролет продолжаются 3—4 недели, достигая наибольшей интенсивности во второй трети этого периода. Так, поздней весной 1974 г. в окрестностях Мегри первые птицы появились, вероятно, не раньше первых чисел апреля, так как 13 IV они были еще редкими (3♂ и 1♀ на 2.5 км маршрута); на следующую неделю их численность резко возросла (12♂ и 9♀), а последние пролетные особи встречены здесь 28 IV. У подножия горы Иландаг в Нахичеванской АССР явный пролет отмечен 2 V 1978, когда большинство местных птиц приступило к размножению. На полуострове Мангышлак в 1972 г. наиболее поздний прилет самцов отмечен 23 IV, самок, судя по времени образования пары, — 6 V (Панов, Иваницкий, 1975); в 1977 г. последний пролетный самец встречен здесь 5 V. Характеризуя сроки прилета вида в целом, необходимо отметить, что у южных границ страны чернопегая каменка появляется в среднем через 35—40 дней после первых перелетных особей *Oe. finschii* и *Oe. isabellina*, и на 15—30 дней позже других каменок, в том числе *Oe. pleschanka*. Такой поздний прилет, возможно, объясняется повышенной чувствительностью вида к весенним похолоданиям.

Резкие колебания численности каменок обычно регистрируются в утренние часы и свидетельствуют о преобладании ночной миграции, но направленные перекочевки протекают и днем. При этом птицы летят низко (до 1 м) над землей по ломаной линии, от присады к присаде, в одиночку или небольшими группами по 3—5 особей. Несмотря на значительное расстояние между отдельными каменками (20—30, иногда и 50 м) целостность группы сохраняется, благодаря довольно синхронным перелетам и кратковременным остановкам, связанным с поисками корма. Сходным образом ведут себя пролетные обыкновенные каменки и плясуньи; более крупных (до 30 особей) разреженных «стай», которые образуют при интенсивном пролете в Бадхызе плешанка и особенно пустынная каменка, в Закавказье встречать не приходилось, что, возможно, объясняется меньшей общей численностью пролетающих здесь чернопегих каменок.

Некоторые участки, такие как входы в узкие скалистые боковые ущелья с прилегающей речной террасой в долине среднего Аракса, привлекали пролетных птиц, и они задерживались в таких местах на 2—3 дня, образуя скопления до 6—8 особей на площади 3—5 га. Иногда здесь же кормились еще 1—2 златогузые или пролетные обыкновенные каменки. Пролетные чернопегие каменки соблюдали индивидуальную дистанцию, и автору не приходилось видеть их на расстоянии менее 3 м друг от друга (обычно более 5 м). Редкие территориально-низкой интенсивности: резкие поклоны с разворачиванием хвоста и отведением крыльев, иногда также глухой щелчок (термин Е. Н. Панова). Это основной акустический сигнал, издаваемый в самых разнообразных ситуациях всеми представителями рода, звучащий как глу-

хое «чек». Случаев выраженной защиты небольшой индивидуальной территории, как у пролетных обыкновенных каменок (Cnder, 1949), не отмечено. В равнинных пустынях, степях, на полях, участках с густыми кустарниками и в других чуждых виду биотопах птицы пролетают без длительных остановок, в горной лесистой местности встречены на обрывистых обочинах дороги.

В Закавказье чернопегая каменка летит с юго-запада на северо-восток широким фронтом, через хребты Малого Кавказа и Талышинские горы: два пролетных самца добыты 18 IV 1965 X. Т. Моламусовым близ Ярдымлы и 21 IV 1976 автором северо-восточнее Лерика (коллекция ЗИН), а 12—15 IV 1937 2 птицы отмечены в устье р. Виляжчай на Ленкоранской низменности (Иванов, 1952). Вдоль западного побережья Каспийского моря пролетают лишь немногие особи, что, по-видимому, свидетельствует о существовании других миграционных путей у части каменок, гнездящихся в Дагестане.

Пути пролета птиц мангышлакской популяции неизвестны, в Туркмении их не наблюдали. Двух самцов, добытых 15 IV 1944 и в апреле 1945 г. в низовьях Амударьи, по дороге из Тайми в Ургу (Мекленбурцев, 1949), значительно восточнее ближайших мест гнездования, вероятно, следует отнести к залетным.

Места обитания, численность

Чернопегая каменка гнездится преимущественно в горах, предпочитая хорошо прогреваемые сухие склоны, поросшие редкой травянистой и кустарниковой растительностью, с многочисленными каменными обнажениями, осыпями и скалами. На равнинах встречается редко и только на участках с элементами вертикального расчленения рельефа (на крутых склонах и обрывах оврагов, речных и морских террас), где также предпочитает выходы коренных пород или скопления обломочных материалов.

Большинство птиц не поднимается выше 1500 м, но в южном Закавказье (Сарайбулагский, Зангезурский, Мегринский хребты, Диабарская котловина) гнездящиеся пары встречены также в пределах высот 1700—1900 м, а в Шахдагском хребте — близ озера Севан (Дроздов, 1965), т. е. на высоте около 2000 м. По-видимому, верхняя граница гнездования вида в СССР лишь незначительно превышает 2000 м. Это соответствует ее оценке Ляйстером и Сосниным (1942) для Армении (предположительно, не выше 2000—2350 м) и наблюдениям в других частях ареала: Испания — 2150 м (Witherby et al., 1945), Балканский полуостров — 2000 м (Матвеев, 1976), Эльбурс — 2200 м (Нафканский, 1977), Загрос — 2000 м (Paludan, 1938). Сообщения о гнездовании этой каменки на высоте 2800 м у Салачурского перевала в северо-восточной Турции (Нестеров, 1911) и 3200 м на горе Арагац (Даль, 1954) нуждаются в подтверждении.

Диапазон мест обитания чернопегой каменки в пределах очерченной высотной зоны довольно широк, особенно на Кавказе. Это характерная птица пояса нагорноксерофитной (фриганоидной) растительности, у нижней границы которого она проникает на участки эфемерово-полюнной пустыни, у верхней — в горную степь. Кроме того, гнездится в поясе ксерофильных редколесий, на конусах выноса горных рек и в культурном ландшафте.

Как показал Корнуоллис (Cornwallis, 1975), к характерным особенностям мест обитания, которые, вероятно, важны для каменок и влияют на выбор ими гнездового участка, относятся: плотность растительного покрова (в частности, присутствие голых участков или валу-крутизна склонов, степень их покрытия крупными камнями или валунами, наличие скал. Различные сочетания этих, а также некоторых

других факторов, включая территориальные взаимоотношения с другими представителями рода, определяют сложность рисунка пространственного распределения птиц и довольно резкие колебания их численности.

В Закавказье наибольшей численности и плотности вид достигает в поясе нагорноксерофитной растительности, которая обычно развивается в среднегорье (800—1500 м) на крутых склонах с расчлененным рельефом и маломощным, иногда почти отсутствующим (скелетные горы южного Закавказья) почвенным покровом. Фригану характеризуют большая изреженность и мозаичность растительных группировок, которые состоят преимущественно из низкорослых сероопушенных растений и мало заметны среди камней. В южной Армении и Нахичеванской АССР (рис. 2, А, вклейка) часто встречаются группировки с преобладанием чистеца шерстистого (*Stachys inflata*) и тимьяна (*Thymus kotchyanus*), с участием шалфеев, полыней, злаков, зонтичных, а также редко растущих кустарников — миндалей (*Amygdalis pairica*, *A. fenzliana*), крушины Палласа (*Rhamnus pallasii*), мелкоплодной вишни (*Cerasus microcarpa*), курчавки (*Atraphaxis spinosa*), эфедры (*Ephedra procera*), караганы (*Caragana grandiflora*) и небольших деревьев каркаса (*Celtis caucasica*, *C. glabrata*), иволистной груши (*Pyrus salicifolia*), боярышника (*Crataegus orientalis*) и др.

Охотнее всего каменки селятся на крутых (>25°) склонах многочисленных извилистых ущелий, а также вдоль русел небольших рек и ручьев, обычно пересыхающих летом. На таких участках расстояние между парами часто не превышает 100—120 м, сокращаясь местами до 70—80 м.

Так, в безводных скалистых ущельях близ Мегри на 6 маршрутах общей продолжительностью 10.2 км, учтено 55 пар (3—8 на 1 км), а в одном из цирков на левом берегу р. Мегригет 18 V 1974 отмечено токование 5 самцов на площади, не превышающей 3 га. Примерно такая же численность птиц в горах южнее с. Билав: по берегам ручьев, впадающих в р. Гиланчай, в пределах высот 1050—1200 м, учтено 53 пары на 13.5 км (3 маршрута), с колебаниями 1—7 пар на 1 км. Из кустарников, характерных для окрестностей Билава, кроме перечисленных, следует упомянуть парнолистник (*Zygodphyllum atriplicoides*), шиповники (*Rosa* sp.), барбарис (*Berberis iberica*).

Очень многочисленна чернопегая каменка у подножий отвесных скал, усеянных крупнообломочным материалом, в горах близ Абракуниса, где на участке 1.8×120—170 м (примерно 30 га) в 1978 г. гнездились 18 пар, а у южного подножия горы Иландаг встречены 17 пар на маршруте 3.0 км. Покрывающие подножие крупнообломочные осыпи местами поросли куртинами кустов, среди которых преобладали мелкоплодная вишня, реже встречались миндали, шиповники, жимолость (*Lonicera iberica*) и смородина (*Ribes* sp.), и редкой травянистой растительностью с участием злаков и полыней.

Численность птиц также довольно высока на границе с культурным ландшафтом (сады): в окрестностях Ордубада рис. 2, Б, вклейка) учтена 21 пара на 2 маршрутах протяженностью 5.5 км (2—6 пар на 1 км).

Выжженных солнцем, почти лишенных растительности мелкощепчатых осыпей в горах южного Закавказья эта каменка явно избегает, хотя иногда гнездится и в таких условиях (за время наблюдений встречены 2 пары).

К снижению численности птиц ведет также увеличение плотности кустарникового покрытия: в ущелье с ручьем близ с. Ньюады, где в нижней части склонов растут многочисленные кусты держи-дерева (*Paliurus spinachristi*), гранатника (*Punica granatum*), миндалей, мелкоплодной вишни и барбариса, а лишенные растительности участки

занимают не более 40% поверхности, учтено 7 пар на 2.5 км маршрута (2—3 на 1 км). В ущельях близ Мегри долины ручьев, густо поросшие кустами (в том числе ивами), со сплошным травяным покровом, непригодны для гнездования чернопегой каменки, хотя она охотно поселяется на прилегающих сухих склонах с редкой растительностью (4 пары на площади 3.5 га).

Возле Зангелана, окруженного пологими холмами, покрытыми зарослями держи-дерева с участием грабинника (*Carpinus orientalis*) и дуба араксинского (*Quercus agrifolia*), она встречена только на двух открытых участках: крутом левом берегу реки Вохчи (4 пары на площади 3.5 га) и 3 пары на обрывистых обочинах дороги у северной окраины поселка протяженностью 0.8 км.

Среди палиурусового шибляка близ г. Шуша 2 пары *Oe. hispanica* и 4 пары *Oe. oenanthe* гнездились в заброшенной каменоломне.

В скально-фриганоидном ландшафте на склоне Шахдагского хребта близ озера Севан 26—28 VI 1961 учтены 9 птиц на 3.5 км маршрута (Дроздов, 1965).

В Диабарской котловине немногочисленна и распространена спорадически: встречена среди заброшенных глинобитных построек (2 пары) и рядом со скалами (2 пары); прилежащие пологие склоны поросли типчаком (*Festuca sulcata*), подушками *Acantholimon hokenhaskeri*, *Astragalus aureus*, редкими кустами *Rosa iberica*, *Lonicera iberica*, *Rhamnus pallasii*, *Prunus spinosa*. В 1970 г. гнездование не менее 4 пар зарегистрировано также на береговых скалах р. Ленкорань-чай близ 66-го км шоссе Госмолян — Ленкорань (экземпляры коллекции Института зоологии АН УССР).

К характерным, но менее распространенным местам обитания этой каменки в Закавказье относятся также ксерофитные редколесья, прежде всего, можжевеловые, состоящие преимущественно из *Juniperus foetidissima* (рис. 2, В, вклейка) или *J. polycarpos*. В южном Закавказье арчовники часто сочетаются с нагорными ксерофитами или шибляком и занимают ограниченные участки на каменистых склонах, обычно от 1000 до 2400 м (Лавренко и Сочава, 1956). Численность каменок здесь ниже, чем в поясе нагорных ксерофитов, хотя местами они довольно обычны: на двух маршрутах (5.0 км) близ Мегри, у нижней границы редколесий (1000—1200 м) встречены 10 пар, а в Хосровинском заповеднике на 4 маршрутах (9.3 км) в пределах высот 1100—1500 м — 28 пар (2—5 на 1 км). В можжевеловых редколесьях каменок также особенно привлекают разрушенные скалы, речные террасы и крутые склоны ущелий. В таких местах расстояние между парами сокращается до 80—100 м при обычно 300—500 м. На задерненных участках с плотным травянистым покровом и в густых арчовниках (сомкнутость крон более 0.6) эта каменка не встречена. Верхний предел ее распространения обычно совпадает с нижней границей горно-степной растительности или широколиственных лесов; выше 1700 м она встречается редко и очень неравномерно, лишь на открытых каменистых участках.

В низких горах хребта Боздаг (Восточное Закавказье) гнездится в фисташково-арчовом редколесье (Виноградов, Чернявская, 1965), в состав которого входит кевовая фисташка (*Pistacia mutica*) и кустарники, характерные для шибляка.

Своеобразны места обитания вида на северо-западе Азербайджанской ССР, у южных подножий Главного Кавказского хребта. Здесь чернопегая каменка образует совместно с плешанкой несколько небольших поселений, территориально ограниченных конусами выноса таких горных рек как Курмухчай, Турианчай, Геокчай, где птицы встречены в 1973, 1978 и 1979 гг. Возможно, они будут обнаружены также при обследовании соответствующих участков долин рек Алджи-

ганчай и Агричай. В долине р. Толачай оба вида сейчас отсутствуют, но они гнездились здесь несколько десятилетий назад: в 1916 г. парочка плешанок близ Закатал добыл П. В. Серебровский (1925). Рост города привел к тому, что его окрестности стали непригодными для гнездования этих птиц. Не встречены они также западнее, в долинах рек Катехчай и Белокачай.

В долине р. Курмухчай каменки гнездятся у южных окрестностей Кахи. Ширина долины здесь значительно увеличивается, и река разбивается на несколько мелких протоков, которые блуждают среди оседающих здесь валунов и крупной гальки, заполняющих всю долину (рис. 2, Г, вклейка). Необходимые для размножения условия птицы находят только на четырехкилометровом отрезке долины, где выражены все стадии развития приречной растительности на конусе выноса: от безжизненных галечников до пойменного тополево-дубового леса с разнообразными кустарниками в подлеске, с преобладанием грабинника и скумпии (*Cotinus coggygia*). Птицы гнездятся в полосе своеобразного редколесья, которое образуют тополь, дуб, каркас и растущие между ними кусты облепихи (*Hipporhoe rhamnoides*), боярышника, шиповника, ежевики, держи-дерева. Обширные открытые участки покрыты редкой и низкой травянистой растительностью с участием злаков, клеверов, лядвенца (*Lotus* sp.) и др. Рельеф участка усложняют защищающие от паводков сооружения: бетонные изгороди, каменные дамбы и насыпи высотой до 5 м, близ которых концентрируется большинство птиц (рис. 2, Г, вклейка).

В 1978 г. на правом берегу р. Курмухчай в полосе 0.5×3.0 км учтена 21 пара со следующим фенотипическим составом самцов: *Oe. hispanica* — 7; *Oe. pleschanka* — 5; гибридные особи — 9. В 1979 г. здесь же, но на участке 1.2×3.5 км по всей долине реки встречены 22 пары с соответственным соотношением самцов 11:7:4. В связи с тем, что многократными учетами охвачена почти вся пригодная для гнездования птиц территория, общая численность обоих видов в окрестностях Кахи, по-видимому, не превышает 30 пар.

Территория Дагестана, судя по коллекционным материалам, входит в зону гибридизации *Oe. hispanica* и *Oe. pleschanka*, но сведения об особенностях распространения птиц в этой части ареала пока не собраны.

На полуострове Мангышлак чернопегая каменка также обитает совместно с плешанкой, резко уступая ей в численности: на 1 белоспинного самца здесь приходится 12 черноспинных. Это примерное соотношение, наблюдавшееся в 1947 г. Долгушиным (1948), сохранилось в 1972 г. (Панов, Иваницкий, 1975, табл. 2) и в 1977 г., когда близ поселка Таучик с 19 IV по 19 V встречены 12 белоспинных и 138 черноспинных птиц, включая 8 самцов морфы «vittata».* В радиусе 15 км от поселка найдено 7 пар *Oe. hispanica*, 4 из которых гнездились на участке 0.3×0.8 км в ущелье соленой речки (рис. 2, Д, вклейка) с кустами тамариска вдоль ее русла и крутыми каменистыми склонами, поросшими редкими кустами крушины Синтениса (*Rhamnus sintenisii*), курчавки, отдельными кустами боярышника и др., с преобладанием полыней и злаков. Одна пара встречена на лессовых обрывах, у входа в ущелье среди полынно-солянковой пустыни, еще две — возле саманных построек нежилой окраины поселка, с редкой рудеральной растительностью, в которой преобладал *Regalium harmala*.

В западном Копетдаге в 1979 г. встречена лишь в двух пунктах: на северных склонах горы Хасардаг и в щебнистом низкогорье, в 12 км северо-западнее Кара-Кала. В первом пункте 5 пар гнездились на не-

* Более подробно морфизм и гибридизация этих видов будут рассмотрены в специальной статье.

большом участке протяженностью 1.2 км вдоль невысоких (3—5 м) разрушенных скал, расположенных на высоте 800 м, у верхней кромки оврагов, прорезающих подножие Хасардага. Среди редкой кустарниковой растительности здесь преобладали крушина, мелкоплодная вишня, боярышник, шиповники, кизильник (*Cotoneaster* sp.), пузырчатник, среди трав — злаки и сложноцветные. В пустынном низкогорье 2 пары встречены на 11 км маршрута, среди редкой фриганоидной растительности, с участием держи-дерева, мелкоплодной вишни, эфедры и доминирующих здесь кустарничков: полыней, акантофиллума, астрагалов, выюнков и злаков.

К выходам разрушенных скал приурочено гнездование этого вида и в области южных предгорий Сюнт-Хасардагской гряды, где 12 V 1970 в урочище Игледжик встречены 1 пара *Oe. hispanica* и 2 пары *Oe. pleschanka* (Степанян, Степанян, 1972).

Таким образом, разнообразие природных условий, в которых гнездится вид в СССР, довольно велико. В заключение его можно охарактеризовать различиями годовой нормы осадков от 100—150 мм на полуострове Мангышлак до 400—600 мм в южных предгорьях Главного Кавказского хребта (Гвоздецкий, 1968).

Распределение территорий

Изменения территориального и других форм поведения на протяжении годового цикла подробно исследованы для обыкновенной (Corder, 1949, 1956) и особенно черношейной (Панов, 1978) каменок. Поведение чернопегой каменки так детально не изучалось, но в обстоятельной монографии Панова (1978) проведен сравнительный анализ коммуникативного поведения всех видов каменок фауны СССР, а на примере чернопегой каменки и плешанки разобраны различия, возникающие на уровне полувидов. Приведенные ниже материалы позволяют дополнить и уточнить ряд высказанных в этих работах положений.

У прилетевших в апреле самцов гонады завершают развитие, и к началу мая они достигают максимальной величины у большинства птиц: средние размеры семенников 3.1×4.8 мм у 4 птиц, добытых 17—18 IV, 4.3×7.0 мм у 6 птиц, добытых 26 IV—2 V, и 4.7×7.2 мм у 22 птиц, добытых 11 V—4 VI, при крайних значениях 2.9×4.3 мм и 6.6×8.6 мм. Только у одного первогодка, добытого на пролете в Талыше, 21 IV 1976 семенники едва начали развиваться: 1.5×2.8 мм.

После короткого (1—2 дня) периода интенсивного кормления и знакомства с территорией птицы начинают активно токовать и защищать ее от соперников. Большую часть времени они проводят в верхней части склонов, на вершине скалы, куста, дерева, линии электропередач или другом возвышении — песенном посту, заявляя о своем присутствии громким пением и особенно токовыми полетами, во время которых они с песней поднимаются еще на 20—30, иногда до 50 м над территорией. Такое яркое демонстрационное поведение адресовано прежде всего самкам и облегчает им поиск свободных партнеров; после образования пары преобладают другие, предназначенные для более близкого взаимодействия формы демонстрационного поведения.

Короткий (2 с) основной элемент громкой извещающей песни довольно стереотипен. Он близок основному варианту песни плешанки и хорошо отличает эти виды от других каменок. В горах при благоприятных условиях его можно услышать на расстоянии до 350 м. Кроме основного элемента, выполняющего роль видового маркера, в извещающую песню часто включаются заимствованные звуки, и *Oe. hispanica* вместе с плешанкой относится к числу лучших пересмешников среди каменок, уступая в этом отношении только каменке-плясунье. Имита-

ции обуславливают значительную индивидуальную, групповую и географическую изменчивость песни. К наиболее характерным и широко распространенным заимствованиям относятся раскатыстое верещание черных стрижей, голоса деревенской и горной ласточек; к локальным — индивидуальным — фрагменты из песен щегла, красношапочного вьюрка, коноплянки, полевого конька, малого и лесного жаворонков, скальной овсянки, большой синицы, голоса краснокрылого чечевичника, золотистой шурки и других птиц, встречающихся по соседству. Один из самцов с большой точностью воспроизводил даже перекличку в стайке пролетных желтых трясогузок.

Токовый полет происходит примерно так же, как у большинства видов каменок: с громкой песней, раскрыв веером хвост и трепеща крыльями, самец рывками, с небольшими (1—2 м) отклонениями в стороны поднимается под углом около 60° на 20—30, реже 50 м, кружит или порхает, совершая резкие повороты, в течение 0,3—1,5, редко 2 мин над участком, затем быстро снижается и последние 5—10 м обычно пикирует, сложив крылья, в исходную точку или на другой песенный пост, который нередко расположен у противоположной границы территории. При пикировании пение прекращается, но может сразу возобновиться после посадки. Несмотря на общий замедленный характер демонстрационного полета, он выполняется с большей скоростью и часто на большей высоте, чем у других каменок, кроме плешанки. Медленных спусков с широко раскрытым хвостом и громким пением, характерных для каменки-плясуньи и довольно обычных для черношейной и черной каменок, не отмечено. Особенно интенсивно (4—6 раз в час) токуют холостые самцы, начиная с 5—7-го дня после прилета, а у особей, образовавших пару вскоре после прилета, токовые полеты могут вовсе отсутствовать.

В ожидании самки самец немедленно реагирует на появление в пределах или на границе его территории любой конспецифичной особи (иногда даже мелких воробьиных других видов). Чаще всего нарушителями оказываются самцы, особенно владельцы соседних участков. Как правило, уже одного приближения хозяина бывает достаточно, чтобы нарушитель покинул его территорию. Но сразу после прилета и позже, при вселении новых птиц конфликты могут носить затяжной (несколько часов) и ожесточенный характер (драки). Они сопровождаются характерными для многих дроздовых птиц стремительными погонями, протекающими у этого вида низко (около 0,5 м) над землей, при частых резких изменениях направления полета и ускоренном приглушенном пении, которое чередуется с сериями глухих щелчков, сливающихся в специфичное стрекотание. В результате этих конфликтов устанавливаются границы или чаще пограничные полосы, разделяющие смежные участки территорий. В дальнейшем эти границы, как правило, соблюдаются; однако они не связаны с такими жесткими запретами, как, например, у значительно более агрессивного вида — черношейной каменки. Напротив, на смежных участках территории протекает большая часть активности холостых птиц, стимулирующих друг друга своим токованием. Такая стимуляция вероятно необходима самцам, и отмечены случаи, когда птицы, занявшие изолированные участки, иногда в 300—500 м от ближайших соседей, регулярно (через 2—3 ч) летали к ним на 7—10 мин и возвращались на свою территорию типичным токовым полетом с громким пением и высоко (10—15 м) над землей. Соседи узнают друг друга, и расстояние между самцами, собирающими корм в пограничной полосе, может сокращаться до 0,8 м.

Территория, контролируемая прилетевшими в числе первых самцами, особенно особями старше года, нередко превышает по величине гнездовую территорию, используемую впоследствии парой: 0,9—3,2,

среднее — 2,12 га ($n=16$) против 0,4—2,2, среднее — 0,95 га ($n=28$). Следует отметить, что в большинстве случаев размеры территории можно установить лишь ориентировочно, так как она не имеет линейных границ, четких на всем их протяжении и постоянных во времени. Удовлетворительные результаты при этих измерениях дает метод картирования перемещений птиц (Odum, Kuenzler, 1955), среди которых следует исключить нерегулярные дальние полеты на нейтральную территорию для кормления или токования. Нередко определение положения границы облегчается тем, что она совпадает с гребнем склона, краями ущелья или скальной стены, валунной грядой, сухим руслом или другими особенностями местности, в том числе границей непригодных для обитания вида участков, например, покрытых густой растительностью.

Метод регистрации пограничных конфликтов, хотя и основан на наиболее распространенном определении территории как «любого защищаемого участка» (Noble, 1939; Hinde, 1956), имеет вспомогательное значение. Он пригоден только для определения смежных границ и позволяет определить площадь лишь в редких случаях предельной плотности гнездования, когда границы территории на всем протяжении могут оказаться общими с соседями*. Кроме того, применение метода ограничено временем начальных фаз гнездования: после постройки гнезд частота территориальных конфликтов резко снижается, а с появлением птенцов их, как правило, не бывает.

Формирование пар, постройка гнезд

Между прилетом самца и появлением самки на его территории проходит от 3—5 дней до 2—3 недель, в долине Среднего Аракса обычный срок — 7—12 дней. Момент первой встречи самца и самки в связи с редкостью и кратковременностью события наблюдать трудно, и судить о нем автор может только по одному случаю, который, однако, отличается от описанных (Панов, 1978). В течение 2,5 ч самец старше года широко (до 200 м между крайними точками) передвигался вдоль сухого каменистого русла, поросшего редкими невысокими (до 0,5 м) кустами караганы. Он изредка кормился, высматривая добычу с вершин кустов, с интервалом 3—7 мин пел короткую извещающую песню и 7 раз совершил невысокие (до 15 м) токовые полеты. В 16 час 25 мин над его участком низко над землей (на высоте 1 м) пролетела самка и села на куст в 30 м от самца. Он тотчас запел и с интервалом в 1,5 мин совершил 2 токовых полета, после которых самка переместилась в его сторону. Последующие 30 мин птицы неторопливо передвигались по небольшому (около 60 м в диаметре) участку, на расстоянии 5—7 м друг от друга. Самка кормилась и один раз 4 мин чистила оперение. Самец следил за ней и, когда она скрывалась из поля зрения, громко пел. Затем пара привлекла внимание гнездившегося рядом самца златогузой каменки, который прогнал из ущелья самца *Oe. hispanica*, вслед за ним улетела и самка.

В описанном случае отсутствовали такие характерные для вида (Панов, 1978) элементы поведения, как встреча партнеров в воздухе погоня, стремительный танцующий полет самца вокруг самки («полет прыжками», по Панову) и демонстрации самцом глубоких нор. Эти наблюдения, а также данные о поведении многих холостых самцов и партнеров в недавно образованных парах чернопегой каменки и плешанки позволяют предположить, что различия в механизме образования пар этих родственных видов, описанные Пановым (1978) на осно-

* Поэтому возможность определения размеров «около 200 индивидуальных территорий» 8 видов каменок и 4 видов сорокопутов на основании 448 внутривидовых конфликтов (Иваницкий, 1979) вызывает сомнения.

вании относительно небольшого числа наблюдений (8), преувеличены. Особенно это относится к такому признаку, как встреча партнеров в воздухе. Дневная миграция всех видов каменок происходит низко (около 1 м) над землей, поэтому у представителей рода нет специальных форм поведения осаживания, как, например, у некоторых видов жаворонков, для которых характерна встреча партнеров в воздухе, на высоте около 50 м над землей.

Возможно, в осаживании завершающих ночную миграцию особей у всех видов каменок играет определенную роль громкое непрерывное пение самцов на наиболее возвышенных постах, продолжающееся 20—30 мин до рассвета. У многих видов, особенно плясуньи, пустынной, чернопегой каменок и плешанки, его сопровождают частые токовые полеты. Наибольшей звучности и интенсивности предрассветное пение достигает в начале гнездования, особенно до массового прилета самок, но продолжается, постепенно затухая, до конца всего цикла размножения.

Первые 2—3 дня после прилета самка большую часть времени интенсивно кормится, неторопливо передвигаясь в пределах участка, занятого самцом. Последний непрерывно держится рядом (2—5 м), следуя всем ее перемещениям, временами поет короткую извещающую песню. В это время он защищает от соперников только небольшой участок, непосредственно окружающий самку, а не границы занятой им прежде территории. Но эта территория имеет первостепенное значение для успешного формирования и сохранения пары, так как в ее пределах самец доминирует над соперниками и может защитить самку от их притязаний. Вскоре самка начинает подыскивать место для гнезда, и ее подвижность заметно возрастает. Передвигаясь резкими быстрыми прыжками, птица обследует участок, исчезая время от времени (до 7 раз за 5 мин) в щелях среди камней, но нигде, как правило, долго не задерживается. Иногда, вспрыгнув на камень, она взъерошивает оперение и отряхивается, заглядывает под ноги; характерны также глубокие поклоны с резким разворачиванием хвоста и отведением крыльев, изредка одиночные глухие щелчки. Довольно часто самка внезапно перелетает на 10—15 м, иногда на более значительное расстояние (50—70 м). Дальние перемещения могут привести к нарушениям территориальных границ и конфликтам с соседями, особенно холостыми самцами, которые проводят значительную часть времени близ участка, занятого парой. Как и при распределении территорий, возникают погони, в которых самку преследуют два и даже три самца. Погоня завершается возвращением пары на свой участок, что обычно сопровождается громким пением и даже коротким токовым полетом самца. Но иногда ее прерывает самка, которая прячется за камень или куст; самцы же рассаживаются в 3—7 м вокруг и довольно быстро разлетаются по своим территориям.

За время наблюдений отмечено всего два непродолжительных территориальных конфликта между самками, оба низкой интенсивности (без драк). Возможно, что описанный между самками конфликт (Панов, 1978, с. 187), продолжавшийся более суток и сопровождавшийся жестокими драками в воздухе и на земле, был связан с попыткой вселения на территорию, занятую парой, самки, которая гнездились здесь в предыдущем году. О том, что такие случаи могут иметь место, свидетельствует численное преобладание (в среднем, 67,8%) птиц старше года среди самцов чернопегой каменки (табл. 1). Не исключено, что на процессы распределения территорий и формирования пар у этого вида влияет опыт предыдущего гнездования птиц старших возрастных групп.

Окончательное формирование гнездовой территории совпадает с началом постройки гнезда, которое становится центром активности

Таблица 1

Численное отношение первогодков и самцов старше года *

| Место наблюдений | Год | Число | | Процент первогодков |
|--|------|-------------|-------------|---------------------|
| | | первогодков | старше года | |
| Долина среднего Аракса | 1974 | 24 | 53 | 31,2 |
| | 1976 | 28 | 60 | 31,8 |
| | 1982 | 41 | 83 | 33,1 |
| Южные склоны Главного Кавказского хребта (окр. Кахи) | 1978 | 2 | 5 | 28,6 |
| | 1979 | 3 | 8 | 27,3 |
| Полуостров Мангышлак | 1977 | 5 | 7 | 41,7 |
| Западный Копетдаг | 1979 | 2 | 5 | 28,6 |
| Всего | | 105 | 221 | 32,2 |

* Резкие отличия в окраске маховых перьев первогодков (бурые) и птиц старше года (смоляно-черные) позволяют определять эти возрастные группы в полевых условиях с ошибкой, не превышающей 5%.

пары. Новая территория может занимать только часть прежде занятого самцом участка или даже частично выходить за его пределы.

Значительные (пятикратные, см. с.) колебания размеров территории связаны прежде всего с плотностью поселения. Последняя повышается при недостатке укрытий для гнезд, когда птицы, например, концентрируются возле небольших по площади разрушенных скал или крутых обрывов, окруженных обширными пологими склонами. К сходному эффекту приводит гнездование на участках с резко расчлененным рельефом (разветвленное ущелье), где каменки могут обитать рядом, не вступая в постоянный визуальный контакт.

У плешанки также встречаются более плотные поселения, чем у чернопегой каменки, с преобладанием небольших (0,3—0,5 га) территорий. Однако предельные размеры гнездовых территорий этих видов почти совпадают, а их средние величины и при повышенной плотности гнездования отличаются не в 6 раз (Панов, 1978, с. 183), а менее, чем в 2 раза.

На всех фазах гнездового цикла вплоть до вылупления птенцов, но особенно во время гнездостроения и откладки яиц, для поведения самцов характерен стремительный танцующий полет. В подавляющем большинстве случаев он происходит возле самки, в том числе относится к обязательным демонстрациям перед спариванием. Но иногда его можно наблюдать и при взаимодействиях холостых самцов, особенно возле преследуемой особи при ее внезапной посадке на землю. Эта своеобразная демонстрация присутствует в брачном поведении всех каменок. У чернопегой каменки она выражается в том, что самец стремительно описывает рядом с самкой вытянутые восьмерки. Обычно самка находится на земле, и полет происходит в горизонтальной плоскости на высоте 0,5—0,8 м, но самец может летать и в вертикальной плоскости, если самка сидит на валуне, дереве или скальной стенке. Сопровождающие этот полет звуки не отличаются от вокализаций, характерных для погони. Последние также изредка возникают при взаимодействиях партнеров в первые дни после прилета самки. Особенно часто они происходят при повышении активности птиц в предрассветных и вечерних сумерках. На последующих фазах гнездования (гнездостроение и откладка яиц) появляются свойственные только чернопегой каменке и плешанке вечерние замедленные полеты партнеров низко над землей, подробно описанные Пановым (1978, с. 195). Обычно они

завершаются короткой погоней и танцующим полетом самца вокруг самки.

При выборе места для гнезда самец лишь сопровождает самку, но время от времени использует ниши и щели для брачных демонстраций. В одном случае самец пел в 10 м от самки, затем взлетел на крутой склон к небольшой (20×20 см) и неглубокой (15 см) нише у основания крупного камня, плавно развел крыльями, взмахнув раскрытым хвостом, и на несколько секунд замер в этой крестообразной позе, потом с песней взлетел на камень. В другом случае, на четвертый день после образования пары, птицы держались возле разрушенной каменной изгороди до 2 м высотой. В 18 ч 40 мин самец взял в клюв и тут же отбросил соломинку, затем еще потерял ее. После этого заскочил в небольшую нишу — щель под камнем, плавно взмахнул крыльями и раскрытым хвостом и, повернувшись головой к выходу, издал негромкую трель. К нему тотчас подлетела самка, находившаяся в 8 м за изгородью. Самец взлетел на стенку, за ним самка, после чего самец затоковал вокруг нее танцующим полетом. Несколько позже уже самка с приглушенным ускоренным пением стремительно залетала вокруг самца, сидевшего на изгороди. Даже небольшие вертикальные стенки около 1 м явно привлекают птиц и очевидно имеют определенное, хотя и не абсолютное значение при выборе гнездовой территории. В сравнении с черношейной каменкой (Панов, 1978), самцы *Oe. hispanica* значительно реже демонстрируют у ниш, и места этих демонстраций непостоянны.

Гнездо строит исключительно самка; самец следит за нею с ближайшего песенного поста, изредка поет короткую стандартную песню. Появление соперников вызывает у него вспышку песенной активности, а их попытки приближения к самке немедленно пресекаются.

Более активно строительство ведется в утренние (6—10) и предвечерние (16—19) часы. В это время самка мостит с интервалами 1.5—3.0, временами 5—7 мин, но через каждые 25—30 мин кормится в среднем по 15 мин. В дневные часы птицы в основном кормятся и приносят материал редко (до 5 раз в час). Дождь также прерывает строительство (каменки прячутся в нишах), его прекращение вызывает повышение строительной активности (до 7 прилетов за 10 мин).

Материалы, особенно палочки для основания гнезда (подробнее см. с. 95), собираются, как правило, в радиусе 30—50 см; только некоторые из них, главным образом, выстилающие лоток, приносятся с большего расстояния (до 100 м). Большинство материалов самка просто подбирает с земли и с 2—3 короткими остановками на присадах (камень, куст, карниз скалы) приносит к гнезду, но тонкие лубяные волокна она рвет сама. Захватив клювом кончик волокна, например, на изломе лежащего на земле сухого стебля крупного зонтичного растения, птица резко дергает его 2—3 раза вверх и к себе, а когда волокно начинает отрываться, совершает несколько резких рывков в сторону, взмахивая крыльями, как при взлете. Иногда она даже опрокидывается при этом на спину. Оторвав таким образом 5—7 волокон, самка собирает их клювом и несет весь пучок к гнезду.

С переходом к постройке лотка частота прилетов с материалом снижается до 2—5 в час, в конце гнездостроения паузы между ними увеличиваются до 2—3 часов.

Всего найдено 45 гнезд: в южной Армении и Нахичеванской АССР — 34, в окрестностях Кахи — 6, в Диабарской котловине — 2, на полуострове Мангышлак — 3. Они располагались преимущественно на склонах южной экспозиции: 28 из 30 найденных в горах.

По непосредственным наблюдениям за птицами и расчетным данным (кладки, птенцы), строительство 3 гнезд было начато 18, 21 и 23 апреля, 8 — с 25 по 30 апреля, 24 — в первой декаде мая, еще

8 гнезд — с 11 по 18 мая; в 5 случаях оно завершилось за 5, в 4 — за 6 дней.

Как и у других каменок, гнездо всегда располагается в укрытии, разнообразие которых у этого вида относительно невелико, особенно в сравнении с обыкновенной каменкой. Наиболее часто (21 гнездо) используются ниши под крупными камнями (минимальные зарегистрированные размеры 29×25×8 см) или щели среди камней (12 гнезд), реже трещины в разрушенных скалах (3), промоины в отвесных стенах глинистых оврагов (2), ячеистые ниши выветривания в крупных валунах (2), пустоты в стенах построек (2) или каменных кладках, укрепляющих обочины дорог (2); одно гнездо располагалось в жестяной канистре, размерами 20×20×20 см. В сходной обстановке найдено еще несколько гнезд в Закавказье (Ляйстер, Соснин, 1942; Даль, 1944; Рапов, 1974) и 3 гнезда на полуострове Мангышлак (Гаврилов, 1970). Замечательно, что в отношении характера наиболее часто используемых укрытий рассматриваемый восточный подвид резко отличается от западного (*Oe. h. hispanica*): из 32 гнезд, найденных в испанских провинциях Гвадалахара и Сория, под камнями располагалось всего 3, остальные — в углублениях почвы у основания кустов дрока, лаванды, тимьяна и можжевельника (Suarez, 1977). Изредка так гнездится плешанка, одно из гнезд которой найдено под кустом солянки (*Salsola arbusculiformis*) в Каракалпакской АССР (Мамбетжумаев, Абдреймов, 1972), но и для нее, как для *Oe. h. melanoleuca*, характерно более закрытое расположение гнезд.

Гнездо располагается неглубоко, в 4—28 см, в среднем 13.5 см от входа ($n=42$), иногда ($n=3$) его край бывает заметен снаружи*. Предпочитаются невысокие (до 12 см) ниши с узкой горизонтальной входной щелью, часто всего 3.5—5.0 см шириной.

Одно из основных затруднений, с которыми сталкиваются гнездящиеся среди камней и в скалах птицы, заключается в том, что в таких укрытиях обычно отсутствует углубление соответствующей гнезду величины, а значит нет опоры для довольно непрочной и рыхлой постройки. В естественных углублениях было построено только 8 из 45 обследованных гнезд; 4 из них опирались на небольшие камни (рис. 4, Б, вклейка), остальные были свиты в неглубоких (4—6 см) ямках диаметром 7—11 см, расположенных в мелкощепнистом или глинистом грунте. Не исключено, что в последнем случае самка иногда может сама несколько углубить естественную выемку, вынося в клюве мелкий (с горошину) щебень или комочки грунта. Однако такое поведение для чернопегой каменки до сих пор не отмечено; известно лишь, что гнездящиеся под кустами *Oe. h. hispanica* чистят ямку от остатков растений (Suarez, 1977). Никаких адаптаций к рытью у этого вида, как и у других представителей рода, нет. Необходимое для гнезда углубление создается каменками с помощью различных материалов. Самки таких петрофильных и относительно крупных или средних по величине видов как *Oe. xanthopygna*, *Oe. picata*, *Oe. finschii*, *Oe. leucura*, *Oe. leucopyga* и *Oe. albonigra* приносят в клюве плоские камешки, которые складывают перед будущим гнездом в форме валика. Более мелкие (средний вес тощих птиц меньше 20 г) *Oe. hispanica* и *Oe. pleschanka* вместо камешков используют небольшие сухие палочки (рис. 4, А, вклейка). Энергетическое преимущество такой замены очевидно: при равном объеме опорный валик из палочек значительно легче, чем из каменных плиточек.

Палочки обнаружены в 37 гнездах. В зависимости от конфигурации ниши их количество колебалось от 5 до 182 (в среднем 35).

* Здесь приведено расстояние до передней стенки собственно гнезда; многие гнезда, опирающиеся на основание из палочек, также часто бывают заметны снаружи (рис. 3, вклейка).

Таблица 2
Состав материалов, используемых *Oe. hispanica melanoleuca* при постройке гнезд ($n=45$)

| Материалы | Основание гнезда | | Средний слой | | Лоток | |
|--|---------------------------|---------|--------------|------|-------|-------|
| | n | % | n | % | n | % |
| Фрагменты веток и стеблей | 37 | 82.2 | | | | |
| Полынь | 24 | 53.3 | | | | |
| Чистец | 14 | 31.1 | | | | |
| Солянки | 8 | 17.7 | | | | |
| Мелкоплодная вишня | 6 | 13.3 | | | | |
| Тополь | 5 | 11.1 | | | | |
| Другие (миндали, жимолость, карагана, зигифиллум, курчавка, молодило, крушина Палласа) | 1—2 | 2.2—4.4 | | | | |
| Фрагменты сухих стеблей крупнотравья (преимущественно зонтичных) | 12 | 26.6 | | | | |
| Кусочки коры | 5 | 11.1 | | | | |
| Арча | 1 | 2.2 | | | | |
| Тополь | 4 | 8.9 | | | | |
| Сухие листья сложноцветных | 2 | 4.4 | | | | |
| Обнаружены в 43 гнездах (95.5%) | | | | | | |
| Стебли и листья злаков (мятлики, ячмени, костер, типчак, полевица, пшеница и др.) | | | | | | |
| Грубые (>1.5 мм в диаметре, до 10 мм шириной) | 35 | 77.7 | | | | |
| Тонкие (0.5—1.5 мм в диаметре, до 5 мм шириной) | | | 41 | 91.1 | | |
| Очень тонкие (<0.5 мм в диаметре) | | | | | 18 | 40.0 |
| Луб | Обнаружен во всех гнездах | | | | | |
| Грубые полоски (до 15 мм шириной) | 14 | 31.1 | | | | |
| Полынь и др. кустарнички | 9 | 20.0 | | | | |
| Тополь | 5 | 11.1 | | | | |
| Тонкие полоски (3—5 мм шириной) | | | 26 | 57.7 | | |
| Полынь и др. кустарнички | | | 21 | 46.6 | | |
| Тополь | | | 5 | 11.1 | | |
| Нитевидные фрагменты луба, листьев злаков, растительных волокон | | | | | 45 | 100.0 |
| Обнаружены в 19 гнездах (42.2%) | | | | | | |
| Корни злаков и кустарничков | | | | | | |
| Грубые (>1 мм в диаметре) | 6 | 13.3 | | | | |
| Тонкие (около 1 мм в диаметре) | | | 5 | 11.1 | | |
| Очень тонкие, нитевидные | | | | | 16 | 35.5 |
| Волосы домашних животных (лошади, овцы, коровы) | | | | | 31 | 68.9 |
| Небольшое количество (до 20 волосков) | | | | | 25 | 55.5 |
| Сплошной слой (до 3 мм толщиной) | | | | | 6 | 13.3 |
| Зеленый мох | 1 | 2.2 | | | | |
| Ленточка (120×8 мм) | 1 | 2.2 | 1 | 2.2 | | |

В 13 гнездах было от 5 до 10, в среднем 7 палочек, в 15 гнездах — от 11 до 30 (в среднем 19), в остальных 10 гнездах — от 38 до 182 (в среднем 93 палочки). Наиболее часто птицы приносили неразветвленные прикорневые части стеблей полыни, чистеца и солянки (рис. 4, А, вклейка), нередко обломки веточек тех же кустарничков, а также других растений (табл. 2). Такие же палочки обнаружены в 19 из 26

(73,1%) гнезд западного подвида *Oe. h. hispanica* в количестве от 8 до 64, в среднем 18 ($n=13$) в одном гнезде (Suarez, 1977). Вдвое меньшее в сравнении с восточным подвидом *Oe. h. melanoleuca* значение среднего показателя, вероятно, обусловлено особенностями гнездования в углублениях почвы под прикрытием кустов. Суарец отмечает, что сооружение основания из палочек может быть связано с гнездованием на горных склонах: основание предохраняет постройку от сползания. Однако структура гнезда зависит только от формы ниши, и палочки встречаются с примерно одинаковой частотой не только в гнездах, расположенных на склонах различной крутизны, но и на равнине. Размеры палочек в одном гнезде варьируют довольно широко, но в целом для вида колебания крайних и особенно средних значений невелики (табл. 3). По весу палочки в среднем в 7.5 раз легче камешков, которые приносят к гнезду черная, златогузая и черношейная каменки (0.5 г против 3.7—3.8 г), а при одинаковом весе принесенных материалов более рыхлое основание из палочек имеет значительно больший объем.

Таблица 3

Размеры палочек, используемых *Oe. hispanica melanoleuca* в Закавказье (8 гнезд) и *Oe. hispanica hispanica* в Испании (Suarez, 1977)

| Номер гнезда | n | Длина, см | | | Диаметр, мм | | | Вес, г | | | | |
|--------------|-----|-----------|------|-----------|-------------|------|-----------|--------|------|------|-----------|-----------|
| | | min | max | \bar{x} | min | max | \bar{x} | n | min | max | \bar{x} | общий вес |
| 1 | 40 | 2.1 | 11.5 | 7.0 | 2.5 | 13.0 | 6.3 | 140 | 0.05 | 2.10 | 0.69 | 97.10 |
| 2 | 30 | 2.5 | 8.8 | 5.0 | 2.0 | 9.0 | 4.5 | 38 | 0.07 | 1.16 | 0.27 | 10.24 |
| 3 | 12 | 1.5 | 11.1 | 6.8 | 2.0 | 7.5 | 5.2 | 10 | 0.28 | 1.18 | 0.53 | 5.27 |
| 4 | 20 | 4.4 | 13.3 | 7.8 | 2.0 | 13.0 | 5.0 | 20 | 0.14 | 1.00 | 0.45 | 9.02 |
| 5 | 20 | 2.5 | 10.4 | 6.0 | 1.8 | 11.0 | 4.5 | 22 | 0.07 | 3.28 | 0.57 | 12.52 |
| 6 | 20 | 2.6 | 15.5 | 7.4 | 1.8 | 11.0 | 4.1 | 20 | 0.03 | 0.95 | 0.40 | 7.93 |
| 7 | 50 | 2.1 | 14.8 | 7.1 | 1.7 | 8.8 | 4.0 | 106 | 0.05 | 1.90 | 0.33 | 34.80 |
| 8 | 50 | 2.7 | 11.8 | 6.0 | 1.2 | 10.2 | 4.6 | 92 | 0.04 | 1.90 | 0.54 | 50.00 |
| По 8 гнездам | 242 | 1.5 | 15.5 | 6.6 | 1.2 | 13.0 | 4.8 | 448 | 0.03 | 3.28 | 0.54 | 226.88 |
| Испания | 231 | 2.9 | 16.7 | 7.3 | 0.9 | 12.0 | 3.9 | — | — | — | — | — |

Вопрос о функциональном значении камешков и палочек в гнездах каменок обсуждался неоднократно (Портенко, 1954; Valverde, 1957; Ferguson-Lees, 1960; Richardson, 1965; König, 1966; Митропольский, 1968; Лоскот, 1969; Suarez, 1977). Некоторые опубликованные данные (König, 1966; Лоскот, 1969; Suarez, 1977) и собранные в последние годы автором новые материалы убедительно свидетельствуют о том, что основное, а у большинства видов единственное назначение этих элементов постройки — опорное, обеспечивающее необходимое углубление для гнезда. Эта особенность гнездостроения относится к числу важных адаптаций каменок к каменистым и скальным местам обитания, значительно расширяющих их гнездовые возможности в горных условиях. Считать такое поведение птиц в большинстве случаев атавистическим (Рапов, 1974, S. 93) нет оснований.

Сооружение основы из палочек занимает от нескольких часов до 2 дней. Затем самка вьет неглубокое, довольно рыхлое чашевидное гнездо, состоящее преимущественно или исключительно из растительного материала (табл. 2). В среднем слое преобладают сухие стебли и листья злаков, грубые лубяные полоски. Эти материалы становятся более тонкими к лотку, который аккуратно выстилается наиболее нежными нитевидными стеблями, корнями и растительными волокнами. Кроме того, в лотках большинства (68.8%) гнезд присутствовали во-

Размеры (см) гнезд *Oe. hispanica melanoleuca*
(n=37)

| Промеры | Min | Max | \bar{x} |
|---|-----|------|-----------|
| Диаметр гнезда | 9.0 | 18.5 | 13.00 |
| Диаметр лотка | 5.0 | 6.8 | 6.13 |
| Высота гнезда | 3.6 | 7.8 | 5.63 |
| Глубина лотка | 3.0 | 5.0 | 3.99 |
| Толщина стенок | | | |
| минимальная | 0.6 | 4.0 | 1.80 |
| максимальная | 2.7 | 8.8 | 4.23 |
| Расстояние перед гнездом, занятое палочками (n=20) | 3.0 | 24.0 | 10.55 |

лосы домашних животных, но только в 6 (13.3%) из них они образовали сплошной тонкий слой. Зеленый мох встречен в облицовке только одного гнезда; он более характерен для гнезд *Oe. h. hispanica* (Suarez, 1977).

В целом устройством гнезд западный и восточный подвиды чернопегой каменки отличаются между собой в большей степени, чем восточный подвид от плешанки (просмотрено более 50 гнезд). Отмеченные в литературе существенные отличия в глубине расположения гнезд, выстилке из волос и величине основания из палочек (Рапов, 1974) на более обширном материале обнаружить не удалось. Своеобразная основа из палочек хорошо отличает большинство гнезд чернопегой каменки и плешанки от гнезд других каменок; в остальном они наиболее сходны с гнездами черной каменки. Размеры гнезд *Oe. hispanica melanoleuca* приведены в табл. 4.

Откладка яиц и насиживание

Интервал между завершением постройки гнезда и появлением первого яйца в 8 гнездах составил: 1 (3 гнезда), 3 (2 гнезда), 4, 5 и 6 дней.

Несущую самку легко узнать по низкой двигательной активности: она кормится неторопливо, подолгу (до 15 мин) сидит на одном месте, время от времени так же долго (иногда до 30 мин) перебирает оперение, особенно тщательно на брюшке.

Поведение птиц при спаривании не описано: вероятно, оно происходит в сумерках. Но в одном, скорее всего нетипичном, случае копуляция произошла днем: в 16 ч 50 мин самка села на сухую ветку ежевики и самец 30 с летал вокруг нее танцующим полетом. Затем самка слетела на землю и, затрепетав крыльями, приняла горизонтальную позу. После копуляции самец с громким пением пролетел на высоте 3—4 м трепещущим полетом 40 м вверх по склону; самка 20 с осталась инактивной, затем улетела к самцу.

В двух полных кладках было по 4, в 13 — по 5, в 9 — по 6 яиц; в среднем (n=24) — 5.29. Средний показатель выше, чем у птиц западного подвида в Испании: 4.78 (n=16), где только одна кладка содержала 6 яиц (Suarez, 1977), и почти такой же, как у плешанки — 5.31 (n=115).

Форма яиц преимущественно остроовальная (рис. 4, вклейка) или укороченно остроовальная, редко укороченно овальная (почти шаровидная) или удлиненно остроовальная. Основной фон окраски скорлупы колеблется от яркого зеленовато-голубого (30% кладок) до бледного

Размеры (мм), вес скорлупы (мг) и вес насиженных не более 3 дней яиц (г)
Oe. hispanica melanoleuca и *Oe. pleschanka*

| Промеры | Число яиц | Число кладок | Min | Max | \bar{x} |
|---------------------------|-----------|--------------|---------------|---------------|-----------|
| Oe. hispanica melanoleuca | | | | | |
| Длина | 105 | 22 | 18.0 × (15.3) | 22.4 × (15.6) | 19.8 |
| Диаметр | 105 | 22 | (19.3) × 14.2 | (18.6) × 16.1 | 15.1 |
| Вес скорлупы | 34 | 7 | 110 | 139 | 126.2 |
| Вес яиц | 80 | 15 | 2.04 | 2.77 | 2.35 |
| Oe. pleschanka | | | | | |
| Длина | 100 | 21 | 17.5 × (15.6) | 21.8 × (15.2) | 19.7 |
| Диаметр | 100 | 21 | (20.1) × 14.0 | (20.7) × 16.0 | 15.0 |
| Вес яиц | 87 | 17 | 1.96 | 2.77 | 2.35 |

голубого (10%). Редкий или очень редкий рисунок образован рыжевато-коричневыми крапинками и небольшими пятнами, расположенными гуще у тупого полюса, иногда в виде четкого венчика (рис. 4, А, вклейка). Как правило, основной фон 1—2 яиц кладки светлее, чем у остальных, или рисунок отдельных яиц редуцирован.

Окраской и величиной яиц оба подвида чернопегой каменки и плешанка достоверно не различаются [табл. 5, см. также Суарец (Suarez, 1977, p. 77)].

Наиболее яркая в сравнении с другими каменками Палеарктики окраска яиц этих двух видов возможно связана с относительно небольшой глубиной расположения их гнезд в укрытиях, особенно у *Oe. h. hispanica*. Среди других представителей рода близкий тип окраски яиц имеет пустынная каменка, несколько дальше в этом ряду стоит черная каменка.

Первые яйца были отложены в 3 гнездах 24, 26 и 28 IV, в 6 гнездах — 1—5 V, в 12 гнездах 6—10 V, еще в 12 гнездах — 11—15 V, в 7 гнездах — 16—19 V и в 2 гнездах 22 V и 27 V. В долине Среднего Аракса откладка яиц продолжается около месяца (18 IV—19 V), в отрогах Главного Кавказского хребта она начинается примерно на 2 недели позже и достигает максимума во второй декаде мая. Всюду в СССР эта каменка имеет только один нормальный репродуктивный цикл в году.

Насиживает только самка, начиная, как правило, с откладки последнего яйца. Первые дни она летает кормиться по 7—10 мин 2 раза, а в вечернее время — 3 раза в час; с 6—7-го дней инкубации яиц сидит более плотно, покидая гнездо примерно через час. Поведение сидевшей с гнезда птицы очень характерно. Скользя низко над землей (не выше 0.5 м) вниз по склону, она садится на куст или камень, несколько раз энергично потряхивает распушенное оперение (при этом хорошо заметно наседное пятно) и еще 2—3 мин чистит его. Только потом самка начинает торопливо кормиться, склевывая добычу в среднем 2—3 раза в минуту. Спустя 7—12 мин следует еще одна короткая чистка оперения, и с 3—4 короткими остановками на знакомых местах птица быстро возвращается к гнезду.

Увидев самку, самец с особым негромким стрекотанием подлетает к ней трепещущим полетом и сопровождает на кормовых участках. Остальное время он проводит на песенных постах, но поет не так часто, как раньше, особенно в полуденные часы.

Продолжительность инкубационного периода 13—14 суток; вылупление всех птенцов занимает меньше суток.

| Возраст, дни | Число птенцов (выводков) | Длина, мм (\bar{x} и Πm) | | | | | | Вес, г (\bar{x} и Πm) |
|--------------|--------------------------|-----------------------------------|--------------------|--------------------|------------------|--|---------------------------------------|--------------------------------|
| | | плечо | предплечье | цевка | клюв (от ноздри) | 4-е первостепенное маховое перо | 2-е рулевое перо | |
| 1 | 8 (2) | 6.91 6.4—7.2 | 6.43 5.7—6.6 | 6.16 5.7—6.6 | 2.33 2.1—2.5 | — | — | 2.78 2.45—3.07 |
| 3 | 8 (2) | 9.27 8.4—10.0 | 8.64 8.0—9.3 | 9.62 8.8—10.5 | 3.24 2.8—3.5 | — | — | 5.83 5.57—6.45 |
| 5 | 8 (2) | 13.10 11.8—14.1 | 13.37 12.4—13.9 | 13.97 13.2—14.9 | 4.31 3.8—4.7 | 1.0—2.0 10.52 | >0.5 1.74 | 10.49 9.37—11.26 |
| 7 | 12 (3) | 17.21 16.4—17.9 | 19.66 18.4—20.4 | 19.18 18.2—20.2 | 4.91 4.2—5.6 | 8.8—12.7 22.43 (3:19)* | 0.8—2.8 7.83 (1:5.4)* | 13.74 12.11—14.77 |
| 9 | 11 (3) | 19.47 18.1—21.4 | 23.86 22.7—25.4 | 21.47 20.4—22.6 | 5.79 5.2—6.4 | 17.2—29.3 (1.0—6.1) | 5.4—11.0 (0.6—2.8) | 14.62 13.96—15.16 |
| 10 | 11 (3) | 19.92 19.3—20.6 | 25.70 24.2—27.7 | 22.50 22.1—23.2 | 5.96 5.3—6.8 | 28.05 (11.80) 21.5—33.2 (7.4—17.0) | 11.13 (3.10) 6.0—15.4 (2.1—5.3) | 15.31 14.82—16.41 |

* В скобках приведена длина кисточек.

Из 11 кладок (56 яиц) 5 содержали по 1 неоплодотворенному неразвившемуся (8.93% отложенных яиц). Одно из гнезд было брошено после откладки первого яйца, которое было использовано пауком для прикрепления ловчей воронки, преградившей вход в гнездо.

Рост птенцов, находящихся в гнезде

Пуховой наряд. Однодневный птенец покрыт темносерым пухом, длиной до 15 мм. Надглазничная птерилия включает 7—12 пушинок, затылочная — 10, плечевая — 7—8, спинная — 2 ряда по 8, бедренная — 8—9 пушинок. Кожа желтовато-розовая, полость рта и язык интенсивно желтого цвета, с темными пятнами на месте просвечивающих глаз; клюв желтовато-розовый с белым яйцевым зубом и бледно-желтыми, почти белыми складками по углам; когти беловато-желтые. Веки плотно сомкнуты, ушные отверстия закрыты, но на резкие звуки птенцы открывают клюв и поднимают голову вверх, опираясь на крылья, при этом тихо пищат.

На 3-й день жизни (рис. 5, А, *вклейка* открываются ушные отверстия, и на месте основных птерилий темнеет кожа.

На 5-е сутки пеньки растущих перьев показываются на всех птерилиях; маховые и их большие кроющие перья в виде иголочек 1.5—2.5 мм, глаза хорошо открыты, клюв потемнел вдоль конька двумя полосами, его вершина розовая, с серовато-

желтым яйцевым зубом. Птенцы громко пищат, держат голову, не опираясь на крылья.

У 7-дневных птенцов появляются кисточки на спине кроющих рулевых, больших и средних кроющих второстепенных маховых, а также на бедрах, горле, груди и брюшке. Потемнели цевка и когти; весь клюв свинцово-серый, кроме желтоватого яйцевого зуба. Меняется голос: к писку добавляются низкие дребезжащие звуки. Птенцы могут стоять, опираясь на всю цевку. Появляется реакция затаивания.

В возрасте 9 дней разворачиваются все контурные перья, включая оперение на лбу и уздечке. Кисточки полностью прикрывают птенца сверху и снизу (рис. 5, 6, *вклейка*), за исключением центральной части брюшка и области над бедрами. Он может стоять, опираясь на лапы, и при тревоге покинуть гнездо. Полностью развивается типичный дребезжащий сигнал выпрашивания слетка (звучит как «бжее»).

Цевка завершает рост на 10-й день (табл. 6), когда птенцы уже поджидают родителей у входа в гнездовую нишу; обычно они покидают ее на 11—12-й день. Длина крыла у 10-дневных птенцов составляет примерно 1/2 конечной величины: 40.8—51.7 мм, среднее 46.78 мм ($n=7$ из 2 выводков).

Рост и возрастные изменения поведения молодых птиц

Наблюдения за молодыми каменками в вольерах показали, что рост крыла и рулевых перьев заканчивается в возрасте 28—30 дней, в то время как вес непрерывно увеличивался только до 18—21-го дня

Таблица 7

Возрастные изменения размеров молодых *Oe. hispanica melanoleuca* (3 самца и 5 самок из 2 выводков, выращенные в вольерах)

| Возраст, дни | Длина, мм (\bar{x} и Πm) | | | Вес, г (\bar{x} и Πm) |
|--------------|-----------------------------------|--------------------|------------------|--------------------------------|
| | крыло | хвост | клюв (от ноздри) | |
| 12 | 55.15 53.2—58.6 | 23.00 20.0—25.4 | 6.00 5.6—6.4 | 16.56 15.30—17.42 |
| 14 | 61.05 58.1—64.9 | 28.20 25.5—31.3 | 6.35 6.0—6.8 | 16.96 15.47—18.47 |
| 16 | 66.8 64.4—69.3 | 34.25 29.1—38.6 | 6.65 6.4—7.0 | 17.21 15.77—18.65 |
| 18 | 72.75 69.5—75.4 | 40.95 38.6—43.5 | 6.85 6.8—7.1 | 18.18 17.00—19.33 |
| 20 | 77.30 74.5—79.8 | 45.75 43.2—50.4 | 7.05 6.8—7.5 | 18.51 17.60—19.60 |
| 22 | 81.65 80.1—84.4 | 51.00 47.7—57.6 | 7.25 6.9—7.6 | 18.75 19.70—20.22 |
| 24 | 83.55 80.6—86.6 | 55.25 54.2—58.0 | 7.35 7.0—7.6 | 18.31 16.29—19.58 |
| 26 | 86.40 85.1—89.0 | 57.35 55.2—59.1 | 7.45 7.0—7.8 | 18.58 17.39—19.65 |
| 28 | 87.45 85.4—89.3 | 58.55 56.2—59.6 | 7.60 7.1—7.8 | 18.44 17.46—19.50 |
| 30* | 88.75 86.3—90.2 | 59.30 57.3—60.6 | 7.75 7.4—8.0 | 18.70 17.75—20.03 |
| 63** | 89.00 86.3—90.6 | 59.61 58.0—60.6 | 8.86 8.6—9.1 | 19.26 18.17—20.12 |

* Начало линьки.

** Завершение линьки.

жизни птиц (табл. 7). В дальнейшем он оставался практически неизменным на протяжении 43 дней, несмотря на смену всего мелкого оперения. Линька началась у молодых птиц в возрасте 30—35 дней и через месяц почти завершилась (рис. 8, *вклейка*). Рост клюва закончился в возрасте 1.5 мес.

Среди наиболее характерных возрастных изменений поведения птиц отметим следующие.

Уже на 8—9-й день жизни птенцы пытаются клевать мелкие подвижные (муравей) или контрастно окрашенные (темная точка на светлом фоне) объекты.

К 10-му дню отрицательная реакция на свет сменяется положительной, и в спокойной обстановке птенцы стремятся выбраться из

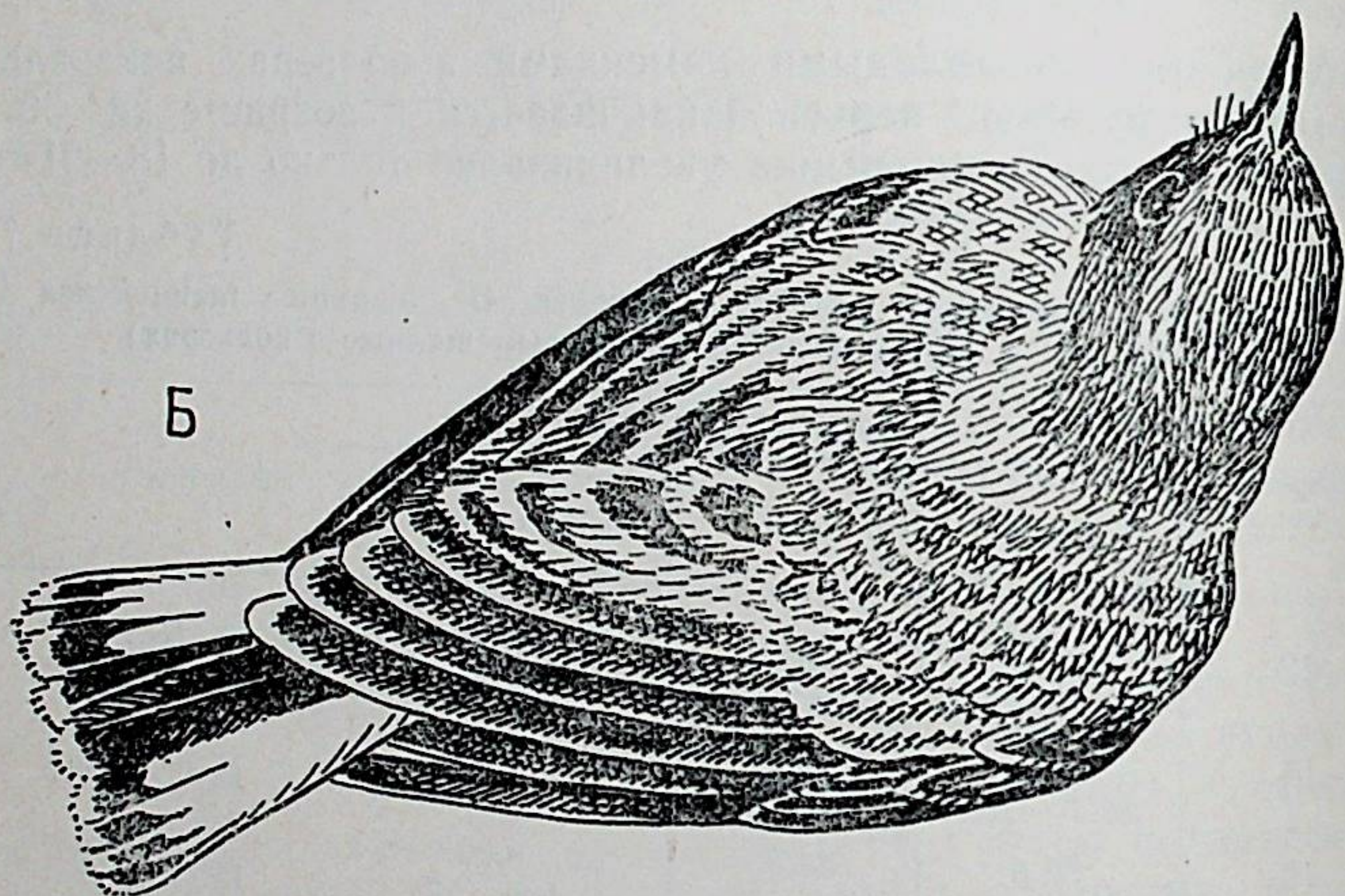
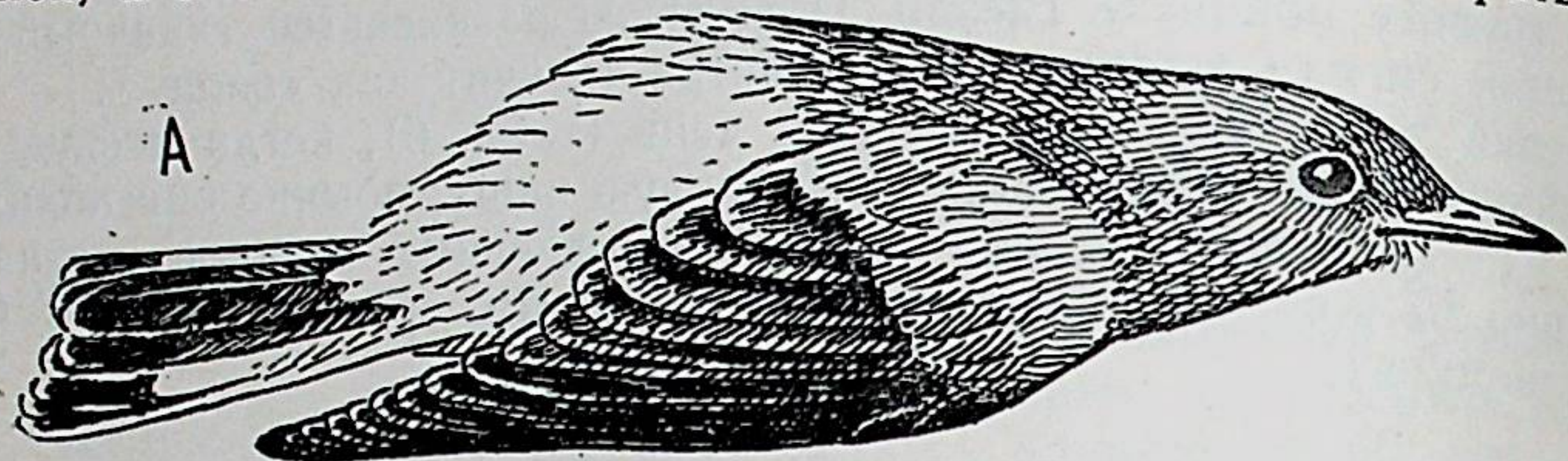


Рис. 7. Характерные позы молодых птиц при ярком солнце (А) и дожде (Б).

Рисунки выполнены художником В. С. Рождественской по фотографиям автора.

темного убежища. На 11—12-й день они активно облучают копчиковую железу на солнце и с этой целью приподнимают оперение на пояснице. «Солнцевание» становится одним из основных видов комфортного поведения в возрасте 2—3 недель, когда молодые подолгу лежат на солнце (рис. 7, А), не уходя в тень, несмотря на перегрев, о котором свидетельствует их учащенное дыхание.

В том же возрасте много времени затрачивается на уход за растущим оперением: снимаются клювом отмирающие вершины чехликов перьев.

На 13-й день впервые появляется реакция, характерная для кормодобывания: птица резко взмахивает крыльями, пытаясь выпугнуть добычу, прячущуюся в укрытии (например, возле камня или под кустом). У молодых птиц это поведение отмечено перед кормушкой с неживым кормом.

Самостоятельно ловить довольно крупную подвижную добычу они могут на 14—16-й день.

Летать с набором высоты слетки могут в возрасте 12 дней, а в возрасте 18 дней ловят насекомых в воздухе.

Один из самцов тихо запел на 15-й день жизни, второй на 17-й; на 25-й и 28-й дни запели две самки, но их пение было менее регулярным и продолжительным.

На 19-й день проявилась врожденная реакция на воздушного хищника: когда над вольтерами впервые пролетел канюк, птицы замерли и даже не моргали, пока он не скрылся за деревьями.

В это же время молодые каменки активно заглатывали камешки как гастролиты.

Впервые один из самцов продемонстрировал перед самкой высокоспецифичные для полового поведения наклонную (под углом 30°) позу с трепетанием крыльев и танцующий полет на 20-й день жизни.

В возрасте 20—22 дней, когда в природе молодые каменки приобретают самостоятельность, положительная реакция на протянутую руку с кормом сменилась резко отрицательной, выражающейся в паническом бегстве.

При первой имитации дождя (25-й день) птицы тотчас приняли характерную позу: оперение распушено, крылья приподняты и сложены на спине под углом (рис. 7, Б); затем они сушили оперение точно так, как это делают взрослые каменки.

Резкого антагонизма между молодыми птицами до 63-го дня их жизни (когда каменки были выпущены на волю) не отмечено; весь период наблюдений 5 птиц одного выводка спали на ветке, тесно прижавшись друг к другу.

Питание

Свою добычу, преимущественно мелких членистоногих и их личинок, чернопегая каменка ловит главным образом на земле среди редкой или невысокой (до 10 см) растительности. По данным Корнуоллиса (Cornwallis, 1975) и наблюдениям автора, основной способ охоты — высматривание добычи с невысоких (около 1 м) присад с последующим коротким броском. Как присады наиболее часто используются кусты (такие как карагана, курчавка и др.), реже камни или крупнотравье. Небольшой вес птиц позволяет им садиться на довольно тонкие и хрупкие растения, непригодные для более тяжелых каменок (черношейной, обыкновенной или златогузой).

Временами с этих же присад птицы совершают короткие полеты и ловко ловят добычу в воздухе, как мухоловки. При массовом вылете некоторых насекомых (муравьи, жуки, цикадки) этот способ охоты становится основным.

На участках с редкой растительностью и низкой плотностью членистоногих птицы могут обследовать большую площадь, передвигаясь по земле прыжками. В особых условиях, когда присад мало, а травянистая растительность настолько густая, что затрудняет передвижение по земле, каменки высматривают добычу с воздуха, зависая, как пустельга, на одном месте, на высоте 1.0—1.5 м. Такое поведение чаще наблюдалось при умеренном ровном ветре, и часть времени птицы парили в воздухе.

Как и другие каменки, чернопегая каменка выпугивает прячущихся у основания камней или кустарников насекомых резкими взмахами крыльев.

Анализ содержимого желудков взрослых птиц, добытых с конца апреля до середины июня, показал, что основу их питания в этот период составляют насекомые; изредка поедаются также моллюски, мокрицы, пауки, многоножки и ягоды шелковицы (табл. 8).

Пища чернопегой каменки (анализ содержимого 47 желудков)

Таблица 8

| Объекты питания | Число | |
|---|-------|-----------|
| | экз. | встреч. % |
| Mollusca | 7 | |
| Gastropoda, Stylommatophora | 1 | 8.5 |
| Enidae, <i>Chondrula tudens</i> (Müll.) | 6 | 2.1 |
| Helicidae | 2 | 6.4 |
| <i>Xerosecta crenimargo obtusior</i> (Mouss.), juv. | 4 | 2.1 |
| <i>Xeropicta derbentina</i> (Kryn.), juv. | 908 | 6.4 |
| Arthropoda | 3 | 100.0 |
| Crustacea, Isopoda, Oniscidae | 15 | 6.4 |
| Arachnida | 1 | 25.5 |
| Opiliones, Ischyropsalidae | 14 | 2.1 |
| Araneae | 4 | 25.5 |
| Salticidae | 6 | 6.4 |
| Lycosidae | 6 | 10.6 |
| Chilopoda, Lithobiomorpha | 6 | 6.4 |
| <i>Lithobius</i> sp. | 5 | 4.2 |
| <i>Geophilus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Insecta | 884 | 100.0 |
| Odonata | 2 | 4.2 |
| Calopterygidae, <i>Calopteryx</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Libellulidae, <i>Sympetrum</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Mantodea, Mantidae | 1 | 2.1 |
| Orthoptera | 61 | 53.2 |
| Oecanthidae, <i>Oecanthus turanicus</i> Uv. | 2 | 4.2 |
| Tettigonioidae | 20 | 14.9 |
| Gryllidae | 7 | 4.2 |
| <i>Gryllus desertus</i> Pall. | 1 | 2.1 |
| <i>Gryllus frontalis</i> Fieb. | 6 | 2.1 |
| Tridactylidae, <i>Tridactylus savignyi</i> Guer. | 9 | 14.9 |
| Tetrigidae, <i>Tetrix</i> sp. | 4 | 4.2 |
| Acrididae | 24 | 31.9 |
| Homoptera | 13 | 17.0 |
| Cicadidae | 8 | 10.6 |
| <i>Cicadatra querula</i> Pall. | 6 | 6.4 |
| взрослые нимфы | 3 | 4.2 |
| Cicadellidae | 5 | 6.4 |
| Psyllidae | 1 | 2.1 |
| Heteroptera | 95 | 78.7 |
| Nabidae, <i>Nabis</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Tingidae | 5 | 10.6 |
| Reduviidae | 4 | 6.4 |
| <i>Rhynocoris</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Coranus</i> sp. | 3 | 4.2 |
| Lygaeidae | 21 | 23.4 |
| <i>Ischnopeza hirticornis</i> F. | 1 | 2.1 |
| <i>Emblethis</i> sp. | 6 | 6.4 |
| <i>Diomphalus hispidulus</i> Fieb. | 6 | 8.5 |
| Rhopalidae, <i>Rhopalus</i> sp. | 6 | 2.1 |
| Cydnidae | 12 | 14.9 |
| <i>Legnotus picipes</i> Fall. | 9 | 10.6 |
| <i>Sehirus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Scutelleridae | 7 | 14.9 |
| <i>Odontoscelis fuliginosa</i> L. | 3 | 6.4 |
| <i>Odontoscelis</i> sp. | 3 | 2.1 |
| <i>Eurygaster</i> sp. | 1 | 6.4 |
| Pentatomidae | 3 | 48.9 |
| <i>Tarisa</i> sp. | 37 | 2.1 |
| <i>Ancyrosoma leucogrammes</i> Gmel. | 3 | 2.1 |
| <i>Sciocoris sulcatus</i> Fieb. | 2 | 4.2 |
| <i>Sciocoris</i> sp. | 3 | 19.1 |
| <i>Aelia</i> sp. | 15 | 4.1 |
| <i>Eurydema</i> sp. | 2 | 8.5 |
| Coleoptera | 213 | 89.4 |
| Личинки | 1 | 2.1 |

Продолжение

| Объекты питания | Число | |
|--|-------|-----------|
| | экз. | встреч. % |
| Carabidae | 51 | 44.7 |
| Личинки | 2 | 2.1 |
| <i>Cicindela</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Notiophilus</i> sp. | 4 | 6.4 |
| <i>Dyschirius</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Pterostichus subcoeruleus</i> Qoums. | 1 | 2.1 |
| <i>Amara aenea</i> Deg. | 4 | 6.4 |
| <i>Amara fusca</i> Dej. | 3 | 2.1 |
| <i>Amara deserta</i> Kryn. | 2 | 4.2 |
| <i>Amara</i> sp. | 9 | 8.5 |
| <i>Zabrus foveolatus</i> Schaum. (личинка) | 1 | 2.1 |
| <i>Daptus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Ophonus hospes</i> Sturm. | 2 | 4.2 |
| <i>Ophonus</i> sp. | 3 | 2.1 |
| <i>Harpalus anxius</i> Duft. | 2 | 4.2 |
| <i>Harpalus brachypus</i> Stev. | 2 | 2.1 |
| <i>Harpalus picipennis</i> Duft. | 3 | 2.1 |
| <i>Harpalus</i> sp. | 5 | 8.5 |
| <i>Cymindis violacea</i> Chd. | 1 | 2.1 |
| Hydrophilidae | 2 | 4.2 |
| <i>Cercyon</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Histeridae, <i>Saprinus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Staphylinidae | 4 | 8.5 |
| Amaliinae | 1 | 2.1 |
| <i>Bledius</i> sp. | 2 | 4.2 |
| <i>Philonthus</i> sp. | 29 | 25.5 |
| Scarabaeidae | 2 | 2.1 |
| <i>Aphodius</i> sp. | 8 | 6.4 |
| <i>Onthophagus furcatus</i> F. | 2 | 2.1 |
| <i>Onthophagus vacca</i> L. | 1 | 2.1 |
| <i>Oniticellus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Amphicoma arctos</i> Pall. | 1 | 2.1 |
| <i>Anomala</i> sp. | 10 | 2.1 |
| <i>Homalopia adulta</i> Reitt. | 1 | 2.1 |
| Byrrhidae, <i>Byrrhus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Melyridae, <i>Malaehius labiatus</i> Br. | 1 | 2.1 |
| Bostrychidae | 1 | 2.1 |
| Dryopidae | 17 | 21.3 |
| Elateridae | 8 | 8.5 |
| <i>Drasterius bimaculatus</i> Rossi | 7 | 8.5 |
| <i>Cardiophorus</i> sp. | 4 | 2.1 |
| Buprestidae | 1 | 2.1 |
| <i>Anthaxia</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Sphenoptera</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Trachys</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Agrilus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Nitidulidae | 1 | 10.6 |
| Alleculidae | 5 | 4.2 |
| Tenebrionidae | 2 | 4.2 |
| Личинки | 2 | 8.6 |
| <i>Netuschilia hauseri</i> Rtt. | 8 | 2.1 |
| Meloidae | 2 | 6.4 |
| <i>Mylabris sibirica</i> F.-W. | 6 | 2.1 |
| <i>Euzonitis fulvipennis</i> F. | 1 | 31.9 |
| Cerambycidae, <i>Dorcadion</i> sp. (личинка) | 20 | 2.1 |
| Chrysomelidae | 3 | 6.4 |
| <i>Chrysolina analis</i> L. | 2 | 2.1 |
| <i>Chrysolina staphylea</i> L. | 2 | 4.2 |
| <i>Chrysolina rosti</i> Wse. | 2 | 2.1 |
| <i>Chrysolina</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Личинка | 2 | 2.1 |
| <i>Galeruca interrupta circumdata</i> Duft. | 1 | 2.1 |
| <i>Galeruca</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Diorhabda elongata</i> Brullé | 1 | 2.1 |

| Объекты питания | Продолжение | |
|---|----------------|-----------|
| | Число | |
| | экз. | встреч. % |
| <i>Longitarsus</i> sp. | 1 | |
| <i>Cassida</i> sp. | 2 | 2.1 |
| <i>Hypocassida subferruginea</i> Schrnk. | 1 | 4.2 |
| Curculionidae | 83 | 2.1 |
| <i>Otiorhynchus</i> sp. | 3 | 59.6 |
| <i>Ptochus</i> sp. | 41 | 6.4 |
| <i>Barynotus</i> sp. | 1 | 23.4 |
| <i>Sitona lineatus</i> L. | 1 | 2.1 |
| <i>Sitona longulus</i> Gyll. | 2 | 2.1 |
| <i>Sitona callosus</i> Gyll. | 7 | 4.2 |
| <i>Sitona</i> sp. | 6 | 10.6 |
| <i>Phacephorus argyrostomus</i> Gyll. | 1 | 6.4 |
| <i>Thylacites</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Mythecops araxis</i> Rtt. | 2 | 2.1 |
| <i>Lixus</i> sp. | 2 | 2.1 |
| <i>Sitophilus</i> sp. | 1 | 4.2 |
| <i>Stenocarus cardui</i> Hbst. | 1 | 2.1 |
| <i>Ceutorhynchus trimaculatus</i> F. | 1 | 2.1 |
| <i>Ceutorhynchus</i> sp. | 1 | 2.1 |
| <i>Tychius lautus</i> Gyll. | 1 | 2.1 |
| <i>Tychius</i> sp. | 1 | 2.1 |
| Neuroptera | 3 | 4.2 |
| Myrmeleontidae, <i>Palpares libelluloides</i> L., личинки | 10 | 21.3 |
| Ascalaphidae, <i>Ascalaphus</i> sp. | 5 | 10.6 |
| Hymenoptera | 5 | 10.6 |
| Ichneumonoidea | 318 | 83.0 |
| Chalcidoidea | 11 | 10.6 |
| Proctotrupoidea | 8 | 8.5 |
| Chrysididae | 7 | 8.5 |
| Formicidae | 1 | 2.1 |
| Куколки | 270 | 65.9 |
| <i>Myrmica</i> sp. | 39 | 4.2 |
| <i>Messor</i> sp. | 5 | 6.4 |
| <i>Camponotus</i> sp. | 23 | 17.0 |
| <i>Formica</i> sp. | 51 | 23.4 |
| <i>Lasius</i> sp. | 8 | 8.5 |
| Apoidea | 37 | 2.1 |
| Halictidae | 16 | 12.8 |
| Anthophoridae | 1 | 2.1 |
| Diptera | 1 | 2.1 |
| Nematocera | 62 | 25.5 |
| Личинки | 52 | 4.2 |
| Tipulidae | 51 | 2.1 |
| Brachycera | 1 | 2.1 |
| Asilidae | 7 ^м | 14.9 |
| Syrphidae | 5 | 2.1 |
| Muscidae | 1 | 2.1 |
| Гусеницы | 2 | 4.2 |
| Lepidoptera | 74 | 59.6 |
| Tortricidae (гусеницы) | 21 | 17.0 |
| Yponomeutidae (гусеница) | 2 | 2.1 |
| Pupalidae | 2 | 2.1 |
| Geometridae (гусеницы) | 1 | 2.1 |
| Lasiocampidae, <i>Cosmotriche potatoria</i> L. (гусеница) | 6 | 8.5 |
| Lymantriidae (гусеница) | 1 | 2.1 |
| Noctuidae (гусеницы) | 1 | 2.1 |
| Arctiidae (гусеницы) | 12 | 14.9 |
| Pieridae (гусеницы) | 4 | 4.2 |
| Nymphalidae, <i>Melithaea</i> sp. | 19 | 10.6 |
| Растения, <i>Morus nigra</i> (семена) | 2 | 2.1 |
| Растительные остатки (фрагменты волокон) | 2 | 2.1 |
| Гастролиты | 25 | 14.9 |
| | 48 | 21.3 |

Среди насекомых в количественном отношении и по объему преобладают жуки (особенно долгоносики, жужелицы, пластинчатоусые и листоеды), прямокрылые, гусеницы, перепончатокрылые (главным образом муравьи) и полужесткокрылые. (Большую часть материалов определили Б. А. Коротяев и А. А. Петрусенко, отдельные группы беспозвоночных — А. Ф. Емельянов, И. М. Кержнер, И. М. Лихарев, Л. И. Подгорная и М. И. Фалькович).

Следует отметить, что с конца мая ягоды шелковицы играют значительно большую роль в рационе птиц, гнездящихся близ поселков, чем это отражено в табл. 8.

Размеры поедаемых животных колеблются от 3 мм (мелкие муравьи) до 40 мм (гусеницы, многоножки), преимущественно от 5 до 12 мм. Небольшую добычу эта каменка заглатывает целиком; крупных насекомых, особенно жуков, гусениц и пауков, предварительно бьет о камни; заглатывает одним резким движением, всегда с головы.

Птенцов кормят оба родителя; первые 3—4 дня, когда самка еще подолгу греет их, пищу чаще приносит самец. В дальнейшем самец и самка кормят с примерно одинаковой частотой. Среднее число кормлений в час увеличивается с возрастом птенцов от 5—8 до 30.

Наблюдения у гнезд показали, что птенцы часто получали гусениц, прямокрылых, жуков, пауков, реже двукрылых и бабочек. Существенную часть рациона птенцов старшего возраста (6—10 дней) близ Мегри в начале июня составили плоды мелкоплодной вишни, косточки которых обнаружены перед 7 гнездами (18 шт. в одном из них). Столь заметная роль растительных кормов в питании птенцов палеарктических каменок отмечается впервые.

На протяжении всего гнездового цикла пища собирается, как правило, в пределах территории, но, если ее там не хватает, каменки кормятся в нейтральных зонах, в местах повышенной концентрации членистоногих, удаленных иногда на 500—600 м. Поэтому гнездовая территория не имеет решающего значения в обеспечении пары и особенно выводка кормом.

Наблюдения за поведением кормящихся плешанок, а также результаты анализа содержимого 98 желудков этих птиц показали, что основные приемы охоты и размеры добычи у них такие же, как у чернопегой каменки, а состав пищи этих видов почти не отличается. К таким же выводам пришел Корнуоллис (Cornwallis, 1975).

Заключение. Сравнение основных особенностей биологии чернопегой каменки и плешанки представляет особый интерес для обсуждения вопроса о степени дивергенции этих каменок. В последнее время они привлекли внимание систематиков и эволюционистов как один из наиболее характерных примеров полувидов.

Приведенные в работе материалы показывают, что конструкцией и расположением гнезд, окраской и размерами яиц, величиной кладки, способами добывания пищи и ее составом чернопегая каменка не отличается от плешанки.

С другой стороны, они существенно отличаются многими признаками, прежде всего морфологическими. Резкие отличия в окраске брачного оперения самцов широко известны, но до сих пор считалось, что самок по этому признаку различить невозможно. Проведенный автором анализ коллекционных материалов (более 900 экз.), результаты которого доложены на XVIII Международном орнитологическом конгрессе (Москва, август 1982 г.), в частности показал, что плешанка хорошо отличается темными стержневыми пятнами и бурыми, а не светло-охристым цветом на боках груди. Особенно четко проявляются эти различия при сравнении самок плешанки и *Oe. h. hispanica*. Не поддаются определению лишь немногие гибридные особи с промежу-

точным фенотипом из районов совместного обитания *Oe. h. melano-leuca* и *Oe. pleschanka*, но определение «чистых» фенотипов и здесь вполне возможно. Существование таких четких и постоянных отличий окраски самок — дополнительное свидетельство значительной степени дивергенции этих птиц, близкой видовому уровню.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамян М. С., Акрамовская Г. Я., Егизарян Р. К. Питание насекомоядных птиц полужесткокрылыми и тлями в окрестностях Еревана и некоторых пунктах Вединского района. — Биол. ж. Армении, 1966, 19, 6, с. 101—104.
- Богданов М. Н. Птицы Кавказа. — Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те, 1879, 8, 188 с.
- Виноградов В. В., Чернявская С. И. К орнитофауне Боздага. — Тр. заповедников Азербайджана, 1965, 1, с. 242—254.
- Гаврилов Э. И. Птицы Казахстана, т. 3. 1970, Алма-Ата, 546 с.
- Гвоздецкий Н. А. (ред.). Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц. М., изд. МГУ, 1968, 576 с.
- Даль С. К. Позвоночные животные Сарайбулагского хребта. — Зоол. сб. Зоол. ин-та АН Армянской ССР, 1944, 3, с. 5—46.
- Даль С. К. Животный мир Армянской ССР, т. I. Позвоночные животные. Ереван, 1954, 416 с.
- Долгушин И. А. О фауне птиц полуострова Мангышлак. — Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., 1948, 8, с. 131—160.
- Дроздов Н. Н. География летнего населения птиц в избранных ландшафтах Азербайджана. — Орнитология, 1965, 7, с. 166—199.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края. — Мат. к познанию фауны и флоры Росс. имп., Отд. зоол., 1896, 2, 555 с.
- Иваницкий В. В. Территориальное и коммуникативное поведение близких видов воробьиных птиц. Автореф. канд. дисс., изд. МГУ, 1979, 16 с.
- Иванов А. И. Весенние наблюдения над птицами на юго-западном побережье Каспия. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952, 9, 4, с. 1061—1080.
- (Калениченко М. И.) Kaleniczenko M. I. Series animalium, a defuncto professore Joan Krynicki, in itinere annis 1836—1838, ad Caucasum et Tauridem. — Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1839, 2, p. 203—297.
- Лавренко Е. М. и Сочава В. Б. (ред.). Растительный покров СССР, 1—2. М.—Л., изд. АН СССР, 1956, с. 7—971.
- Лоскот В. М. Некоторые особенности гнездобстроения у каменок. — Мат. (тез.) V всеобщ. орнитол. конф., 2, Ашхабад, 1969, с. 380—383.
- Лоскот В. М. О систематическом положении чернопегой каменки и плешанки [*Oenanthe hispanica* (L.) и *Oenanthe pleschanka* (Lepech.)]. — Сб. тр. Зоол. муз., Киев, 1976, 36, с. 84—89.
- Ляйстер А. Ф., Соснин Г. В. Материалы по орнитофауне Армянской ССР (Ornis Armeniae). Ереван, 1942, 402 с.
- Мамбетжумаев А. М., Абдреймов Т. В. К экологии некоторых воробьиных из нижнего и среднего течений Амударьи и прилегающих пустынь. — В кн.: Экология важнейших млекопитающих и птиц Каракалпакии. Ташкент, Фан, 1972, с. 200—212.
- Матвейев Б. С. Преглед фауне птица Балканског полуострва. *Conspectus avifaunae balcanicae*. I. — Од. прир.-мат. наук, Београд, 1976, 46, 365 с.
- Мекленбурцев Р. Н. Несколько дополнений к фауне птиц нижней Аму-Дарьи. — Охрана природы, 1949, 6, с. 80—84.
- Митропольский О. В. Размножение черношейной каменки на Мангышлаке. — В кн.: Новости орнитологии Казахстана. Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 1968, 29, с. 67—70.
- Нестеров П. В. Отчет о зоологических исследованиях в юго-западном Закавказье (1909 и 1910) и Эрзерумском вилайете (1910). — Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, 1911, 16, 3, с. 137—184.
- (Нордманн А.) Nordmann A. *Catalogus avium in Rossia meridionali observatarum*. — Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1834, 7, p. 445—451.
- (Нордманн А.) Nordmann A. *Catalogue raisonné des oiseaux de la faune Pontique. Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée*, 3. Paris, 1840, p. 67—306.
- (Панов Е. Н.) Panow E. N. Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarktis. *Gattung Oenanthe*. — Die Neue Brehm-Bücherei, 1974, 482, S. 5—128.
- Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., «Наука», 1978, 304 с.
- Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Эволюционные и таксономические взаимоотношения между чернопегой каменкой *Oenanthe hispanica* и каменкой плешанкой *O. pleschanka*. — Зоол. ж., 1975, 54, 12, с. 1860—1873.
- Портенко Л. А. Птицы СССР, т. III. — Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1954, 54, 254 с.
- Россигов К. Н. Результаты наблюдений над птицами западной части северо-восточ-

- ного Кавказа. — Тр. С.-П. о-ва естествоиспыт. Отд. зоол. и физиол., 1888, 19, с. 36—57.
- Сатукин К. А. Материалы к познанию птиц Кавказского края. — Зап. Кавк. отд. РГО, 1907, 26, 3, 144 с.
- Серебровский П. В. Результаты орнитологических наблюдений в Закатальском округе Закавказья в 1916 г. — Новые мемуары МОИП, 1925, 18, 2, с. 1—89.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные. *Passeriformes*. М., «Наука», 1978, 390 с.
- Степанян Л. С., Степанян Е. Н. Материалы к орнитологической фауне Западного Копет-Дага. — В кн.: Фауна и экология животных. М., 1972, с. 193—213.
- Сушкин П. П. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской). — Мат. к познанию фауны и флоры Росс. имп., Отд. зоол., 1908, 8, 803 с.
- Blakiston T. *Birds of the Crimea*. — *Zoologist*, 1857, 15, p. 5502—5515.
- Conder P. J. Individual distance. — *Ibis*, 1949, 91, 4, p. 649—655.
- Conder P. J. The territory of the wheatear *Oenanthe oenanthe*. — *Ibis*, 1956, 98, 3, p. 453—459.
- Cornwallis L. The comparative ecology of eleven species of wheatear (genus *Oenanthe*) in S. W. Iran. Ph. D. thesis, Oxford University, 1975, p. 1—362.
- Ferguson-Lees I. J. Studies of less familiar birds. 109. Black wheatear. — *Brit. Birds*, 1960, 53, 12, p. 553—558.
- Grote H. Ist *Oenanthe pleschanka* (Lepech.) eine Rasse von *Oenanthe hispanica* (L.). — *Ornithol. Monatsber.*, 1939, 47, 2, S. 54—57.
- Haffer J. Secondary contact zones of birds in Northern Iran. — *Bonn. zoolog. Monograph.*, 1977, 10, S. 1—64.
- Hinde R. A. The biological significance of the territories of birds. — *Ibis*, 1956, 98, 3, p. 340—369.
- Kleinschmidt O. *Parallelentwicklungen und Wiederholungserscheinungen in der Tierwelt*. — *Nova Acta Leopoldina*, 1936, N. F., 4, 23, S. 367—391.
- König C. Zur Brutbiologie des Trauersteinschmätzers, *Oenanthe leucura*. — *Vogelwelt*, 1966, 87, 6, S. 182—188.
- Mayr E. and Stresemann E. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* (Aves). — *Evolution*, 1950, 4, 4, p. 291—300.
- Noble G. K. The role of dominance in the social life of birds. — *Auk*, 1939, 56, 3, p. 263—273.
- Odum E. P. and Kuenzler E. J. Measurement of territory and home range size in birds. — *Auk*, 1955, 72, 2, p. 128—137.
- Paludan K. Zur Ornithologie des Zagrossgebietes, W. Iran. — *J. Ornithol.*, 1938, 86, 4, S. 562—638.
- Portenko L. A., v. Vielinghoff-Scheel E. *Oenanthe hispanica* (Linnaeus) und *Oenanthe pleschanka* (Lepechin). In: Stresemann E. L., Portenko L. A. und Mauersberger G. (editors). *Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel*, Berlin, Akademie Verlag, 1967, Lief. 2.
- Richardson F. Breeding and feeding habits of the Black Wheatear *Oenanthe leucura* in Southern Spain. — *Ibis*, 1965, 107, 1, p. 1—6.
- Suárez F. Nidificación y puesta en la collalba rubia (*Oenanthe hispanica*). — *Ardeola*, 1977, 23, p. 63—79.
- Valverde J. A. *Aves del Sahara Español (estudio ecologico del desierto)*. Madrid, 1957, p. 5—487.
- Vaurie C. Notes on the bird genus *Oenanthe* in Persia, Afghanistan, and India. — *Amer. Mus. Novitates*, 1949, 1425, p. 1—47.
- Vaurie C. The birds of Palearctic fauna. *Passeriformes*. London, Witherby Ltd., 1959, p. 1—762.
- Witherby H. F., Jourdain F. C. R., Ticehurst N. F. and Tucker B. W. *The handbook of British birds*, 2, London, 1945, p. 1—352.

Л. А. Несов, Л. Я. Боркин

НОВЫЕ НАХОДКИ КОСТЕЙ ПТИЦ ИЗ МЕЛА МОНГОЛИИ И СРЕДНЕЙ АЗИИ

В ходе исследований современной герпетофауны Монголии Л. Я. Боркиным в Заалтайской Гоби (урочище Ногон-Цав) были попутно собраны остатки древних позвоночных из нэмэгэтинской свиты, датируемой маастрихтом (конец позднего мела). Кратковременные сборы производились дважды, летом 1981 и 1982 гг. В последнем случае в течение примерно 1.5—2 ч Л. Я. Боркиным специально производился визуальный отбор остатков мелких позвоночных с целью обнаружения костей амфибий, для чего был обследован прослой (мощностью 0.2 м) рыхлых желто-серых песков, находящихся в ненарушенном залегании. Поиск остатков производился в 70—100 м западнее дороги Шинэ-Джинст сомон — оазис Эхийн-Гол в 1 км южнее собственно обрывов Ногон-Цав (45 км севернее Эхийн-Гола).

Кроме традиционно отмечаемых здесь водных черепах *Mongolemys elegans* Khos. et Mlyn., *Trionyx* sp., больших архаичных черепах, крупных хищных динозавров, завропод, мелких теропод, костистых рыб, были найдены также позвонок и кость черепа ящериц и крупный грудной позвонок птицы (см. рис., 1 — здесь и далее на вклейке). На месте захоронения в позднем мелу, судя по составу фауны, располагались обширные озера, иногда, по-видимому, заморные (учитывая массовую гибель *Mongolemys* на подводных зимовках). В некоторые периоды (фауны *Kizylkumetys* и *Hybodus* байнширэнского времени) подобные озера, отличавшиеся относительно небольшим разнообразием водных позвоночных, могли превращаться в лиманы за счет появления слабой связи с расположенным на востоке океаном.

Остатки птиц мела очень редки, их азиатские находки единичны (Шилин, 1977; Elżanowski, 1981; Несов, 1981, 1982; Курочкин, 1982). В данной работе впервые описываются остатки птиц из маастрихта Монголии (позвонок) и из раннего мела СССР (цевка), указываются также новые находки костей позднемеловых птиц из Кызылкумов, часть которых, однако, проблематична. На наш взгляд, весьма перспективными для поисков новых птиц (как и млекопитающих, амфибий) позднего мела являются также и байнширэнские отложения востока Монголии (Хара-Хутул и т. д.), в наибольшей степени сходные по условиям образования с соответствующими кызылкумскими, в которых были обнаружены разнообразные остатки мелких позвоночных.

Известно глубокое своеобразие мезозойских птиц, обычно препятствующее отнесению их к современным семействам и отрядам. Однако значительные боковые углубления на теле позвонка из Ногон-Цава (как у многих куликов, чаек, чистиков) и его гетероцельность позволяют условно сблизить птицу с Charadriiformes; строение цевки из раннего мела СССР допускает близость птицы к весьма разнородной

группировке — Gruiformes sensu lato. Описанная коллекция хранится в отделении орнитологии Зоологического института (ЗИН) АН СССР под номерами РО 3389—3395. Авторы признательны Н. Н. Верзилину за консультацию по геологии Ногон-Цава, И. С. Даревскому за прочтение рукописи, В. М. Лоскоту за содействие при работе с остеологическими коллекциями птиц ЗИН АН СССР. Мы также благодарны за участие в сборе материала в 1982 г. Н. Л. Орлову (в Ногон-Цаве), Р. А. Мертинене, Л. Ф. Харитоновой, А. В. Абрамову и М. В. Саблину (в Кызылкумах), за изготовление фотографий Б. С. Погребову.

Род JUDINORNIS Nesson et Borikin, gen. nov.

Название дано в честь известного орнитолога и систематика К. А. Юдина.

Типовой вид — *J. nogontsavensis* sp. nov., маастрихт Монголии.

Диагноз. Грудные позвонки гетероцельные с очень невысокими телами. Сочленовные поверхности тел сильно расширенные, особенно их нижние части; в онтогенезе долго сохранялись их центральные углубления (следы бывшего амфицельного состояния). На теле позвонка сбоку имеется длинное углубление. Спереди и сзади от основания поперечного отростка имеется по узкой, щелевидной ямке. Средняя часть тела позвонка сильно сужена. Вентрального гребня нет.

Замечания. До сих пор из мела Азии были известны только двояковогнутые позвонки птиц. Позвонок из Ногон-Цава сходен с амфицельным туловищным позвонком более древней птицы *Zhyraornis kashkarovi* Ness. (*Zhyraornithidae*, *Ichthyornithiformes*) из позднего мела Кызылкумов (см. рис., 9). Возможно, гетероцельные позвонки в филогенезе птиц формировались за счет преобразования амфицельных, и этот процесс мог идти независимо в разных эволюционных линиях. Обилие водных биотопов в районе захоронения и легкость конструкции позвонка позволяют думать, что птица скорее всего могла быть водной или околоводной, возможно, способной к полету.

Видовой состав. Типовой вид.

Judinornis nogontsavensis Nesson et Borikin, sp. nov.

Название вида дано по местонахождению Ногон-Цав.

Голотип — № РО 3389, позвонок; Монголия, Заалтайская Гоби, Ногон-Цав, средняя часть нэмэгэтинской свиты, маастрихт.

Описание. Птица размером с гуся, по-видимому, без *os dorsale*. Фасетка парапофиза (см. рис., 16) горизонтально вытянутая. Длина тела позвонка по средней линии 14.1, высота тела сзади 5.1, максимальная ширина 10.4 мм.

Распространение. Маастрихт (поздний мел) южной Монголии.

С 1975 г. сначала в Кызылкумах, а затем в Фергане, Приташкентских Чулях и Северо-Восточном Приаралье палеозоологическим отрядом Ленинградского государственного университета проводится целенаправленный поиск остатков преимущественно мелких и, как правило, редких позвоночных позднего мезозоя с целью возможно более полного познания состава былых фаун и для выяснения закономерностей эволюции экосистем лиманов и приморских низменностей. Среди более чем 20 000 остатков позвоночных, собранных близ поселка Ходжакуль в Каракалпакии (обнажение СХ-20), в 1982 г. Л. А. Несовым была

найден цевка новой раннемеловой птицы, описываемой ниже. Здесь же обнаружены раки, зубы характерных позднеальбских акул *Paraisurus*, а также остатки костных рыб (*Belonostomus*, *Lepidotes*, *Anomoeodus*, *Lepisosteus* и др.), редких хвостатых амфибий *Horezmia gracile* Ness., ящериц Xeposauridae и ?Teiidae, челюсти и зубы млекопитающих Protheria, которые имели черты сходства с Tribothgia.

Род HOREZMAVIS Nesson, gen. nov.

Название дано по Хорезмскому оазису.

Типовой вид — *H. eocretacea* sp. nov., поздний альб Кызылкумов.

Диагноз. *Cotyla medialis* несколько нависает вперед и расположена заметно проксимальнее *cotyla lateralis*. *Eminentia intercondylaris* невысокая. *Fossa anterior* глубокая и длинная; гребень, ограничивающий ее с медиальной стороны, острый, но не нависающий над углублением. Основная часть *tuberositas m. tibialis cranialis* короткая, относительно сильно развитая, расположена высоко, в глубине *fossa anterior*. Почти симметрично по сторонам от указанной основной части расположены: в латеральном направлении отверстие, а в медиальном — дополнительное место прикрепления связки. Бугорок для поперечной связки лежит проксимальнее от последнего, близко к гребню, ограничивающему *fossa anterior* с медиальной стороны. Плантарный гребень относительно слабый.

Видовой состав. Типовой вид.

Horezmavis eocretacea Nesson, sp. nov.

Название дано от eo (лат.) — до того, cretaceus (лат.) — меловой.

Голотип — № РО 3390, проксимальная часть левой цевки; Юго-Западные Кызылкумы, Ходжакуль, средняя часть ходжакульской свиты, верхний альб.

Описание. Птица была относительно длинноногой, размером с камышницу. Проксимальное питающее отверстие цевки крупное. Нижняя часть *fossa anterior* вдавлена за счет деформации. Область гипотарзуса сбита, но она не была длинной. Фрагмент кости имеет длину 25.1 мм.

Распространение. Поздний альб (ранний мел) Каракалпакии, прибрежная зона залива с довольно высокой соленостью.

Другие находки остатков птиц

В Узбекистане (Джара-Кудук) в средней части тайкаршинской пачки (обнажение ЦБИ-14, верхний турон-коньяк) найдены предположительно квадратные кости птиц (см. рис., 5, 6), проксимальная часть цевки ?*Enantiornithidae* (см. рис., 7), несколько фаланг (см. рис., 3), коракоид с узким *foramen p. supracoracoidei*, обширным углублением изнутри на дистальном конце (см. рис., 4), а также две узкие, уплощенные с дорсальной стороны локтевые кости (см. рис., 8), со слабыми неровностями сверху близ задней кромки (последние причисляются нами к *Zhyraornis kashkarovi* Ness.).

ЛИТЕРАТУРА

- Курочкин Е. Н. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии. — Докл. АН СССР, 1982, 262, 2, с. 452—455.
Несов Л. А. Хвостатые и бесхвостые земноводные мела Кызылкумов. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, 101, с. 57—88.
Несов Л. А. Новые находки остатков птиц мела и палеогена в СССР. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия мезозоя Украины. Киев, 1982, с. 44—45.
Шилин П. В. Новая находка отпечатка пера меловой птицы в Казахстане. — Тез. докл. VII Всес. орнитол. конф., Черкассы, 1977, 1, с. 33.
Elżanowski A. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. — *Palaeontol. Polonica*, 1981, 42, p. 147—179.

УДК 598.2:591.4

Морфологические системы класса птиц и возможности их дальнейшего усовершенствования. Юдин К. А. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 3—11.

Рассмотрена возможность повышения уровня филогенетических систем класса птиц на основе применения комплексного метода, объединяющего классический метод тройного параллелизма с методами сравнительной экологии и функциональной морфологии. Обсуждено значение так называемых «адаптивных признаков» для филогенетических построений. Библ. 26 назв.

УДК 598.613:591.471.38

Челюстной аппарат тинаму *Eudromia elegans*. К вопросу о морфобиологической специфике палеогнат. Дзержинский Ф. Я. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 12—33.

Описано строение челюстного аппарата молодой птицы, обсуждаются вытекающие из конструкции функциональные свойства в сопоставлении с литературными данными о питании. Актуальные для челюстного аппарата тинаму конструктивные задачи отчасти те же, что и у неогнат, но они решаются на более архаичной морфологической основе и несравненно менее эффективно. Приспособленность к долбящим ударам достигнута средствами, которые несовместимы с высокой кинетичностью и потому не могли быть унаследованы от неогнатных предков. В целом подтверждается мнение о примитивности палеогнатизма. Илл. 15, библ. 36 назв.

УДК 598.6:591.4

Параллелизмы в строении и окраске различных представителей отряда Galliformes. Потапов Р. Л. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 34—46.

Описываются некоторые морфологические структуры (форма маховых перьев, длина и расположение трахен, роговые образования подотечи, оперение ноздрей и плюсны, строение слепых кишок) и типы окраски отдельных частей тела (горловое пятно), совершенно одинаково или же сходным образом развитые у представителей различных семейств и надсемейств отряда. Предполагается, что все наиболее примечательные особенности самого молодого семейства — тетеревиных птиц — не являются новоприобретенными, а представляют собой результат развития признаков, уже имевшихся у их предшественников — древних фазановых птиц. Табл. 2, илл. 10, библ. 24 назв.

УДК 598.2:591.5(211)

О структуре и динамике областей гнездования птиц на Севере. Кишинский А. А. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 47—57.

Сильные годовые колебания численности многих северных птиц заставляют предполагать существование у них значительных ежегодных перераспределений видовой численности в пределах обширных территорий. Виды, для которых наиболее вероятно высокая степень дисперсии, трофически связаны с организмами, обилие которых сильно колеблется по годам и сезонам. Непостоянство размещения видовой численности в разные годы выражается на периферии ареала в пульсациях и нерегулярности гнездования на больших пространствах. Предложено дифференцировать в пределах общей области гнездования основную область регулярного гнездования и периферийную область нерегулярного и спорадического гнездования, которая у северных птиц по площади может превышать первую. Эта периферийная зона бывает постоянной во времени, и существование ее не обязательно связано с расширением ареала. Истинные, прогрессирующие изменения ареалов выявляются лишь на фоне описанных, постоянно происходящих динамических процессов. Илл. 3, библ. 44 назв.

УДК 598.8:571.642

Новые сведения о пуховых птенцах воробьиных птиц. Нечаев В. А. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 58—60.

Приводятся первоописания пуховых птенцов японского жаворонка, зеленолового трясогузки, большеклювой вороны (островная форма), пятнистого сверчка

бледноногой и корольковой пеночек, японской мухоловки, мухоловки-мугимаки, японской зарянки, синего соловья, соловья-свистуна, золотистого дрозда, уссурийского снегиря. Материал собран автором на о. Сахалин. Библ. 2 назв.

УДК 598.822

Малый скворец, *Sturnia sturnina* (Pall.), в Среднем Приамурье. Винтер С. В. и Соколов Е. П. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 61—71.

На основании наблюдений, проведенных в 1974—1976 и 1978 гг. в Архаринском районе Амурской области, приводятся данные о стациях, численности, гнездах, кладках, питании, развитии птенцов (впервые описаны пуховые птенцы). Характеризуются соседи по биотопу, некоторые паразиты (Diptera, Calliphoridae), конкурентные отношения с серым скворцом, различия в гнездовых нарядах молодых птиц малого и японского скворцов, некоторые особенности внешней морфологии малых скворцов. Илл. 2, табл. 6, библ. 6 назв.

УДК 598.842.3

О гнездовании таксономическом статусе островного сверчка, *Locustella pleskei* Tacz., нового для СССР вида. Назаров Ю. Н., Шибаетов Ю. В. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 72—78.

Впервые для СССР установлено гнездование *Locustella pleskei* на островах залива Петра Великого. Изучение возрастных нарядов, размерных характеристик клюва и маховых перьев, песни, географического и биотопического размещения позволяет восстановить видовой статус *Locustella pleskei* Tacz. Табл. 2, илл. 4, библ. 20 назв.

УДК 598.842.8 : 591.5

Биология восточной чернопегой каменки, *Oenanthe hispanica melanoleuca* (Güld.) в СССР. Лоскот В. М. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., 1983, с. 79—107.

На основании материалов, собранных в 1974—1982 гг. на 6 стационарах и во время маршрутных поездок во всех 3 пространственно изолированных участках ареала вида в СССР (Кавказ, Мангышлак и западный Копетдаг), детально описана биология вида. Характеризуются сроки прилета в различных частях ареала и характер пролета, основные типы мест обитания и численность птиц в них, выбор и распределение гнездовых участков, период образования пар, гнездостроение (найденно 45 гнезд), откладка яиц, насиживание, постэмбриональный онтогенез, места и способы сбора корма, его состав (по наблюдениям в поле и анализу содержимого 47 желудков).

Собранные материалы подтверждают близкое родство чернопегой каменки и плешанки и свидетельствуют об их относительной обособленности в роде и эволюционной продвинутой. Табл. 8, илл. 8, библ. 55 назв.

УДК 598.219 : 551.763

Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии. Несов Л. А., Боркин Л. Я. — В кн.: Исследования по морфологии и биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 116, Л., с. 108—110.

Из маастрихта (верхний мел) Заалтайской Гоби описывается позвонок птицы *Judinornis nogontsavensis* gen. et sp. nov. (?Charadriiformes), а из альба (нижний мел) Кызылкумов — цевка *Noreztavis eocretacea* gen. et sp. nov. (?Gruiformes sensu lato); указываются также другие находки костей птиц из мела Кызылкумов. Илл. 1, библ. 5 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

| | стр. |
|--|------|
| К. А. Юдин. Морфологические системы класса птиц и возможности их дальнейшего усовершенствования | 3 |
| Ф. Я. Держинский. Челюстной аппарат тинаму <i>Eudromia elegans</i> . К вопросу о морфобиологической специфике челюстного аппарата палеогнат | 12 |
| Р. Л. Потанов. Параллелизмы в строении и окраске различных представителей отряда Galliformes | 34 |
| А. А. Кищинский. О структуре и динамике областей гнездования птиц на Севере | 47 |
| В. А. Нечаев. Новые сведения о пуховых птенцах воробьиных птиц | 47 |
| С. В. Винтер, Е. П. Соколов. Малый скворец, <i>Sturnia sturnina</i> (Pall.) в среднем Приамурье | 58 |
| Ю. Н. Назаров, Ю. В. Шибаетов. О гнездовании и таксономическом статусе островного сверчка, <i>Locustella pleskei</i> Tacz., нового для СССР вида | 61 |
| В. М. Лоскот. Биология восточной чернопегой каменки, <i>Oenanthe hispanica melanoleuca</i> (Güld.) в СССР | 72 |
| Л. А. Несов, Л. Я. Боркин. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии | 108 |
| Рефераты | 111 |

CONTENTS

| | Page |
|---|------|
| K. A. Judin. Morphological systems of Aves and possibilities of their further improvement | 3 |
| F. J. Dzerzhinsky. The jaw apparatus in the Tinamou <i>Eudromia elegans</i> . On the morpho-biological specificity of Paleognathae | 12 |
| R. L. Potapov. Parallelisms in structure and coloration in different members of Galliform birds | 34 |
| A. A. Kistchinski. On the structure and dynamics of the breeding ranges of birds in the North | 47 |
| V. A. Nechaev. New data on down nestlings of some Passerine birds | 47 |
| S. V. Winter, E. P. Sokolov. The Daurian Myna, <i>Sturnia sturnina</i> (Pall.) in Middle Amur region | 61 |
| Yu. N. Nazarov, Yu. V. Shibaev. On the breeding biology and taxonomic status of the Pleske's Grasshopper Warbler, <i>Locustella pleskei</i> Tacz., new for the U.S.S.R. | 72 |
| V. M. Loskot. Life history of the Eastern Black-Eared Wheatear, <i>Oenanthe hispanica melanoleuca</i> (Güld.) in the U.S.S.R. | 79 |
| L. A. Nessov, L. J. Borokin. New records of bird bones from Cretaceous of Mongolia and Middle Asia | 108 |
| Abstracts | 111 |

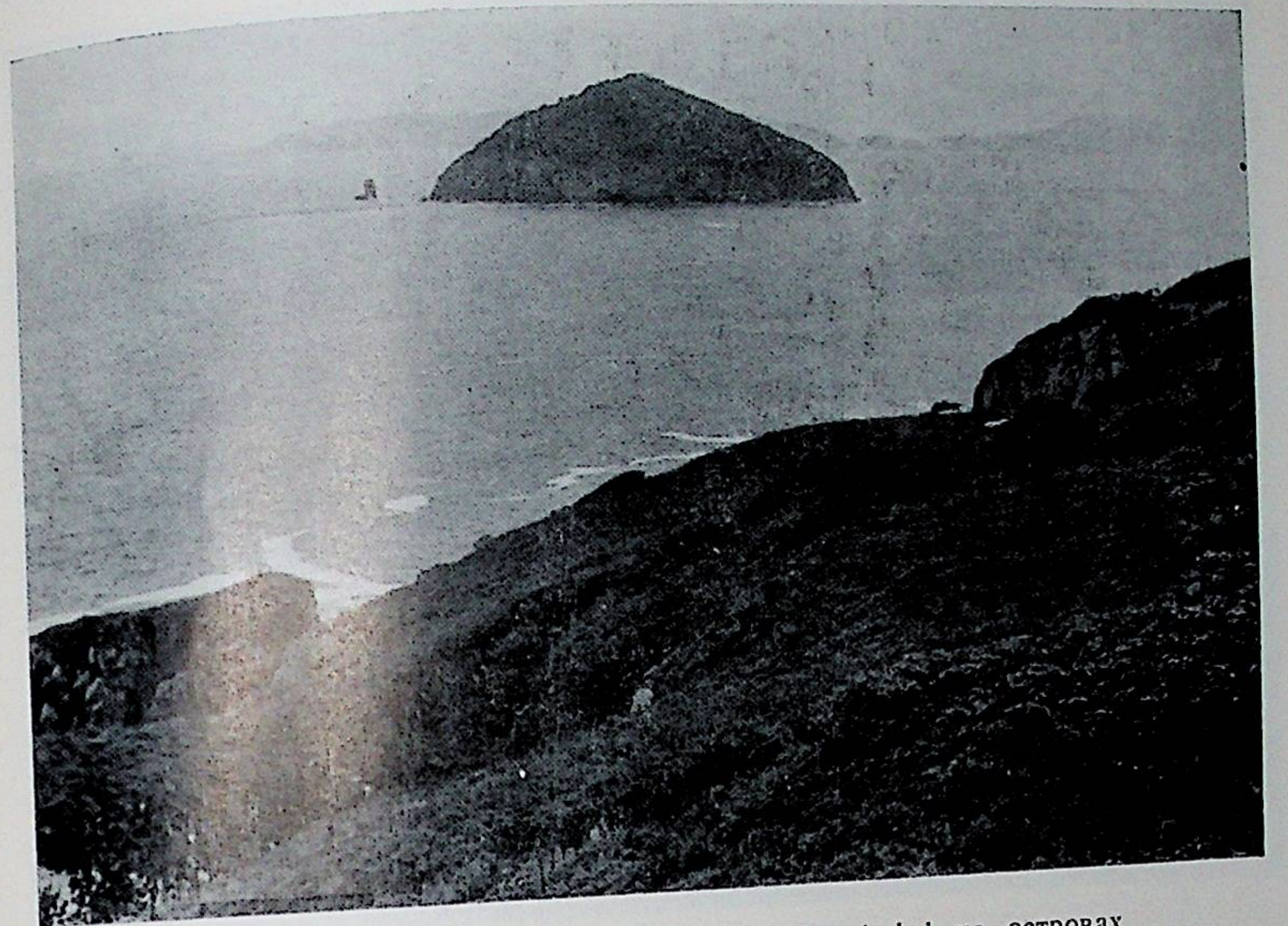


Рис. 2. Характерный биотоп *Locustella pleskei* на островах залива Петра Великого.
На заднем плане остров Гильдебрандта.



Рис. 3. Гнездо островного сверчка с полной кладкой.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ ПТИЦ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 116

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР
План 1983 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник Т. Г. Кашицкая

Сдано в набор 17.01.83. Подписано к печати 30.03.83. М-18952.
Формат 70×108¹/₁₆. Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать
окая. Печ. л. 7,25+0,5 вкл. Усл.-печ. л. 10,15. Уч.-изд. л. 10. Тираж 800 экз.
Заказ 2595. Цена 1 руб.

Зоологический институт АН СССР, 199164, Ленинград, Университетская наб., 1.
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.

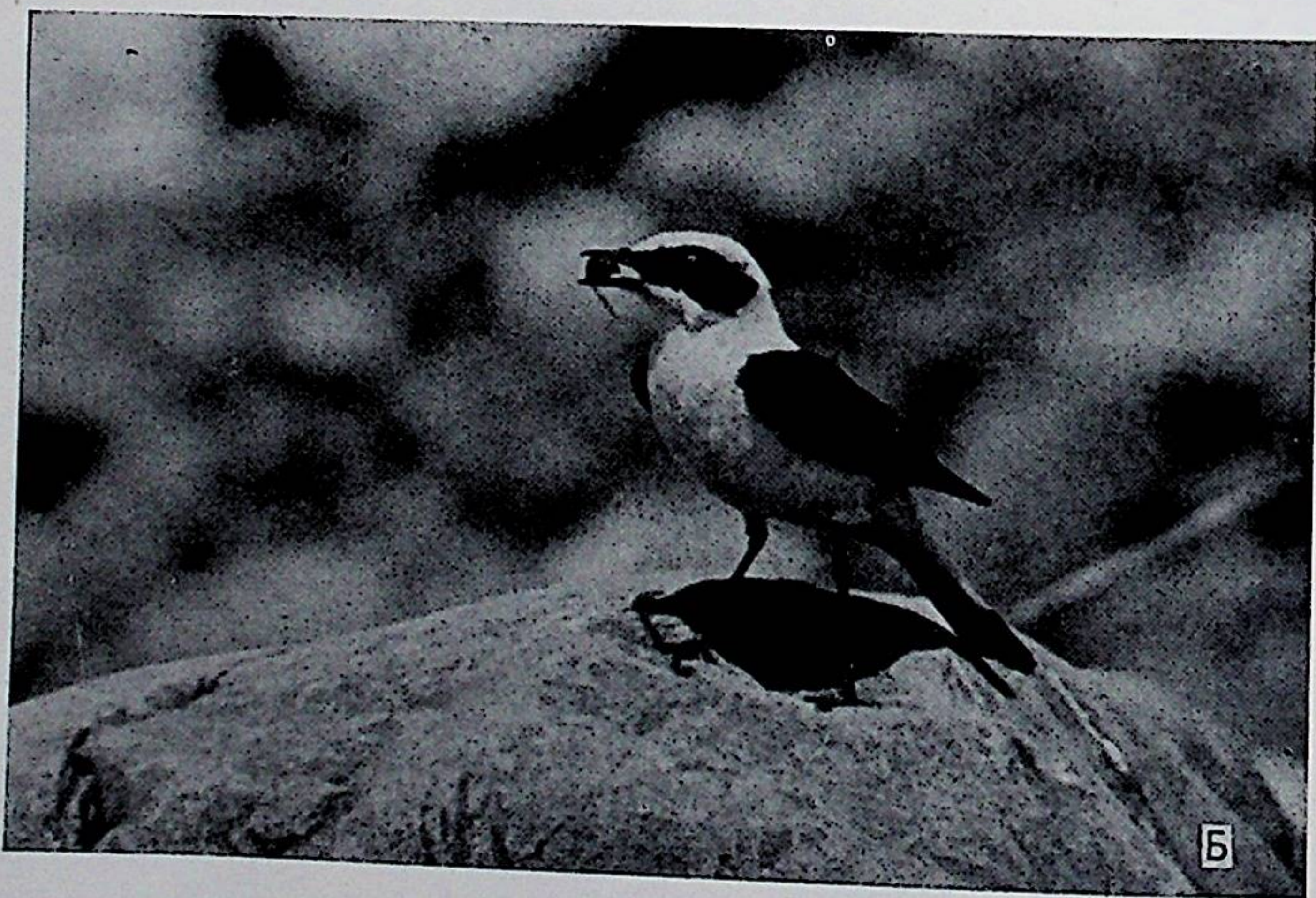
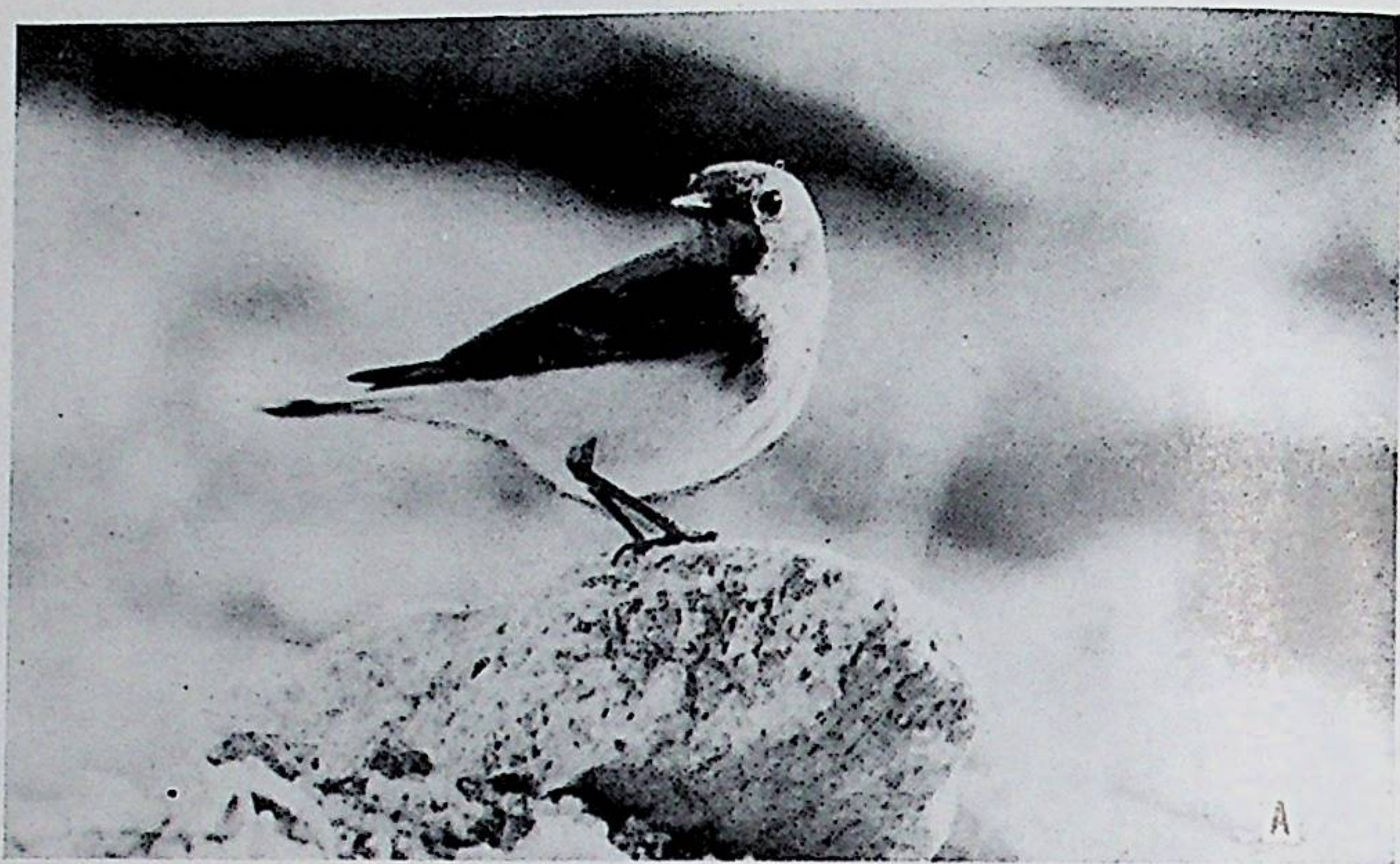


Рис. 1. Самка (А) и белогорлый (морфа „aurita“) самец (Б) чернопегой каменки.

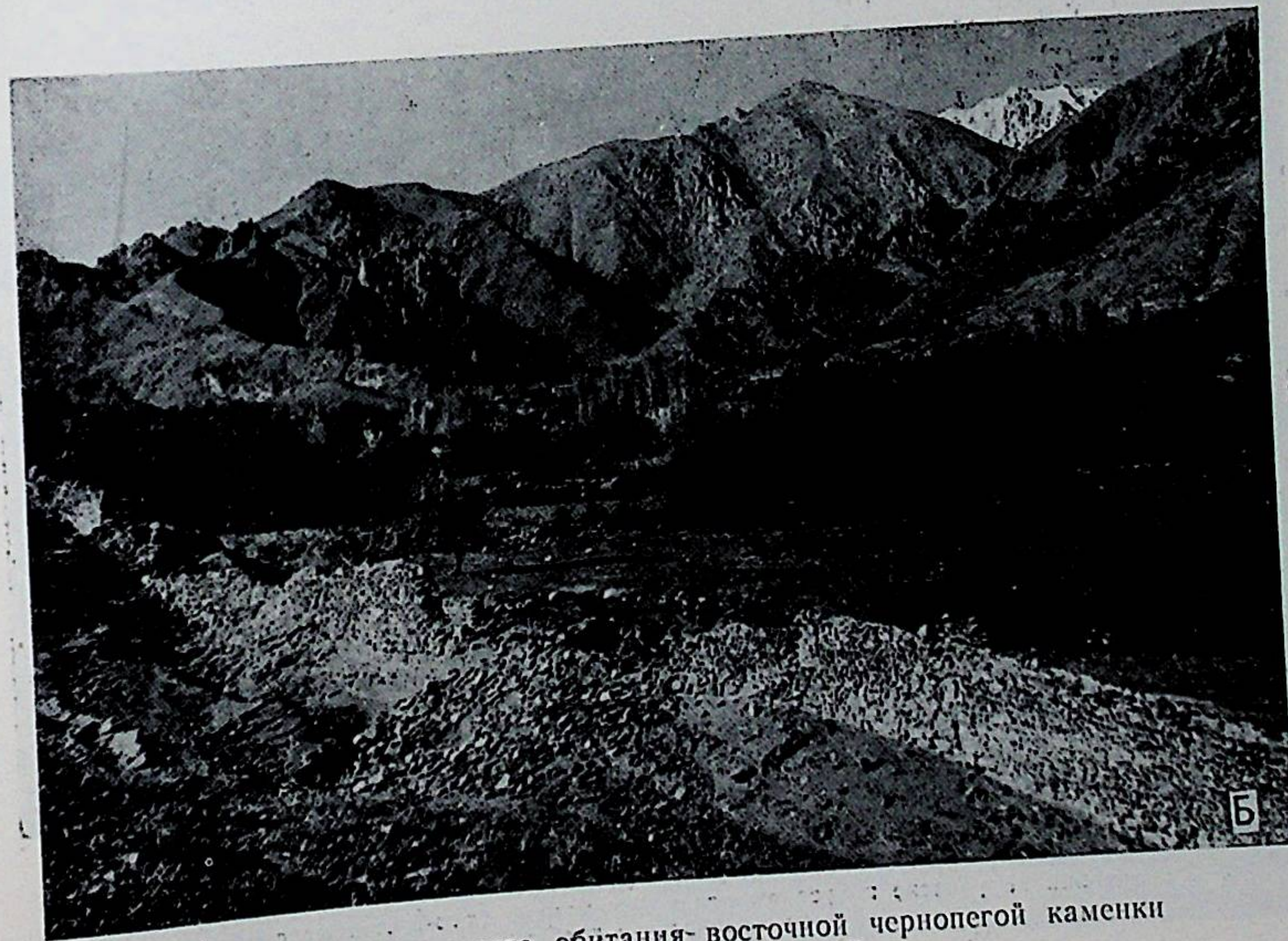


Рис. 2. Основные места обитания восточной чернопегой каменки *Oe. h. melanoleuca* в СССР.
А — пояс фриганоидной растительности в скалистых горах Нахичеванской АССР (окрестности пос. Абракуни); Б — культурный ландшафт: сады, граничащие с пустынными горами, в долине р. Ордубадчай.

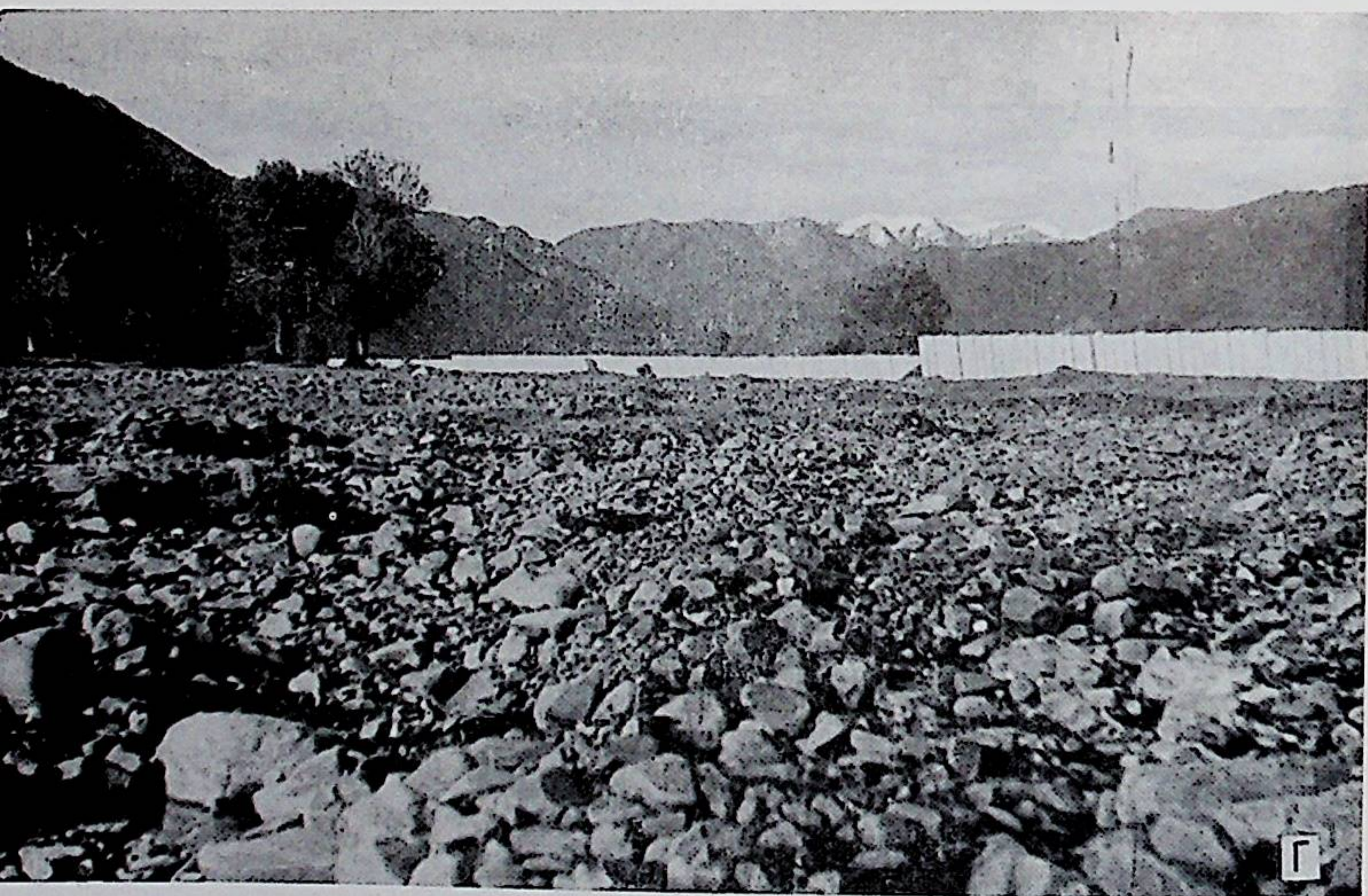
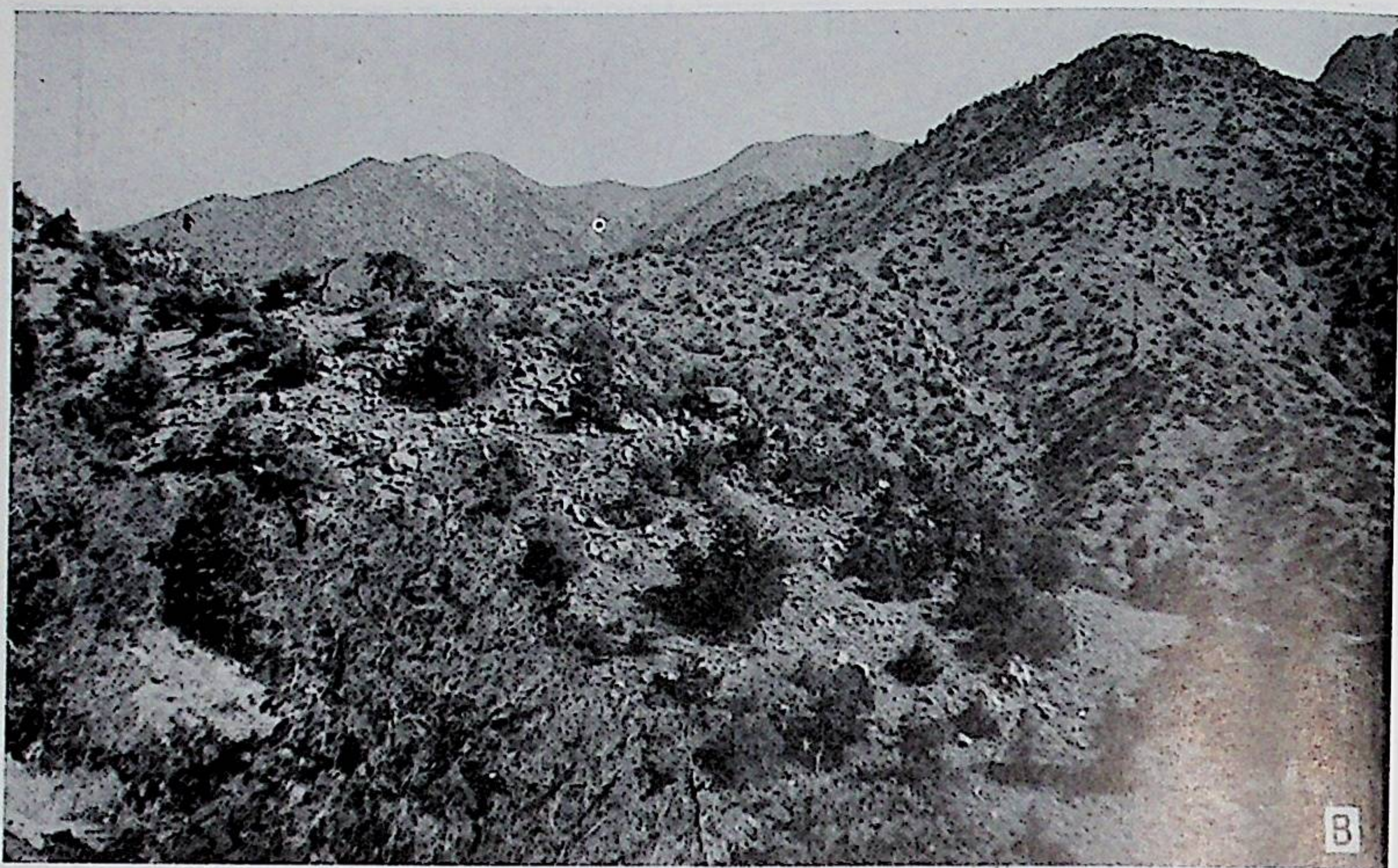


Рис. 2.

В — можжевельное (преимущественно *Juniperus foetidissima*) редколесье близ Мегри;
Г — галечники на участке конуса выноса р. Курмухчай (юго-восточные склоны Главного Кавказского хребта).

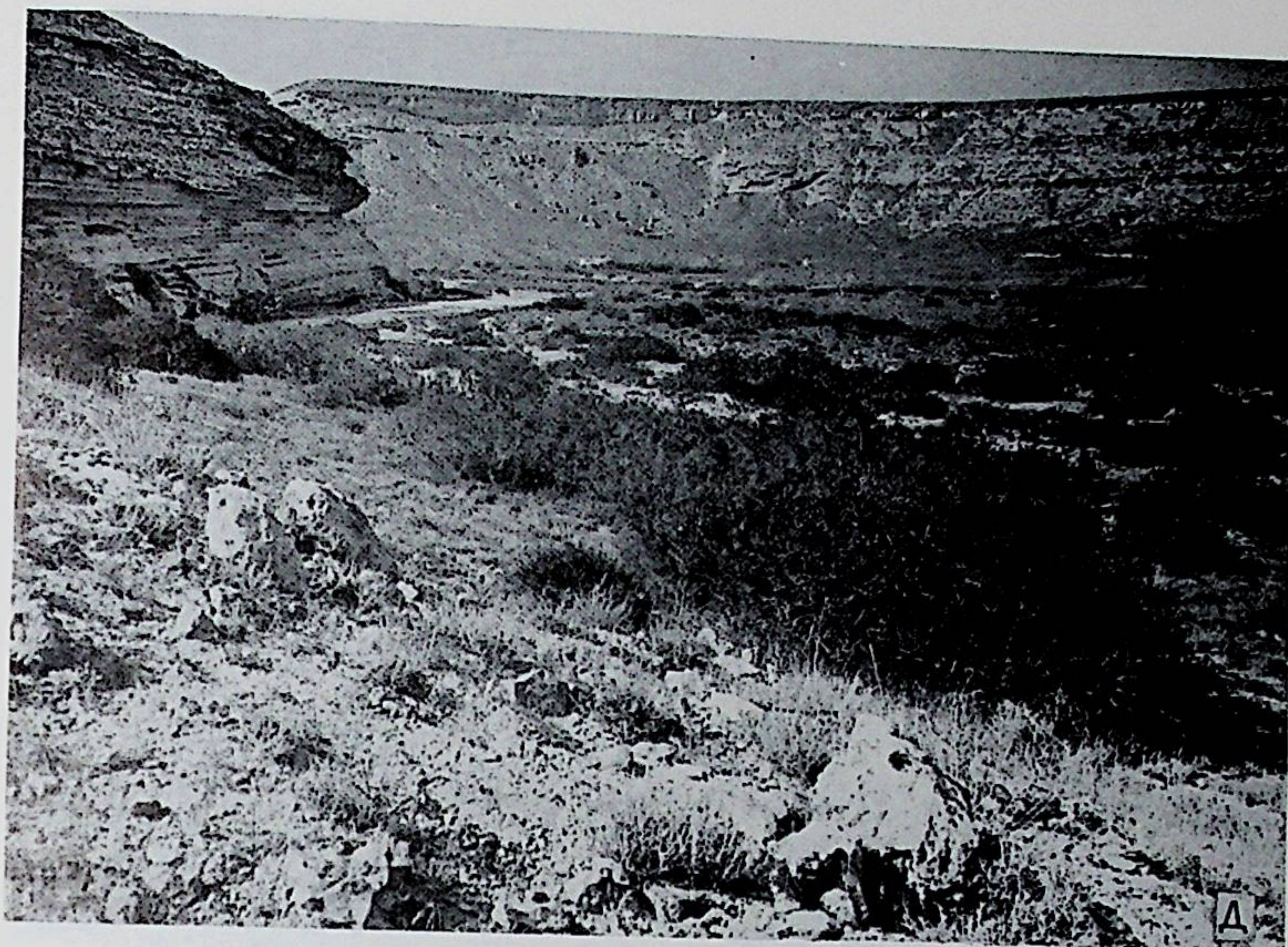


Рис. 2.

Д — ущелье соленого ручья Ашекар в меловых горах Северный Актау на полуострове Мангышлак (окрестности пос. Таучик).



Рис. 3. Характерное расположение гнезда в нише под плоским камнем. Заметен валик из принесенных самкой веточек, образующий углубление и опору для гнезда.



Рис. 4. Основные типы конструкции гнезд (камни, прикрывающие гнезда сверху, сняты).

А — с хорошо выраженным валиком из палочек (преимущественно прикорневые части стеблей полыни); Б — гнездо без палочек, свитое в естественном углублении почвы.

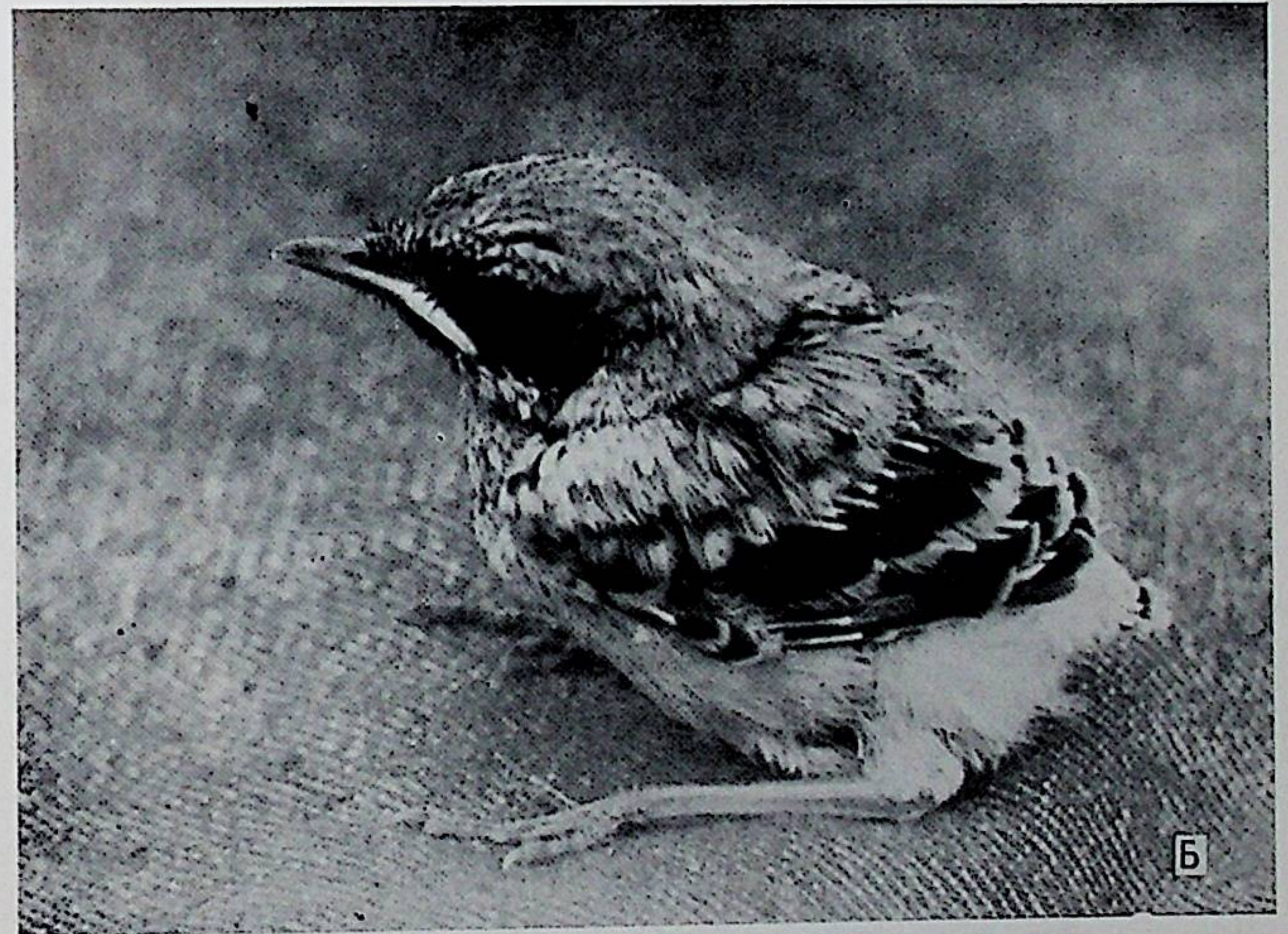


Рис. 5. Птенцы чернопегой каменки в возрасте трех (А) и девяти (Б) дней.

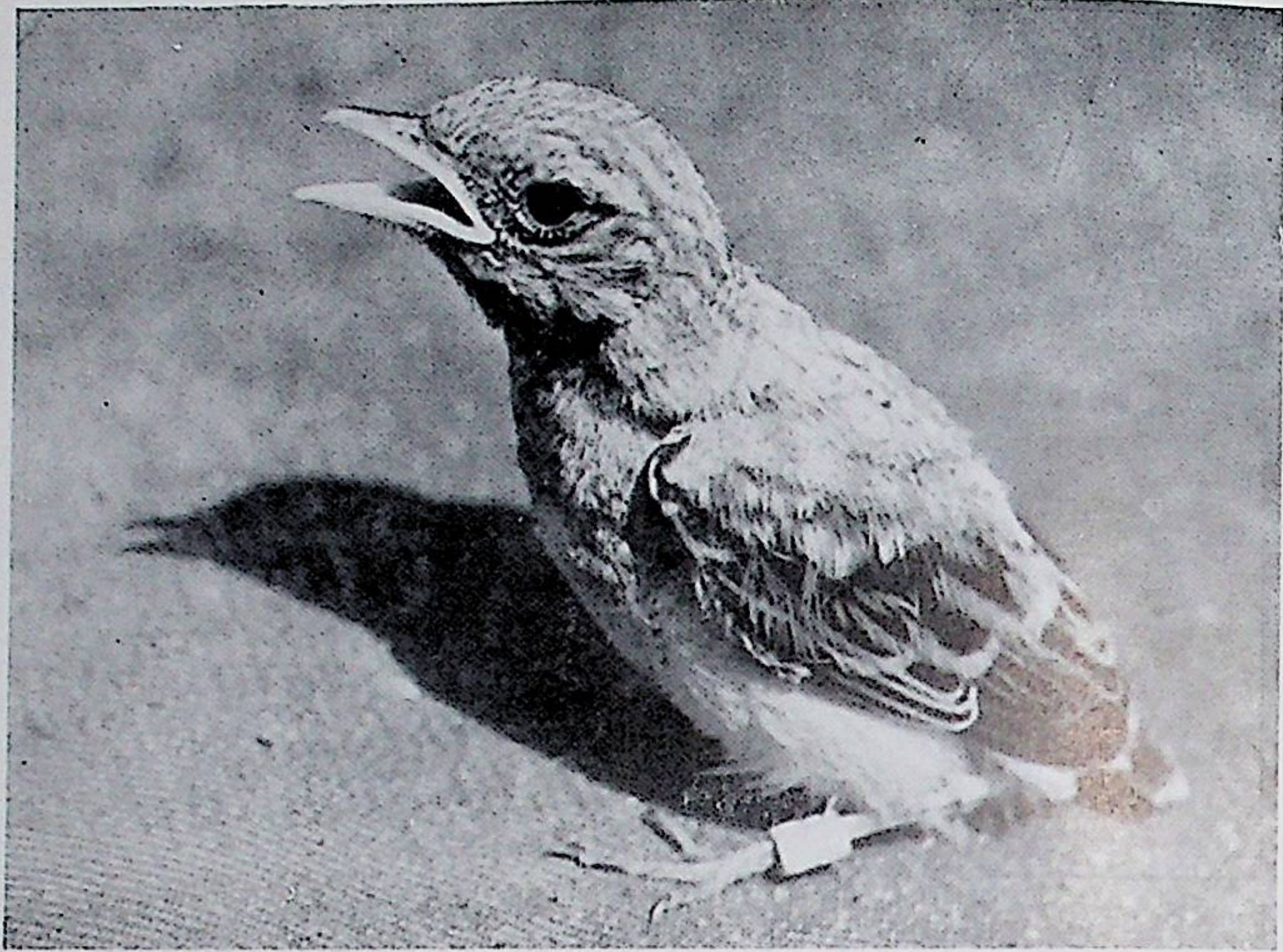
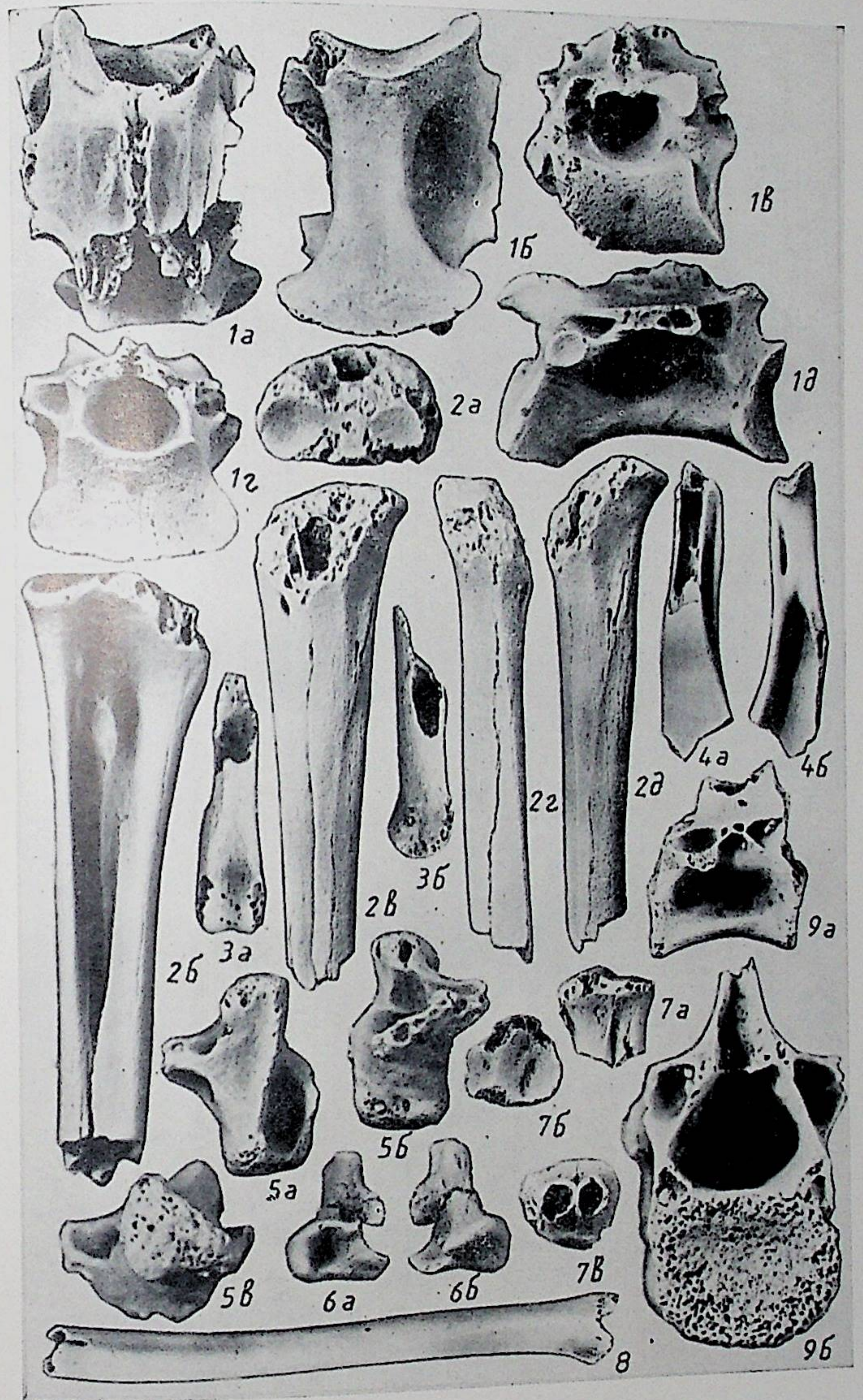


Рис. 6. Слётки в возрасте 15 дней.



Рис. 8. Молодой самец в осеннем оперении в возрасте 58 дней.



Кости птиц из мела Монголии и Средней Азии.
 1 — Монголия, Ногон-Цав, маастрихт; грудной позвонок *Judinornis nogontsavensis* sp. nov. (голотип № РО 3389): а — сверху, б — снизу, в — спереди, г — сзади, д — слева, X2.5.
 2 — Каракалпакия, Ходжакуль, верхний альб; цевка *Horezmavis eocretacea* sp. nov. (голотип № РО 3390): а — сверху, б — спереди, X3, в — сзади, г — внутри, д — снаружи, X2.5.
 3—9 — Узбекистан, Джара-Кудук, верхний турон-коньяк. 3 — фаланга (№ РО 3391): а — снизу, б — сзади, в — сбоку, X2.5; 4 — кораконд (ЦНИГРмузей № 56/11915): а — спереди и несколько внутри, б — сзади, в — сбоку, X2.5; 5 — квадратная кость Aves? (№ РО 3392): а — снаружи, б — внутри, в — снизу, X4; 6 — квадратная кость Aves? (№ РО 3393): а — снаружи, б — внутри, X4; 7 — цевка? *Epaniornithidae* (№ РО 3394): а — спереди, б — сверху, в — снизу, X3; 8 и 9 — *Zhyraornis kashkarovi*: 8 — локтевая кость (№ РО 3395) снизу, X2; 9 — туловищный позвонок (ЦНИГРмузей № 43/11915): а — слева, X3, б — сзади, X6.