

П-161

86

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ А. М. ГОРЬКОГО

вып. 56

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1966

Н. Н. ДАНИЛОВ

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

ТОМ II. ПТИЦЫ

СВЕРДЛОВСК

77-161

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ А. М. ГОРЬКОГО

вып. 56

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1966

Н. Н. ДАНИЛОВ

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

ТОМ II. ПТИЦЫ

СВЕРДЛОВСК



Книга написана на основе исследований автора и обобщения имеющейся по орнитофауне Крайнего Севера литературы, особенно за последние годы. В ней рассматриваются адаптивные особенности всех основных процессов жизнедеятельности птиц: освоения территории, питания, суточной жизни, размножения, периодических явлений, обмена веществ и поддержания теплового баланса организма. Особенно много внимания уделено всестороннему рассмотрению процессов размножения, адаптации в которых, по мнению автора, играют определяющую роль в освоении птицами Субарктики.

На основе проведенного анализа приспособительных особенностей птиц рассматриваются основные закономерности современного состояния орнитофауны, пути ее формирования и факторы, определяющие границы распространения.

Основным методом анализа служит сопоставление адаптивных особенностей субарктов и широко распространенных видов, а также последних в Субарктике и средних широтах.

Книга представляет продолжение первого тома, написанного С. С. Шварцем на материалах по млекопитающим, и построена по тому же плану.

Книга рассчитана на биологов, студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов и широкий круг лиц, связанных в своей деятельности с освоением Севера.

Фауна птиц арктических районов привлекала внимание многих исследователей, и ей посвящена многочисленная литература. Наиболее значительны работы Фабера (Faber, 1826), А. Ф. Миддендорфа (1869), Б. М. Житкова и С. А. Бутурлина (Житков, 1904, 1912; Бутурлин, Житков, 1907), Шалова (Schalow, 1905), А. А. Бирули (1907), Коллетта и Олсенса (Collett, Olsens, 1921), Плеске (Pleske, 1928), С. П. Наумова (1931), Н. М. Михеля (1935), Л. А. Портенко (Портенко, 1937а и б, 1939; Portenko, 1957, 1958), В. М. Сдобникова (1937, 1938, 1953, 1956, 1957, 1958, 1959а, б, в, г, д, 1960), Тиммерманна (Timmermann, 1938, 1939, 1954), Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), Н. А. Гладкова (Gladkow, 1941; Гладков, 1951б, 1958а, 1962), Саломонсена (Salomonsen, 1944, 1950—1951), В. И. Осмоловской (1948), Бейлая (Bailey, 1948), Вильямсона (Williamson, 1948), Н. Н. Карташева (1948, 1955), Ю. М. Кафтаповского (1951), Холмстрема (Holmström, 1952—1953), Визенберг-Ланда (Wesenberg-Lund, 1953), Фишера и Локлея (Fisher, Lockley, 1954), Йогансена (Johansen, 1956, 1958, 1960, 1962), С. М. Успенского (1958а, б, 1959а, б, 1960а, 1961, 1963а, б, в, 1964а, б), Снайдера (Snyder, 1957), Л. О. Белопольского (1957а), Е. П. Спангенберга и В. В. Леоновича (1958а, б, в, 1960), Фрейхена и Саломонсена (Freuchen, Salomonsen, 1958), Габриельсона и Линкольна (Gabrielson, Lincoln, 1959), Христиансена (Christiansen, 1960), Ирвинга (Irwing, 1960а).

И все же, несмотря на это, в изучении орнитофауны Субарктики много пробелов. Прежде всего, не все группы птиц и не все территории изучались равномерно. Наибольшее внимание было уделено морским и прибрежным птицам, а о птицах, населяющих обширные тундровые пространства, исследований, равноценных по содержанию уже названным работам Саломонсена, Ю. М. Кафтаповского, Фишера и Локлея, Л. О. Белопольского, нет. Большая часть работ по наземной фауне имеет частный или общий орнитогеографический характер. Из последних надо особо отметить работы Б. К. Штегмана (1938), Л. А. Портенко, (Портенко, 1937б, 1939; Portenko, 1958), С. М. Успенского (1960а), Йогансена (Johansen, 1962). Многих исследователей привлекали вопросы происхождения и развития фауны Арктики, их специально рассматривали Мензбир (Menzbier, 1923—1924), А. Я. Тугаринов (1929) и Йогансен (Johansen, 1956, 1958, 1960).

С первых исследований было обращено внимание на приспособленность животных к специфическим условиям существования на севере, но они основывались скорее на бытующих представлениях, чем на изучении и научном анализе. За последние годы появилось много работ, которые позволяют глубже понять экологические особенности и адаптации представителей арктической фауны. Среди них можно особо выделить исследования Ирвинга (Irving, 1960а), С. С. Шварца (1961) и С. М. Успенского (1963в).

Представление о фауне Арктики, как о специфическом комплексе видов, окончательно утвердилось после работ М. А. Мензбира, А. Я. Тугаринова и Б. К. Штегмана, и во взглядах на нее нет принципиальных расхождений. В связи с этим при анализе орнитофауны Арктики исключительное внимание уделялось эварктам, почти не выходящим за ее пределы, или

Печатается по постановлению
редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

Ответственный редактор С. С. Шварц

Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

лишь недалеко проникающим в бореальную зону. Между тем, наряду с ними, здесь обитают, а на юге и преобладают, птицы, распространенные главным образом в бореальной зоне. Значение их для понимания особенностей формирования арктической фауны, ее биоценозов и путей приспособления к специфическим условиям не вызывает сомнения, поскольку, проникая в Арктику, они должны приспосабливаться к действию тех же условий среды, которые определяют существование типичных эварктов. Можно предполагать, и это подтверждается нашими наблюдениями и исследованиями других орнитологов, что степень выраженности приспособлений у разных видов неодинакова и зависит от их экологических особенностей и длительности обитания в Субарктике.

Первый том серии «Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике», написанный С. С. Шварцем, был посвящен анализу и обобщению приспособительных особенностей млекопитающих в связи с их положением в фаунистическом комплексе тундры. При написании второго тома преследовалась та же цель, но объектом исследования были птицы, которые, наряду с млекопитающими, наиболее изучены и, вместе с тем, отличаются рядом специфических особенностей.

Работа написана на основании собственных исследований 1958—1963 гг. на Полярном Урале и в низовьях р. Оби и обобщения литературных сведений. В полевых исследованиях деятельное участие принимали студенты Уральского университета Р. И. Бирлов, М. И. Брауде, М. П. Венгеров, Ю. Н. Иванов, Е. С. Некрасов, Р. Н. Семенов, В. А. Тарчевская и А. М. Фердинанд.

Мы сочли нужным привести полный список гнездящихся в Субарктике птиц, который является первым в отечественной литературе и имеет предшественником только список Шалова (Schalow, 1905), составленный 60 лет назад. Основным методом исследования приспособительных особенностей было сопоставление, с одной стороны, субарктов с обитающими в Субарктике широко распространенными видами и, с другой, последних на севере и в средних широтах.

Поскольку в первом томе дано обоснование практического и теоретического значения проблемы, описание физико-географической среды и истории ее развития, мы сочли возможным, во избежание повторения, не останавливаться на них подробно. Следует далее оговориться, что Субарктика принимается в тех же границах, что и в первом томе, то есть в соответствии с Г. Д. Рихтером (1961) и близко к Л. С. Бергу (1936) и А. А. Григорьеву (1946).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ОРНИТОФАУНЫ СУБАРКТИКИ

Характерными особенностями фауны птиц Субарктики и Арктики признается однообразие и бедность видового состава, преобладание водоплавающих и околоводных птиц, то есть представителей отрядов *Gaviiformes*, *Anseriformes*, *Charadriiformes*, малочисленность *Passeriformes*.

Список птиц Субарктики с краткой характеристикой ареала и указаниями на распространение в тундре и лесотундре приведены в табл. 1. Он включает только гнездящихся птиц, так как только они могут быть признаны ее обитателями и являются более или менее постоянными членами тундровых и лесотундровых биоценозов.

При составлении списка мы встретились со случаями, когда некоторые формы признавались частью систематиков за разные виды, а другими — только за подвиды одного вида. Обычно первой точки зрения придерживались американские орнитологи, а второй — отечественные и европейские. При разногласиях в систематическом статусе отдельных форм мы отдавали предпочтение более обоснованным взглядам отечественных систематиков, которые последовательнее проводят политипическую концепцию вида. Все подобные случаи оговорены в специальных сносках. За основу взята номенклатура «Краткого определителя птиц СССР» А. И. Иванова и Б. К. Штегмана (1964).

Всего в Субарктике более или менее регулярно гнездится около 285 видов. Но их распространение и участие в формировании субарктических биоценозов далеко не равноценно. Прежде всего, надо выделить группу морских (береговых) птиц. Несмотря на то, что развитие 29 из 45 видов этой группы связано с территорией Арктики, оно не было обусловлено развитием специфических тундровых и лесотундровых ландшафтов. В эту довольно многочисленную группу входят все чистики, 3 вида куликов, 8 — чаек, большой поморник, 7 видов гусеобразных, 4 — веслоногих и 4 — трубконосых.

Иогансен (Johansen, 1956) разделял обитающих в Арктике птиц по характеру распространения на следующие группы: 1) высокоарктические; 2) панарктические, свойственные высокой и низкой Арктике; 3) низкоарктические; 4) панарктико-субарктические (под Субарктикой он понимает лесотундру); 5) панарктико-бореальные и 6) аркто-альпийские. Несмотря на некоторые расхождения в определении состава птиц, называемых эварктами, его представление об общем облике орнитофауны совпадает со взглядами Б. К. Штегмана (1938).

При выделении качественно разных групп птиц Субарктики мы тоже в первую очередь учитывали распространение, затем особенности освоения Субарктики, связанные с приспособленностью к специфическим условиям существования. Естественно, при отнесении отдельных видов к той или иной группе возникают неизбежные затруднения: одни и те же виды разными исследователями могут быть отнесены к разным группам. Но сам принцип подобного подхода, нам кажется, не может вызвать возражений.

Группа субарктов состоит из 57 видов, то есть включает 24% «наземных» птиц. Примерно половину из них составляют кулики, которых

Птицы Субарктики и их распространение

Таблица 1

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Отряд <i>Gaviiformes</i> Семейство <i>Gaviidae</i>		
<i>Gavia stellata</i> (Pon- torp.) Краснозобая гагара	Кругополярно: от крайних северных островов Ледовитого океана до северной тайги (57—61° с. ш.) Евразии и Америки	Преимущественно в Субарктике, где наиболее многочисленна
<i>Gavia arctica</i> (L.) Чернозобая гагара	Тундра и лесная зона Евразии и Америки, на юг до 53—55° в Европе, 50°—в Азии, 52—60° с. ш.: — в Америке	В Субарктике всюду обычна
<i>Gavia immer</i> (Brünn.) Полярная гагара	Тундры Евразии, тундра и лесная зона Америки, южная Гренландия, северная Исландия	Основная часть ареала принадлежит Субарктике
Отряд <i>Podicipediformes</i> Семейство <i>Podicipedidae</i>		
<i>Podiceps griseigena</i> (Bodd.) Серощекая поганка	Лесная и степная зоны Европы, степи и лесостепь Западной Сибири и Казахстана, после перерыва появляется в лесной зоне Восточной Сибири и Америки	Заходит в лесотундру Лапландии, Северной Америки, тундру Анадыря и севера Камчатки
<i>Podiceps auritus</i> (L.) Рогатая поганка	Лесная и лесостепная полоса Евразии и Северной Америки	Почти всюду проникает в лесотундру
Отряд <i>Procellariiformes</i> Семейство <i>Procellariidae</i>		
<i>Fulmarus glacialis</i> (L.) Глушак	Морские побережья островов Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Исландия, Британии, Гренландии, северо-востока Америки, островов Берингова моря и пролива	Часть ареала из высокой Арктики спускается в Субарктику
<i>Puffinus puffinus</i> (Brünn.) Северный буревестник	Острова Средиземного моря и Атлантики от Северной Африки и Бермудских о-вов до Исландии	Заходит в Исландию и на Фарерские о-ва
<i>Oceanodroma leucorhoa</i> (Vieill.) Северная качурка	Западное и восточное побережье Северной Америки, западная Гренландия, Исландия, север Британии, Курильские и Алеутские острова	Часть ареала в Субарктике
<i>Hydrobates pelagicus</i> (L.) Малая качурка	Побережья и острова западного Средиземноморья, Европы, Исландия и Фарерские о-ва	Проникает в Исландию и на Фарерские о-ва
Отряд <i>Pelecaniformes</i> Семейство <i>Sulidae</i>		
<i>Sula bassana</i> (L.) Атлантическая олуша	Побережья Исландии, северо-восточной Америки, Европы, Южной Африки, Австралии, Новой Зеландии	В северной Атлантике проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство <i>Phalacrocoracidae</i>		
<i>Phalacrocorax carbo</i> (L.) Большой баклан	Побережья северной Атлантики до Гренландии, о. Баффина Земля и Мурман, внутренние водоемы Южной Европы, Африки, Казахстана, Южной и Юго-восточной Азии, Малайский архипелаг, Австралия, Новая Зеландия	В северной Атлантике проникает в Субарктику
<i>Phalacrocorax pelagicus</i> Pall. Берингов баклан	О. Врангеля, побережья Чукотки, Аляски и далее на юг до Японии и Мексики	Заходит в Субарктику
<i>Phalacrocorax aristotelis</i> (L.) Хохлатый баклан	Побережья Исландии, Западной Европы до Кольского п-ова, юго-западной Африки	Заходит в Субарктику на севере Атлантики
Отряд <i>Anseriformes</i> Семейство <i>Anatidae</i>		
<i>Cygnus cygnus</i> (L.) Лебедь-кликун	От тундр до степей Евразии, Исландия	Обычен в ряде мест Субарктики, например, Западной Сибири, п-ова Канин, Исландии
<i>Cygnus bewickii</i> Yarr. Тундряной лебедь	Тундры Евразии от Скандинавии до р. Колымы	Исключительно в Субарктике
<i>Cygnus columbianus</i> (Ord.)* Американский лебедь	Тундры и лесотундра Северной Америки	Исключительно в Субарктике
<i>Philacte canagica</i> (Sewast.) Белошей	Побережья Анадыря, Чукотки, Аляски, о. Св. Лаврентия	Только в Субарктике
<i>Chen caerulescens</i> (L.) Белый гусь	О. Врангеля, северное побережье Америки от Аляски до запада Гренландии	Только в высокой Арктике и Субарктике
<i>Chen rossi</i> (Cassin) Гусь Росси	Север Канады от Гудзонова залива	Заходит из высокой Арктики в Субарктику
<i>Anser anser</i> (L.) Серый гусь	Умеренная полоса Евразии	Проникает в Субарктику на Белом море и в Скандинавии
<i>Anser albifrons</i> (Scop.) Белолбый гусь	Кругополярно: тундры Евразии, Америки, Гренландии, Исландии	Преимущественно в Субарктике, проникает в высокую Арктику
<i>Anser erythropus</i> (L.) Пискулька	Тундра и лесотундра Евразии от Скандинавии до Анадырского п-ова	Исключительно в Субарктике
<i>Anser fabalis</i> (Lath.) Гуменник	Тундры и север лесной зоны Евразии до гор Алтая и Саян на юге, Исландия, Шпицберген, восток Гренландии	Обычен в Субарктике
<i>Branta bernicla</i> (L.)** Черная казарка	Кругополярно: прибрежные тундры Евразии, Америки и островов Ледовитого океана	Проникает в Субарктику из высокой Арктики

* Американский лебедь очень близок к тундряному, и Б. К. Штегман (1938) высказал предположение, что он лишь подвид последнего.

** Американскими орнитологами подвид *Branta bernicla nigricans* принимается за отдельный вид.

Таблица 1 (продолжение).

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Branta leucopsis</i> (Bechst.) Белошекая казарка	Шпицберген, Лوفотенские о-ва, Южная Гренландия, Южный остров Новой Земли	Проникает в Субарктику из высоких широт
<i>Branta canadensis</i> (L.) Канадская казарка	Тундры и север лесной зоны Америки	Вся американская Субарктика
<i>Rufibrenta ruficollis</i> (Pall.) Краснозобая казарка	Восток п-ова Ямал, тундра и лесотундра Сибири до р. Хатанги на востоке	Ограничено небольшим участком Субарктики, только в ней
<i>Anas platyrhynchos</i> L. Кряква	Умеренная полоса Евразии от гор Пиренеев на западе, от Америки до Гудзонова залива на востоке, Южная Гренландия, Исландия	Проникает в Субарктику по р. Оби, в Скандинавии, Исландии, Гренландии и Америке
<i>Anas strepera</i> L. Серая утка	Умеренная полоса Евразии от Британии до Бурятии, а может, и Приамурья, западная половина умеренной зоны Северной Америки	Заходит в лесотундру Аляски
<i>Anas acuta</i> L. Шилохвость	Северная и умеренная полоса Евразии и Америки до Гудзонова залива на востоке, Исландия	Обычна в Субарктике
<i>Anas penelope</i> L. Свиязь	Северная и умеренная полоса Евразии, Исландия	Всюду заходит в Субарктику
<i>Anas americana</i> L. Американская свиязь	Северная и умеренная полоса Америки к востоку до Великих озер	Заходит в Субарктику на Аляске и по р. Мекензи
<i>Anas clypeata</i> L. Широконоска	Северная и умеренная зона Евразии и Америки на востоке до Великих озер	Заходит в лесотундру по долинам рек
<i>Anas formosa</i> Georgi Клоктуй	Лесотундра и север лесной зоны Сибири восточнее р. Енисея	Заходит в Южную Субарктику
<i>Anas crecca</i> L. Чирок-свистунок	Северная и умеренная полоса Евразии, Исландия	Населяет почти всю евразийскую и исландскую Субарктику
<i>Anas carolinensis</i> (Gm.) Американский свистунок	Северная и умеренная полоса Америки до Гудзонова залива на востоке	Населяет почти всю американскую Субарктику
<i>Aythya fuligula</i> (L.) Хохлатая чернеть	Северная и умеренная полоса Евразии, Исландия	Проникает в южную Субарктику
<i>Aythya marila</i> (L.) Морская чернеть	Север Евразии, Исландия, Фарерские о-ва, северо-запад Америки	Характерна для Субарктики
<i>Aythya affinis</i> (Eyton.) Американская морская чернеть	Северо-запад Америки до озер Большого Медвежьего на востоке и Атабаска на юге	Обычна в Субарктике

* Часть систематиков не признает его видовой самостоятельности и считает только подвидом палеарктического свистунка.

** Видовая самостоятельность американской морской чернети признается не всеми орнитологами, хотя она на части ареала обитает совместно с предыдущим видом.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Melanitta nigra</i> (L.) Синьга	Север Евразии до Лено-Хатангского водораздела на востоке и 60° с. ш. на юге, южный остров Шпицбергена, Исландия	Значительная часть ареала занимает Субарктику
<i>Melanitta fusca</i> (L.) Черный турпан	Тундра, лесотундра и северная тайга Европы и Сибири до р. Хатанги на востоке	Обычен в южной Субарктике
<i>Melanitta americana</i> (Swains.) Тихоокеанская синьга	Север Восточной Сибири до Лено-Янского водораздела на западе, крайний запад Аляски	Распространена в южной Субарктике
<i>Melanitta deglandi</i> (Br.) Горбоносый турпан	Восточная Сибирь от р. Хатанги, в Северной Америке от среднего течения р. Юкона до озер Невольничье и Виннипег	Распространен в лесотундре, в Америке заходит и в тундру
<i>Melanitta perspicillata</i> (L.) Пестроносый турпан	В Северной Америке узкой полосой от залива Мекензи до 57° с. ш.	Северная часть ареала занимает тундру и лесотундру
<i>Clangula hyemalis</i> (L.) Морянка	Кругополярно: тундры Евразии, Америки, Исландия, Шпицберген, острова Ледовитого океана	Характерна для Субарктики
<i>Histrionicus histrionicus</i> (L.) Каменушка	Горы Восточной Сибири, Кордильеры и Скалистые горы, Гренландия, Лабрадор, Исландия	Проникает в Субарктику и высокую Арктику
<i>Somateria mollissima</i> (L.) Обыкновенная гага	Северные морские побережья Европы от Исландии до Новой Земли, Гренландия, восток Северной Америки, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа	Большая часть ареала располагается в Субарктике
<i>Somateria V-nigrum</i> Gray* Сибирская гага	Северное побережье Восточной Сибири от Чаунской губы до Камчатки, Аляска	Почти исключительно в Субарктике
<i>Somateria spectabilis</i> (L.) Гага-гребенушка	Кругополярно: морские побережья Евразии, Америки, Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли и других островов Ледовитого океана	Часть ареала в высокой Арктике, часть — в Субарктике
<i>Somateria fischeri</i> (Brandt) Очковая гага	Прибрежные тундры Сибири от р. Яны до Берингова пролива и Аляски от бухты Нортон до мыса Барроу	Только в Субарктике
<i>Somateria stelleri</i> (Pall.) Стеллерова гага	Прибрежные тундры Сибири от Новой Земли до Берингова пролива и Аляски от бухты Нортон до мыса Барроу	Распространена в Субарктике спорадично, заходит в высокую Арктику
<i>Bucephala clangula</i> (L.) Гоголь	Лесная полоса Евразии и Северной Америки	Проникает в Субарктику в Скандинавии, на полуостровах Кольском, Канни и Аляска

* Часть систематиков считает только подвидом обыкновенной гаги.

Таблица 1 (продолжение).

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Bucephala islandica</i> (Gm.) Исландский гоголь	Исландия, Лабрадор, после перерыва — в Скалистых горах и на американском побережье Тихого океана между 50 и 60° с. ш.	Часть ареала заходит в Субарктику
<i>Bucephala albeola</i> L. Гоголь-головастик	Северо-западная и центральная часть Северной Америки на восток до Гудзона залива	Заходит в Субарктику
<i>Mergus merganser</i> L. Большой крохаль	Лесная полоса Евразии и Северной Америки, горы Центральной Азии, Исландия	Проникает в Субарктику в Скандинавии, Лапландии, Исландии
<i>Mergus serrator</i> L. Длинноклювый крохаль	Кругополярно: север Евразии, Америки, западная Гренландия, Исландия, юг Новой Земли	Обычен в Субарктике
<i>Mergus albellus</i> (L.) Луток	Лесная зона Евразии	Проникает в Субарктику в Скандинавии, Лапландии, на полуостровах Ямал и Таймыр
Отряд Falconiformes Семейство Accipitridae		
<i>Accipiter gentilis</i> (L.) Тетеревиный	Лесная зона Евразии и Северной Америки	Заходит в лесотундру Лапландии, Восточной Сибири, Аляски
<i>Accipiter striatus</i> Vieill. Блестящий ястреб	Вся Северная Америка, кроме тундр	Заходит в лесотундру Аляски
<i>Buteo lagopus</i> (Pontopp.) Канюк-зимняк	Кругополярно: тундры и лесотундра Евразии и Америки	Почти исключительно в Субарктике
<i>Buteo swainsoni</i> Br. Канюк Свейнсона	Северная Америка от Аляски до Мексики	Проникает в лесотундру Аляски
<i>Buteo jamaicensis</i> (Gm.) Краснохвостый канюк	Северная Америка от Аляски до Панамы и Вест-Индии	Заходит в долину р. Юкона
<i>Aquila chrysaetos</i> (L.) Беркут	Лесная зона и горы Евразии, лесная зона и тундры Америки	Свойственен американской Субарктике, проникает в нее в Финно-Скандинавии
<i>Haliaeetus albicilla</i> (L.) Орлан-белохвост	Евразия от тундр до Балкан, Турции, Ирана, Монголии и Китая, Исландия, юго-западная Гренландия	Обычен в лесотундре
<i>Haliaeetus leucoccephalus</i> L.* Белоголовый орлан	Северная Америка от тундр до Мексики	Обычен в лесотундре

* Белоголовый орлан близок белохвостому, и некоторые систематики склонны считать его только подвидом последнего.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Circus cyaneus</i> (L.) Полевой лушь	Северная и умеренная зоны Евразии и Америки	Всюду проникает в лесотундру и кустарничковую тундру
<i>Pandion haliaetus</i> (L.) Скопа	Почти все северное полушарие, Центральная Америка, северо-запад и северо-восток Африки, Малайский архипелаг, Австралия	По долинам крупных рек проникает в лесотундру
Семейство Falconidae		
<i>Falco gyrfalco</i> L.* Кречет	Кругополярно: тундры Старого и Нового Света; изолированный участок ареала имеется на Алтае и в Саянах	Почти исключительно в Субарктике
<i>Falco peregrinus</i> Tunst. Сапсан	Почти по всему земному шару	Распространен по всей Субарктике
<i>Aesalon columbarius</i> (L.) Дербник	Север лесной зоны Евразии, Казахстан, север лесной зоны Америки	Обычен в лесотундре, проникает в южную тундру
<i>Cerchneis sparverius</i> (L.) Воробьиная пустельга	Северная Америка от лесотундры Аляски до Колумбии	Проникает в лесотундру
<i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.) Обыкновенная пустельга	Почти вся Евразия, за исключением тундр, Африка	Проникает в лесотундру Скандинавии, п-ова Канин, Полярного Урала
Отряд Galliformes Семейство Tetraonidae		
<i>Lagopus lagopus</i> (L.) Белая куропатка	Кругополярно: северная Евразия и Америка, на юг до 50—55° с. ш.	Населяет почти всю Субарктику
<i>Lagopus mutus</i> (Mott.) Тундрная куропатка	Кругополярно: север Евразии и Америки, Пиренеи и горы Азии	Населяет почти всю Субарктику
<i>Canachites canadensis</i> (L.) Еловый рябчик	Америка от Аляски и северных лесов Канады до штатов Миннесота, Висконсин, Мичиган, Нью-Йорк	Заходит в долину р. Юкона
<i>Bonasa umbellus</i> (L.) Воротничковый рябчик	Лесная зона Северной Америки	Заходит в долину р. Юкона
<i>Tetrao urogallus</i> L. Глухарь	Хвойные леса Евразии от Шотландии и Пиренеев до г. Виллойска и оз. Байкал	Проникает в лесотундру Финно-Скандинавии и п-ова Канин
<i>Tetrastes bonasia</i> (L.) Рябчик	Вся лесная полоса Евразии от Пиренеев до р. Колымы и Тихого океана	Проникает в лесотундру Скандинавии, п-ова Канин, по долинам рек Енисей, Колымы

* Часть систематиков принимает особей из Южной Сибири за отдельный подвид, а часть считает особым видом.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Отряд <i>Gruiformes</i> Семейство <i>Gruidae</i>		
<i>Grus grus</i> (L.) Серый журавль	Умеренная полоса Сибири, Европа от Скандинавии и р. Эльбы	Проникает в Тиманскую тундру и на п-ов Канин
<i>Grus canadensis</i> (L.) Канадский журавль	Америка от Баффиновой Земли и Гудзонова залива до Калифорнии, Чукотка и Анадырь	Обычен в Субарктике
<i>Grus leucogeranus</i> Pall. Стерх	Низовья р. Индигирки и прилегающая территория; имевшийся недавно западносибирский очаг распространения, видимо, исчез или близок к этому	Сохранился только в Субарктике
Отряд <i>Charadriiformes</i> Семейство <i>Charadriidae</i>		
<i>Haematopus ostralegus</i> L. Кулик-сорока	Морские побережья Европы, Америки (на север до Юкона), Камчатки, Курильских о-вов, Приморья, Корейского п-ова, Южной Африки, Австралии, Новой Гвинеи, Новой Зеландии, внутренние водоемы Восточной Европы и Казахстана	Заходит в Субарктику по берегам Баренцова и Белого морей, Аляски
<i>Squatula squatarola</i> (L.) Тулес	Тундры Евразии от п-ова Канин на западе, Америки от правобережья р. Мекензи до Баффиновой Земли	Большая часть ареала расположена в Субарктике
<i>Pluvialis apricaria</i> (L.) Золотистая ржанка	Север Европы и Западной Сибири от Британии до р. Хатанги	Большая часть ареала лежит в Субарктике
<i>Pluvialis dominica</i> (Mill.) Бурокрылая ржанка	Тундры Сибири и Америки	Исключительно в Субарктике
<i>Charadrius hiaticula</i> L. Зуек-галстучник*	Север Евразии, Америки, Исландия, Гренландия, Новая Земля, Шпицберген, Ляховские о-ва	Большая часть ареала расположена в Субарктике
<i>Charadrius mongolus</i> Pall. Короткокловый зуек	Один участок ареала в горах Восточной Сибири, Чукотки, Камчатки, другой — в горах Средней Азии и Тибета	Проникает в Субарктику на северо-востоке Сибири
<i>Charadrius morinellus</i> (L.) Хрустан	Ареал распадается на ряд участков: Судеты, восточные Альпы, север Англии и Шотландии, Скандинавия и Кольский п-ов, Северный Урал, п-ов Таймыр, низовья р. Лены, Анадырь, Алтай, Саяны, Тарбагатай, Танну-Олу, Хангай, Прибайкалье	Характерны для возвышенных тундр
<i>Vanellus vanellus</i> (L.) Чибис	Почти вся Европа, юг и умеренная зона Сибири до Приморья	Недавно в Скандинавии расселился до 70° с. ш.

* Часть систематиков признает видовую самостоятельность американского галстучника, принимаемого другими за хорошо обособленный подвид.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Tringa glareola</i> L. Фифи	Северная Европа от Бельгии до Чукотки	Обычен в лесотундре и проникает в южную тундру
<i>Tringa erythropus</i> (Pall.) Щеголь	Лесотундра, южная тундра и север лесной зоны Евразии от Кольского п-ва до Анадыря	Преимущественно в лесотундре
<i>Tringa nebularia</i> (Gunn.) Большой улит	Север лесной зоны Евразии от Шотландии до Камчатки	Проникает в лесотундру Скандинавии, Лапландии, полуостровов Канин и Ямал
<i>Tringa melanoleuca</i> (Gm.) Желтоногий улит	Север лесной зоны Америки	Проникает в лесотундру
<i>Tringa totanus</i> L. Травник	Почти вся Европа, умеренная полоса Сибири до Приморья	В Исландии, Скандинавии и Лапландии проникает в Субарктику
<i>Tringa flavipes</i> Gm. Желтоножка	Аляска и Канада	Обычен в лесотундре
<i>Tringa solitaria</i> Wilson Улит-отшельник	Лесная зона Северной Америки	Проникает в лесотундру
<i>Heteroscelus brevipes</i> (Vieill)* Сибирский пепельный улит	Горы севера Восточной Сибири от п-ова Таймыр до Чукотки и Камчатки	Проникает по горным хребтам в лесотундру
<i>Heteroscelus incanus</i> (Gm.) Американский пепельный улит	Аляска на восток до р. Мекензи, возможно, Анадырь	Проникает по горным хребтам в лесотундру
<i>Xenus cinereus</i> (Guld.) Мородунка	Север лесной зоны Евразии от Финляндии до Охотского моря	Обычен в лесотундре
<i>Actitis macularia</i> (L.) Американский перевозчик	Северная Америка от Аляски до Южной Каролины, Алабамы и Луизианы	Распространен в лесотундре Аляски
<i>Actitis hypoleucos</i> (L.) Первозчик	Умеренная полоса Евразии	Проникает в лесотундру Скандинавии, Лапландии, п-ова Канин
<i>Macrorhamphus griseus</i> (Gm.) Американский бекасовидный веретенник	Анадырь, Чукотка, Аляска и запад Северной Америки до озер Большого Медвежьего и Невольничьего на востоке, 50° с. ш. на юге, затем на Лабрадоре	Основная часть ареала лежит в Субарктике
<i>Limosa limosa</i> (L.) Большой веретенник	Лесостепь Европы и Западной Сибири, Исландия, Фарерские о-ва, Восточная Сибирь от Забайкалья до Анадыря и р. Уссури	Проникает в Субарктику на Анадыре, Фарерских о-вах и в Исландии

* Очень близок к американскому пепельному улитку, и некоторые систематики принимают их за хорошо дифференцированные подвиды одного вида.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Limosa lapponica</i> (L.) Малый веретенник	Тундры и лесотундра Евразии и западной Аляски	Почти исключительно в Субарктике
<i>Limosa haemastica</i> (L.) Гудзонов веретенник	Север Аляски от правобережья р. Мекензи на востоке, западный берег Гудзонова залива и Баффинова Земля	Исключительно в Субарктике
<i>Numenius arquatus</i> (L.) Большой крошшеп	Умеренная полоса Евразии от Британии до северо-восточного Китая	В Фенно-Скандии, проникает в последние годы в Субарктику
<i>Numenius phaeopus</i> (L.) Средний крошшеп	Исландия, север лесной зоны и лесотундра Европы и Западной Сибири, Восточной Сибири, Аляска, западный берег Гудзонова залива	Основная часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Numenius thaitiensis</i> (Gm.) Аляскинский крошшеп	Аляска	Только в Субарктике
<i>Numenius borealis</i> (Forst.)* Эскимосский крошшеп	В прошлом тундры всей Северной Америки, сейчас необычайно редок или исчез	Только в Субарктике
<i>Calidris testacea</i> (Pall.) Краснозобик	П-ов Таймыр, Новосибирские о-ва и небольшой участок прибрежных тундр восточнее р. Колымы	Часть ареала в Субарктике и часть в высокой Арктике
<i>Calidris minuta</i> (Leisl.) Кулик-воробей	Тундры Евразии от Скандинавии до р. Лены, Новосибирские о-ва, Новая Земля	Исключительно в Субарктике, заходит в Арктику
<i>Calidris minutilla</i> (Vieill.) Малый песочник	Лесотундра и север лесной зоны Америки	Часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Calidris ruficollis</i> (Pall.) Песочник-красношейка	Низовья рек Хатанги, Лены, Анадыря, Чукотский п-ов и запад Аляски	Только в Субарктике
<i>Calidris temminckii</i> (Leisl.) Белохвостый песочник	Тундры Евразии, в Скандинавии и Шотландии гнездится в лесной зоне	Почти исключительно в Субарктике
<i>Calidris melanotos</i> (Vieill.) Кулик-дутьш	Тундры Сибири от п-ова Таймыр до Чукотки и тундры Америки	Только в Субарктике
<i>Calidris bairdi</i> (Coates) Бэрдов песочник	Чукотка, тундры Америки	Большая часть ареала лежит в Субарктике, проникает в высокую Арктику
<i>Calidris fuscicollis</i> (Vieill.) Бонапартов песочник	Тундры Америки от Аляски до Баффиновой Земли	Только в Субарктике
<i>Calidris acuminata</i> (Horsf.) Острохвостый песочник	Низовья р. Лены, тундры между реками Колымой и Индигиркой	Только в Субарктике

* Близкий вид обитает в горах Восточной Сибири.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Calidris alpina</i> (L.) Чернозобик	Тундры всего Северного полушария, Британия, побережье Балтийского моря	Большая часть ареала лежит в Субарктике
<i>Calidris maritima</i> (Brünn.) Морской песочник	Острова Ледовитого океана, Исландия, Шпицберген, Кольский п-ов, север и запад п-ова Таймыр, восток Чукотки, запад Аляски, Командорские, Курильские и Алеутские острова, Канадский архипелаг	Часть ареала в Субарктике, часть в Арктике
<i>Calidris canutus</i> (L.) Исландский песочник	О. Шпицберген, западное побережье п-ова Таймыр, Новосибирские о-ва, о. Врангеля, север Гудзонова залива, Канадский архипелаг, Гренландия, Исландия	Проникает в Субарктику из более высоких широт
<i>Calidris tenuirostris</i> (Horsf.) Большой песочник	Север Восточной Сибири: нижнее течение р. Колымы, бассейн р. Анадыря, возможно, горы северо-востока Сибири	Только в Субарктике
<i>Micropalama himantopus</i> (Br.) Песочник-ходулочник	Север Канады и Аляски	Большая часть ареала лежит в Субарктике
<i>Tryngites subruficollis</i> (Vieill.) Желтозобик	Тундры Аляски и северо-запада Канады на восток до п-ова Бутия, Канадский архипелаг	Только в Субарктике
<i>Philomachus pugnax</i> (L.) Турухтан	Север Евразии от Франции до Анадыря, на юг до Чехословакии, Польши, Украины, Казахстана, Анадыря	Большая часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Ereunetes mauri</i> Cab. Западный перепончатопалый песочник	Чукотка, северо-запад Аляски	Только в Субарктике
<i>Ereunetes pusillus</i> (L.) Перепончатопалый песочник	Аляска, север Канады, юг Баффиновой Земли	Часть ареала лежит в Субарктике, часть — в Арктике
<i>Limicola falcinellus</i> (Pontopp.) Грязовик	Фенно-Скандинавия, Мурман, полуостров Канин, тундры между реками Хатангой и Леной, низовья р. Колымы	Почти исключительно в Субарктике, в Фенно-Скандии проникает в лесную зону
<i>Eurynorhynchus pygmaeus</i> (L.) Кулик-лопатень	Чукотка	Только в Субарктике
<i>Calidris alba</i> (Pall.) Песчанка	Север и восток Гренландии, север п-ова Таймыр, низовья р. Лены, Новосибирские о-ва, север Аляски и Канады, Канадский архипелаг, Баффинова Земля	Проникает в Субарктику из более высоких широт
<i>Aphriza virgata</i> (Gm.) Бурунная птица	Горы Аляски	Проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Arenaria interpres</i> (L.) Обыкновенная камешарка	Шпицберген, Исландия, север Скандинавии, Кольский п-ов, северное побережье Балтийского моря, берега Белого моря, запад п-ова Ямал, побережья Сибири до р. Анадыря, Аляска, север Канады, Канадский архипелаг, острова Врангеля, Новосибирские и Новая Земля	Обычна по морским побережьям Субарктики
<i>Arenaria melanocephala</i> (Vig.) Черноголовая камешарка	Запад Аляски, Алеутские о-ва	Почти исключительно в Субарктике
<i>Phalaropus lobatus</i> (L.) Круглоносый плавунчик	Юг Гренландии, Исландия, тундры Евразии от Скандинавии до Чукотки и Анадыря, Командорские и Алеутские острова, Аляска, север Канады, Баффинова Земля	Почти исключительно в Субарктике
<i>Phalaropus fulicarius</i> (L.) Плосконосый плавунчик	Гренландия, Исландия, Шпицберген, Новая Земля, тундры Сибири (от р. Енисея на западе), Америки, Баффинова Земля	Почти исключительно в Субарктике
<i>Gallinago gallinago</i> (L.) Обыкновенный бекас	Исландия, северная и умеренная Евразия, кроме Чукотки, север и умеренная зона Америки	Обычен в лесотундре, проникает в южную тундру
<i>Gallinago stenura</i> (Bonap.) Азиатский бекас	Лесная зона Сибири до Большеземельской тундры на западе	Проникает в лесотундру
<i>Gallinago media</i> (L.) Дупель	Лесная и лесостепная зоны Евразии до р. Енисея на востоке	Проникает в лесотундру
<i>Limnocryptes minima</i> (Brünn.) Гаршнеп	Тундры и север лесной зоны Евразии от Скандинавии и Прибалтики до бассейна р. Лены и низовьев р. Колымы	Распространен в лесотундре и южной тундре
Семейство Stercorariidae		
<i>Catharacta skua</i> Brünn. Большой поморник	Исландия, Фарерские о-ва, побережье Южной Америки, Новой Зеландии, острова южного полушария	Североатлантический участок ареала лежит в Субарктике
<i>Stercorarius pomarinus</i> (Temm.) Средний поморник	Шпицберген, Новая Земля, тундры Евразии (от п-ова Канин на западе) и Америки, Канадский архипелаг, Баффинова Земля, запад Гренландии	Большая часть ареала принадлежит Субарктике, часть в более высоких широтах
<i>Stercorarius parasiticus</i> (L.) Короткохвостый поморник	Гренландия, Исландия, Шпицберген, Новая Земля, тундры Евразии и Америки, Камчатка, Алеутские и Командорские острова, Канадский архипелаг, Баффинова Земля	Почти целиком в Субарктике, заходит в высокие широты
<i>Stercorarius longicaudus</i> Vieill. Длиннохвостый поморник	Восточная Гренландия, Новая Земля, тундры Евразии и Америки, Камчатка, Канадский архипелаг, Баффинова Земля	Почти целиком в Субарктике, заходит в Арктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство Laridae		
<i>Pagophila eburnea</i> (Phipps) Белая чайка	Высокие широты Арктики, кругополярно	В Субарктике не гнездится
<i>Larus canus</i> L. Сизая чайка	Северная полоса Евразии от Британии до Анадыря и Камчатки, на юг до ФРГ и ГДР, средней Волги, Казахстана, Байкала, Сахалина; юг Аляски, далее на восток до озер Большого Медвежьего и Невольничьего, на юг до 50° с. ш.	Проникает в тундру Скандинавии, полуостровов Кольского и Канин, в лесотундру по р. Печоре, рекам Восточной Сибири и на Аляске
<i>Larus philadelphia</i> (Ord.) Чайка Бонапарте	Внутренняя Аляска и запад Канады	Проникает в лесотундру на Аляске
<i>Larus ridibundus</i> L. Обыкновенная чайка	Почти вся умеренная зона Евразии от Британии до Камчатки, Исландия, Фарерские о-ва	Проникает в Субарктику на Фарерских о-вах, в Исландии
<i>Larus argentatus</i> Pontopp. Серебристая чайка	Северные и умеренные широты Евразии и Америки на юг до Африки, Турции, Средней Азии, Монголии, Британской Колумбии, Великих озер и Новой Англии	Широко распространена в Субарктике
<i>Larus fuscus</i> L. Клуша	Исландия, Фарерские о-ва, Европа от Британии до Балтийского моря и Кольского п-ова	Проникает в Субарктику
<i>Larus marinus</i> L. Морская чайка	Север Атлантики: северо-восток Канады, Лабрадор, Гренландия, Исландия, Британия, Нидерланды, Дания, Скандинавия, Мурманское побережье, Шпицберген	Обычна в приатлантическом секторе Субарктики
<i>Larus hyperboreus</i> Gm. Полярная чайка	Распространена кругополярно: Исландия, Шпицберген, Новая Земля, острова Ледовитого океана, побережья Сибири от п-ова Таймыра до Чукотки и Анадыря, Аляски, Канады, Гренландии	Проникает в Субарктику из более высоких широт
<i>Larus glaucoides</i> Meyer Малая полярная чайка	Юг Баффиновой Земли, Гренландия, Исландия	Проникает в Субарктику из более высоких широт
<i>Rissa tridactyla</i> (L.) Моевка	Кругополярно: побережья Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Скандинавии, Мурман, запада Новой Земли, Сибири от р. Хатанги до Курильских о-вов, запада Аляски, севера Канады, Канадского архипелага и Баффиновой Земли	Основная часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Rissa brevirostris</i> (Bruch) Красноногая моевка	Командорские, Алеутские и Прибыловские острова	Только в Субарктике
<i>Rhodostethia rosea</i> (Mc Gill) Розовая чайка	Низовья больших рек Восточной Сибири от р. Яны до Чаунской губы, возможно, на севере Канадского архипелага и Гренландии	Только в Субарктике

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Xema sabini</i> (Sab.) Вылохвостая чайка	Кругополярно: побережья Аляски, Канады, Баффиновой Земли, Гренландии, Шпицбергена и Сибири от п-ова Таймыр до Анадыря	Часть ареала в Субарктике, часть — в более высоких широтах
Семейство <i>Sternidae</i>		
<i>Sterna paradisea</i> Pontopp. Полярная крачка	Кругополярно: тундры и северные побережья всего Северного полушария	Основная часть ареала в Субарктике
<i>Sterna aleutica</i> Baird Камчатская крачка	Берега Западной Аляски, Камчатки, Сахалина	Заходит в Субарктику
Семейство <i>Alcidae</i>		
<i>Plutus alle</i> (L.) Люрик	Канадский архипелаг, Гренландия, Исландия, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, север Новой Земли	Проникает в Исландию из более высоких широт
<i>Alca torda</i> L. Гагарка	Берега Лабрадора, юга Гренландии, Исландии, Британии, Дании, Франции, Скандинавии, Мурман, Белого моря	Часть ареала лежит в Субарктике
<i>Uria lomvia</i> (L.) Толстоклювая кайра	Канадский архипелаг, Баффинова Земля, Гренландия, Исландия, Шпицберген, Мурман, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Новосибирские о-ва, о. Врангеля, берега Чукотки, Камчатки, Берингового и Охотского морей, о. Сахалин, Алеутских о-вов, Аляски	Часть ареала в Субарктике
<i>Uria aalge</i> (Pontopp.) Тонкоклювая кайра	Побережья островов и материков севера Атлантики от Ньюфаундленда до Новой Земли и от Португалии до юга Гренландии; север Тихого океана от мыса Олюторского и Южной Аляски до Японии и Калифорнии	Обычна в Субарктике
<i>Cerpphus grylle</i> (L.) Обыкновенный чистик	Берега Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Британии, Скандинавии, Мурман, Новой Земли, Земли Франца-Иосифа, Северной Земли, островов Ледовитого океана, востока п-ова Таймыр, Восточной Сибири, севера Аляски, Канадского архипелага, северо-востока Америки на юг до штата Мен	Характерен для атлантического и тихоокеанского секторов Субарктики
<i>Cerpphus columba</i> Pall.* Тихоокеанский чистик	Берега Чукотки, Камчатки, Аляски, Командорские, Курильские и Алеутские острова	Северная часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Brachyramphus marmoratus</i> (Gm.) Длинноклювый пыжик	Берега Охотского моря, Сахалина, Камчатки и Америки от Алеутских о-вов до штата Вашингтон	Проникает в Субарктику на Алеутских о-вах
<i>Brachyramphus brevirostris</i> (Vig.) Серый пыжик	Берега Чукотки, Алеутские о-ва, запад и юг Аляски	Почти исключительно в Субарктике

* Некоторые орнитологи считают только подвидам обыкновенного чистика

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Synthliboramphus antiquus</i> (Gm.) Старик	Берега Камчатки, Сахалина, Приморья и Корейского п-ова, Курильские, Командорские и Алеутские острова, западное побережье Америки до Британской Колумбии	Проникает в Субарктику
<i>Fratercula arctica</i> (L.) Тупик	Север Атлантики и прилежащие районы Ледовитого океана: запад Гренландии, северо-восток Америки, север Франции, Британии, Скандинавии, Мурман, Шпицберген, Исландия, Новая Земля	Часть ареала лежит в Субарктике
<i>Fratercula corniculata</i> (Naum.) Ипатка	Берега Чукотки, Анадыря, Камчатки, Сахалина, запада Аляски, Командорских, Алеутских и других островов Берингового моря	Часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Lunda cirrhata</i> (Pall.) Топорок	Берега Чукотки, запада Аляски, Анадыря, Камчатки, Сахалина, Охотского моря, Курильских и Командорских островов, запада Америки до Калифорнии	Часть ареала лежит в Субарктике
<i>Cerorhinca monocerata</i> (Pall.) Рогатый тупик	Побережья Приморья, Сахалина, севера Японии, Южных Курил, Алеутских о-вов и запада Америки — от юга Аляски до штата Вашингтон	Проникает в Субарктику на Алеутских о-вах
<i>Cyclorrhynchus psittacula</i> (Pall.) Белобрюшка	Берега Чукотки, Командорских, Прибыловых, Алеутских островов и островов Берингова моря	Большая часть ареала в Субарктике
<i>Aethia cristatella</i> (Pall.) Большая конюга	Берега Чукотки, Сахалина, Курильских, Алеутских о-вов и некоторых островов Берингова моря	Часть ареала лежит в Субарктике
<i>Aethia pygmaea</i> (Gm.) Малая конюга	Курильские, Командорские и Алеутские острова	Часть ареала заходит в Субарктику
<i>Aethia pusilla</i> (Pall.) Крошечная конюга	Север Чукотки, северо-запад Аляски, острова севера Берингова моря	Только в Субарктике
Отряд <i>Cuculiformes</i> Семейство <i>Cuculidae</i>		
<i>Cuculus canorus</i> L. Обыкновенная кукушка	Евразия от тундр до Аравии, Индии и Индокитая, большая часть Африки	Проникает в лесотундру
<i>Cuculus optatus</i> Gould. Глухая кукушка	Лесная полоса Евразии от Прибалтики до Японии	Проникает в лесотундру
Отряд <i>Strigiformes</i> Семейство <i>Strigidae</i>		
<i>Nyctea scandiaca</i> L. Белая сова	Кругополярно: тундры Евразии, Америки, Гренландии, Новая Земля, Новосибирские о-ва, о. Врангеля, Баффинова Земля, некоторые острова Канадского архипелага	Характерна для Субарктики, проникает в более высокие широты

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Surnia ulula</i> (L.) Ястребиная сова	Лесная зона Евразии от Скандинавии на западе, Белоруссии, Татарии, Южного Урала, Алтая и Приморья на юге; север лесной зоны Америки	Проникает в лесотундру
<i>Strix nebulosa</i> Forst. Бородатая неясыть	Север лесной зоны Евразии от Скандинавии, северо-запад Америки от р. Юкона до Британской Колумбии и озер Большого Медвежьего и Невольничьего	На Аляске проникает в лесотундру
<i>Asio flammeus</i> (Pontopp.) Болотная сова	Вся Европа, Азия от тундр до Месопотамии, Средней Азии, Монголии; северная и южная Африка; северо-запад и средняя часть Южной Америки, Северная Америка	Проникает в лесотундру и южную тундру
<i>Aegolius funereus</i> (L.) Мохиногий сыч	Север лесной зоны Евразии от Скандинавии до Тихого океана и север Америки	На Аляске проникает в лесотундру
Отряд <i>Coraciiformes</i> Семейство <i>Alcedinidae</i>		
<i>Megasceryle alcyon</i> (L.) Поясной зимородок	Северная Америка до Аляски и границы лесов в Канаде	На Аляске проникает в лесотундру
Отряд <i>Piciformes</i> Семейство <i>Picidae</i>		
<i>Colaptes auratus</i> (L.) Золотой кукушковый дятел	Америка от Аляски до Никарагуа и Кубы	На Аляске проникает в лесотундру
<i>Dryocopus martius</i> (L.) Желна	Лесная полоса Евразии	Проникает в лесотундру на Кольском п-ове и в Восточной Сибири
<i>Dendrocopus major</i> (L.) Большой пестрый дятел	Лесная полоса Евразии, северо-западная Африка	В Скандинавии, на полуостровах Кольском и Каннин проникает в лесотундру
<i>Dendrocopus rubescens</i> (L.) Пушистый дятел	Лесная полоса Северной Америки	На Аляске проникает в лесотундру
<i>Picoides tridactylus</i> (L.) Трехпалый дятел	Лесная полоса Евразии от Альп на западе, 55° с. ш., Южного Урала, Алтая и Корейского п-ова на юге и Америки до штатов Нью-Мексико, Айдахо, Нью-Йорк	Всюду проникает в лесотундру
<i>Picoides arcticus</i> (Swain.) Черноспинный трехпалый дятел	Хвойные леса Америки от лесотундры до Калифорнии, Миннесоты и штата Нью-Йорк	Всюду проникает в лесотундру
Отряд <i>Passeriformes</i> Семейство <i>Tyrannidae</i>		
<i>Sayornis sayus</i> (Bonap.) Тиранна Сайюса	Запад Северной Америки от Аляски до штатов Нью-Мексико и Дакота, на востоке — до Канзаса	На Аляске проникает в лесотундру

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Empidonax traillii</i> (Audub.) Ольховая мухоловка-тиранна	Северная Америка от тундры до Калифорнии, Нью-Мексико, Техаса, Индианы, Виргинии	Проникает в лесотундру
<i>Nuttallornis borealis</i> (Swain.) Оливковобокая мухоловка-тиранна	Хвойные леса Северной Америки до Калифорнии, Техаса и Каролины	Проникает в лесотундру
Семейство <i>Alaudidae</i>		
<i>Alauda arvensis</i> L. Полевой жаворонок	Вся Палеарктика, кроме севера	Проникает в лесотундру и даже тундру Скандинавии, полуостровов Кольского и Каннин
<i>Eremophila alpestris</i> (L.) Рогатый жаворонок	Тундры Евразии до р. Колымы на востоке, юг Новой Земли, Становой хребет, Балканы, Северная Африка, Малая Азия, Закавказье, Иран, Средняя Азия, Казахстан, Забайкалье, Алтай, Кашмир, Гималаи, Тибет, Монголия, Западный Китай, большая часть Северной Америки	Характерен для Субарктики
Семейство <i>Hirundinidae</i>		
<i>Tachycineta bicolor</i> (Vieill.) Речная ласточка	Северная Америка от Аляски до Калифорнии, Миссисипи и Виргинии	Распространена в лесотундре и тундре Аляски
<i>Tachycineta thalassina</i> (Swain.) Фиолетово-зеленая ласточка	Северная Америка от Аляски до Мексики	Проникает на Аляске в Субарктику
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i> (Vieill.) Скалистая ласточка	Северная Америка от Аляски до Мексики и Флориды	Проникает на Аляске в Субарктику
<i>Riparia riparia</i> (L.) Береговая ласточка	Евразия от тундр до Северной Африки, ОАР, Индии, Южного Китая; Северная Америка от Аляски и Квебека до Калифорнии и Виргинии	Обычна в лесотундре и проникает в тундру
<i>Hirundo rustica</i> L. Ласточка-касатка	Евразия на север до 71° в Скандинавии, до 64° с. ш. на р. Енисее, до 68° на р. Колыме, до Северной Африки, Аравии, Индии и Юго-восточного Китая на юге; Исландия и Северная Америка от Юкона и Квебека до Калифорнии, Техаса, Алабамы	Проникает в Субарктику в Скандинавии, Исландии, на р. Колыме и Аляске
<i>Delichon urbica</i> (L.) Городская ласточка	Большая часть Евразии, кроме севера, на юг до Северной Африки, Индии, Южного Китая	В Скандинавии и по рекам Енисею, Лене и Колыме проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство <i>Corvidae</i>		
<i>Perisoreus infaustus</i> (L.) Кукша	Северные хвойные леса Евразии от Скандинавии и Прибалтики до Анадыря и о. Сахалин	Всюду проникает в лесотундру
<i>Perisoreus canadensis</i> (L.) Канадская кукша	Северные хвойные леса Америки, на юг до Калифорнии и Мичигана	Проникает в лесотундру
<i>Pica pica</i> (L.) Сорока	Европа: от тундры до Северной Африки; Азия: от п-ова Ямал и Приморья до Месопотамии, Индии и Южного Китая; запад Америки: от Аляски до Калифорнии	В Европе, на п-ове Ямал, Анадыре и Аляске проникает в лесотундру
<i>Corvus corax</i> L. Ворон	Исландия, Евразия, Северная Африка, Аравия, Иран, северо-запад Индии, Гималаи, Тибет, Монголия, Северная Америка, Гренландия	Обычен в Субарктике
<i>Corvus corone</i> L. Ворона	Евразия от лесотундры до Северной Африки, Тибета, Монголии, Корейского п-ова, Японии; умеренная зона Северной Америки	В Евразии всюду обычна в лесотундре
Семейство <i>Paridae</i>		
<i>Parus montanus</i> Bald. Черноголовая гайка	Лесная зона Евразии	Проникает в лесотундру Скандинавии, Лапландии, п-ова Канин, Чукотки и Анадыря
<i>Parus atricapillus</i> L. Американская черноголовая гайка	Лесная зона Северной Америки	Проникает в лесотундру
<i>Parus cinctus</i> Bodd. Сероголовая гайка	Северные хвойные леса Евразии и Аляски	Всюду проникает в лесотундру
<i>Parus hudsonicus</i> Forst. Гудзонова гайка	Северные хвойные леса Америки на юг до Миннесоты, Монтаны, Мичигана	Проникает в лесотундру
Семейство <i>Cinclidae</i>		
<i>Cinclus cinclus</i> (L.) Обыкновенная оляпка	Британия, Фенно-Скандия, Колыский п-ов, запад Европы, север Африки, Малая Азия, Иран, Гималаи, Тибет, Урал, Средняя Азия, Алтай, Саяны, запад Монголии	В Скандинавии обитает в Субарктике
<i>Cinclus mexicanus</i> Swain. Американская оляпка	Горы запада Америки от Аляски до Гватемалы	На Аляске проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство <i>Troglodytidae</i>		
<i>Troglodytes troglodytes</i> (L.) Крапивник	Исландия, Европа, Северная Африка, Малая Азия, Кавказ, Иран, горы Средней Азии, Гималаи, Китай, Япония, о. Сахалин, Курильские, Командорские и Алеутские острова, лесная зона Северной Америки	В Исландии, на Аляске, Командорских и Алеутских островах проникает в Субарктику
Семейство <i>Turdidae</i>		
<i>Saxicola torquata</i> (L.) Черноголовый чекан	Западная Европа до Дании и Вольфии, север лесной зоны Восточной Европы, лесная и степная Азия, северо-запад и южная половина Африки, о. Мадагаскар, Малая Азия, Кавказ, Иран, Афганистан	Проникает в лесотундру п-ова Канин, Восточной Европы, Полярного Урала
<i>Oenanthe oenanthe</i> (L.) Каменка	Исландия, Евразия от тундр до Северной Африки, Месопотамии, Тибета, Монголии, Анадыря; северо-запад Аляски, северо-восток Канады, Гренландия	Обычна в Субарктике
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.) Обыкновенная горихвостка	Почти вся Европа, лесная полоса Сибири до Байкала на востоке, северо-запад Африки, Малая Азия, Кавказ, Иран	В Скандинавии, Лапландии, на п-ове Канин проникает в лесотундру
<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pall.) Синехвостка	Таежная полоса Сибири и Восточной Европы до Финляндии на западе, север Индии, Непал, запад Китая	На Полярном Урале гнездится в лесотундре
<i>Cyanosylvia svecica</i> (L.) Варакушка	Евразия от тундр до Италии, Ирана, Тибета, оз. Байкала, Охотского моря, Анадыря	Обычна в Субарктике
<i>Turdus iliacus</i> L. Белобровик	Исландия, север Евразии до р. Колымы на востоке	Обычен в лесотундре и кустарничковой тундре
<i>Turdus philomelos</i> Brehm Певчий дрозд	Лесная полоса Евразии от Британии до Туруханского края и на юг до Испании, Италии, Балкан; Малая Азия, Кавказ, север Ирана	В Скандинавии, Лапландии, на п-ове Канин проникает в лесотундру
<i>Turdus pilaris</i> L. Рябинник	Лесная зона Евразии от Скандинавии и Швейцарии до Якутии, южная Гренландия	Обычен в лесотундре
<i>Turdus ruficollis</i> Pall. Темнозобый дрозд	Таежная полоса Сибири от Урала до Анадыря и Камчатки	Проникает в лесотундру Урала и Анадыря
<i>Turdus pallidus</i> Gm. Бледный дрозд	Леса Сибири от водораздела рек Оби и Енисея до Камчатки, Курильских о-вов, Японии, Корейского п-ова	По р. Енисею проникает в лесотундру
<i>Turdus torquatus</i> L. Белозобый дрозд	Британия, Скандинавия, Испания, Средняя и Южная Европа, Малая Азия, Кавказ, Иран	В Скандинавии и на Мурмане проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Turdus migratorius</i> L. Американский дрозд	Лесная зона Северной Америки до Техаса и Каролины на юге	Проникает в лесотундру
<i>Hylocichla guttata</i> Дрозд-отшельник	Лесная полоса Северной Америки	Проникает в лесотундру Аляски
<i>Hylocichla ustulata</i> (Nutt.) Свэнсонов дрозд	Северные хвойные леса Америки до Калифорнии и Мичигана на юге	Проникает в лесотундру
<i>Hylocichla minima</i> (Lafresn.) Малый дрозд	Северные хвойные леса Америки до Массачусетса на юге	Всюду проникает в лесотундру
<i>Ixoreus naevius</i> (Gm.) Разноцветный дрозд	Хвойные леса северо-запада Америки от Аляски до Калифорнии, на восток до Монтаны и Айдахо	На Аляске и западе Канады гнездится в лесотундре
Семейство Sylviidae		
<i>Phylloscopus trochilus</i> (L.) Пеночка-весничка	Лесная полоса Евразии от Британии и Франции до бассейна Анадыря	Обычна в лесотундре и южной тундре
<i>Phylloscopus collybita</i> (Vieill.) Пеночка-теньковка	Лесная полоса Евразии до бассейна р. Колымы на востоке, северо-запад Африки, Малая Азия, Кавказ, горы Средней Азии, Памир, Гималаи	На Урале, Ямале, Тазе, по рекам Енисею, Хатанге проникает в лесотундру
<i>Phylloscopus borealis</i> (Blas.) Пеночка-таловка	Тажная полоса Сибири и Восточной Европы от Финляндии на западе	Обычна в лесотундре
<i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundev.) Зеленая пеночка	Средняя и южная полоса лесной зоны Евразии от Рюгена до Приморья, на юг до Малой Азии и Гималаев	Найдена в лесотундре п-ова Канин
<i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth) Пеночка-зарничка	Лесная зона Сибири от Урала до Анадыря, на юг до Гималаев и Центрального Китая	По долинам рек проникает в лесотундру
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (L.) Камышевка-барсучок	Европа и Азия от Британии и Испании до р. Енисея и Алтая	Обычна в лесотундре
<i>Sylvia borin</i> (Bodd.) Садовая славка	Почти вся Европа, лесостепь и юг лесной зоны Западной Сибири	В Скандинавии проникает в лесотундру
Семейство Regulidae		
<i>Regulus calendula</i> (L.) Американский красно-головый королек	Хвойные леса Северной Америки от Аляски до штатов Калифорния и Нью-Йорк	На Аляске проникает в Субарктику
Семейство Muscicapidae		
<i>Muscicapa striata</i> (Pall.) Серая мухоловка	Почти вся Европа, северо-запад Африки, южная и умеренная полоса Азии до Забайкалья на востоке	Проникает в лесотундру Скандинавии, Мурман и п-ова Канин

Таблица I (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Muscicapa hypoleuca</i> (Pall.) Мухоловка-пеструшка	Почти вся Европа, Северо-Западная Африка, юг лесной зоны Западной Сибири до городов Томска и Красноярска	Проникает в лесотундру Скандинавии, Мурман и п-ова Канин
Семейство Prunellidae		
<i>Prunella montanella</i> (Pall.) Сибирская завирушка	Север Сибири от Урала (возможно р. Мезени) до Анадыря, Алтай, Саяны, Прибайкалье, Становой хребет	Обычна в лесотундре
<i>Prunella modularis</i> (L.) Лесная завирушка	Лесная зона Европы, Малая Азия	Проникает в лесотундру Скандинавии, Мурман и п-ова Канин
Семейство Motacillidae		
<i>Motacilla alba</i> L. Белая трясогузка	Исландия, почти вся Европа, Азия, большая часть Африки, запад Аляски	Обычна в Субарктике
<i>Motacilla citreola</i> Pall. Желтоголовая трясогузка	Северо-восток Европы от п-ова Канин, север Западной и Средней Сибири, степи Восточной Европы и Казахстана, Алтай, Саяны, Прибайкалье, Монголия, запад Китая, Гималаи	Обычна в лесотундре
<i>Motacilla flava</i> L. Желтая трясогузка	Евразия до Ирана, Монголии, Приморья; северо-запад Африки, дельта р. Нила, запад Аляски	Обычна в лесотундре и южной тундре
<i>Anthus trivialis</i> (L.) Лесной конек	Почти вся Европа, лесная полоса Сибири до р. Колымы на востоке, Центральная Азия, горы Средней Азии	В Скандинавии, на Мурмане и п-ове Канин проникает в лесотундру
<i>Anthus pratensis</i> (L.) Луговой конек	Север и умеренная полоса Европы от Британии и Франции до р. Оби в Западной Сибири	Обычен в Субарктике
<i>Anthus cervinus</i> (Pall.) Краснозобый конек	Тундры и лесотундра Евразии от Скандинавии до Чукотки	Только в Субарктике
<i>Anthus gustavi</i> Swinh. Сибирский конек	Тундра и лесотундра Евразии от р. Печоры до Чукотки, побережье Камчатки, Командорские о-ва и изолированный участок ареала в Приморье	Большая часть ареала принадлежит Субарктике
<i>Anthus spinoletta</i> (L.) Горный конек	Британия, Скандинавия, Кольский п-ов, горы Средней и Южной Европы, Кавказ и Малая Азия, горы Азии, Восточной Сибири, Чукотка, Камчатка, о. Сахалин, Курильские, Командорские и Алеутские острова, тундра и лесотундра Америки, горы запада Северной Америки. Баффинова Земля, юго-запад Гренландии	В Америке, Скандинавии, на Мурмане, Чукотке и в Гренландии, обитает в Субарктике
Семейство Bombycillidae		
<i>Bombycilla garrulus</i> (L.) Свиристель	Север лесной зоны Евразии и Северной Америки	Всюду проникает в лесотундру

Таблица I (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство <i>Laniidae</i>		
<i>Lanius excubitor</i> L. Большой сорокопуд	Большая часть Евразии, кроме тундр, Британии, Италии, Балкан, Малой Азии, Кавказа, Китая, Приморья; Северная Африка, север лесной зоны и лесотундра Северной Америки	Проникает в лесотундру
Семейство <i>Sturnidae</i>		
<i>Sturnus vulgaris</i> L. Скворец	Большая часть Европы, Исландия, Северная Африка, умеренная полоса Азии до Гималаев и оз. Байкал на востоке, умеренная зона Северной Америки, Новая Зеландия (в последних двух районах акклиматизирован)	В Исландии, Европе и Западной Сибири проникает в Субарктику
Семейство <i>Parulidae</i>		
<i>Vermivora celata</i> (Say.) Оранжевоголовый певун	Северная Америка от Аляски до Калифорнии, Нью-Мексико и Техаса	На Аляске проникает в Субарктику
<i>Dendroica petechia</i> (L.) Желтый певун	Америка: от Аляски и Канады до Перу, Колумбии, Вест-Индии и Галапагосских о-вов	Проникает в лесотундру
<i>Dendroica coronata</i> (L.) Мартовский певун	Северные хвойные леса Америки на юг до штатов Висконсин и Нью-Йорк	Проникает в лесотундру
<i>Dendroica striata</i> (Forst.) Черноголовый певун	От лесотундры Аляски и Канады до штатов Массачусетс и Нью-Йорк	Обычен в лесотундре
<i>Seturus rooseboracensis</i> (Gm.) Северный речной певун	Аляска, Канада, на юг до Дакоты и Айдахо	Обычен в лесотундре
<i>Wilsonia pusilla</i> (Wilson) Вильсонов певун	Северные хвойные леса Америки на юг до Калифорнии и Манитана	Проникает в лесотундру
Семейство <i>Icteridae</i>		
<i>Eurhodus carolinus</i> (Mill.) Ржанчатый трупчат	Аляска, Канада, на юг до штата Вермонт	Проникает в лесотундру
Семейство <i>Picoidae</i>		
<i>Passer domesticus</i> (L.) Домашний воробей	Вся Европа и большая часть Азии, акклиматизирован в Южной части Северной Америки, Бразилии, Аргентине, Южной Африке, Австралии и Новой Зеландии	В Европе и Западной Сибири проникает в Субарктику
<i>Passer montanus</i> (L.) Полевой воробей	Почти вся Европа и большая часть Азии	В Европе и Западной Сибири проникает в Субарктику

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
Семейство <i>Fringillidae</i>		
<i>Fringilla coelebs</i> L. Зяблик	Почти вся Европа, Северная Африка, Передняя Азия, умеренная полоса Сибири до г. Томска на востоке	Найден в лесотундре п-ова Канин
<i>Fringilla montifringilla</i> L. Юрок	Лесная полоса Евразии от Скандинавии до Камчатки	Обычен в лесотундре
<i>Leucosticte arctica</i> (Pall.) Горный выюрок	Алтай, Саяны, горы Восточной Сибири, Камчатка, Курильские и Алеутские острова, горы Северной Америки от Аляски до Калифорнии	На Аляске, Командорских и Алеутских островах проникает в Субарктику
<i>Acanthis flammea</i> (L.) Обыкновенная чечетка	Тундры и север лесной зоны Евразии и Америки, Гренландия, Исландия	Наиболее характерна для Субарктики
<i>Cannabina flaviviridis</i> (L.) Горная чечетка	Британия, Шотландские, Гебридские и Оркнейские острова, север Финляндии, Кольский п-ов, Кавказ и прилегающие части Малой Азии, Центральная Азия	В северо-западной Европе часть ареала лежит в Субарктике
<i>Pinicola enucleator</i> (L.) Шур	Север лесной зоны Евразии и Америки	Всюду проникает в лесотундру
<i>Carpodacus erythrinus</i> (Pall.) Чечевица	Европа от о. Рюгена на западе, Сибирь, Кавказ и прилегающие части Малой Азии, горы Средней и Центральной Азии	Найдена в лесотундре п-ова Канин
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (L.) Снегирь	Лесная зона Евразии	В Финно-Скандии и на Полярном Урале проникает в Субарктику
<i>Loxia leucoptera</i> Gm. Белокрылый клест	Таяжная полоса Евразии и Северной Америки	В Финно-Скандии, на п-ове Канин и Аляске проникает в Субарктику
Семейство <i>Emberizidae</i>		
<i>Zonotrichia atricapilla</i> (Gm.) Чернобровая овсянка	Аляска и Британская Колумбия	На Аляске распространена в лесотундре
<i>Zonotrichia leucophrys</i> (Forst.) Беловенечная овсянка	Северные хвойные леса Америки на юг до Калифорнии и Вермонта	Обычна в лесотундре и проникает в тундру
<i>Zonotrichia querula</i> (Nuttall) Овсянка Гарриса	Лесотундра и север лесной зоны Америки	Обычна в лесотундре, проникает в южную тундру

* Американские систематики группу подвидов Америки считают отдельным видом *Leucosticte tephrocotis*.

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Ареал	Распространение в Субарктике
<i>Passerculus sandwichensis</i> (Gm.) Саванная овсянка	Открытые пространства Северной Америки	Обычна в тундрах Аляски и Канады
<i>Spizella arborea</i> (Wils.) Воробьиная овсянка	Аляска и Северная Канада	Только в Субарктике
<i>Passerella iliaca</i> (Merr.) Рыжая американская овсянка	Северные хвойные леса Америки	На Аляске и в долине р. Мекензи проникает в Субарктику
<i>Junco hyemalis</i> (L.) Юнко	Северные хвойные леса Америки на юг до Калифорнии и штата Нью-Йорк	Проникает в лесотундру
<i>Melospiza melodia</i> (Wils.) Певчая американская овсянка	Большая часть Северной Америки	На Алеутских о-вах и Аляске проникает в Субарктику
<i>Emberiza citrinella</i> L. Обыкновенная овсянка	Почти вся Европа, Иран, умеренная зона Сибири до р. Вилуя и г. Иркутска	Проникает в лесотундру Финно-Скандии и п-ова Канни
<i>Emberiza schoeniclus</i> L. Тростниковая овсянка	Почти вся Европа и большая часть Азии	В Европе и Западной Сибири проникает в Субарктику
<i>Emberiza pallasi</i> Cab. Полярная овсянка	Средняя и Восточная Сибирь	Гнездится в лесотундре и тундре
<i>Emberiza pusilla</i> Pall. Овсянка-крошка	Север лесной зоны Евразии от Финляндии до Анадыря	Обычна в лесотундре и проникает в кустарничковую тундру
<i>Emberiza aureola</i> Pall. Дубровник	Лесная зона Евразии от Финляндии до Камчатки	В Восточной Сибири, на Полярном Урале, и п-ове Канни проникает в лесотундру
<i>Calcarius lapponicus</i> (L.) Лапландский подорожник	Тундры Евразии, Америки, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Новосибирские о-ва, Канадский архипелаг, Баффинова Земля, Гренландия	Преимущественно в Субарктике, заходит в более высокие широты
<i>Calcarius pictus</i> (Swain.) Смитов подорожник	Тундры Северной Америки от р. Юкона до Гудзонова залива	Только в Субарктике
<i>Plectrophenax nivalis</i> (L.) Пуночка	Тундры Евразии, Северной Америки, Гренландия, Исландия, острова Ледовитого океана	Основная часть ареала принадлежит Субарктике, заходит в высокую Арктику

насчитывается 27 видов. За ними идут пластинчатоклювые, 11 видов которых распространены исключительно или преимущественно в Субарктике. Далее следует отряд воробьиных — 7 видов, подотряд чаек — 5, гагары, хищники и куриные — по 2 субарктических вида и совы — 1. К субарктикам относятся:

Gavia stellata (Pontopp.)
Gavia immer (Brünn.)
Cygnus bewickii Yarr.
Cygnus columbianus (Ord.)
Chen caerulescens (L.)
Anser albifrons (Scop.)
Anser erythropus (L.)
Branta bernicla (L.)
Branta canadensis (L.)
Rufibrenta ruficollis (Pall.)
Aythia marila (L.)
Aythia affinis Eyton.
Clangula hyemalis (L.)
Buteo lagopus (Pontopp.)
Falco gyrfalco L.
Lagopus lagopus (L.)
Lagopus mutus (Montin.)
Squatarola squatarola (L.)
Pluvialis apricaria (L.)
Pluvialis dominica (Müll.)
Charadrius hiaticula L.
Charadrius morinellus (L.)
Macrorhamphus griseus (Gm.)
Limosa lapponica (L.)
Limosa haemastica (L.)
Numenius borealis (Forst.)
Numenius tahitiensis (Gm.)
Calidris testacea (Pall.)

Calidris minuta (Leisl.)
Calidris ruficollis (Pall.)
Calidris temminckii (Leisl.)
Calidris melanotos (Vieill.)
Calidris bairdii (Coues.)
Calidris fuscicollis (Vieill.)
Calidris acuminata (Horsf.)
Calidris alpina (L.)
Calidris canutus (L.)
Micropalama himantopus (Bonap.)
Tryngites subruficollis (Vieill.)
Ereunetes pusillus (L.)
Ereunetes mauri Cab.
Eurynorhynchus pygmaeus (L.)
Phalaropus lobatus (L.)
Phalaropus fulicarius (L.)
Stercorarius pomarinus (Temm.)
Stercorarius parasiticus (L.)
Stercorarius longicaudus Vieill.
Rhodostethia rosea (McG.)
Sterna paradisaea Pontopp.
Nyctea scandiaca (L.)
Eremophila alpestris (L.)
Anthus cervinus (Pall.)
Acanthis flammea (L.)
Spizella arborea (Wils.)
Calcarius lapponicus (Gm.)
Calcarius pictus (Swain.)
Plectrophenax nivalis (L.)

Эта группа птиц неоднородна по составу. Большую часть ее составляют виды, очень широко распространенные, среди которых много эндемиков. Такие виды, как белый гусь, черная и канадская казарки, морянка, тулес, песочник-ходулочник, желтозобик, поморники, белая сова, пуночка, видимо, прошли на этой территории длительную историю развития и морфологически обособились в эндемичные роды *Chen*, *Branta*, *Squatarola*, *Clangula*, *Micropalama*, *Tryngites*, *Stercorarius*, *Nyctea*, *Plectrophenax*. Другие хотя и сохраняют филогенетические связи с распространенными в умеренных широтах видами, но своим происхождением, судя по распространению и экологическим особенностям, обязаны Субарктике.

Краснозобая казарка, американский бекасовидный веретенник, краснозобик, песочник-красношейка, кулик-лопатень, розовая чайка имеют небольшие ареалы, но их эндемичность, в некоторых случаях разобщенность участков ареалов, морфологическое обособление всех этих птиц, кроме американского бекасовидного веретенника¹, в эндемичные роды свидетельствует о древнем пребывании в северных широтах.

Биотопически 41 вид этой группы обитает на водоемах и их берегах. Среди обитателей собственно тундры тундряная куропатка и хрустан приурочены к горному и всхолмленному ландшафту, проникают в горные тундры бореальной зоны, но мы не относим их в группу горных птиц потому, что своим становлением и приспособительными особенностями они обязаны Субарктике. Устройство гнезд у пуночек указывает на их связь с горным ландшафтом.

Вторая группа включает птиц, которые широко распространены в других ландшафтных зонах и, с другой стороны, заселяют Субарктику до северного предела, а некоторые заходят и в более высокие широты. Она

¹ Следует сказать, что Пителка (Pitelka, 1948) считал возможным выделить его в особый род.

невелика и насчитывает всего 18 видов, или около 7% материковых птиц. В нее входят:

<i>Cavia arctica</i> (L.)	<i>Grus canadensis</i> (L.)
<i>Anser fabalis</i> (Lath.)	<i>Philomachus pugnax</i> (L.)
<i>Anas acuta</i> L.	<i>Larus argentatus</i> Pontopp.
<i>Melanitta nigra</i> (L.)	<i>Asio flammeus</i> (Pontopp.)
<i>Melanitta perspicillata</i> (L.)	<i>Corvus corax</i> L.
<i>Bucephala islandica</i> (Gm.)	<i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)
<i>Mergus serrator</i> L.	<i>Motacilla alba</i> L.
<i>Aquila chrysaetos</i> (L.)	<i>Passerculus sandwichensis</i> (Gm.)
<i>Falco peregrinus</i> Tunst.	<i>Zonotrichia leucophrys</i> (Forst.)

Основу ее составляют птицы, очень широко распространенные, как например, чернозобая гагара, шилохвость, беркут, канадский журавль, турухтан, серебристая чайка, каменка, белая трясогузка, саванная овсянка и населяющие почти всю лесную зону и Субарктику гуменник, длинноклювый крахаль, космополиты: сапсан, болотная сова и ворон. Экологически 11 из приведенных видов приурочены к водоемам и открытым заболоченным пространствам, саванная овсянка является обитателем открытых травяных пространств.

Сравнительно многочисленную группу образуют виды, освоившие южную Субарктику. Они занимают видное место в лесотундровых биоценозах и принадлежат в некоторых из них к доминирующим формам, проникают в южную кустарничковую тундру. Их насчитывается 38 видов, или 16% материковых птиц:

<i>Anas penelope</i> L.	<i>Emberiza pallasi</i> Cab.
<i>Anas americana</i> L.	<i>Limicola falcinellus</i> (Pontopp.)
<i>Anas formosa</i> Georgi.	<i>Lymnocyptes minima</i> (Brünn.)
<i>Anas crecca</i> (L.)	<i>Tringa erythropus</i> (Pall.)
<i>Anas carolinensis</i> (Gm.)	<i>Cyanosylvia svecica</i> (L.)
<i>Melanitta americana</i> (Swains.)	<i>Turdus iliacus</i> L.
<i>Melanitta fusca</i> (L.)	<i>Turdus pilaris</i> L.
<i>Melanitta deglandi</i> (Bp.)	<i>Prunella montanella</i> Pall.
<i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)	<i>Phylloscopus trochilus</i> (L.)
<i>Haliaeetus leucocephalus</i> L.	<i>Phylloscopus borealis</i> (Blas.)
<i>Circus cyaneus</i> (L.)	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (L.)
<i>Aesalon columbarius</i> (L.)	<i>Motacilla citreola</i> (Pall.)
<i>Grus leucogeranus</i> Pall.	<i>Motacilla flava</i> L.
<i>Charadrius semipalmatus</i> (Bp.)	<i>Anthus pratensis</i> (L.)
<i>Numenius phaeopus</i> (L.)	<i>Anthus gustavi</i> Swinh.
<i>Tringa glareola</i> L.	<i>Dendroica striata</i> (Forst.)
<i>Tringa flavipes</i> Gm.	<i>Selurus novaeboracensis</i> (Gm.)
<i>Gallinago gallinago</i> (L.)	<i>Fringilla montifringilla</i> L.
<i>Emberiza schoeniclus</i> L.	<i>Emberiza pusilla</i> Pall.

Перепончатопалого зуйка, среднего кроншнепа и полярную овсянку по биотопическому распределению и ряду других особенностей, может, правильнее было бы включить в число субарктов (Штегман считает первого эндемиком Арктики), и только характер их распространения не дает для этого формального основания. Число водных и болотных птиц сокращается до 20 видов, среди них преобладают такие, которые предпочитают водоемы и заболоченные пространства с кустарниковой или древесной растительностью по берегам и окраинам, а поэтому могут быть отнесены к лесным формам. Остальные являются лесными или кустарниковыми видами, из которых все, кроме лугового и сибирского коньков, менее связанных с древесной и кустарниковой растительностью, в своем распространении всецело от нее зависят.

Одиннадцать видов по своему распространению приурочены к горному ландшафту, принимают разное участие в формировании субарктической фауны и субарктических биоценозов. К ним мы относим:

<i>Histrionicus histrionicus</i> (L.)	<i>Aphrisa virgata</i> (Gm.)
<i>Charadrius mongolus</i> Pall.	<i>Cinclus cinclus</i> (L.)
<i>Heteroscelus brevipes</i> (Vieill.)	<i>Cinclus mexicanus</i> Swain.
<i>Heteroscelus incanus</i> (Gm.)	<i>Anthus spinoletta</i> (L.)
<i>Callidris tenuirostris</i> (Horsf.)	<i>Leucosticte arctoa</i> (Pall.)
	<i>Cannabina flavirostris</i> (L.)

Из них большой песочник является настоящим субарктом, хотя, возможно, по горам Восточной Сибири проникает в лесную зону; каменушка, горный конек широко заселили Субарктику, а остальные только более или менее далеко проникают в нее.

Большую группу, насчитывающую 114 видов, или 47% общего количества материковых птиц, составляют формы, проникающие в отдельные участки южной Субарктики по соответствующим их биотопической приуроченности экологическим руслам. В отличие от птиц, которые освоили южную Субарктику и распространение которых в ней почти всегда соответствует, а в некоторых случаях даже шире меридионального простираения ареала в бореальной зоне, виды этой группы, как правило, населяют ограниченные участки и не занимают ведущего положения в лесотундровых биоценозах. За исключением пяти синантропов (ласточки-касатки, городской ласточки, скворца, домового и полевого воробьев) 25 населяют водоемы и заболоченные пространства, а прочие связаны с древесной или кустарниковой растительностью. Большей частью эти птицы относятся к настоящим лесным формам, другие, например, серощекая поганка, криквя, широконожка, чибис, сизая чайка, чайка Бонапарта, поясной зимородок, черноголовый чекан, полевой жаворонок, желтый певун, распространены в нескольких ландшафтных зонах по биотопам интразонального характера.

Подводя итог содержанию главы, отметим, что всех птиц по участию их в формировании современного облика орнитофауны Субарктики можно разбить на такие группы:

- 1) настоящие субаркты, становление которых связано с развитием ландшафта этой территории и которые играют ведущую роль в биоценозах;
- 2) освоившие всю Субарктику виды с очень широким или космополитическим распространением, обладающие большой экологической пластичностью и являющиеся влиятельными членами биоценозов;
- 3) освоившие южную Субарктику, преимущественно лесные виды, играющие большую роль в лесотундровых биоценозах;
- 4) горные виды;
- 5) проникающие в отдельные участки на юге Субарктики из бореальной зоны, преимущественно лесные виды, не имеющие, как правило, большого значения в биоценозах.

Группа морских и прибрежных птиц, тоже неравноценная по составу, подробно не анализируется. Можно только отметить, что две трети ее (29 из 45) составляют арктические виды, а остальные более или менее далеко проникают в Субарктику.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПТИЦ СУБАРКТИКИ

Связь внутривидовой дифференциации птиц с особенностями развития фауны отдельных территорий не вызывает сомнений и неоднократно применялась разными исследователями при восстановлении истории формирования. Приступая к таксономической характеристике, следует сказать, что нередко взгляды орнитологов по этому вопросу не совпадают. Не вдаваясь в дискуссионные вопросы правомочности выделения подвидов отдельных птиц и не останавливаясь на расхождениях в понимании систематиками внутривидовой таксономии, мы приводим принятое большинством орнитологов разделение субарктических видов на подвиды. Но все же полностью избежать этих вопросов невозможно, и в ряде случаев, когда это имеет принципиальное значение и непосредственное отношение к анализу путей приспособления птиц к условиям Субарктики, мы вынуждены их касаться.

Краснозобая гагара на всем пространстве Субарктики представлена одной типичной формой *Gavia stellata stellata* Pontopp., на Земле Франца-Иосифа и Шпицбергене обитает более светлый подвид *G. s. squamatus* Port. Г. П. Дементьев (19516) высказал сомнение в реальности последнего подвида. По его мнению, небольшие различия части особей этих островных популяций — результат не географического изоморфизма, а изоляции малочисленных популяций. Нам кажется, что посветление окраски обусловлено изменением условий существования, так как аналогичные изменения наблюдаются у ряда других птиц, о чем речь пойдет ниже, но изоляция несомненно способствовала их выявлению. Важно отметить, что географические изменения краснозобой гагары очень слабо выражены и морфологическая дифференциация едва намечается.

Полярная гагара распадается на два хорошо морфологически дифференцированных подвида, у каждого из которых обширный ареал. Тундры Евразии и Аляски населяет крупная и белоклювая *Gavia immer adamsi* Gray; Канаду, Гренландию, Исландию и некоторые острова на севере Атлантики — мелкая и темноклювая *G. i. immer* Brünn., отличающаяся, кроме того, и окраской некоторых деталей оперения.

Белые гуси о. Врангеля, Аляски и севера Канады объединяются в подвид *Chen caerulescens hyperboreus* Pall.; на Канадском архипелаге, Баффиновой Земле и в Гренландии обитает более крупный *Ch. c. nivalis* (Forst.), затем в ареале первого гнездятся белые гуси особой цветовой формы, которые свободно скрещиваются с ним и принимались ранее за особый подвид *Ch. c. caerulescens* (L.), а теперь рассматриваются (Coosch, 1961) в качестве мутации, часто встречающейся в ряде районов как проявление диморфизма. Увеличение размеров тела с востока ареала на запад происходит постепенно; и границу раздела ареалов обоих подвигов не все исследователи проводят одинаково, что свидетельствует о незначительной дифференциации.

Белолобые гуси Восточной Гренландии, Исландии, Евразии и Аляски выделяются в подвид *Anser albifrons albifrons* Scop.; в Канаде восточнее р. Мекензи и в Западной Гренландии обитают более крупные и длинноклю-

вые *A. a. gambelli* Hartl. Следует отметить, что у первого общие размеры клинально увеличиваются с запада ареала на восток, наблюдается некоторое увеличение и длины клюва.

Подвиды черных казарок различаются окраской, переходы между ними довольно постепенные, но крайние формы сильно отличаются, на основании чего американские орнитологи считают северо-восточную группу своих популяций особым видом. Север Атлантики (восток Канады, Гренландию, Шпицберген, Землю Франца-Иосифа) населяет самая светлая *Branta bernicla hrota* (Müller), от Новой Земли до р. Хатанги — более темная *B. b. bernicla* (L.), Восточную Сибирь от устья р. Лены до Чукотки — *B. b. orientalis* Tug. и север Америки — самая темная *B. b. nigricans* (Lawr.).

Таксономия канадской казарки недостаточно ясна, и отдельные исследователи приводят разное число подвигов и разное их распространение. Нельзя согласиться, например, с тем, что Курильские о-ва населяет подвид, основной ареал которого отделен от этого участка пространством, занятым другим подвидом. Морфологические изменения выражаются в уменьшении размеров особей по мере продвижения на север. Кроме того, к северу темнеет окраска груди этих птиц. На северо-западе Аляски и Алеутских о-вах обитают мелкие и темногрудые *Branta canadensis minima* Ridg; на севере Гудзонова залива и Баффиновой Земле — столь же мелкий и темногрудый *B. c. hutchinsi* Rich., остальная часть Аляски и севера Канады занята более светлогрудым и крупным *B. c. leucopareia* Brandt, север лесной зоны и восток Канады — самым большим и светлогрудым подвидом *B. c. canadensis* (L.).

Мохноногие канюки западной Палеарктики относятся к подвиду *Buteo lagopus lagopus* (Pontopp.). Сибирь восточнее р. Оби занята несколько более светлым *B. l. kamtschatskensis* Dement; Северная Америка — *B. l. sanctiiohannis* Gm., по сравнению с предыдущими, меньших размеров и более темной окраски, но в западной части его ареала встречаются и более светлые особи.

Тундряные кречеты крупнее алтайских, в Субарктике самыми мелкими и темными являются исландские *Falco gyrfalco islandicus* Brünn, несколько крупнее и светлее — распространенный на западе Европы до п-ова Канин *F. g. gyrfalco* L., от р. Печоры до р. Енисея обитает еще более светлый *F. g. intermedius* Glog., в Восточной Сибири — *F. g. grebnitzkii* (Severtz.) — самый светлый и диморфный, отдельные особи которого сильно депигментированы. Североамериканские кречеты тоже диморфны, но несколько темнее и мельче сибирских и выделяются в подвид *F. g. obsoletus* Gm., на севере Гренландии гнездится еще более мелкий и темный *F. g. canadica*, на юге Гренландии *F. g. holböllii* Sharp, который немного крупнее и светлее исландского.

Белые куропатки Субарктики по окраске и размерам распадутся на такие подвиды: на севере Европы обитает самая темная *Lagopus lagopus lagopus* (L.), в Сибири — самая светлая *L. l. koreni* Thayer et Bangs, в восточной Америке до Гудзонова залива — почти не отличимая от европейской *L. l. ungavus* Riley., западнее Гудзонова залива — более короткоклювая *L. l. albus* Gm., на севере Аляски — почти не отличимая от нее *L. l. alascensis* Swarth, на самом севере Канады — *L. l. leucopterus*, имеющая белые стержни первостепенных маховых (рис. 1).

Тундряные куропатки разделяются на большое число подвигов, часть которых, например, некоторые островные, описана на недостаточно репрезентативном материале. В Скандинавии и на Кольском п-ове обитает темная *Lagopus mutus mutus* (Montin), на Урале и севере Сибири — самая насыщенная желтыми тонами, то есть светлая, *L. m. kelloggae* Grinnell., в высокой Арктике (на Шпицбергене и Земле Франца-Иосифа) — самая крупная и длин-

нохвостая *L. m. hyperboreus* Sundev., на севере Аляски, Канады и северо-западе Гренландии — не отличимая от сибирской *L. m. rupestris* Gm., в южной Гренландии — *L. m. reichardi* Brehm, в Исландии — темная *L. m. islandorum* Faber. Во внутривидовой дифференциации заметна связь с изоляцией.

Бурокрылая ржанка разделяется на два хорошо различимых по длине крыла подвида: север Сибири и Аляску населяет мелкий *Pluvialis dominicus fulvus* (Gm.), Канаду и Баффинову Землю — крупный *P. d. dominicus* (Müll.). У них разные пути пролета и места зимовок.

Галстучник представлен двумя хорошо дифференцированными подвидами, признаваемыми частью орнитологов за отдельные виды. Евразию насе-

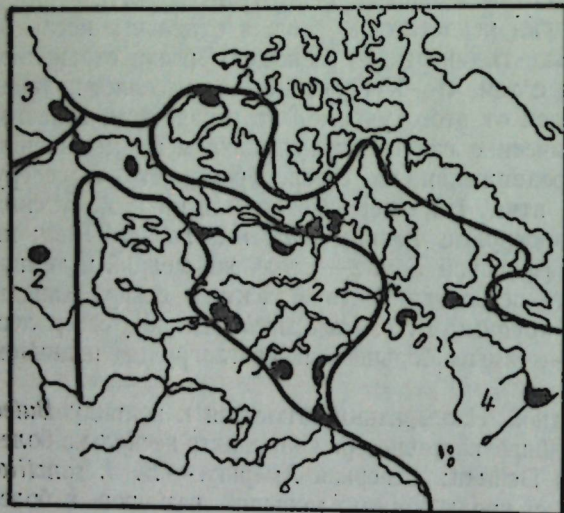


Рис. 1. Распространение белой куропатки в Канаде (Snyder, 1957).

1 — *Lagopus lagopus leucopterus*; 2 — *L. l. albus*; 3 — *L. l. alascensis*; 4 — *L. l. ungavus*.

ляет *Charadrius hiaticula hiaticula* L., Америку — *Ch. h. semipalmatus* Br., птицы Гренландии и Исландии принадлежат к евразийскому подвиду. Выделение в особый подвид популяций северо-запада Европы, как показала Е. В. Козлова (1961), недостаточно обосновано. Надо отметить постепенное изменение длины крыла галстучников Палеарктики: с запада ареала на восток она сначала уменьшается, а затем вновь увеличивается и, в результате, западноевропейские и восточносибирские — самые длиннокрылые.

Американские бекасовидные веретенники распадаются на три хорошо дифференцированных подвида. Пителка (Pitelka, 1950) выделил особей Восточной Сибири и севера Аляски в отдельный вид, что мы, вслед за Е. В. Козловой (1961), не можем признать убедительным. Отличаются подвиды длиной клюва, плюсны, крыла и особенностями окраски нижней стороны тела. Северо-восток Сибири и Аляску населяет *Macrorhamphus griseus scolopaceus* (Say), имеющий длинные ноги и клюв, короткие крылья; более яркую окраску брюшка. Во внутренней Канаде обитает длиннокрылый, сравнительно короткоклювый и коротконогий *M. g. hendersoni* Rowan. Третий подвид — *M. g. griseus* (Gm.) — описан по пролетным птицам, места гнездовий его неизвестны (предположительно, район восточнее Гудзонова залива). Обособление подвидов, по-видимому, в значительной мере связано с изолированным распространением каждого из них.

Малые веретенники увеличиваются в размерах от западных районов обитания к восточным, и в том же направлении усиливается развитие темных пятен и полос на поясице, кроющих хвоста и подмышечных перьях. По размерам и степени развития темного на поясице и подмышечных выделяют *Limosa lapponica lapponica* (L.), распространенного от Скандинавии до р. Хатанги, *L. l. uropygalis* Gould, обитающего от р. Лены до запада Чукотки, и *L. l. baueri* Naum., свойственного восточной Чукотке и Аляске. Изменения представляют единый непрерывный ряд.

Чернозобики севера Европы и Западной Сибири относятся к подвиду *Calidris alpina alpina* (L.), имеют более крупные размеры и более интен-

сивный рыжий цвет верха, чем у прибалтийских и британских; север Сибири от п-ова Таймыр до р. Колымы населяет *C. a. centralis* But., отличающийся от номинального более бледной окраской верха и крупным темным пятном на брюхе, но сходный с ним по длине крыла. Восток Сибири и весь север Америки занимает самый светлый по окраске верха и крупный подвид *C. a. sakhalina* (Vieill.). Гренландские *C. a. arctica* Schiøler практически не отличимы от американских. Сибирский подвид представляет группу переходных популяций от западного подвида к восточному. Изменения окраски отмечаются за счет увеличения количества светлоокрашенных и уменьшения — темных особей на востоке (Козлова, 1961).

Исландские песочники, обитающие на северо-востоке Канадского архипелага, в Гренландии, Исландии, на Шпицбергене, Новосибирских о-вах и п-ове Таймыр, отличаются темной окраской и выделяются в подвид *Calidris canutus canutus* (L.), на о. Врангеля и, видимо, Аляске живут более светлые и крупные *C. c. rogersi* (Mathews.), на северо-западе Канадского архипелага — самые светлые *C. c. rufus* (Wils.).

Длиннохвостые поморники разделяются на два нечетко дифференцированных подвида, объединяемых переходными популяциями. Евразию на восток до р. Индигирки населяет номинальный *Stercorarius longicaudus longicaudus* Vieill., а восток Сибири, Америку и Гренландию — несколько более светлый и с меньшим развитием черного цвета на брюхе *S. l. palescens* Lørr.

Внутривидовая систематика рогатого жаворонка осложняется значительной индивидуальной и популяционной изменчивостью. Всего описано более трех десятков подвидов, реальность некоторых из них, особенно американских, вызывает сомнения. В Субарктике обитают популяции, общей особенностью которых является большая длина «рожек», чем у южных. Их разделяют на четыре подвида: *Eremophila alpestris flava* Gm., обитающий в тундрах Палеарктики, имеет наиболее яркую желтую окраску, на Аляске его замещает более светлый *E. a. arcticola* Oberh.; в северной Канаде распространен светлый и более крупный *E. a. hoyti* Bish., восточнее Гудзонова залива — *E. a. alpestris* L., близкий к палеарктическому *E. a. flava*.

Краснозобые коньки распадаются на два слабо различимых подвида — *Anthus cervinus cervinus* (Pall.), населяющий Европу и западную часть Сибири, и более длиннокрылый, с сильнее выраженной пятнистостью верха *A. c. rufogularis* Brehm. — в Сибири восточнее п-ова Таймыр.

Ревизия чечеток, предпринятая Л. А. Портенко (1960) и Вильямсоном (Williamson, 1961), показала, что ее подвиды имеют широкое распространение: *Acanthis flammea flammea* (L.) населяет север лесной зоны и лесотундру, а *A. f. exilipes* (Coes.) — тундры Старого и Нового Света. Первые имеют темную окраску и более длинный клюв.

Воробьиная овсянка представлена двумя слабо дифференцированными подвидами: на Аляске более светлая *Spizella arborea ochracea*, восточнее — темный *S. a. arborea* (Wils.).

Пуночки на севере Канады, в Гренландии, Европе на восток до Мурманга представлены номинальным подвидом *Plectrophenax nivalis nivalis* (L.), на востоке Европы, в Сибири и на Аляске — более крупным и с большим развитием белого цвета *P. n. pallidor* Salom., на о. Врангеля — сходным, но имеющим несколько более длинные крылья *P. n. wlasovae* Port., на Командорских о-вах обитает самый крупный и с наибольшим развитием белого *P. n. townsendi* Ridgw. С островов св. Галля и св. Матвея в Беринговом море описан подвид *P. n. hyperboreus* Ridgw., с восточного побережья Гренландии — очень близкий к номинальному *P. n. subnivalis* Brehm. Исландию населяет *P. n. insulae* Salom. Надо отметить, что различия между названными подвидами очень незначительны, вследствие чего не все орни-

тологи их принимают, и у разных авторов указаны несовпадающие их ареалы. Е. П. Спангенберг (1954) полагает, что при дальнейшем накоплении материала часть подвидов окажется тождественной номинальной форме, которая, возможно, свойственна всему ареалу вида, кроме Исландии и Фарерских о-вов. Подтверждением этого может служить установленное в последние годы по находкам окольцованных птиц (Freuchen, Salomonsen, 1958; Дементьев, Леедева 1960), значительные перемещения, ведущие к обмену особями разных популяций.

Лапландские подорожники, населяющие тундры Евразии на восток до р. Колымы, а также тундры Канады и Гренландии, относятся к номинальному подвиду *Calcarius lapponicus lapponicus* (L.). Северо-восток Сибири и Аляску населяет несколько более светлый и крупный *C. l. alascensis* Ridgw., Командорские о-ва — самый крупный и темный *C. l. coloratus* Ridgw. Иногда выделяют особей востока Гренландии в особый подвид *C. l. subcoloratus* Brehm, но для установления его реальности, нам кажется, нужны дальнейшие исследования. Приведенные формы слабо различаются, поэтому орнитологи указывают неоднозначно границы их распространения.

Из 57 птиц, причисляемых к субарктическим, 34 вида, или 60%, монотипические и 23 образуют подвиды. В число монотипических видов, естественно, попадают те, которые имеют небольшой ареал. Но большая часть их распространена широко, подчас кругополярно, и отсутствие реальных морфологических различий в разных частях ареала представляет интерес при выяснении путей приспособления к условиям Субарктики и истории фауны этой территории. Что касается видов, распадающихся на подвиды, то большинство их морфологически слабо дифференцированы, различия выражаются главным образом в изменении их размеров и в посветлении окраски.

В группе широко распространенных птиц, освоивших Субарктику до северного ее предела, чернозобая гагара образует три подвида, два из которых распространены как в Заполярье, так и в более южных зонах, а третий, *Gavia arctica pacifica* Lawg., по экологическим особенностям составляющих его популяций и распространению должен быть признан субарктическим, хотя в Америке он и заходит в лесную зону почти до 60° с. ш. Ареал его захватывает приморские тундры Восточной Сибири от р. Индигирки и весь север Америки. Он резко дифференцирован от двух прочих и, по мнению Е. В. Козловой (1947), дивергенция достигла той стадии обособления, когда форма стоит уже на грани между подвидом и видом. Внешне он отличается светлой (беловатой) окраской задней стороны шеи, более тонким клювом.

Гуменник образует четыре подвида, из которых у трех материковых постепенно изменяются размеры, длина клюва и окраска перьев клюва и ног. Наиболее крупными и длинноклювыми являются лесные сибирские *Anser fabalis sibiricus* Alph., несколько мельче и короткоклювее — тундряной восточносибирский *A. f. serratirostris* Sw., распространенный от Лено-Хатангского водораздела до р. Анадыря, западнее его в лесной и тундровой зонах обитает еще более мелкий и короткоклювый *A. f. fabalis* (Lath.). Более дифференцирован, хотя и представляет продолжение того же ряда изменений, самый мелкий и короткоклювый *A. f. brachyrhynchus* Baill., населяющий Исландию, Шпицберген и восточную Гренландию. Окраска лап и перьев клюва изменяется от желтой у первого до красноватой у последнего. Таким образом, два подвида гуменника распространены только в Субарктике. Соблазнительно было бы считать, что с продвижением на север уменьшаются длина клюва и общие размеры, как это в действительности прослеживается, если рассматривать изолированно западную или восточную часть ареала. Но на всем протяжении ареала дело обстоит сложнее, и в названную схему не укладывается западный материковый подвид, а также

увеличение размеров и длины клюва в тундрах материковой Евразии по направлению на восток.

Сапсаны палеарктической Субарктики образуют хорошо морфологически дифференцированный подвид *Falco peregrinus leucogenus* Brehm, отличающийся крупными размерами, светлой окраской, узкими и светлыми «усами». На востоке у них наблюдается небольшое потемнение окраски, на основании чего некоторые орнитологи выделяют восточносибирский подвид *F. p. harterti* But. На Командорских и Курильских островах обитает очень темный и крупный *F. p. pealei* Ridgw. Североамериканский *F. p. anatum* Bonap. по своим признакам занимает промежуточное положение между белощеком и номинальным подвидом из Европы. Снайдер (Snyder, 1957) отмечал посветление окраски северных популяций в Канаде.

Серебристая чайка образует несколько подвидов, возникновение и распространение которых связано с Субарктикой. Выделяют несколько групп подвидов, хорошо отличимых одна от другой, но соединенных постепенными переходами (Stegmann, 1934). Внутри групп признается разное число подвидов, так как во многих случаях различия между ними незначительны и происходят постепенно. Север Америки занят *Larus argentatus smithsonianus* Coues, сравнительно небольшой и светлоокрашенной формой; на арктическом побережье и Канадском архипелаге обитает более мелкая и светлая *L. a. thayeri* Brooks. Еще более светлых птиц Гренландии и северо-востока Баффиновой Земли некоторые орнитологи выделяют в подвид *L. a. leucopterus* Vieill. Северо-восток Сибири населяет крупная и сравнительно темная *L. a. vegae* Palm. Несколько более светлая *L. a. birulae* Pleske занимает пространства западнее р. Индигирки, Новосибирские о-ва и Северную Землю; темная *L. a. taimyrensis* But. — п-ов Таймыр и внутренние водоемы расположенные южнее ландшафтных зон; *L. a. heuglini* Bree, еще более темная, населяет тундры Восточной Европы и Западной Сибири. Как видно из приведенных данных, картина изменчивости серебристой чайки очень сложна в связи с особенностями ее формирования (Тимофеев-Ресовский, Штретземан, 1959). Можно отметить только уменьшение размеров и посветление окраски на севере и северо-востоке американского сектора Арктики.

Каменок Субарктики иногда выделяют по несколько более темной окраске в особый слабо дифференцированный подвид *Oenanthe oenanthe oenanthoides* (Vigors). В Исландии, на Фарерских о-вах и востоке Гренландии обитает более крупный *O. o. schiöleri* Salom., на остальной территории Гренландии — крупный, с яркой окраской груди *O. o. leucorhoa* (Gm.). В отношении двух последних, по-видимому, справедливо предположение, высказанное Вильямсоном (Williamson, 1958), который крупные размеры ряда ирландских и гренландских птиц объяснял действием отбора при перелетах над значительными водными пространствами, которые могут преодолеть только самые сильные и крупные птицы.

Беловенечная овсянка *Zonotrichia leucophrys* (Forst.) разделяется на четыре подвида, два из которых распространены в Субарктике (рис. 2). Они отличаются от других более светлыми грудью и брюхом. *Z. l. gambelii* населяет Субарктику Аляски и Канады до Гудзонова залива на востоке, по Кордильерам спускается значительно южнее. От *Z. l. leucophrys*, распространенной восточнее и южнее Гудзонова залива, отличается укороченной темной полоской, идущей через глаз, которая не продолжается вперед далее глаза.

Рассматривая группу широко распространенных, освоивших почти всю Субарктику птиц, можно отметить, что только пять видов, или 28% общего числа, образуют субарктические подвиды, семь являются монотипическими видами и остальные представлены подвидами, общими с подвидами boreальной зоны.

В группе птиц, освоивших южную Субарктику, число видов, образующих подвиды, распространенные только в ней, значительно сокращается. Орлан-белохвост всюду представлен формой *Haliaeetus albicilla albicilla* L., и только популяцию западной Гренландии, по более мелким размерам тела птиц выделяют в особый подвид *H. a. groenlandicus* Brehm.

Средний крошшеп в европейской и западносибирской части ареала представлен общим с бореальной зоной номинальным подвидом *Numenius phaeopus phaeopus* (L.); в Субарктике Восточной Сибири распространен *N. ph. variegatus* Vieill., отличающийся от предыдущего меньшим развитием белого цвета в оперении и более выраженной пятнистостью; на севере Аляски гнез-

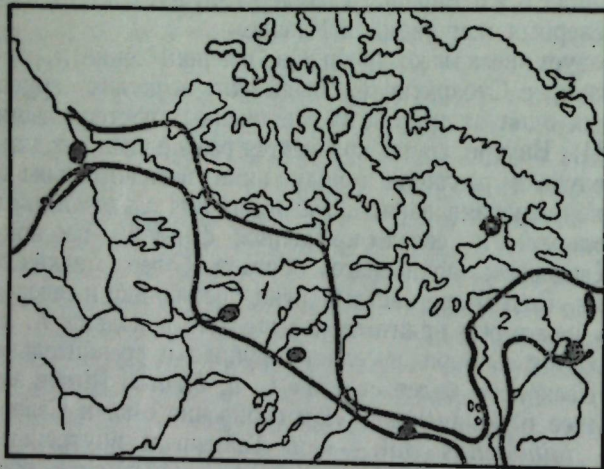


Рис. 2. Распространение белшевенной свсянки в Канаде (Snyder, 1957).

1 — *Zonotrichia leucophrys gambellii*; 2 — *Z. l. leucophrys*.

Западный подвид *Limicola falcinellus falcinellus* (Pontopp.) распространен от Скандинавии до р. Енисея, а остальная часть севера Сибири занята *L. f. sibirica* Dress., отличающегося более широкими охристыми каемками перьев верхней части тела.

Бекас всюду представлен подвидами, занимающими несколько ландшафтных зон, и только особи Исландии и Фарерских о-вов по более крупным размерам выделяются в особый подвид *Gallinago gallinago faeroeensis* Brehm.

Подобная же картина наблюдается у дрозда-белобровика, исландские и фарерские популяции которого на основании более крупных размеров выделяются в подвид *Turdus iliacus soburni* Sharpe.

Этими немногими примерами ограничиваются случаи образования субарктических подвидов у птиц, освоивших южную Субарктику. Из 40 видов таких насчитывается только пять, или 12%. Хорошо дифференцированные подвиды образует только средний крошшеп, возникновение которого, возможно, связано с этой территорией. Другие виды слабо дифференцированы, а образование признаков исландских и фарерских подвидов бекаса и белобровика, согласно предположению Вильямсона (Williamson, 1958), не обусловлено приспособлением к специфическим условиям существования в Субарктике. Остальные птицы либо не проявляют заметной географической изменчивости по признакам, обычно рассматриваемым систематиками, либо представлены подвидами, общими с расположенными южнее зонами.

Внутривидовая дифференциация горных видов объясняется в значительной мере пространственной изоляцией, поэтому в некоторых случаях появление подвидовых признаков может быть не обусловлено особенностями различных мест обитания. Можно отметить, что у всех северных подвидов горных

коньков наблюдается потемнение окраски по сравнению с более южными.

Птицы, только проникающие в Субарктику, в отдельных ее участках из бореальной зоны, как правило, не образуют особых субарктических подвидов, а представлены теми же географическими расами, что и в последней. Это, конечно, не значит, что они совершенно тождественны и субарктические их популяции не отличаются от бореальных, на чем мы остановимся позднее при рассмотрении особенностей приспособительных реакций птиц. Можно только отметить, что кряква в Гренландии образует хорошо морфологически дифференцированный подвид *Anas platyrhynchos conboschas* Brehm, отличающийся вздутым у основания клювом, что объясняется сильным развитием носовых желез, связанным с жизнью на морских побережьях. Кроме того, она оседлая.

Что касается птиц морских побережий, то описаны подвиды у следующих.

У глупыша два подвида — *Fulmarus glacialis glacialis* (L.), распространенный в северной Атлантике, и *F. g. rodgersi* Cass. — в тихоокеанском секторе Арктики и Субарктики.

Обыкновенная гага, населяющая побережья Европы и Исландии, выделяется в подвид *Somateria mollissima mollissima* (L.); на Земле Франца-Иосифа, Шпицбергене, северо-востоке Америки и в Гренландии обитает *S. m. borealis* (Brehm), отличающаяся меньшими размерами, желто-оранжевым коротким клювом; на восточном берегу Америки, южнее предыдущего подвида, — *S. m. dresseri* Sharpe. Тихоокеанская гага, *Somateria v-nigrum* Gray, качественно отличается от атлантической, в чем несомненную роль играла репродуктивная изоляция в результате пространственного разобщения, но у части особей еще проявляются признаки, свойственные последней. С другой стороны, некоторые птицы гренландского подвида обыкновенной гаги имеют горловое пятно, как у тихоокеанских особей. Все это свидетельствует об их достаточно близком генетическом родстве, качественно неполной обособленности, из-за чего некоторые орнитологи признают тихоокеанскую гагу только хорошо дифференцированным подвидом обыкновенной.

Номинальный подвид морского песочника — *Calidris maritima maritima* (Brünn.) — населяет Канадский архипелаг, Гренландию, Исландию, Таймыр и острова Ледовитого океана, то есть в основном высокую Арктику. На Чукотке, Аляске и Алеутских о-вах обитает *C. m. couesi* (Ridgw.), имеющий более длинное крыло и из-за белых каемок перьев более пеструю окраску. На Командорских и Курильских островах — не отличный от него по окраске, но более мелкий *C. m. quarta* Hart., на некоторых островах Берингового моря — *C. m. ptilocnemis* Coues.

Номинальная раса обыкновенной камнешарки, *Arenaria interpres interpres* (L.), распространена от Гренландии до п-ова Ямал, более яркая рыжая *A. i. oahuensis* Blox. — в Сибири и на западе Аляски, самая мелкая и светлая *A. i. morinella* (L.) — на севере Аляски и Канады.

Полярная чайка севера Канады, Гренландии и Евразии до п-ова Таймыр на востоке представлена номинальным подвидом *Larus hyperboreus hyperboreus* Gann., от Таймыра до Анадыря обитает более светлый и крупный *L. h. pallidissimus* Port., на Командорских и Алеутских островах — самый темный и мелкий *L. h. glaucescens* Naum., на Аляске до мыса Барроу — более светлый и крупный (но мельче и темнее номинального) *L. h. barroci-anus* Ridgw.

Атлантический подвид мовки, *Rissa tridactyla tridactyla* (L.), отличается от тихоокеанского *R. t. pollicaris* Stejn. меньшими размерами.

Почти весь ареал лорика занимает номинальный подвид *Plotus alle alle* (L.), Землю Франца-Иосифа — более крупный *P. a. polaris* Stenh.

Гагарка имеет два подвида, имеющие несколько отличный рисунок клюва и размеры тела. Крупная *Alca torda torda* L. населяет весь ареал, кроме Исландии и Фарерских о-вов, где обитает более мелкая *A. t. islandica* Brünn.

Толстоклювых кайр разделяют на четыре подвида: *Uria lomvia lomvia* (L.) распространена от северо-востока Америки до Новой Земли; на Таймыре и Новосибирских о-вах обитает *U. l. eleonora* Port. с сероватым оттенком верха; на о. Врангеля и севере Чукотки — длиноклювая *U. l. heckeri* Port.; на побережье Охотского и Берингова морей — темная и крупная *U. l. arra* (Pall.)

Тонкоклювые кайры побережий восточной Америки, западной Гренландии, Исландии, Британии и западной Норвегии относятся к подвиду *Uria aalge* Pontopp.; более крупные популяции остальной Скандинавии, Мурман и Новой Земли — к *U. a. hyperborea* Salom.; самые крупные востока Сибири и запада Америки — к *U. a. innornata* Salom.

Чистики имеют большое число подвидов, различающихся размерами, длиной клюва и некоторыми особенностями окраски. Балтику населяет номинальный *Cerphus grylle grylle* L.; на северо-востоке Америки от Лабрадора до штата Мэн, в Британии, на севере Скандинавии и Мурмане распространен более мелкий *C. g. atlantis* Salom.; на востоке Гренландии, севере Сибири, Аляске, Шпицбергене, Новой Земле, Земле Франца-Иосифа, Северной Земле и других островах Ледовитого океана — крупный, с большим развитием белого цвета в оперении *C. g. mandti* Licht., на о. Врангеля — длиноклювый, имеющий более интенсивный зеленый отлив верха *C. g. tajani* Port.; на Фарерских о-вах обитает близкий к атлантическому, но с большим развитием темного цвета на крыльях *C. g. faeroensis* Salom.; в Исландии — тоже темный *C. g. islandicus* Hogg.; на северо-востоке Канады, Канадском архипелаге и западе Гренландии — близкие к полярному подвиду, но более короткоклювые и с наибольшим развитием белого на крыльях *C. g. ultimus* Salom.

Различия между подвидами тупиков выражаются в изменении длины крыла и клюва. Самый мелкий — *Fratercula arctica grabae* Brehm — населяет южную часть ареала от Франции и Британии до юга Скандинавии; более крупный *F. a. arctica* (L.) — восточное побережье Америки, юг Гренландии, север Скандинавии, Мурман, Исландию, Южный остров Новой Земли; самый крупный *F. a. naumanni* Nort. — север Гренландии, Шпицберген, Северный остров Новой Земли. В данном случае несомненно наблюдается клинальный ряд увеличения размеров по мере продвижения на север.

В группе арктических морских и прибрежных птиц 45% видов образуют морфологически отличающиеся географические расы, а остальные являются монотипическими, хотя к их числу принадлежат также широко распространенные виды, как гага-гребенушка и Стеллерова гага. Внутривидовая дифференциация слабо развита у глупыша, обыкновенной камнешарки, полярной чайки, лорика, тупика, и именно у них яснее прослеживается связь признаков с воздействием непосредственных условий существования. У других в дивергенции играла роль географическая изоляция, и особенно значительные различия наблюдаются между атлантическими и тихоокеанскими подвидами.

Морские и прибрежные птицы, проникающие в Арктику из лежащих южнее широт, за исключением большого поморника и тихоокеанского чистика, не образуют в ней особых подвидов. Два названных вида незначительно дифференцированы и имеют географически обособленные подвидовые ареалы.

В заключение можно сказать, что наибольшая внутривидовая дифференциация наблюдается в группе субарктов. Степень ее развития значительно варьирует у разных видов. Около 60% птиц представлены на протяжении

всего ареала морфологически однотипными популяциями. В группе птиц с очень широким распространением, заселивших Субарктику до северных ее пределов, некоторые виды образуют хорошо морфологически обособленные субарктические подвиды, что указывает на длительную связь их с этой территорией.

Характер изменений морфологических признаков субарктов в разных частях ареалов и субарктических популяций широко распространенных птиц будет рассмотрен ниже. Здесь можно отметить, что у большинства хорошо заметна связь в их проявлении с условиями существования. У некоторых субарктических видов отчетливо прослеживается обусловленность общего направления изменчивости адаптацией к условиям существования, но конкретное проявление ее оказывается гораздо сложнее и не укладывается в логическую схему. Причины этого следует искать в истории развития таких птиц и, естественно, истории территории Субарктики.

ХАРАКТЕР ОСВОЕНИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ ПТИЦАМИ

При рассмотрении особенностей освоения птицами субарктических территорий, как и любых других, надо иметь в виду, что ни один вид никогда не заселяет всю территорию ареала полностью, а избирает лишь наиболее соответствующие его экологическим особенностям места. В оптимальных условиях он занимает не только наиболее отвечающие его требованиям биотопы, но и менее благоприятные; по мере приближения к границам ареала и в районах, менее соответствующих адаптивным особенностям вида, он становится более стеногольным. В результате избирательного отношения к отдельным элементам ландшафта образуется сложное «кружево ареала», характер которого определяется экологией вида и распределением элементов ландшафта на территории ареала.

Не вызывает сомнения, что в ряде случаев по характеру освоения территории можно до некоторой степени судить о приспособительных особенностях и возможностях разных птиц и иногда о факторах, определяющих распространение.

Ранее, в главе I, выделив группы птиц по характеру распространения в Субарктике, мы отметили основные черты освоения рассматриваемых территорий. В этой главе будет рассмотрено отношение к разным элементам ландшафта и участие в образовании субарктических биоценозов. Естественно, не для всех видов и не для всех районов Субарктики это выполнимо в равной мере — для советского Севера это можно сделать полнее, чем для американского сектора.

По характеру избираемых мест, как указывалось ранее, можно выделить водно-болотных и настоящих сухопутных птиц. При разделении птиц на эти две группы в отношении некоторых видов возникают затруднения, так как их связи с разными типами водоемов и болотами очень разнообразны. Классификация их на примере птиц Южного Ямала была сделана В. В. Кучеруком (1948). Вслед за ним мы относим в группу водно-болотных птиц такие виды, которые имеют в течение всего или части сезона пребывания в Субарктике устойчивые биотопические или трофические связи с водоемами и болотами. Освоение субарктических территорий водно-болотными и сухопутными птицами в общих чертах сходно, но в частных проявлениях имеет специфические особенности.

СУБАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ

Краснозобая гагара, *Gavia stellata* (Pontopp.), имеет циркумполярное распространение, всюду обычна и является непременным членом субарктических биоценозов. Связана исключительно с водоемами. Для обитания избирает преимущественно небольшие стоячие водоемы. В прибрежных районах имеет устойчивые трофические связи с морем, но на пролете меньше других гагар придерживается морей.

Полярная гагара, *Gavia immer* (Brünn.), распространена очень широко, почти по всей Субарктике. Населяет преимущественно озера приморской

полосы. Высокой численности нигде не достигает, но в Восточной Сибири, ряде районов Аляски и Канады довольно обычна. Во внегнездовое время связана с прибрежными районами моря.

Тундрной лебедь, *Cygnus bewickii* Yag., и американский, *Cygnus columbianus* (Ord.), являясь очень близкими аллопатрическими видами, населяют большую часть Субарктики: первый в евразийском ее секторе, второй — в американском. Занимают довольно разнообразные водоемы и даже болота. Всюду обычны, хотя высокой численности не достигают.

Белолобый гусь, *Anser albifrons* (Scop.), распространен почти кругополярно, являясь наиболее многочисленным видом гусей Субарктики. Местами на п-овах Ямал, Гыданском, Таймыр и в низовьях сибирских рек гнездится в большом количестве. Места обитания разнообразны: обычно это богатые озерами и реками районы кустарничковой тундры, чаще поблизости от небольших озер и в долинах рек.

Пискулька, *Anser erythropus* (L.), населяет весь север Евразии, но малочисленнее белолобого гуся, распространена неравномернее, занимает более разнообразные биотопы. В ряде районов обычна (Михель, 1935; Воробьев, 1963).

Белый гусь, *Chen caerulescens* (L.), широко распространен в тундрах Америки, на о. Врангеля и спорадически — на северо-востоке Сибири (Воробьев, 1963). По сведениям Ф. П. Врангеля (1841), раньше во множестве водился по берегам Ледовитого океана, но уже в начале XIX в. исчез. В Северной Америке избирает участки низких, влажных тундр с небольшими озерами и речками (Snyder, 1957), на о. Врангеля — сухие тундры. В Канаде обычен. На о. Врангеля, по последним данным С. М. Успенского, Р. Л. Бёме и А. Г. Велижанина (1963), гнездится около 200 тыс. пар, а раньше гнездовые колонии белого гуся здесь занимали огромные площади, и численность его была еще выше.

Черная казарка, *Branta bernicla* (L.), распространена кругополярно. Во время гнездования избирает участки низкой тундры с небольшими озерами, в остальное время — морские побережья. Раньше была обычным тундровым видом, но в последнее время численность ее сильно сократилась вследствие интенсивной охоты. Сейчас наиболее многочисленна на северо-западе п-ова Таймыр, в междуречье рек Яны и Хромы, на Новосибирских о-вах и о. Врангеля (Успенский, 1959б).

Канадская казарка, *Branta canadensis* (L.), населяет американский Север, достигая местами высокой численности (Snyder, 1957; Gabrielson, Lincoln, 1959). Занимает низинную тундру с разнообразными озерами и реками, северо-восточный подвид *B. c. hutchinsi* предпочитает озера морского побережья.

Краснозобая казарка, *Rufibrenta ruficollis* (Pall.), имеет небольшой, строго локализованный ареал на п-ове Таймыр и в восточной части Ямала. В период гнездования избирает возвышенные участки близ рек и озер, часто селится по крутым берегам рек. В отдельных благоприятных местах образует довольно густые поселения (Кречмар, 1962).

Морская чернеть, *Aythya marila* (L.), — характерный обитатель Субарктики Евразии и северо-западной части Америки. Занимает самые разнообразные водоемы, всюду обычна, а в долинах рек и многочисленна.

Морянка, *Clangula hyemalis* (L.), распространена кругополярно, держится преимущественно на озерах, всюду в Субарктике является наиболее обычной уткой и непременным членом субарктических биоценозов.

Кречет, *Falco gyrfalco* L., распространен кругополярно и всюду в тундре обычен, но не многочислен. Так, например, на Аляске гнездится (Cade, 1959) 200—300 пар этих соколов — примерно в пять раз меньше, чем сапсанов. Населяет Субарктику не совсем равномерно, что связано с распределением мест, удобных для гнездования (рис. 3). Обычно гнез-

дится на обрывистых берегах рек, скалах, а в лесотундре — на деревьях. Таким образом, можно считать, что кречет сохраняет следы привязанности, если не к горному ландшафту, то к скалам. Когда есть удобные для гнездования места и корм, он довольно безразличен к биотопическим особенностям местности и населяет не только разные типы тундр, но и лесотундру (Дементьев, 1951а.)

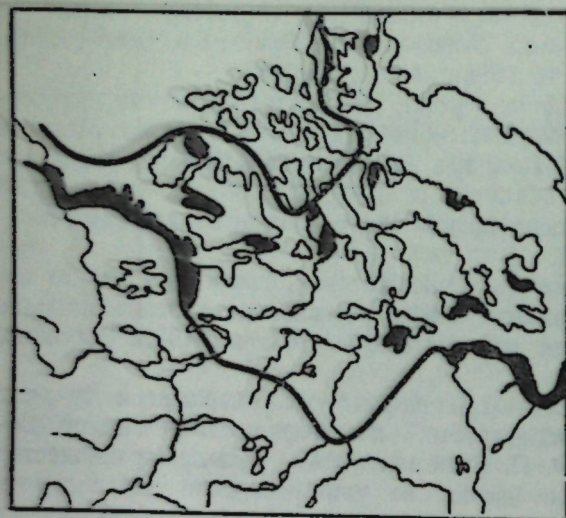


Рис. 3. Распространение кречета в Канаде (Snyder, 1957).

Мохноногий канюк, *Viteo lagopus* (Pontopp.), является обычным и наиболее многочисленным хищником Субарктики с почти кругополярным распространением (рис. 4). По нашим наблюдениям, на Полярном Урале гнезда в долине р. Соби размещались на расстоянии 1,5—3 км одно от другого. При наличии мест гнездования у них не было заметно предпочтение к каким-либо определенным типам биотопов и нередко они охотились даже в лиственных и березовых островах леса.

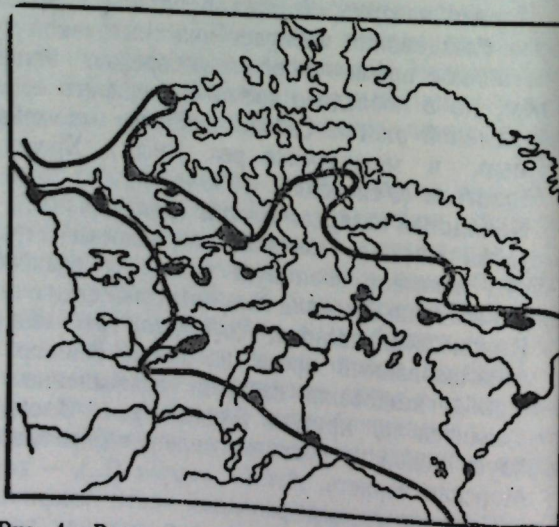


Рис. 4. Распространение мохноногого канюка в Канаде (Snyder, 1957).

Белая куропатка, *Lagopus lagopus* (L.), распространена кругополярно в Субарктике и является очень существенным членом биоценозов. Численность в тундре почти всюду высокая, составляя в Тиманской тундре в среднем 20—25 пар (Михеев, 1952), на северо-востоке Якутии — 40—50 пар (Успенский, Беме, Приклонский, Вехов, 1962), в Канаде 0,4—4 особи на 1 км² (Weeden, 1963). Населяет разнообразные биотопы, предпочитая увлажненную кочковатую тундру с зарослями кустарников и ягодников. В тундре распространена почти всюду, а в лесотундре более неравномерно.

Тундряная куропатка, *Lagopus mutus* (Montin), несмотря на кругополярное распространение, заселяет Субарктику менее равномерно (рис. 5) и не достигает столь высокой численности, как белая куропатка. Причиной неравномерного распространения является относительно большая стеноитопность: она избирает горные возвышенности тундры. В отдельных участках ареала, например на Полярном Урале, обычна и встречается довольно часто.

Тулес, *Squatarola squatarola* (L.), распространена в тундре и лесотундре. В тундре она встречается довольно часто, а в лесотундре — на деревьях. Таким образом, можно считать, что кречет сохраняет следы привязанности, если не к горному ландшафту, то к скалам. Когда есть удобные для гнездования места и корм, он довольно безразличен к биотопическим особенностям местности и населяет не только разные типы тундр, но и лесотундру (Дементьев, 1951а.)

Золотистая ржанка, *Pluvialis apricarius* (L.), населяет североатлантическую, европейскую и западносибирскую часть Субарктики. Избирает довольно разнообразные биотопы, встречаясь на п-ове Ямал в долинах рек, на болотах в низинной увлажненной тундре и увлажненных участках горных тундр Полярного Урала. Почти всюду довольно обычная, но немногочисленная птица.

Бурокрылая ржанка, *Pluvialis dominica* (Müll.), очень широко распространена в тундрах Сибири и Северной Америки, избирает для поселения сухие возвышенные или всхолмленные участки. Всюду она обыкновенна, а местами, например, в дельте р. Колымы, даже многочисленна. В Америке наблюдается сокращение ее численности (Snyder, 1957).

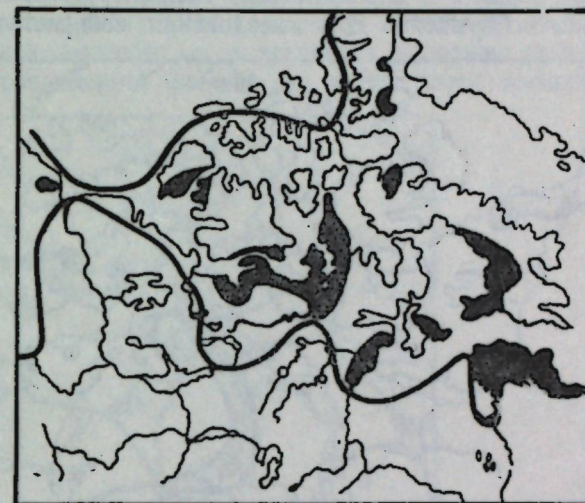


Рис. 5. Распространение тундряной куропатки в Канаде (Snyder, 1957).

Зуек-галстучник, *Charadrius hiaticula* L., населяя Субарктику кругополярно, распространен несколько спорадично. В отдельных очагах многочислен. Селится по галечным и песчаным отмелям небольших и крупных рек, берегов морей, что и определяет неравномерность его распространения.

Хрустан, *Charadrius morinellus* (L.), имеет прерывистый ареал, распадается в Евразии на ряд участков, соответствующих распространению горных или возвышенных щебнистых тундр. В очагах распространения, например, на Полярном Урале, является обычной и характерной птицей, поселяющейся довольно плотными колониями.

Американский бекасовидный веретенник, *Macrorhamphus griseus* (Gm.), имеет очаговое, прерывистое распространение, всюду редок. Избирает для гнездования болотистые тундры близ озер.

Малый веретенник, *Limosa lapponica* (L.), распространен спорадично и почти всюду редок. Многочислен в лесотундре п-ова Канин (Спангенберг, Леонович, 1960б). Избирает сырые участки тундры с топкими мочажинами и многочисленными озерками, а также осоковые болота.

Гудзонов веретенник, *Limosa haemastica* (L.), немногочислен и имеет прерывистое распространение. Селится на сырых участках около озер (рис. 6).

Эскимосский крошшеп, *Numenius borealis* (Forst.), был еще в прошлом веке многочислен, но неумеренное истребление на путях пролета поставило его на грань исчезновения. Места обитания не были описаны, но Снайдер (Snyder, 1957) предполагает, что это травянистые участки тундры.

Аляскинский крошшеп, *Numenius tahitiensis* (Gm.), распространен очень ограниченно в районе залива Нортон.

Краснозобик, *Calidris testacea* (Pall.), распространен неравномерно: ареал его распадается на несколько участков. Один участок занимает п-ов Таймыр и прилежащие районы, другой — Новосибирские о-ва, третий — тун-

дится на обрывистых берегах рек, скалах, а в лесотундре — на деревьях. Таким образом, можно считать, что кречет сохраняет следы привязанности, если не к горному ландшафту, то к скалам. Когда есть удобные для гнездования места и корм, он довольно безразличен к биотопическим особенностям местности и населяет не только разные типы тундр, но и лесотундру (Дементьев, 1951а.)

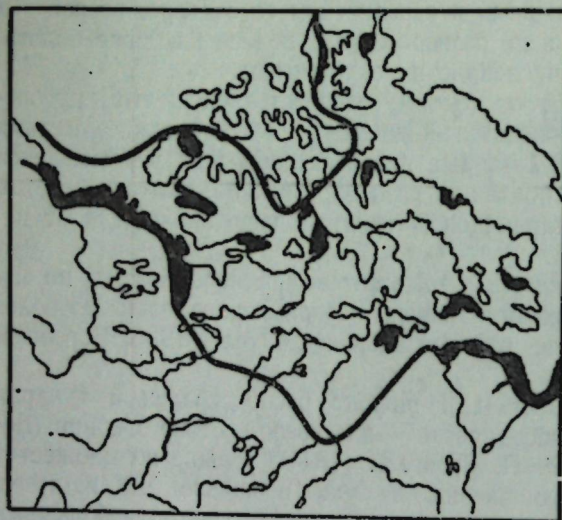


Рис. 3. Распространение кречета в Канаде (Snyder, 1957).

Мохноногий канюк, *Viteo lagopus* (Pontopp.), является обычным и наиболее многочисленным хищником Субарктики с почти кругополярным распространением (рис. 4). По нашим наблюдениям, на Полярном Урале гнезда в долине р. Соби размещались на расстоянии 1,5—3 км одно от другого. При наличии мест гнездования у них не было заметно предпочтение к каким-либо определенным типам биотопов и нередко они охотились даже в лиственных и березовых островах леса.

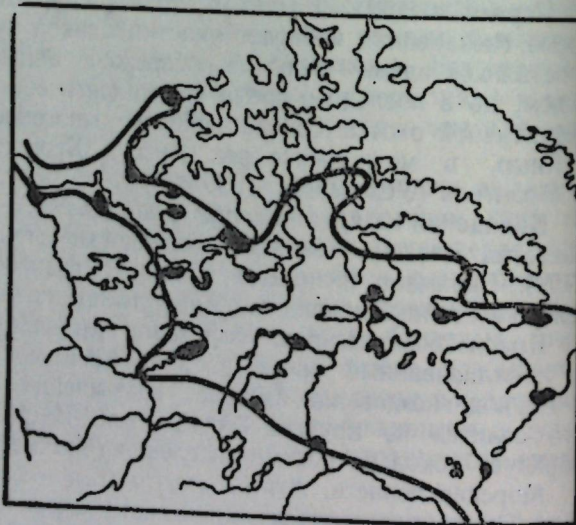


Рис. 4. Распространение мохноногого канюка в Канаде (Snyder, 1957).

Белая куропатка, *Lagopus lagopus* (L.), распространена кругополярно в Субарктике и является очень существенным членом биоценозов. Численность в тундре почти всюду

высокая, составляя в Тиманской тундре в среднем 20—25 пар (Михеев, 1952), на северо-востоке Якутии — 40—50 пар (Успенский, Бёме, Приклонский, Вехов, 1962), в Канаде 0,4—4 особи на 1 км² (Weeden, 1963). Населяет разнообразные биотопы, предпочитая увлажненную кочковатую тундру с зарослями кустарников и ягодников. В тундре распространена почти всюду, а в лесотундре более неравномерно.

Тундряная куропатка, *Lagopus mutus* (Montin), несмотря на кругополярное распространение, заселяет Субарктику менее равномерно (рис. 5) и не достигает столь высокой численности, как белая куропатка.

Причиной неравномерного распределения является относительно большая степотопность: она избирает горные и сухие возвышенные тундры. В отдельных участках ареала, например, на Полярном Урале, обычна и встречается довольно часто.

Тулес, *Squatarola squatarola* (L.), при кругополярном распространении

заселяет разные типы тундры, но предпочитает сухие, возвышенные ее участки. Распределен неравномерно, но местами, например на Ямале, о. Врангеля, в дельте р. Индигирки, встречается довольно часто и не может быть причислен к редким птицам.

Золотистая ржанка, *Pluvialis apricarius* (L.), населяет североатлантическую, европейскую и западносибирскую часть Субарктики. Избирает довольно разнообразные биотопы, встречаясь на п-ове Ямал в долинах рек, на болотах в низинной увлажненной тундре и увлажненных участках горных тундр Полярного Урала. Почти всюду довольно обычная, но немногочисленная птица.

Бурокрылая ржанка, *Pluvialis dominica* (Müll.), очень широко распространена в тундрах Сибири и Северной Америки, избирает для поселения сухие возвышенные или всхолмленные участки. Всюду она обыкновенна, а местами, например, в дельте р. Колымы, даже многочисленна. В Америке наблюдается сокращение ее численности (Snyder, 1957).

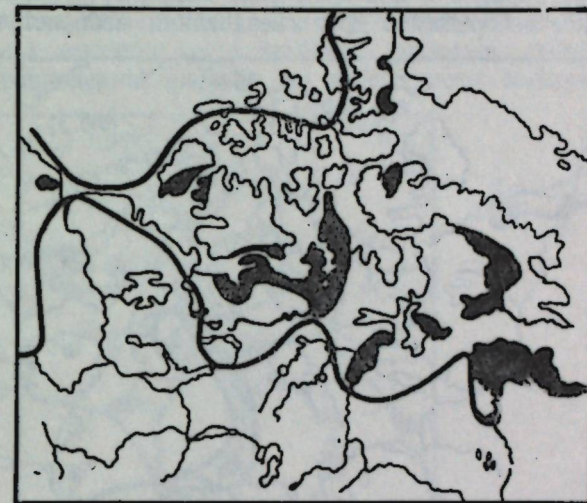


Рис. 5. Распространение тундряной куропатки в Канаде (Snyder, 1957).

Зуек-галстучник, *Charadrius hiaticula* L., населяя Субарктику кругополярно,

распространен несколько спорадично. В отдельных очагах многочислен. Селится по галечным и песчаным отмелям небольших и крупных рек, берегов морей, что и определяет неравномерность его распространения.

Хрустан, *Charadrius morinellus* (L.), имеет прерывистый ареал, распадается на ряд участков, соответствующих распространению горных или возвышенных щебнистых тундр. В очагах распространения, например, на Полярном Урале, является обычной и характерной птицей, поселяющейся довольно плотными колониями.

Американский бекасовидный веретенник, *Macrorhamphus griseus* (Gm.), имеет очаговое, прерывистое распространение, всюду редок. Избирает для гнездования болотистые тундры близ озер.

Малый веретенник, *Limosa lapponica* (L.), распространен спорадично и почти всюду редок. Многочислен в лесотундре п-ова Канин (Спангенберг, Леонович, 1960б). Избирает сырые участки тундры с топкими мочажинами и многочисленными озерками, а также осоковые болота.

Гудзонов веретенник, *Limosa haemastica* (L.), немногочислен и имеет прерывистое распространение. Селится на сырых участках около озер (рис. 6).

Эскимосский крошшеп, *Numenius borealis* (Forst.), был еще в прошлом веке многочислен, но неумеренное истребление на путях пролета поставило его на грань исчезновения. Места обитания не были описаны, но Снайдер (Snyder, 1957) предполагает, что это травянистые участки тундры.

Аляскинский крошшеп, *Numenius tahitiensis* (Gm.), распространен очень ограниченно в районе залива Нортон.

Краснозобик, *Calidris testacea* (Pall.), распространен неравномерно: ареал его распадается на несколько участков. Один участок занимает п-ов Таймыр и прилежащие районы, другой — Новосибирские о-ва, третий — тун-

дры между р. Колымой и Чаунской губой. В этих районах селится по возвышенным участкам тундры. В местах гнездования всеми исследователями был найден многочисленным.

Кулик-воробей, *Calidris minuta* (Leisl.), населяет разнообразные типы тундр близ водоемов. Распространен в пределах ареала неравномерно: в тундрах Восточной Европы редок, на п-ове Таймыр многочислен.

Песочник-красношейка, *Calidris ruficollis* (Pall.), имеет ареал, состоящий из нескольких сравнительно небольших участков, приуроченных главным образом к низовьям рек, например, Хатанги, Лены, Анадыря, и морским побережьям. Для гнездования избирает в разных участках неодинаковые биотопы: в одних — высокую или холмистую сухую тундру, в других — сырые моховые и осоково-пушицевые участки. Всюду немногочислен.

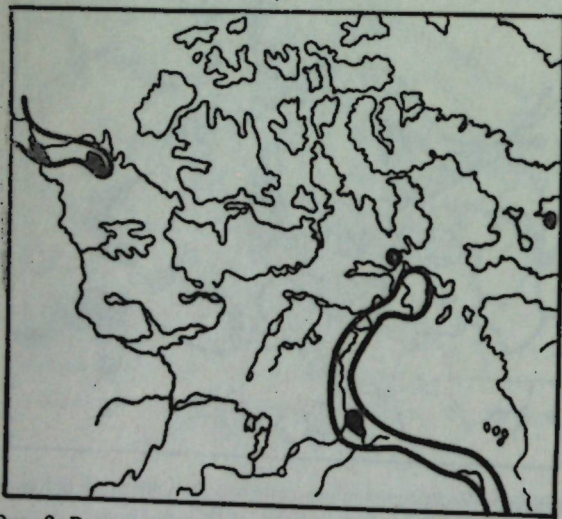


Рис. 6. Распространение гудзонова веретенника в Канаде (Snyder, 1957).

Белохвостый песочник, *Calidris temminckii* (Leisl.), при сплошном широком распространении в тундрах Евразии, всюду многочислен. Места обитания разнообразны: от разных типов тундры до песчаных берегов рек.

Кулик-дутьш, *Calidris melanotos* (Vieill.), обычен на всем протяжении своего ареала от Таймыра до Чукотки и в тундрах Америки, а местами, например,

в низовьях р. Колымы (Гладков, 1951а), довольно многочислен и является одним из наиболее часто встречаемых куликов. Для гнездовья выбирает преимущественно участки сухой травянистой тундры, но не избегает и увлажненных участков, а местами, например, близ бухты Тикси, их даже предпочитает (Гладков, 1958а).

Ареал бэрдова песочника, *Calidris bairdi* (Coues.), принадлежит тундрам Северной Америки, а в Азии занимает только самый восток Чукотки. В основной части ареала этот кулик весьма обычен, занимает возвышенные сухие участки тундры, в верхней зоне гор (Bailey, 1948), но гнезда его находили и в тундре близ водоемов (Snyder, 1957). Можно отметить, что на зимовках он держится исключительно в горном ландшафте, который поэтому следует считать для него исходным местом обитания.

Бонапартов песочник, *Calidris fuscicollis* (Vieill.), обычен в приморских тундрах Америки, избирает влажные участки близ водоемов и их берега (Snyder, 1957).

Острохвостый песочник, *Calidris acuminata* (Horsf.), распространен ограниченно, занимая тундры от дельты р. Лены до р. Колымы. Судя по наблюдениям во время пролета и на местах гнездовий (Воробьев, 1963), он не столь редок, каким его обычно считают. Гнездовым биотопом, по К. А. Воробьеву (1963), служат сырые участки тундры с травянисто-моховым покровом.

Чернозобик, *Calidris alpina* (L.), распространен круглополярно и почти всюду многочислен, избирает для гнездования обычно увлажненные кочковатые, травянисто-моховые участки тундры вблизи самых разнообразных водоемов.

Исландский песочник, *Calidris canutus* (L.), распространен в Субарктике и Арктике широко, но не равномерно, а отдельными очагами. Для гнездования обычно выбирает сухие возвышенные участки, горные плато и скалы с куртинами травянистой растительности (Snyder, 1957), щебнистые участки (Успенский, Бёме, Велижанин, 1963). В очагах распространения довольно обычен.

Распространение песочника-ходулочника, *Micropalama himantopus* (Bonap.), ограничено американскими тундрами, где он держится по берегам озер и болот, обычно в сильно увлажненных местах.

Желтозобик, *Tryngites subruficollis* (Vieill.), имеет небольшой ареал в тундрах Америки, в пределах которого он встречается довольно редко, но ранее был многочислен; современное сокращение численности вызвано

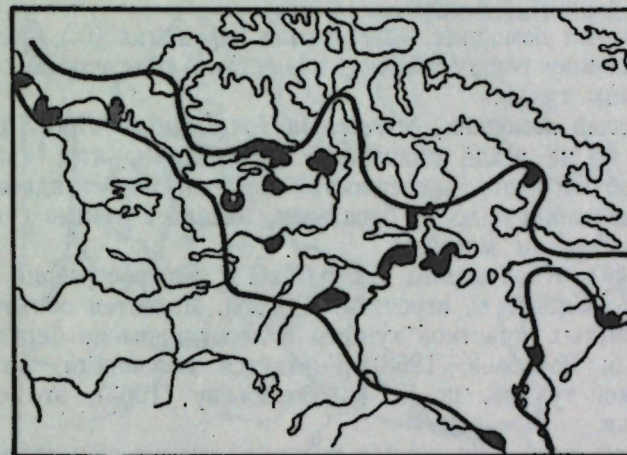


Рис. 7. Распространение перепончатопалого песочника в Канаде (Snyder, 1957).

истреблением. Для гнездования избирает сухую высокую тундру с травянистой растительностью и сухие отмели по берегам рек (Bailey, 1948; Snyder, 1957).

Распространение западного перепончатопалого песочника, *Ereunetes mauri* Cab., ограничено приморскими районами Чукотки и Аляски, где он, по А. П. Кузьякину (1959), гнездится на относительно ровных участках и пологих склонах увлажненной осоково-пушицевой тундры. По крайней мере, на Чукотке распространен довольно равномерно и не является редким (от 1 до 2—3 пар на 1 км²).

Перепончатопалый песочник, *Ereunetes pusillus* (L.), более широко распространен, чем предыдущий вид, населяя всю северную приморскую полосу Америки от запада Аляски до юга Баффиновой Земли. Гнездится по низменным побережьям и в увлажненной травянистой тундре по берегам материковых озер (рис. 7). Распределен не совсем равномерно, в очагах распространения является обычным куликом.

Лопатонос, *Eurynorhynchus pygmaeus* (L.), свойствен только Чукотке, он занимает сравнительно небольшой участок по побережью Берингова моря. Несмотря на невысокую общую численность и спорадичное распространение, в отдельных очагах гнездования, по Л. А. Портенко (Portenko, 1957), встречается довольно часто. Гнездится главным образом на сухих возвышенных участках вблизи разнообразных водоемов, даже луж.

Круглоносый плавунчик, *Phalaropus lobatus* (L.), распространен круглополярно. Гнездится по болотистым берегам самых разнообразных озер. Распределен в пределах ареала неравномерно, встречаясь в отдельных

местах сравнительно редко, а в других, например на Ямале, образуя процветающие популяции.

Плосконосый плавунчик, *Phalaropus fulicarius* (L.), распространен почти кругополярно, отсутствуя только в европейских и западносибирских материковых тундрах. Гнездится по берегам самых разнообразных водоемов, в том числе и по затопленным болотам. Распределен не совсем равномерно, но во многих местах, например в Якутии (Воробьев, 1963), очень многочислен.

Средний поморник, *Stercorarius pomarinus* (Temm.), при почти кругополярном ареале распространен не совсем равномерно: живет только в местах, где много леммингов и мышевидных грызунов. Населяет разнообразные типы тундр у водоемов, чаще по берегам морей. Во внегнездовое время обычно держится в море.

Короткохвостый поморник, *Stercorarius parasiticus* (L.), при кругополярном распространении всюду обычен, а местами многочислен. Населяет разные типы тундр.

Длиннохвостый поморник, *Stercorarius longicaudus* Vieill., распространен кругополярно, но не везде одинаково многочислен, что, как и у других поморников, обусловлено численностью леммингов и тундровых полевок. К местам гнездования мало требователен, населяет разные тундры у водоемов, чаще по берегам морей.

Розовая чайка, *Rhodostethia rosea* (McG.), распространена в небольших участках севера Сибири и, вероятно, Канады. Является обитателем увлажненных травянистых участков тундры и лесотундры по берегам озер (Деметьев, 1951б; Воробьев, 1963). Гнездится колониями, но спорадично. В приколумской тундре, по К. А. Воробьеву (1963), это самые многочисленные чайки.

Кругополярно распространенная полярная крачка, *Sterna paradisea* Pongt., селится не всюду в пределах ареала равномерно, предпочитает близкие к морю участки. В выборе мест для гнездования довольно неприхотлива.

При кругополярном распространении белая сова, *Nyctea scandiaca* (L.), является в тундрах обычной, но не очень многочисленной птицей. Населяет разные типы тундр, избирая возвышенные места, скалы, береговые склоны, где рано исчезает снег. Иногда, при обилии леммингов и пригодных для гнездования мест, достигает высокой численности. Так, например, в Хромской губе (Восточная Сибирь) по наблюдениям С. М. Успенского и С. Г. Приклонского (Uspenski, Priklonski, 1961) гнездились примерно по одной паре на 1 км².

Рогатый жаворонок, *Eremophila alpestris* (L.), широко, почти кругополярно распространен в Субарктике, населяет сухие возвышенные и гористые участки, склоны и обрывы берегов рек и морей, сохраняя тем самым приверженность к биотопам, сходным с теми, в которых они обитают в исходных для вида частях ареала. В связи с неравномерным распространением гнездовых биотопов рогатый жаворонок спорадично распределен в Субарктике, но в соответствующих местах широко распространен. Так, в тундрах Полярного Урала он был довольно обычен, а в прилегающих частях равнинной Ямальской лесотундры очень редок или не встречался совершенно.

Краснозобый конек, *Anthus cervinus* (Pall.), избирает разнообразные участки тундры в пределах ареала, охватывающего Евразийскую Субарктику. На Полярном Урале и Южном Ямале он держался на увлажненных участках, как в горах, так и на равнине. Селился на кочковатых моховых, кустарничковых тундрах, осоковых участках и даже среди редколесья и кустарников. Всюду был обычен, хотя численно уступал луговому коньку. В тундрах всюду является одной из самых многочисленных птиц.

Кругополярно распространенная чечетка, *Acanthis flammea* (L.), населяет в большом числе кустарничковую тундру и лесотундру, довольствуясь самой разнообразной кустарничковой и древесной растительностью. Местами очень многочисленна. Например, в долине р. Соби на Полярном Урале в отдельные годы в березово-лиственничных разреженных и низкорослых лесах число гнездящихся пар достигало 32 на 100 га.

Воробьиная овсянка, *Spizella arborea* (Wils.), распространена в основном в лесотундре Аляски и Канады, проникая вместе с кустарниками по долинам рек далеко в тундру (рис. 8). В лесотундре многочисленна и является одной из характернейших птиц.

Лапландский подорожник, *Calcarius lapponicus* (L.), при кругополярном распространении избирает для гнездования самые разнообразные участки

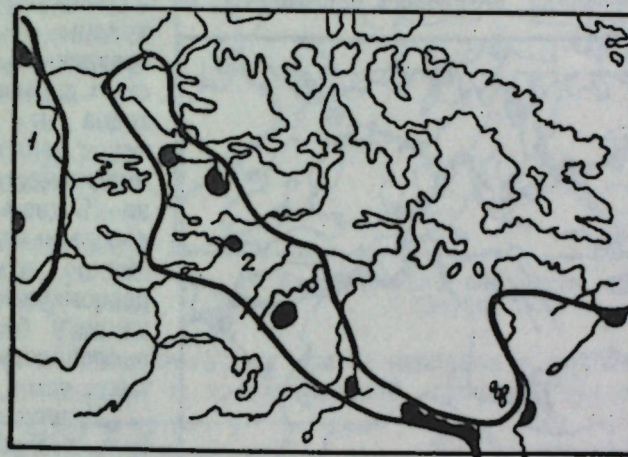


Рис. 8. Распространение воробьиной овсянки в Канаде (Snyder, 1957).

1 — *Spizella arborea ochracea*; 2 — *S. a. arborea*.

тундры и в этом отношении является настоящим эвритопом. Численность его всюду высокая. Например, в ряде мест п-ова Канин достигает 10 пар на 1 км маршрута (Спангенберг, Леонович, 1960б), в бухте Тикси — до 80 пар на 1 км² (Гладков, 1958а). На Полярном Урале в горной тундре на 1 км маршрута приходилось 3—6 пар.

Кругополярно распространенная пуночка, *Plectrophenax nivalis* (L.), обычно для гнездования избирает горную, возвышенную и пересеченную тундру, берега морей и рек. Распространена в связи с этим не совсем равномерно, но в подходящих для обитания местах обычна и даже многочисленна.

ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ВИДЫ, ОСВОИВШИЕ СУБАРКТИКУ

Чернозобая гагара, *Gavia arctica* (L.), при кругополярном распространении в Субарктике поселяется на озерах и речных разливах с тихим течением, например в долине р. Оби и устьях рек Ямала. Там, где имеются подходящие условия (достаточная глубина водоема и низкие заболоченные берега), они обычны. Это, в частности, относится к низовьям р. Оби.

Гуменник, *Anser fabalis* (Lath.), распространен в Субарктике от восточного побережья Гренландии до Берингова моря и почти всюду является одним из самых многочисленных гусей. По избираемым местам он может быть назван эвритопом, так как гнездится в самых разных типах тундр близ водоемов, по островам речных долин, крутым и даже обрывистым

берегам. Короткоклювый подвид, распространенный в Исландии, Гренландии и на Шпицбергене, редок и гнездится исключительно на возвышенностях и скалах, которые раньше освобождаются от снега. Всюду играют видную роль в субарктических биоценозах.

Шилохвость, *Anas acuta* L., распространена почти во всех тундрах Субарктики, за исключением восточной половины Америки и Гренландии. Населяет самые разнообразные места: от болот до крупных озер, долины рек, предпочитая мелководные водоемы. Распространена довольно равномерно, во всяком случае равномернее, чем в лесной зоне. Является одной из самых обычных уток, а местами, например, в долинах рек, на водоемах лесотундры, многочисленна.

Синьга, *Melanitta nigra* (L.), распространена от Исландии до Лено-Хатангского водораздела, встречаясь повсеместно на открытых водоемах лесотундры и тундры. По сравнению с шилохвостью, синьга более стено-топна и распределена менее равномерно. Но во многих местах, например, на Южном Ямале, она довольно многочисленна. Можно отметить более равномерное распространение и более высокую численность в Субарктике, чем в лесной зоне.

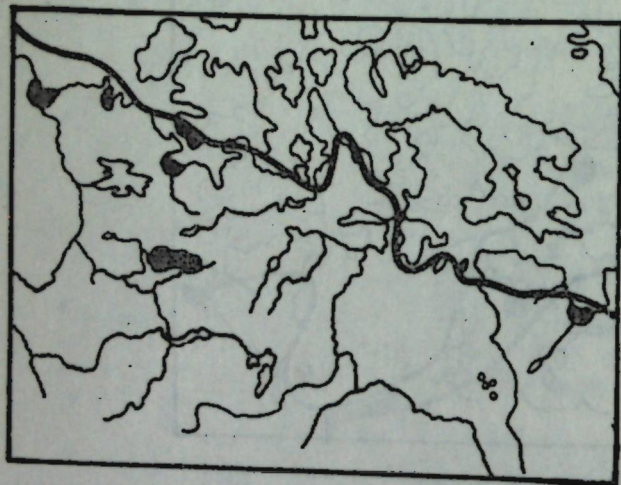


Рис. 9. Распространение беркута в Канаде (Snyder, 1957).

Длинноклювый крохаль, *Mergus serrator* L., при кругополярном распространении населяет самые разнообразные водоемы с проточными водами: от горных рек до проточных озер и морских побережий. Всюду он довольно обычен, хотя сравнительно высокой численности достигает только в горных районах.

Сокол-сапсан, *Falco peregrinus* Tunst., распространен в Субарктике кругополярно. Некоторая неравномерность распределения вызывается кормовыми условиями и наличием мест гнездования. Гнездится чаще по обрывистым и скалистым берегам, рек, озер и морей, на которых раньше появляются свободные от снега участки, реже во всхолмленной тундре. Численность сапсана выше, чем субарктического сокола-кречета. Например, на Аляске их гнездится в три-четыре раза больше, чем кречетов (Cade, 1959). На Южном Ямале сапсан может быть назван многочисленной птицей и гнездовые участки отдельных пар не только соприкасаются, но и перекрываются.

Беркут, *Aquila chrysaetos* (L.), освоил Субарктику Америки. Распространен здесь, как и в остальных частях ареала, спорадично и является редкой птицей. Гнездится в горных районах и на обрывистых с выходами скал берегах рек и морей (рис. 9).

Канадский журавль, *Grus canadensis* (L.), населяет Субарктику Америки и северо-восток Азии. Обычен, а местами даже многочислен (насколько может быть многочисленна такая птица) в увлажненных и заболоченных участках моховой и кустарниковой тундры, в дельтах рек. Предпочитает всхолмленную тундру (рис. 10; Snyder, 1957; Ворсбьев, 1963).

Турухтан, *Philomachus pugnax* (L.), населяет всю Субарктику Евразии. Наибольшей численности достигает в лесотундре и тундре, но, как и в

бореальной зоне, распространен не совсем равномерно. Многочислен в долинах рек, например, р. Оби, что обусловлено обилием травяных болот и сырых лугов, предпочитаемых для гнездования. Но на Южном Ямале селится и по увлажненным участкам водораздельной тундры (Сдобников, 1937).

Серебристая чайка, *Larus argentatus* Pontopp., при почти кругополярном распространении в Субарктике селится в самых разнообразных типах ландшафта по берегам материковых водоемов и морей. Равномерность распределения в разных районах и численность в Субарктике определяется не биотопическими, а кормовыми условиями.

Болотная сова, *Asio flammeus* (Pontopp.), населяет в Евразии и Америке в различных типах тундры и лесотундры заболоченные и увлажненные участки, чаще близ водоемов. Так, на Южном Ямале и Полярном Урале мы ее находили в горных кустарничковых тундрах, в моховой и кустарничковой низинной тундре, в ивняках



Рис. 10. Распространение канадского журавля в Канаде (Snyder, 1957).



Рис. 11. Распространение саванной овсянки в Канаде (Snyder, 1957).

1 — *Passerculus sandwichensis oblitus*; 2 — *P. s. labradorius*.

около рек и озер. Распространена спорадично, что связано с обилием полярных полевков. Все исследователи отмечали, что численность и распределение болотной совы в Субарктике зависят от изменений численности леммингов и полевков. Сравнительно стабильной была численность этой совы в долине р. Оби.

Распространенный по всей Субарктике ворон, *Corvus corax* L., как и в прочих частях ареала, спорадичен и распределен неравномерно, что в значительной мере зависит от обилия корма. Гнездится на скалах и обрывистых берегах рек, в лесотундре также на деревьях (Портенко, 1939).

Каменка, *Oenanthe oenanthe* (L.), при распространении, близком к кругополярному (отсутствует только в западной и центральной части канадского Севера), распределена в тундре и лесотундре неравномерно. Она наиболее многочисленна в горных районах, где селится на луговых склонах, среди скал и каменных россыпей. В сходных условиях гнездится на морских побережьях, где, кроме того, использует нагромождения плавника. На Ямале они держались также около дорог и поселков, по крутым бере-

гам рек. На п-ове Канин была найдена гнездящейся в кочковатой тундре (Спангенберг, Леонович, 1960). Таким образом, камени в районах Субарктики в выборе мест для обитания не отличаются от более южных популяций и населяют биотопы с довольно различными микроклиматическими условиями, хотя отдают предпочтение более благоприятным в этом отношении южным склонам.

Белая трясогузка, *Motacilla alba* L., имея европейско-азиатское распространение, обычна в лесотундре, а в тундре встречается значительно реже и менее равномерно. В Субарктике, как и в прочих частях ареала, связана с водоемами, главным образом реками, речками, ручьями и морскими побережьями. Гнездится по их берегам в довольно разнообразных условиях. Биотопически не отличается от распространенных южнее популяций.

Саванная овсянка, *Passerculus sandwichensis* (Gm.), свойственная только американской Субарктике, населяет кустарничковую тундру, обычно по долинам рек с зарослями березы и ивы, а также в увлажненных участках тундры с преобладанием осоки (рис. 11).

ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ВИДЫ, ОСВОИВШИЕ ЮЖНУЮ СУБАРКТИКУ

Обыкновенная свиязь, *Anas penelope* L., и американская, *Anas americana* L., сходны по биотопическому размещению и характеру освоения субарктических территорий, заселяя всюду лесотундру и кустарничковую тундру. Для обитания они избирают преимущественно небольшие водоемы с достаточно богатой прибрежной растительностью. Распределены не совсем равномерно. Первая довольно многочисленна в Исландии (Тиммерманн, 1938, 1939, 1949), на п-ове Канин (Спангенберг, 1960), в Тиманской тундре (Гладков, 1951), низовьях р. Анадыря (Портенко, 1939).

Клоктун, *Anas formosa* Georgi, селится на разнообразных небольших водоемах Средней и Восточной Сибири, но распространен неравномерно и высокой численности достигает только в низовьях некоторых сибирских рек.

Чирок-свиистунок, *Anas crecca* (L.), и американский свиистунок, *Anas carolinensis* (Gm.), обычны в лесотундре и проникают в кустарничковую тундру. В распространении чирка-свиистунка на Ямале ясно замечается тяготение к долинам рек, по небольшим водоемам и старицам которых они встречаются довольно часто. Оба эти вида образуют устойчивые и достаточно многочисленные субарктические популяции.

Турпан, *Melanitta fusca* (L.), обычен на небольших озерах Южного Ямала. В прочих местах Субарктики, как, впрочем, и в лесной зоне немногочислен.

Орлан-белохвост, *Haliaeetus albicilla* (L.), и белоголовый орлан, *Haliaeetus leucoscephalus* L., распространены в долинах рек и на морских побережьях со скалистыми берегами. На севере селятся вплоть до самых крайних форпостов древесной растительности. В лесотундре достигают большей численности, чем в прочих частях ареалов. Например, на Южном Ямале орланы-белохвосты были обычными птицами в долинах рек Соби и Хадыты, и гнездовые участки отдельных пар соприкасались.

Полевой лушь, *Circus cyaneus* (L.), на всем протяжении ареала населяет лесотундру и заходит в кустарничковую тундру. Нигде не является многочисленным, но нельзя сказать, что он — редкая птица. Например, в лесотундре Южного Ямала распространен не совсем равномерно, так как держался там, где имелись участки заболоченного редколесья и заросли кустарников. В 1958 г., обильном грызунами, встречались гораздо чаще, чем в последующие.

Дербник, *Aesalon columbarius* (L.), всюду многочислен в лесотундре и проникает в кустарничковую тундру, но уже в качестве редкой птицы. В лесотундровых биоценозах он является самым многочисленным хищником. По Е. П. Спангенбергу и В. В. Леоновичу (1960), на п-ове Канин гнездившиеся пары располагались одна от другой на расстоянии до 2—4 км. На Полярном Урале в долине р. Соби расстояние между соседними гнездами местами сокращалось до 0,8—1 км.

Более или менее устойчивая популяция стерха, *Grus leucogeranus* Pall., в настоящее время сохранилась только в Субарктике, а именно в тундрах между реками Яной и Чукочьей (Воробьев, 1963). Втсрой очаг распространения на севере Западной Сибири исчезает, если уже не исчез, так как по собранным нами сведениям стерхов встречали здесь только до середины 40-х годов этого столетия. Еще раньше исчез очаг распространения в западносибирских степях.

Щеголь, *Tringa erythrops* (Pall.), всюду редок и распространен неравномерно, но в лесотундре встречается чаще, чем в других типах ландшафта. Е. П. Спангенберг и В. В. Леонович (1960) считают его типичным представителем лесотундры, образующим на п-ове Канин довольно многочисленную популяцию. Здесь обитает на травяных болотах по берегам озер. В других местах, например, на Южном Ямале, тяготеет к долинам рек.

Фици, *Tringa glareola* L., многочислен в лесотундре и проникает в кустарничковую тундру. Всюду в лесотундре образует устойчивые и процветающие популяции. Населяет разнообразные заболоченные места, но в большом количестве держится по берегам рек и травяным болотам в их долинах.

Желтоножка, *Tringa flavipes* Gm., распространена спорадично, но в ряде районов лесотундры Аляски обычен (Gabrielson, Lincoln, 1959).

Средний крошшеп, *Numenius phaeopus* (L.), при относительно широком, но спорадичном распространении наиболее типичен для лесотундры, в которой более многочислен, чем в других ландшафтных зонах. Места, избираемые для гнездования в разных частях ареала, довольно разнообразны; чаще всего это кочковатые травяные болота по берегам озер и в долинах рек (рис. 12). На Южном Ямале мы встречали его и на тундровых участках.

Распространение грязовика, *Limicola falcinellus* (Pontopp.), недостаточно выяснено из-за спорадичности и редкости этого кулика. Как и средний крошшеп, он, вероятно, наиболее характерен для лесотундры и местами в ней гнездится в довольно большом числе. Например, Е. П. Спангенберг и В. В. Леонович (1960) на топких сфагновых болотах в лесотундре п-ова Канин на площади 3—4 га обнаружили до 8 гнезд.

Гаршнеп, *Limnospiza minimas* (Brünn.), широко распространен в лесотундре и кустарничковой тундре, но о его численности трудно судить из-за скрытности птицы. Во всяком случае он здесь встречается не реже, чем



Рис. 12. Распространение среднего крошшепа в Канаде (Snyder, 1957).

в лесной зоне. Можно вполне определенно говорить, что в лесотундре Южного Ямала он встречается чаще, чем на севере лесной зоны по р. Оби.

Бекас, *Gallinago gallinago* (L.), обычен в лесотундре и местами в кустарничковой тундре. Держится в довольно разнообразных местах и, например, на Южном Ямале и Полярном Урале, трудно выделить наиболее предпочитаемые биотопы. Он встречается на травяных болотах в заболоченных участках березняков и ольховников, участках кустарничковой и моховой тундры. Можно отметить лишь тяготение к долинам рек и редкость на водоразделах.

Варакушка, *Cyanosylvia svecica* (L.), на всем протяжении ареала от Скандинавии до Чукотки является обычной птицей тундры и лесотундры. Она встречается всюду, где есть кустарники около озер, рек или заболоченных мест. В связи с этим в лесотундре распространена равномерно и может быть отнесена к числу доминантных видов. В долине р. Соби на Полярном Урале число гнездившихся пар достигло 0,3 на 1 га. В кустарничковой тундре уменьшение численности очень незначительно, а в моховой встречается уже реже и приурочена главным образом к долинам рек.

Белобровик, *Turdus iliacus* L., всюду от Исландии до низовьев р. Колымы многочислен в лесотундре, встречается реже и менее равномерно распространен в кустарничковой тундре, а в моховую лишь проникает по долинам рек вслед за кустарниковой растительностью. Места обитания разнообразны: на Южном Ямале мы его находили и в редколесье и в кустарниках по долинам рек, среди зарослей карликовой березы низинной и горной тундры.

Рябинник, *Turdus pilaris* L., обычен и местами многочислен в лесотундре, но распространен менее равномерно, чем белобровик, наиболее типичными местами гнездования являются острова редколесья и древесная растительность речных долин.

Сибирская завирушка, *Prunella montanella* (Pall.), — обычная, но не многочисленная птица лесотундры от западного склона Урала до р. Анадыря. Распространена неравномерно, предпочитает древесно-кустарниковые заросли в горных и пересеченных районах. Мы встречали ее часто только на Полярном Урале, а в равнинных частях Южного Ямала она очень редка.

Пеночка-весничка, *Phylloscopus trochilus* (L.), — многочисленна в лесотундре, довольно обычна в полосе кустарничковых тундр, но здесь распространена менее равномерно и придерживается главным образом долин рек с кустарниковой растительностью.

Пеночка-таловка, *Phylloscopus borealis* (Blas.), почти столь же обычна, как и весничка, но в выборе мест обитания более ограничена и придерживается кустарников и редколесья, в отличие от веснички, которая с одинаковой плотностью заселяет и участки с карликовой березой.

Камышовка-барсучок, *Acrocephalus schoenobaenus* (L.), обычна в зарослях ивняка около рек и озер лесотундры. В силу приуроченности к совершенно определенным местам обитания распространена неравномерно.

Желтоголовая трясогузка, *Motacilla citreola* Pall., не очень многочисленная птица лесотундры и южной тундры, распространенная обычно неравномерно. В отдельных местах, например, в дельте р. Печоры (Дмоховский, 1933) довольно многочисленна. В выборе мест проявляется стенофобность: она поселяется на увлажненных травянистых, как правило, с зарослями ивняка участках около рек и озер.

Желтая трясогузка, *Motacilla flava* L., — обычная птица лесотундры, и южной тундры, встречающаяся чаще и распространенная равномернее желтоголовой трясогузки. Населяет довольно разнообразные биотопы: болота по долинам рек и берегам озер, увлажненные участки кустарничковой тундры и сырые места среди кустарниковых зарослей.

Луговой конек, *Anthus pratensis* (L.), распространенный от Фарерских о-вов до низовьев р. Оби, является одной из самых многочисленных птиц лесотундры и кустарничковой тундры. Поселяется в самых разнообразных местах: на Полярном Урале и Южном Ямале он гнезился в редколесье, зарослях кустарников и карликовой березы, на кочковатых участках болот и тундры, то есть был буквально повсюду.

Сибирский конек, *Anthus gustavi* Swinh., распространение которого недостаточно выяснено, очевидно, наиболее многочислен в лесотундре и кустарничковой тундре, где держится в зарослях кустарников. Распространен спорадично и всюду редок.

Черноголовый певун, *Dendroica striata* (Forst), принадлежит к обыкновенным птицам американской лесотундры. Населяет кустарниковые заросли и редколесье, проникая в небольшом числе в южную тундру.

Северный речной певун, *Seiurus noveboracensis* (Gm.), обычен в кустарниковых зарослях и редколесье по берегам рек и озер американской лесотундры.

Юрок, *Fringilla montifringilla* L., обычен в лесотундре там, где есть древесная растительность, но вне участков редколесья не гнездится. В лесотундре Южного Ямала не менее многочислен, чем в северной тайге.

Чернобровая овсянка, *Zonotrichia atricapilla* (Gm.), наиболее часто встречается в лесотундре Аляски, где она селится в зарослях кустарников и ольховников. При небольшом ареале она не принадлежит к числу достаточно обычных птиц (Gabrielson, Lincoln, 1959).

Овсянка-крошка, *Emberiza pusilla* Pall., принадлежит к числу самых многочисленных птиц лесотундры и по долинам рек вместе с древесной и кустарниковой растительностью проникает далеко в тундру. В лесотундре для гнездования избирает самые разнообразные места от редколесья до участков тундры с отдельными кустиками.

Тростниковая овсянка, *Emberiza schoeniclus* L., распространена в лесотундре и кустарничковой тундре неравномерно, так как селится обычно в заболоченных ивниках и ольховниках по берегам и долинам рек. Но местами, например, на Южном Ямале, п-ове Канин (Спангенберг, Леонович, 1960) встречается довольно часто. В долине р. Соби численность ее сильно варьировала по годам.

Полярная овсянка, *Emberiza pallasii* Cab., распространена только в азиатской части Субарктики. Для гнездования избирает долины рек, увлажненные участки равнинной и горной тундры с кустарниковыми ивами и березами. Распространена неравномерно и всюду немногочисленна.

ПРОНИКАЮЩИЕ В СУБАРКТИКУ ВИДЫ

Птицы этой группы показывают разное отношение к условиям Субарктики и разное освоение ее территории.

Рогатая поганка, *Podiceps auritus* (L.), проникает в Субарктику в нескольких участках своего ареала: на Аляске она доходит до низовьев р. Мекензи, в Скандинавии достигает Тромсе и Варангер-фиорда, по долине р. Оби она обычна до г. Салехарда (несколько южнее, у пос. Мужей, мы в колониях чаек находили до 5—6 гнезд этой поганки), а Л. Н. Добринский встретил выводок на Южном Ямале в долине р. Хадыты. На северо-востоке Сибири Л. А. Портенко нашел ее в низовьях р. Анадыря. Наконец, она населяет Фарерские о-ва и Исландию. Обитание в последних районах свидетельствует о способности преодолевать значительные расстояния при расселении. На материке проникновение в лесотундру приурочено в основном к долинам рек. Всюду за Полярным Кругом она редка, и поселения, как на Южном Ямале, видимо, непостоянны. Можно предполагать, что всюду в Субарктике,

кроме Фарерских о-вов и Исландии, северная граница распространения поганки изменяется в разные годы и не образуется более или менее постоянных субарктических популяций.

Серощекая поганка, *Podiceps griseigena* (Bodd.), в Восточной Сибири и Северной Америке образует немногочисленные постоянные субарктические популяции, представляя таким образом следующую стадию освоения заполярных территорий. Населяя всюду стоячие водоемы с хорошо развитыми зарослями высокой прибрежной растительности, они биотопически ограничены в своем распространении на север. В то же время граница распространения определяется и климатическими условиями, так как известно, что в Скандинавии последние десятилетия наблюдается расселение серощекой поганки далее на север в связи с общим потеплением климата северного полушария. Возможно, у американских популяций произошли какие-то эколого-физиологические изменения, так как они не спускаются на юг за пределы лесной зоны.

Лебедь-кликун, *Cygnus cygnus* (L.), характерен для Исландии, обычен в лесотундре Фенно-Скандии, п-овов Кольского и Канин, низовьях рек Печоры, Оби, а в прочих местах только проникает в небольшом числе по долинам рек, например по рекам Енисею (Сыроечковский, Рогачева, 1959), Колыме (Воробьев, 1963), Анадырю (Портенко, 1939). На юге Ямала держится на озерах с довольно богатой прибрежной и водной растительностью. Таким образом, в западной части ареала кликун освоил южную Субарктику, а в восточной только местами проникает в нее.

Гренландская популяция кряквы, *Anas platyrhynchos* L., отличается оседлостью, что возможно только благодаря переходу после окончания гнездования на морское побережье и питанию «продуктами моря», главным образом ракообразными и моллюсками (Freuchen, Salomonsen, 1958). В связи с этим у них сильно развиты носовые железы, служащие для выведения солей из организма. Частично оседла кряква и в Исландии, где она довольно многочисленна на гнездовье (Тиммерманн, 1938, 1939, 1949). Проникновение ее в материковую часть Субарктики было вызвано в последние десятилетия смягчением климата, а не биотопическими условиями. В Норвегии она достигла 69° (Eriksen, 1958), появилась в кустарничковой тундре северо-западной провинции Канады (Höhn, 1959). По долине р. Оби исследованиями, проводившимися до 20-х годов этого столетия, она была прослежена до пос. Березова. Мы нашли ее немногочисленной, но равномерно распространенной до г. Салехарда, где ее гнездование доказал Л. Н. Добринский, найдя выводки, а мы нашли несколько южнее — выводки и гнезда.

Проникновение широконоска, *Anas clupeiata* L., в лесотундру идет исключительно по долинам рек, преимущественно текущих в меридиональном направлении. Несмотря на то, что она избирает водоемы в открытой местности, северная граница распространения не выходит за пределы распространения древесной растительности. Всюду в Субарктике немногочисленна и непостоянна на гнездовье.

Хохлатая чернеть, *Aythya fuligula* (L.), по долинам крупных рек проникает в лесотундру и даже тундру, но нигде не достигает высокой численности.

Распространение лутки, *Mergus albellus* (L.), ограничивается древесной растительностью по берегам рек. На Ямале идет до долины р. Хадыты, где найден на гнездовье Л. Н. Добринским.

Хищники, *Accipiter gentilis* (L.), *Accipiter striatus* Vieill., *Buteo swainsoni* Br., *Buteo jamaicensis* (Gm.), *Pandion haliaetus* L., *Cerchneis sparverius* (L.) и *Cerchneis tinnunculus* (L.), обычно проникают в Субарктику по долинам рек вместе с древесной растительностью в отдельных районах с более благоприятными климатическими условиями, например на Аляске и в Фенно-Скандии.

Тетеревиные птицы, *Canachites canadensis* (L.), *Bonasa umbellus* (L.), *Tetrao urogallus* L. и *Tetrastes bonasia* (L.), проникают в лесотундру только там, где есть массивы высокоствольного леса. Так, в Западной Сибири крайними местами гнездования глухаря и рябчика были пос. Питлярь и долины рек Войкара и Тан-Ю, весной и осенью они появлялись в лесотундре, в частности в долине р. Соби, но здесь не гнездились, хотя глухари иногда токовали.

Чибис, *Vanellus vanellus* (L.), в очень небольшом числе и, видимо, нерегулярно гнездится на Фарерских о-вах. В последние десятилетия расселился на севере Норвегии почти до 70° (Eriksen, 1958).

Большой улит, *Tringa nebularia* (Gunn.), в Скандинавии и на Кольском п-ове проникает не только в лесотундру, но и в тундру (Козлова, 1961). На Южном Ямале мы нашли его гнездящимся в верхнем течении р. Соби, где они были редки и не выходили за пределы облесенной части долины.

Перевозчики, *Actitis hypoleucos* (L.) и *Actitis macularia* (L.), встречаются в южных районах Субарктики в очень небольшом количестве по рекам. Первый заходит в нее на Кольском полуострове, в Скандинавии, по рекам Енисею, Яне и Анадыри, второй — на Аляске.

Иную картину освоения субарктических территорий видим у мородунки, *Xenus cinereus* (Güld.). Она не только всюду по рекам, имеющим древесную или кустарниковую растительность на берегах, проникает в лесотундру и даже южную тундру, но и образует в Субарктике устойчивые и многочисленные популяции, как, например, на юге Ямала в долинах рек Соби и Хадыты.

Азиатский бекас, *Gallinago stenura* (Bonap.), подобно мородунке на всем протяжении ареала проникает в лесотундру. На Полярном Урале существует процветающая популяция, и в некоторых участках верхнего течения р. Соби можно одновременно слышать токование трех — пяти самцов. В равнинных участках Южного Ямала редок. Излюбленными местами обитания служили склоны гор и возвышенностей в долинах рек и ручьев, покрытые зарослями карликовой березы, ивняков или березовым криволесьем. Об освоении этим видом субарктических условий свидетельствует расселение его на запад по лесотундре (Gladkow, Uspenskij, 1959).

Сходным образом дупель, *Gallinago media* (L.), почти всюду гнездится в лесотундре и, видимо, местами имеются очаги довольно высокой численности (Гладков, 1951а).

Сизая чайка, *Larus canus* L., почти на всем протяжении ареала проникает в южные районы Субарктики, но в Скандинавии и на Мурмане держится почти исключительно по морским побережьям, а в прочих районах — по рекам, не заселяя водоемы междуречий. По имеющимся в литературе сведениям и нашим наблюдениям на Ямале эта чайка обычна до северных границ гнездования.

Клуша, *Larus fuscus* L., образует устойчивые популяции на Фарерских о-вах и северном побережье Скандинавии.

Обыкновенная, *Cuculus canorus* L., и глухая, *Cuculus optatus* Gould., кукушки отличаются распространением в Субарктике. Первая обычна в лесотундре, хотя и менее многочисленна, чем на севере лесной зоны, проникает и в кустарничковую тундру, а вторая не выходит за границы высокоствольной древесной растительности и редка.

Береговая ласточка, *Riparia riparia* (L.), на всем протяжении своего ареала по рекам проникает в лесотундру и даже местами в тундру, гнездясь в подходящих местах колониями по несколько десятков пар. Трудно сказать, насколько распространено это явление, но в низовьях р. Оби численность довольно сильно изменялась в зависимости от сложившихся весной условий погоды. Например, они были многочисленны до г. Салехарда в 1962 г.,

а после холодной и поздней весны 1963 г. колонии встречались редко и около них держалось мало птиц.

Поскольку приведенных примеров достаточно для уяснения характера освоения Субарктики проникающими в нее видами, об остальных можно сказать в самом общем плане. Среди них можно выделить лесных и опушечных птиц, проникновение которых связано с древесной растительностью. Такие как трехпалые дятлы, кукушки, синицы-ганчки, горихвостка, синехвостка, певчий и темнозобый дрозды, мухоловки и другие нуждаются в высокоствольных и более сомкнутых лесах. Они заходят в лесотундру только там, где имеются соответствующие условия. Одни не испытывают заметно ограничивающего влияния климатических условий, для других оно имеет большее значение, чем биотопические условия; такие птицы проникают в Субарктику только в районах с более благоприятным климатом. Об этом свидетельствует расселение их в лесотундру Скандинавии и Колыского п-ова в последние десятилетия (Кищинский, 1961; Salomonsen, 1948; Watson, 1957, и др.).

В эту же группу входят птицы, проникновение которых в Субарктику связано с деятельностью человека (Спангенберг и Леонович, 1958б; Успенский, 1959а, и др.) или «приведенных видов», по терминологии Н. А. Гладкова (1958б). Одни из них, такие как воробьи, скворец, самым тесным образом связаны с поселениями человека. Следует только отметить, что большинство случаев их проникновения приписывают завозу с транспортными средствами и недооценивают активное расселение. На Ямале, даже на морских побережьях Байдарской губы, во время пролета встречаются стайки воробьев (Копенин, Оленев, 1959). У вороны и сороки с поселениями человека устойчивые трофические связи, и во внегнездовое время они могут существовать только благодаря им.

ОСОБЕННОСТИ ОСВОЕНИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ ПТИЦАМИ

Приведенные материалы показывают условность разделения птиц на группы по особенностям распространения. Если в отношении птиц, относимых к субарктам, не возникает особых затруднений, то в отношении остальных ощущается недостаточность только одного критерия. Особенно нечетки различия между видами, относимыми к освоившим южную Субарктику и проникающим в нее, так как некоторые из последних образуют устойчивые популяции. Чисто формальное отличие в том, что первые проникают в Субарктику почти на всем меридиональном протяжении своего ареала, а вторые только в отдельных районах, указывает только на количественные различия в их экологической пластичности. Некоторые из проникающих в Субарктику видов, как видно на примере кряквы, могут образовывать не только устойчивые, но и морфологически отличающиеся популяции. С. М. Успенский (1963б, в, 1964а) в качестве дополнительного критерия использовал степень морфо-физиологической обособленности видов и популяций.

Распределение птиц по местам гнездования характеризует их экологические особенности, но не раскрывает полностью отношение к условиям среды и освоения субарктических территорий. Часто во внегнездовое время становится более заметной зависимость от мезо-, микроклиматических и биотопических условий. В самых общих чертах можно указать, что, например, во время пролета и послегнездовых кочевок бросается в глаза эвритопность у большинства субарктов, широкое использование ими территории. Решающими для них являются кормовые, а не биотопические условия. На Полярном Урале это было хорошо выражено, например, у пуночки, лапландского подорожника, мохноногого канюка, которых мы встречали во всех типах

биотопов. Часть субарктов, таких как тундряная и белая куропатки, хрустан, малый веретенник, из американских птиц песочник-ходулочник, воробьиная овсянка сохраняют и во внегнездовое время мозаичное распределение по биотопам и территории. Как правило, те и другие имеют широкое в меридиональном и широтном направлении распространение в Субарктике.

Кроме того, некоторая часть субарктических птиц имеет небольшие ареалы, занимающие ограниченные участки Субарктики. Почти все они отличаются избирательностью к биотопам. Можно предполагать, что современное распространение некоторых из них имеет реликтовый характер и ранее они были представлены шире. Другие имеют первично небольшие ареалы, так как возникли в результате морфо-физиологического обособления популяций ранее широко распространенных видов вследствие изоляции во время плейстоценового оледенения.

Что касается видов, отнесенных в группу освоивших южную Субарктику, то такие, как фифи, бекас, варакушка, белобровик, пеночка-весничка, луговой конек, овсянка-крошка, населяют самые разнообразнейшие биотопы, хотя высокой численности достигают далеко не во всех. Остальные обитают в более ограниченных биотопических условиях, и их распределение имеет четкую мозаичность.

Виды, только проникающие в Субарктику, как правило, ограничены в распределении отдельными биотопами, иногда даже участками их с определенным сочетанием условий.

Для условий Арктики и Субарктики С. М. Успенский (1963б, в; 1964а) выделил три группы птиц: 1) автохтоны; отличаются наибольшей приспособленностью к условиям, характеризуются эвритопностью; 2) широко распространенные виды, обладающие в Арктике некоторой морфо-физиологической специализацией; в известной мере стенобионтны; 3) широко распространенные виды, не имеющие морфо-физиологической специализации; временные вселенцы, существующие в Арктике за счет большой экологической пластичности; обычно стенобионтные, распространение в Арктике сильно зависит от мезо- и микроклиматических условий.

По нашему мнению, эта схема, правильная в принципе, не совсем точно отражает характер освоения субарктических территорий птицами. Приведенные материалы показывают, что они в этом отношении имеют много общего с млекопитающими (Шварц, 1963). По особенностям освоения территории можно выделить следующие группы:

1. Виды, которые широко заселяют Субарктику, занимают разнообразные места обитания, не имеют резко выраженной мозаичности биотопического распределения. К ним относится часть автохтонов Субарктики и некоторые широко распространенные в нескольких зонах виды.

2. Виды, не менее широко заселяющие Субарктику, но избирающие менее разнообразные места обитания и имеющие в силу этого мозаичное биотопическое распределение. Сюда относится часть автохтонов Субарктики и многие широко распространенные в нескольких ландшафтных зонах виды.

3. Виды, распространенные более ограниченно в меридиональном и особенно в широтном направлении и приуроченные главным образом к южным районам. Они населяют довольно разнообразные места, то есть относительно эвритопны. К ним относится часть птиц, выделенных ранее по характеру распространения в группу видов, освоивших южную Субарктику.

4. Виды с ограниченным распространением, обычно в отдельных районах южной Субарктики, отличающиеся приуроченностью к строго определенным местам обитания и, следовательно, четко выраженной мозаичностью биотопического распределения.

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ

Видовой состав фауны и флоры Субарктики довольно богат и разнообразен, хотя и уступает в этом отношении таежной зоне. Наиболее массовыми видами млекопитающих являются полярные полевки, причем на севере это преимущественно лемминги, а в южных районах не меньшую роль в питании хищников играют полевки, проникающие из бореальной зоны. Характерна изменчивость обилия грызунов по годам и сезонная изменчивость доступности их для хищников.

Птицы многочисленны летом и в отдельных местах образуют скопления. Зимой они покидают Субарктику. Только в южных районах в значительном количестве остаются белые и тундрные куропатки.

Только в относительно крупных реках и некоторых прибрежных районах арктических морей рыбы достаточно для пропитания рыбоядных птиц, а непроточные тундровые озера бедны ими. Фауна насекомых численно и по количеству видов, особенно в лесотундре, довольно богата. Так, по Н. Я. Кузнецову (1938), в арктической зоне Евразии обитает более 3000 видов. Число их убывает на севере: в арктической части Скандинавии отмечено 2596 видов, в Гренландии — 437, Исландии — 236, на Новой Земле — 208 (Allee, Schmidt, 1951). На первом месте по числу видов стоят *Hymenoptera* (786), *Coleoptera* (627). По собранным нами материалам, перепончатокрылые очень редко встречались в желудках насекомоядных птиц и играли значительно меньшую, чем в лесной зоне, роль в питании. Из жуков наибольшее значение имели листогрызы, слоники, а для водных и прибрежных птиц — водяные жуки.

Далее по числу видов идут *Lepidoptera* (около 400) и *Diptera* (325). Фрейхеном и Саломонсеном (Freuchen, Salomonsen, 1958) было отмечено, что гусеницы в довольно большом числе встречаются в тундрах, хотя бабочки сравнительно редки. В желудках насекомоядных птиц Полярного Урала и Южного Ямала мы регулярно находили гусениц. Двукрылые являются самой массовой по численности особей группой насекомых и играют большую роль в питании животоядных птиц. Из них личинки *Chironomidae* составляют основу питания нырковых уток, а личинки *Tipulidae* — куликов (Чернов, 1962а, б; Чернов, Успенский, 1962). Последних мы регулярно находили в желудках хрустанов и турухтанов, изредка у рябинника. В питании мелких насекомоядных птиц очень большую роль играли имагинальные стадии двукрылых, особенно комары. Например, белые трясогузки в основном питались комарами, а птенцов выкармливали исключительно ими.

Затем по числу видов (170) и обилию особей следует поставить *Trichoptera*, личинки которых занимают видное место в питании ряда уток (чирка-свистунка) и куликов. Остальные отряды насекомых представлены значительно меньшим числом видов, и птицы поедают их не столь регулярно.

Пауков насчитывается 447 видов. Несмотря на относительную многочисленность, они редко поедались птицами.

В Субарктике обитает около 530 видов пресноводных ракообразных, встречающихся в желудках водных птиц сравнительно редко. С другой

стороны, морские ракообразные, как и моллюски, в отдельные периоды играют большую роль в питании (Чернов, Успенский, 1962; Успенский 1963в). Пресноводных моллюсков в течение всего лета мы находили только в желудках мородунок, фифи и турухтанов, а у остальных куликов они встречались только во время пролета.

Малошютинковых червей насчитывается около 100 видов, дождевые черви довольно многочисленны (до 5 г биомассы на 1 м²), но питались ими постоянно и в значительном количестве только обыкновенный и азиатский бекасы.

Флора Субарктики гораздо менее разнообразна и включает не более 500 видов. А. А. Григорьев (1946) отмечал: «Растительные позвоночные Субарктики, питающиеся за счет сухопутных кормов, находятся в относительно менее благоприятных условиях питания даже в теплое время года, так как, за отсутствием крупных сочных плодов, семян, орехов и т. п., они вынуждены питаться преимущественно грубыми зелеными кормами и отчасти корневищами. Ограниченность продукции растительных кормов и их относительное однообразие наряду с остальными неблагоприятными внешними условиями позволили приспособиться к существованию в Субарктике лишь ограниченному числу таких позвоночных».

Разнообразие флористического состава быстро сокращается от лесотундры на север, причем главным образом за счет высших растений. Далее следует отметить, что, вопреки распространенному представлению, число вечнозеленых растений в Субарктике и Арктике меньше, чем в лесной зоне (Тихомиров, 1963). Сохранение в течение зимы законсервированной в зеленом виде травянистой растительности — явление редкое, наблюдающееся только при необычно раннем и быстром наступлении зимы. Весной развитие растительности начинается очень рано и идет быстро. Но это не исключает недостаточности зеленых кормов в весенний период.

По наблюдениям Б. А. Тихомирова (1959) и С. М. Успенского (1963в), основу питания гусей составляют пушица и всего несколько видов злаков.

Семенная продуктивность растений севера небольшая, и семена имеют мелкие размеры (Тихомиров, 1963). Они играют значительную роль в питании немногих птиц (пуночки, лапландского подорожника, чечетки, рога-того жаворонка) только в отдельные периоды.

В южной половине Субарктики массовым видом растительной продукции являются ягоды. Они сохраняются под снегом и становятся доступными с самого начала весны, долго сохраняются, а в конце лета появляются новые. Постоянными потребителями ягод на Полярном Урале и Южном Ямале были белые и тундрные куропатки. Последняя в некоторых районах питалась ими и зимой (Семенов-Тянь-Шанский, 1959). Весной они служат дополнительным кормом гусей (Григорьев, 1946). В значительном количестве весной поедали ягоды на Полярном Урале вороны, сороки, рябинники, белобровники. Кроме того, мы находили их в желудках длиннохвостых поморников, тулеса, золотистой ржанки, белолобой казарки, пискунки, кукушки, щуров, даже у одного чирка-свистунка. Поедались в основном ягоды водяники (*Empetrum nigrum*).

Кормовые условия Субарктики, таким образом, характеризуются резко выраженными сезонными изменениями в обилии и доступности кормов, сравнительно небольшим набором массовых кормов, большим разнообразием животных видов корма и бедным набором — растительных.

В связи с этим, как это уже отмечалось рядом исследователей (Бирюля, 1907; Новиков, 1952б; Сдобников, 1958; Кишинский, 1960), преобладают животоядные или смешанного питания виды. Среди настоящих субарктов животоядные составляют 75, растительные 17, из всех обитающих в

Субарктике видов, соответственно, 80 и 11%, то есть из бореальной зоны проникают тоже преимущественно животоядные птицы.

Рассмотрение кормовых условий показывает, что для животоядных птиц в летний период они в количественном и, можно полагать, качественном отношении вполне удовлетворительные и не ограничивают распространения птиц. При этом водные и сколоводные виды находятся в лучшем положении, чем собственно «наземные». Последние могут испытывать недостаток пищи весной. На Полярном Урале мы наблюдали интересный способ добычи корма насекомоядными птицами. Они собирали вымываемых тальми водами насекомых, вылетая на берега только что вскрывшихся рек и временных потоков. Одни собирали прибитых к берегу насекомых, другие подстерегали их на краях застрявших льдин и ледяных заторов, обращенных навстречу течению. Так поступали не только белые трясогузки, которые часто кормятся по берегам, но желтые и желтоголовые трясогузки, варкушки, пеночки-веснички, таловки и сероголовые ганчки.

Об обилии пищи во второй половине лета свидетельствует выселение после выведения птенцов части бореальных птиц из тайги в лесотундру и даже южную тундру. Впервые это в Сибири отметил А. Ф. Миндендорф (1869), позднее Г. П. Дементьев (1935) и др. Мы наблюдали подобное в лесотундре Полярного Урала. Во второй половине июля там появлялись глухари, ястребиные совы, кулики-черныши и перевозчики, большие пестрые дятлы, белокрылые клесты, горные трясогузки и другие, во много раз увеличивалась численность кукушек, шуров, юрков, снегирей, пеночек-таловок, полевых луней. Это показывает, что во второй половине лета Субарктика может прокормить больше птиц, чем в ней гнездится.

Для животоядных птиц нет оснований предполагать недостаточности каких-либо необходимых для нормальной жизнедеятельности веществ, то есть кормовые условия, видимо, удовлетворительны и в качественном отношении.

Для растительноядных перелетных птиц тоже, по-видимому, не приходится говорить о качественной недостаточности кормов в Субарктике. Мало того, арктические и субарктические растения содержат повышенное количество витамина С (Rodahl, 1944). Б. А. Тихомиров (1959) показал, что зимой у тундряной куропатки сохраняется высококачественное белково-углеводное питание при поедании побегов, почек ивы и листьев дриады. Также, видимо, обстоит дело у белой куропатки, питающейся зимой почти исключительно почками и побегами ивы.

К этому можно добавить, что многие исследователи указывали, как влияет недостаток кормов на размножение и смертность птиц, но пока никак не установлена качественная его недостаточность.

Питание птиц Арктики и Субарктики изучали многие исследователи (Кишинский, 1958, 1960; Кошкина, Кишинский, 1958; Кречмар, Чернов, 1963; Максимов, 1959; Новиков, 1952а, б; Осмоловская, 1948; Тихомиров, 1959; Чернов, 1962а, б; Чернов, Успенский, 1962; Успенский, 1963в, и др.). Все отмечали уменьшение разнообразия кормов в Субарктике и Арктике. Автохтонные виды отличаются, как правило, использованием ограниченного числа кормовых объектов, а в отдельные сезоны или периоды некоторые из них используют всего один-два вида корма. При этом прослеживается у многих связь с автохтонными кормами (Тихомиров, 1959; Успенский, 1963в).

Уже указывалось, что основу питания гусей составляют пушица и несколько видов злаков.

Кречет летом добывает самых разнообразных животных, а зимнее существование его всецело зависит от белых и тундряных куропаток. Мохноногий канюк при обилии леммингов питается почти исключительно ими, при

их малочисленности — другими видами северных полевок, а при отсутствии и последних переходит на питание птицами (на Полярном Урале в 1962 г. — белыми куропатками и разнообразными мелкими птицами). Основу питания белой совы составляют летом лемминги и другие северные полевки, а зимой — белые куропатки.

Белая куропатка, по А. В. Михееву (1948), в Тиманской тундре поедает 37 видов растений, но только 16 из них — часто, в том числе 6 видов ив. Зимой питается почти исключительно ивами.

Нырковые утки в основном питаются личинками *Chironomidae*, кулики — *Tipulidae*, чечетки с осени до весны — сережками берез.

При этом заметно, что используются в первую очередь наиболее качественные и массовые корма. Особенно четко зависимость от качества кормов проявляется у растительноядных видов.

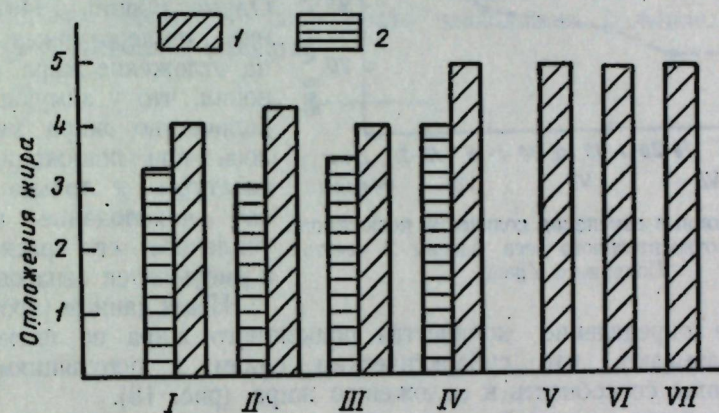


Рис. 13. Количество подкожных жировых отложений у прилетевших птиц

1 — на Ямале; 2 — на Среднем Урале. I — *Anas crecca*; II — *Cyanosylvia sibirica*; III — *Turdus pilaris*; IV — *Fringilla montifringilla*; V — *Acridotheres flammea*; VI — *Plectrophenax nivalis*; VII — *Eremophila alpestris*.

Сходная картина наблюдается у освоивших Субарктику широко распространенных птиц, но число используемых ими для питания видов больше, а зависимость от отдельных из них — меньше.

Что касается птиц, проникающих на юг Субарктики из бореальной зоны, то у них не наблюдается существенных изменений в характере питания, хотя разнообразие поедаемых видов уменьшается (Данилов, 1959б). Как правило, в их питании большую роль играют насекомые, тоже проникающие в Субарктику из бореальной зоны, что отмечал ранее С. М. Успенский (1963в).

Все исследователи указывали на изменчивость питания птиц в Субарктике и переход с одних кормов на другие в зависимости от их обилия. Это имеет несомненное значение для существования птиц, хотя и не является определяющим. Большая зависимость автохтонных птиц от немногих кормовых объектов накладывает отпечаток на ряд процессов жизнедеятельности, в частности, на репродуктивный цикл, чего не отмечено у проникающих в Субарктику видов.

Биологической особенностью, связанной с питанием, является способность субарктических птиц к повышенному накоплению запасных энергетических веществ. Как показывают многочисленные исследования, это определяется изменениями физиологических процессов и условий среды.

Предмиграционное накопление жира Греббельс (Groebeels, 1928) связывал с увеличением количества поедаемого корма. Позднее была доказана

связь ожирения с перелетной активностью (Groebbels, 1932; Merkel, 1937; Wolfson, 1945; Odum, Perkinson, 1951; Farner, 1960; Odum, 1960; Дольник, 1961; King, Farner, 1963; King, Barker, Farner, 1963) и показаны основные механизмы, регулирующие его. Так, было установлено, что наибольшие запасы энергетических веществ накапливаются весной. Осенью отложение

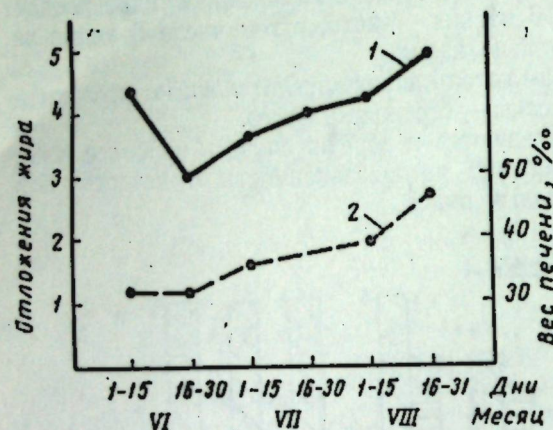


Рис. 14. Сезонные изменения количества подкожного жира 1 и относительного веса печени 2 чечеток Полярного Урала.

глазомерное определение количества подкожного жира по пятибалльной шкале) показывают, что субарктическим видам и популяциям свойственна большая способность к отложению жира (рис. 13).

Значение жира в первый период после прилета, когда птицы испытывают затруднения с кормом, было отмечено Ирвингом (Irving, 1960a). По его данным, шилохвость, морская чернеть, ряд куликов, подорожник и некоторые другие теряют вскоре после прилета 10—15% веса, бурокрылая ржанка, пепельный улит, малый песочник—4—9%. В то же время чечетки и воробьиные овсянки не изменялись в весе, а кулики-дуптыши даже увеличивались. Мы тоже наблюдали быстрое уменьшение количества подкожного жира у части птиц сразу после прилета (рис. 14, 15). Минимальное количество его оставалось к моменту кладки и насиживания. Исключение составляли дербники, у которых только что прилетевшие особи не имели сколько-нибудь значительных жировых запасов и не наблюдалось изменений их до отлета.

Особенно заметно исчезновение жира при неблагоприятных условиях холодных затяжных весен. За время наших исследований в Субарктике такой была весна 1961 г. У всех птиц, за исключением чечеток, количество жира было заметно меньше, чем в прочие годы. Сильное истощение

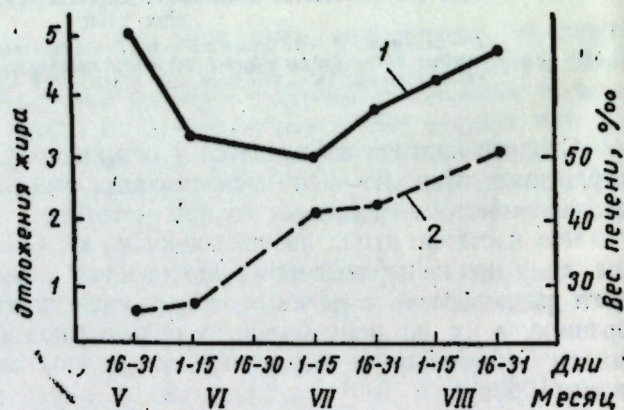


Рис. 15. Сезонные изменения количества подкожного жира 1 и относительного веса печени 2 варакушек на Полярном Урале.

белолобых гусей и гуменников в этом же году было отмечено В. В. Леоничем и С. М. Успенским (1965).

Другим резервом энергетических веществ служит гликоген, особенно откладываемый в печени птиц. Л. Н. Добринский (1962) нашел, что у 29 из 100 обследованных видов относительный вес печени субарктических популяций больше, чем у более южных популяций этих видов. Наибольшее превышение отмечено у птиц из семейств утиных, ржанковых и дроздовых.

В заключение можно отметить следующие особенности питания птиц Субарктики: 1) сокращение видового разнообразия кормов; 2) тесная зависимость большинства автохтонных видов в отдельные сезоны от небольшого числа кормовых объектов; 3) использование наиболее массовых и качественных кормов; 4) изменения летнего питания в связи с изменениями обилия массовых кормов; 5) способность накапливать большие запасы резервных энергетических веществ.

СУТОЧНЫЙ РИТМ ЖИЗНИ

Суточный ритм жизни птиц определяется длительностью освещения. Субарктика отличается от всех прочих зон круглосуточным освещением в теплое время года и длительной зимней полярной ночью, когда лишь около полудня освещенность немного увеличивается и устанавливаются сумерки.

Не останавливаясь на истории исследования суточного режима жизни птиц в Заполярье, что было сделано Г. А. Новиковым (1949), отметим, что все последующие наблюдения (Karplus, 1952; Armstrong, 1954; Wagner, Tschanz, Küng, 1957; Haftorn, 1959; Hoffmann, 1959; Vlijm, 1961; Касаткин, 1963) подтвердили его выводы.

В общих чертах, не вдаваясь в частности поведения отдельных видов, обусловленные их экологическими особенностями, ритм суточной жизни птиц Субарктики (Г. А. Новиков сделал это на примере лесных птиц) можно характеризовать следующим образом. Ранней весной дневная деятельность начинается сравнительно поздно и заканчивается рано, не превышая 15—16 ч в сутки. На нее сильно влияет состояние погоды.

В конце весны длительность активности дневных птиц сильно возрастает и достигает 18—20 ч. В летний период, при круглосуточном освещении птицы сохраняют четкий ритм активности и длительность покоя, приходящегося на поздневечернее и раннеутреннее время, составляет 3,5—5 ч. С уменьшением длительности освещения в конце лета период дневной активности сокращается. В самое темное время зимы (декабрь — январь) немногие зимующие птицы центральной части Колынского п-ова были активны не более 4—5 ч в сутки.

Наши наблюдения на Полярном Урале и Южном Ямале совпадают с данными Г. А. Новикова и подтверждают его выводы, хотя мы пользовались иной методикой определения длительности активности, а именно, вели наблюдения у гнезд и только в отдельных случаях устанавливали ее по издаваемым звукам.

У всех птиц, над которыми велись наблюдения (табл. 2), в Субарктике сохранялся четкий суточный ритм. Так же, как в более южных широтах, имелись довольно значительные индивидуальные различия в сроках начала и окончания деятельности одних и тех же птиц при отсутствии заметных отличий в метеорологических условиях.

В единичных случаях суточный ритм отдельных пар нарушался. Как видно из приведенных данных, это было отмечено у щура и одной пары варакушек. Кроме того, отдельные пеночки иногда пели всю ночь.

Наблюдения над другими птицами, длительность активности которых точно не фиксировалась, показывают, что у всех были выражены периоды ночного покоя, и с 21—22 ч до 0 ч 30 мин—1 ч 30 мин они спали.

В дополнение к приведенным наблюдениям следует сказать, что не изменялся в гнездовое время существенно и ритм питания дневных птиц, только утренний кормежка была сдвинута на более ранние часы. Во время весеннего пролета кормящиеся и разыскивающие корм птицы встречались

Суточный режим активности и длительность покоя птиц в Субарктике и на Среднем Урале (время солнечное)

Вид	Район	Дата наблюдения	Начало активности	Конец активности	Длительность покоя, ч
<i>Corvus corone</i>	Субарктика	16/VI—3/VII	2 ³⁰ —3 ⁴⁰	20 ⁴⁵ —22 ⁴⁰	3 ³ / ₄ —6 ¹ / ₂
	Средний Урал	27/V—10/XII	3 ⁴⁵ —4 ¹⁰	20 ⁰⁰ —20 ⁴⁵	6 ¹ / ₂ —8
<i>Pica pica</i>	Субарктика	18/VI—1/VII	2 ⁰⁰ —3 ⁰⁷	21 ⁴⁵ —23 ²⁰	2 ³ / ₄ —5 ¹ / ₂
	Средний Урал	25/V—15/VII	2 ⁵⁴ —3 ⁴⁰	19 ⁴⁵ —21 ⁰⁰	6—7 ¹ / ₂
<i>Turdus pilaris</i>	Субарктика	24/VI	0 ⁰⁵	20 ³⁰	4 ¹ / ₂
	Средний Урал	9/VI—15/VI	2 ³⁶ —3 ⁴⁰	19 ³⁶ —22 ⁴⁰	6—9
<i>Cyanosylvia svecica*</i>	Субарктика	22/VI—11/VII	1 ³⁸ —4 ¹²	21 ⁰⁵ —23 ⁴⁵	2—5 ¹ / ₂
<i>Pyhloscopus trochilus</i>	Там же	16/VI—26/VI	0 ⁰⁰ —3 ⁴³	22 ³⁰ —22 ⁴³	1 ¹ / ₂ —3
	Средний Урал	6/VII	3 ⁵⁰	20 ⁰⁴	7 ³ / ₄
<i>Pyhloscopus borealis</i>	Субарктика	16/VI—26/VI	0 ⁰⁰ —3 ¹¹	22 ¹⁰ —23 ¹⁰	1 ¹ / ₂ —4
<i>Motacilla alba</i>	Там же	26/VI—17/VII	23 ³⁰ —4 ⁰⁸	19 ¹⁵ —21 ²⁵	2—6 ¹ / ₂
	Средний Урал	30/V—4/VII	3 ⁰² —4 ²⁰	19 ⁰⁸ —20 ¹⁷	7—8
<i>Anthus cervinus</i>	Субарктика	12/VII	1 ⁵⁰	22 ⁴¹	3
<i>Acanthis flammea</i>	Там же	23/VI—7/VII	2 ³⁸ —4 ⁴¹	20 ²³ —21 ⁴³	6—7
<i>Pinicola enucleator</i>	Там же	17/VI	13 ⁴⁶	7 ³⁵	6
<i>Fringilla montifringilla</i>	Там же	16/VI—29/VI	0 ³⁵ —1 ³⁸	21 ⁰⁴ —21 ⁴⁷	3 ¹ / ₂ —4 ¹ / ₂
	Средний Урал	26/VI—1/VII	2 ⁴³ —3 ⁰⁴	19 ³⁷ —20 ¹³	6—7
<i>Emberiza pusilla</i>	Субарктика	16/VI—10/VII	0 ²⁴ —3 ⁵³	21 ²⁰ —21 ³⁸	3—6
<i>Cuculus canorus</i>	Там же	16/VI—3/VII	1 ⁴⁰ —3 ³⁰	21 ⁴⁰ —22 ⁵⁰	2—5 ¹ / ₂
(по кукованию)	Средний Урал	22/VI—10/VII	1 ⁵⁹ —3 ¹⁵	20 ¹⁷ —21 ⁰⁴	5—6

* Одна пара кормила птенцов всю ночь, а перерыв был на 2 ч с 11³⁷ дня.

почти весь день. В августе было два четких периода кормежки — утренний и вечерний.

Несколько отличается от средних широт ритм суточной жизни ночных птиц. Так, Армстронг (Armstrong, 1954) указывал, что ястребиная, ушастая и болотная совы, мохноногий сыч в условиях непрерывной освещенности охотятся круглые сутки, белая сова — утром и вечером. С. М. Успенский (1963в) отмечал, что белая сова довольно безразлично относится к интенсивности освещения, но охотится обычно ночью. Мы на Полярном Урале и в низовьях р. Оби иногда встречали ястребиных сов днем, а болотные совы охотились исключительно ночью, причем вылетали при ясной погоде почти в одно время.

Для морских птиц было отмечено (Белопольский, 1957а; Успенский, 1963в) нарушение связи суточного режима с интенсивностью освещения и приуроченность его к периодичности отливов и приливов.

Влияние слабой освещенности во время полярной ночи затронуто только исследованиями Г. А. Новикова, о которых говорилось выше. Несмотря на то, что подавляющее большинство птиц улетает или откочевывает на это время из Субарктики, она не остается безжизненной. В южных ее районах в большом числе зимуют белые и тундряные куропатки, держатся кречеты и белые совы, встречаются вороны, редкие стайки чечеток, буроголовых и черноголовых гаичек, в городах и поселках — воробьи и сороки. Мы на Полярном Урале часто находили следы зимнего пребывания трехпалых дятлов. Есть сведения о залетах ястреба-тетеревятника (Спангенберг, 1960) и большого пестрого дятла из лесной зоны.

Таким образом, можно сказать, что у дневных птиц Субарктики в условиях круглосуточного летнего освещения сохраняется суточный ритм жизни, свойственный и птицам более южных широт, где наблюдается правильное чередование дня и ночи. Но в Субарктике период покоя, приходящийся на начало ночи, сокращается. Длительность его, видимо, определяется временем, необходимым для отдыха и, возможно, в некоторых случаях расходом энергетических запасов при ночном понижении температуры. Круглосуточное освещение создает возможность для изменения суточной ритмики жизнедеятельности, но они, как правило, не реализуются. Отклонения от этого являются немногочисленными исключениями, наблюдающимися как у субарктических, так и у проникающих в Субарктику видов.

Ночные птицы также сохраняют «обратный» суточный ритм, но дневной покой у них не является полным. Может быть, у них имеются отличия в реагировании на интенсивность освещения, то есть сдвиг пороговых величин. В связи с этим интересно отметить, что наша аспирантка В. А. Тарчевская нашла изменения в строении глаза шилохвосты, имеющей более северное распространение по сравнению с другими, так называемыми речными утками. Глаза речных уток по особенностям строения приспособлены к ночному видению, а у шилохвосты они более «диафрагмированы» и пропускают на сетчатку меньше световых лучей.

РАЗМНОЖЕНИЕ ПТИЦ

Приспособлениями птиц к специфическим условиям Субарктики обычно считают: 1) гнездование на земле или около земли; 2) поздний и короткий сезон размножения; 3) периодические негнездования при неблагоприятных условиях; 4) большую плодовитость по сравнению с более южными широтами; 5) ускоренное развитие птенцов и укороченный гнездовой период отдельных пар.

Говоря об особенностях размножения птиц в Субарктике, следует иметь в виду, что изучена она недостаточно и неравномерно. Если размножение отдельных видов и групп исследовано довольно полно, то для основной массы птиц имеются только отрывочные, неполные сведения, и есть виды, размножение которых почти неизвестно. Лучшее всего оно изучено у морских птиц, в частности, чистиковых, чаек и обыкновенной гаги, в чем основная заслуга принадлежит заповедникам «Семь островов» и Канда拉克шскому. В наиболее полном виде оно проанализировано Л. О. Белопольским (1954, 1957а). Подобного анализа для сухопутных (в широком понимании) птиц не проводилось, хотя первые шаги в этом направлении делали А. А. Кищинский (1959, 1960), Ирвинг (Irving, 1960а), С. М. Успенский (1963в).

В связи с этим общие положения об особенностях размножения нельзя считать бесспорными и одинаково проявляющимися у всех или большей части птиц. Поэтому ряд исследователей (Southern, 1955; Wagner, Tschanz, Küng, 1957; Wagner, 1957, 1960; Irving, 1960а, и др.) высказывали сомнения в справедливости некоторых из них.

Размножение является одним из основных проявлений жизнедеятельности, многие птицы появляются в Субарктике только на время выведения и воспитания птенцов и поэтому требуется всестороннее рассмотрение этого процесса.

МЕСТА ГНЕЗДОВАНИЯ

Раньше уже говорилось об особенностях распределения птиц на местности в гнездовое время, которые показывают степень зависимости от мезо- и микроклиматических условий.

Роль микроклиматических условий в большинстве случаев не вызывает сомнений. Воздействие их на особенности гнездования птиц Кольского п-ова было рассмотрено Г. А. Новиковым (1944). Большинство гнездившихся на земле воробьиных птиц и куликов, гнезда которых были найдены нами на Южном Ямале, устраивало их в укрытых от ветра местах — углублениях почвы или густых зарослях карликовой березы. Если гнезда располагались сбоку кочки, то обычно на стороне, противоположной направлению господствующих ветров. Утки гнездились либо в зарослях кустарников, либо между высокими кочками. Здесь, конечно, играли роль не только микроклиматические условия, но и необходимость укрыть гнезда от хищников. Не наблюдалось стремления гнездиться в более благоприятных (на наш взгляд) микроклиматических условиях у гагар, чаек, орлана-белохво-

ста. То же, по данным ряда исследователей (Sutton, Parmelee, 1956; Uspen-ski, Priklonski, 1961), можно отметить для белой совы.

А. А. Кишинский (1959, 1960) утверждал, что в Субарктике птицы гнез-дятся на земле и около земли в связи с лучшими микроклиматическими ус-ловиями. Это нам кажется чрезмерно упрощенным и не совсем верным. Прежде всего, по нахождению здесь большей части гнезд нельзя причиной всего считать микроклиматические условия. Надо иметь в виду, что основу фауны Субарктики составляют наземные и кустарниковые виды, для кото-рых характерно гнездование на земле или близ нее. Далее, при выборе места для гнезда имеют значение защитные условия в широком понимании, то есть и места, где насиживающая птица меньше тревожится, и укрытие от хищников. Мы проанализировали выбор места для гнездования дроздами, рябинниками и белобровым, на Полярном Урале (Данилов, Тарчевская, 1962), и оказалось, что они заметно не отличаются от Среднего Урала и опре-деляются в первую очередь защитными условиями.

В целом можно отметить, что для Субарктики характерна большая чем в средних широтах, зависимость от микроклиматических условий (главным образом, ветра) при выборе места для гнезда.

ГНЕЗДА И СТРОИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

В приспособлении к относительно низким температурам может иметь значение, наряду с выбором более благоприятных в микроклиматическом отношении мест гнездования, и улучшение теплоизоляционных свойств гнезд. Установлено (Данилов, Тарчевская, 1962), что гнезда дроздов, ря-бинников и белобровиков, на Полярном Урале имели более толстые стенки и глубокий лоток, чем на Среднем Урале. Увеличение глубины лотка в гнездах архангельских серых ворон отмечала А. П. Чмутова (1958).

В табл. 3 приведены размеры гнезд некоторых широко распространен-ных птиц (данные для Субарктики и Среднего Урала наши, для других рай-онов взяты из книги «Птицы Советского Союза», 1952—1954). Из нее вид-но, что более глубокий лоток имели, кроме рябинника и белобровика, бе-лая и желтая трясогузки, несколько более крупное гнездо варакушка. Да-лее, глубина лотка в гнездах овсянки-крошки и лугового конька была такой же, как у более крупных тростниковой овсянки и краснозобого конь-ка. У остальных заметных различий не установлено.

В качестве примера улучшения теплоизоляции гнезд часто указывается на использование некоторыми воробьиными птицами для выстилки лотка перьев и волос. По нашим наблюдениям, обычно использовали перья белых куропаток, чечетки, пеночки-веснички, пуночки, лапландские подорожники и некоторые пары белых трясогузок. По сведениям разных авторов, ими выстилают гнезда еще краснозобый конек, смитов подорожник, саванная овсянка. Оленью шерсть мы находим в гнездах белой и желтоголовой тря-согузок, заячью в гнездах белых трясогузок и вьюрков. Следует огово-риться, что многие вьюрковые птицы и в более южных широтах выстилают лоток перьями и шерстью, так что для представителей этого семейства они являются «привычным» строительным материалом, и речь может идти толь-ко о степени их использования. Для семейства овсянок употребление перьев не характерно, хотя в виде исключения они и используются, причем американскими овсянками чаще, чем овсянками Старого Света. Интересно отметить, что субарктические лапландский подорожник и смитов подорож-ник выстилают гнезда перьями, а южный *Calcarius ornatus* использует для этого только растительные волокна. Трясогузки обычно в большей или меньшей мере употребляют при постройке гнезд волосы, а белая трясогуз-ка — и перья. Для коньков не характерно выстилание лотка перьями и

Размеры гнезд некоторых птиц

Таблица 3

Вид	Район	n	Диаметр гнезда × диаметр лотка × глубина лотка × высота гнезда, см
<i>Anas acuta</i>	Субарктика	3	19—21×18—19×8—10
	Средняя полоса СССР		22×19—20×9—11
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Субарктика	8	8,5—13×4,8—9×4—6,2×6—8
			(M=10,1×6,5×5×7)
	Средняя полоса СССР		10—18×4—7,5×3—6
<i>Turdus pilaris</i>	Субарктика	29	11—20×8—13×6—13×8—13
			(M=17,6×10,9×9,1×13,5)
	Средний Урал	30	10,5—17,5×8,5—12,5×6—8×8—14,5
			(M=13,1×10,7×7,0×11,2)
<i>Turdus iliacus</i>	Субарктика	20	10—20×8—12×4,5—12×8—16
			(M=15,3×10,4×7,0×11,3)
	Средний Урал	4	11,5—18,5×9,5—10,5×4,5—7×8—10,5
			(M=13,8×9,9×6,1×9,5)
<i>Motacilla alba</i>	Субарктика	8	7—15,3×6—9×3,8—4,8×8
	Украина		10—14×5,5—7,8×2,5—5,5×6,5—8
<i>Motacilla fla</i>	Субарктика	4	8—10×6,3—7,5×3,5—4,8
	Украина		11×6,5×2,5
<i>Motacilla citreola</i>	Субарктика	3	8,5—13×6—7×4—5×5
	Ю. Зауралье		11—12×6,5—8×4×8
<i>Anthus pratensis</i>	Субарктика	8	7—10,5×3—7,5×3,3—7,5
<i>Anthus cervinus</i>	Там же	3	7,5—11×4,8—6×3,5—6,7×5—6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Там же	4	6,3—10×3,5—6,8×2,5—3×6,3—10
	Средняя полоса СССР		8,5—14,5×4,3—6,8×2,5—7×4,8—12,5
<i>Emberiza pusilla</i>	Субарктика	10	6—10,3×4—7×3,4—5,1×4—5,5
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Там же	4	7—9,5×5,7—8×3,2—4
	Средняя полоса СССР		13,5—14×7×4,7—5,2

краснозобый конек представляет в этом отношении исключение, причем это отмечено только на севере Субарктики и в Арктике (Бируля, 1907), а в южной Субарктике мы этого не наблюдали. Все же большинство воробьи-ных птиц в Субарктике используют привычные для них строительные ма-териалы, и небольшие отличия от более южных широт обусловлены разли-чиями в их наборе в отдельных местах.

А. А. Кишинский (1959) считал, что гнезда, которые устраиваются пти-цами выше, имеют лучшие теплоизоляционные свойства. Следует заметить, что сравнивать при этом разные виды птиц будет неправильно, так как их реакция на действие температуры может сильно различаться. Мы провери-ли это предположение, правда, на небольшом материале — на примере дроздов, рябинников, белобровиков и чечеток. Размеры (диаметр гнезда × диаметр лотка × глубина лотка × высота гнезда) 14 гнезд рябинников, расположенных на высоте более 1 м, в среднем составляли 17,1×11,1×9,7××12,8, четырех гнезд ниже 1 м — 13,8×9,3×7,9×10,4 см. Гнезда трех пар белобровиков, располагающиеся выше 1 м от земли, имели средние размеры 14,3×9,3×7,4×11,1, девяти гнезд ниже 1 м — 14,2×9,7×7,6××10,4 см. То же самое у чечеток: у двух гнезд, расположенных выше 1 м, — 8,0×4,3×3,5×5,8, восьми гнезд на высоте до 1 м — 7,1×4,4×3,3×5,6 см. В этих трех случаях гнездившиеся выше рябинники строили гнезда с более толстыми стенками и глубоким лотком, чечетки — с утолщенными стен-ками, а у белобровиков устроенные близ земли и на земле гнезда не отли-чались от расположенных высоко.

Таким образом, у некоторых субарктических воробьиных птиц увели-чение размеров гнезд и использование в качестве строительного материала перьев и шерсти приводят к улучшению теплоизоляционных свойств гнезд.

Причиной этого может быть стремление птиц при постройке гнезда к достижению оптимального теплового ощущения («теплового комфорта»).

Из приведенных материалов видно, что это явление не распространено широко и наблюдается как у настоящих субарктов, так и у проникающих в Субарктику из бореальной зоны видов. Очевидно, «утепление» гнезд не влияет на выведение потомства, так как температурные условия, в которых развиваются зародыши в яйце и вылупившиеся птенцы, могут регулироваться поведением родителей, что будет рассмотрено подробнее несколько позднее. Далее, наряду с видами, у которых наблюдается улучшение теплоизоляционных свойств гнезд, в Субарктике обитает много птиц, строящих несовершенные гнезда (например, чайки, кулики, гагары, белая и тундрная куропатки) или не имеющих их и утративших инстинкт гнездостроения. К последним Л. О. Белопольский (1957а) причислял большинство чистиковых, глупыша, полярную крачку и короткохвостого поморника.

СЕЗОННОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Первичным фактором сезонности размножения является совпадение времени выведения птенцов с массовым появлением корма (Baker, 1938; Лэк, 1957). Вторичным фактором является длина светового дня, вызываю-

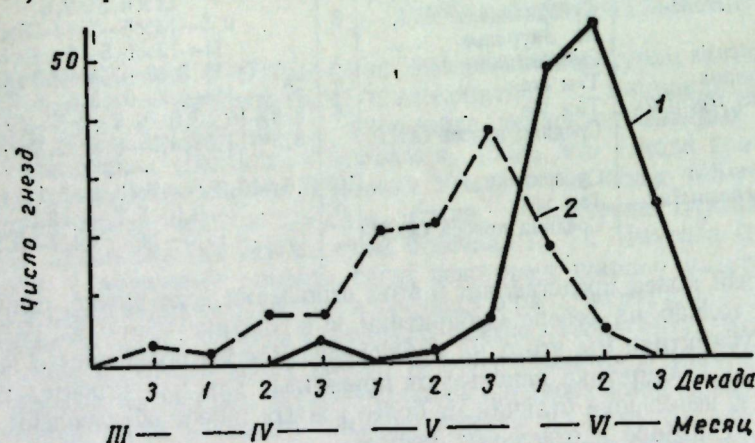


Рис. 16. Время начала откладки яиц.
1 — на Ямале; 2 — на Среднем Урале.

щая развитие гонад и приводящая их в состояние готовности к гнездованию. Непосредственное же начало гнездования определяется физиологической готовностью птиц и готовностью гнездовых биотопов.

Начало размножения птиц Субарктики приходится на разное время и растянуто примерно на два месяца (рис. 16). Вместе с тем, сравнение с аналогичными данными для наиболее обычных птиц Среднего Урала показывает сокращение в Субарктике длительности этого периода почти на месяц и отодвигание пика на более позднее время: на Среднем Урале основная масса видов начинает кладку в мае, в Субарктике — в июне.

Рассматривая птиц Субарктики по срокам начала гнездования, можно их разделить на две группы: 1) начинающих откладывать яйца ранее наступления весны; 2) начинающих гнездиться с освобождением части поверхности снега. Наиболее рано, в конце апреля — начале мая, приступают к кладке кречеты, белохвостые и белоголовые орланы, вороны. В середине мая, еще в зимних условиях, начинает гнездиться белая сова. Эти виды питаются белыми куропатками, зайцами-беляками, а ворон обеспечен кормом благодаря хорошо выраженной в зимнее время синантропности.

Столь же раннее гнездование у морских арктических птиц характерно для глупыша и бургомистра. Таким образом, около половины видов этой группы составляют автохтоны Арктики и Субарктики и около половины — широко распространенные виды, гнездящиеся рано и в более южных широтах.

С наступлением весенних условий начинают гнездиться гуси и тундрная лебедь, отличающиеся стабильностью этих сроков и начинающие в некоторые годы кладку в почти зимней обстановке (Птушенко, 1952). Так же рано, но несколько позднее гусей, приступают к гнездованию сапсан и мохноногий канюк (Дунаева, Кучерку, 1941; Осмоловская, 1948; Cade 1959; наши наблюдения). Эти птицы занимают промежуточное положение между первой группой и видами, начало кладки у которых приурочено к освобождению значительной части территории от снега. Поздно, с наступлением летних условий, начинают гнездиться некоторые нырковые утки (синьга, турпан, морянка) и некоторые специализированные в питании воробьиные птицы (каменка, желтая и желтоголовая трясогузки, камышевка-барсучок, пеночка-теньковка и таловка).

При рассмотрении особенностей размножения отдельных широко распространенных видов наблюдается та же общезвестная закономерность, то есть сдвиг начала кладки на более позднее время и сокращение ее продолжительности (табл. 4). У большинства птиц, материалы о которых при-

Таблица 4
Сроки откладывания яиц в Субарктике (на Полярном Урале и Южном Ямале) и на Среднем Урале

Вид	Район	Количество гнезд, в которых началась кладка (по декадам)									
		Апрель		Май		Июнь		Июль			
		3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	
<i>Anas acula</i>	Субарктика	—	—	4	7	13	6	3	—	—	
	Средний Урал	—	1	2	1	—	—	—	—	—	
<i>Anas crecca</i>	Субарктика	—	—	—	—	1	11	4	1	—	
	Средний Урал	—	4	8	1	1	—	—	—	—	
<i>Corvus corone</i>	Субарктика	—	—	—	7	1	—	—	—	—	
	Средний Урал	15	23	7	5	7	1	—	—	—	
<i>Saxicola torquata</i>	Субарктика	—	—	—	—	2	1	1	—	—	
	Средний Урал	—	—	—	2	8	2	2	—	—	
<i>Oenanthe oenanthe</i>	Субарктика	—	—	—	—	—	2	2	—	—	
	Средний Урал	—	4	4	7	2	1	—	—	—	
<i>Turdus iliacus</i>	Субарктика	—	—	—	—	14	32	—	—	—	
	Средний Урал	—	—	2	3	6	3	1	2	—	
<i>Turdus pilaris</i>	Субарктика	—	—	—	—	35	28	3	—	—	
	Средний Урал	3	26	20	13	12	1	1	—	—	
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Субарктика	—	—	—	—	6	13	6	—	—	
	Средний Урал	—	—	2	2	4	1	—	—	—	
<i>Motacilla alba</i>	Субарктика	—	—	—	—	2	12	9	—	—	
	Средний Урал	—	3	16	10	7	4	2	—	—	
<i>Motacilla flava</i>	Субарктика	—	—	—	—	—	10	3	—	—	
	Средний Урал	—	—	1	6	3	1	—	—	—	
<i>Fringilla montifringilla</i>	Субарктика	—	—	—	—	1	6	3	—	—	
	Средний Урал	—	1	2	3	5	—	—	—	—	
<i>Acanthis flammea</i>	Субарктика	—	—	—	—	1	14	7	3	3	
<i>Emberiza pusilla</i>	Там же	—	—	—	—	—	19	4	2	—	
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Там же	—	—	—	—	1	2	3	—	—	
	Средний Урал	—	—	1	2	4	1	1	—	—	

ведены, запаздывание составляло около 20—30 дней, у свиязи и дубровника — около 20 дней, желтоголовой трясогузки — около 10. Запаздывание турухтана на юге Ямала по сравнению с Данией (Andersen, Sogaard 1944) было около 40 дней; турпана по сравнению с Южной Финляндией

(Koskimies, Routamo, 1953) — около 30, рогатого жаворонка по сравнению с Монголией (Кучерук, 1962) — на 70—80, лугового конька на Ямале и в Шведской Лапландии по сравнению с Англией (Davies, 1958) — на 70 дней. Наблюдается отодвигание сроков гнездования и при переходе от Субарктики к Арктике, которое, по Л. О. Белополюскому (1957а, б), в районе Баренцева моря было для бургомистра примерно 30 дней, моевки — 40, толстоклювой кайры и чистика — 45, обыкновенной гаги — два месяца.

Из приведенных данных видно, что у разных видов запаздывание размножения проявляется неодинаково, поэтому правило Гопкинса об отодвигании начала гнездования на 3—4 дня на каждый градус широты по мере продвижения на север имеет частный и ограниченный характер.

Вместе с тем, следует подчеркнуть, что, несмотря на отодвигание в Субарктике сроков гнездования на более позднее время, они приходятся там на более раннюю, чем в средних широтах, фазу весны (рис. 17), что объясняется не только температурными условиями, но и всей ландшафтно-экологической обстановкой.

Достаточно указать, что широко распространенные птицы начинают на Среднем Урале кладку после исчезновения снежного покрова, часть — с появлением зеленой травяной растительности и листьев на деревьях, а в Субарктике — в условиях, при которых начинают кладку, некоторые из них еще даже не прилетают на места гнездовий в средних широтах. Причиной этого, в первую очередь, является стимулирующее воздействие круглосуточной освещенности на развитие гонад, что вызывает и сокращение предгнездового периода; на это обращали внимание Л. О. Белополюский (1957а) и В. Ф. Ларионов (1959).

На Полярном Урале и Южном Ямале мы отмечали сокращение предгнездового периода у всех широко распространенных видов, кроме дубровника (рис. 18). По данным Ирвинга (Irving, 1960а), в горных тундрах южной части Аляски этот период составляет от 4 дней у шилохвосты и полярной крачки до 34 — у пуночки, а в среднем течении р. Юкона от 9 дней — у чечетки до 31 — у американской морской чернети. В первом районе по 25 видам он в среднем был 14 дней, во втором по 27 видам — 17 дней. Предгнездовой период кулика-желтоножки уменьшился с 21 дня — в первом до 13 — во втором, американского дрозда — с 17 по 12 дней. На севере Баренцева моря Л. О. Белополюский (1957а) отмечал сокращение времени между прилетом и началом гнездования у морских птиц. Так, у короткоклювой кайры на Мурмане оно равнялось 80 дням, на Новой Земле — 45, у моевки — 70 и 45 и т. д.

При рассмотрении начального периода размножения птиц в Субарктике следует учитывать, что в это время довольно часто наблюдаются отклонения температуры и других показателей погоды от средних величин, причем размах этих отклонений не меньше, чем в более южных районах, например, на Среднем Урале.

В период наших наблюдений на Полярном Урале и в низовьях р. Оби особенно сильно отличался по своим условиям июнь 1961 г., когда холода держались до начала второй половины месяца. Влияние исключительной весны этого года на жизнь птиц в Арктике было специально рассмотрено В. В. Леоновичем и С. М. Успенским (1965), которые отме-

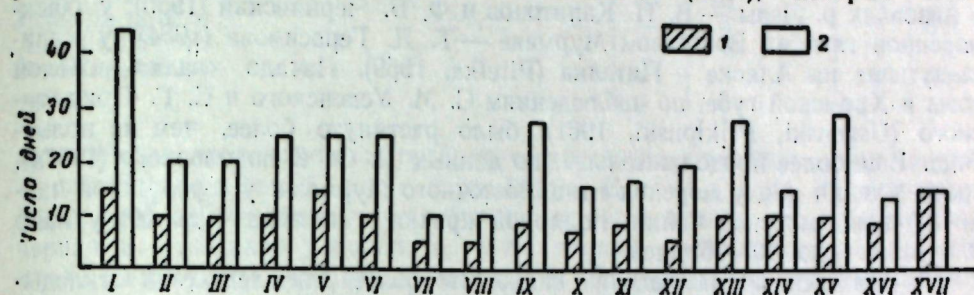


Рис. 18. Длительность предгнездового периода.

1 — на юге Ямала; 2 — на Среднем Урале. I — *Gavia arctica*; II — *Anas acuta*; III — *A. penelope*; IV — *A. crecca*; V — *Aythya fuligula*; VI — *Larus canus*; VII — *Saxicola torquata*; VIII — *Oenanthe oenanthe*; IX — *Turdus iliacus*; X — *T. pilaris*; XI — *Cyanosylvia svecica*; XII — *Phylloscopus trochilus*; XIII — *Motacilla alba*; XIV — *M. flava*; XV — *M. citreola*; XVI — *Fringilla montifringilla*; XVII — *Emberiza aureola*.

тили запаздывание начала гнездования на Таймыре и Среднем Ямале гуменников, сапсанов, белых куропаток, шилохвостей, бурокрылых ржанок, белых трясогузок, варакушек. Оно составляло от 7—12 дней у воробьиных, до 15 и более дней — у гуменника и белолобой казарки. С другой стороны, многие эварты (краснозобая казарка, лапландские подорожники, краснозобые коньки, чернозобики, белохвостые песочники, галстучники, турухтаны, плавунчики) приступили к кладке в обычные для них сроки.

По нашим пятилетним наблюдениям, включающим и 1961 г., на юге Ямала различия в сроках начала гнездования были меньше, чем у тех же видов и других птиц Среднего Урала. Они составили для первого района 7 дней у лугового конька, краснозобого конька и рябинника, 8 дней — у варакушки и дрозда-белобровика, 9 дней — у чечетки, овсянки-крошки, белой трясогузки и мохноногого канюка. По многолетним данным, для окрестностей г. Свердловска различия в сроках начала гнездования по годам равнялась 10 дням у чечевички, зяблика и садовой славки, 11 — у черноголовой галочки, 12 — у дрозда-белобровика, 14 — у лесного конька, 15 — у большой синицы, белой трясогузки, рябинника, 16 — у певчего дрозда, 18 — у скворца.

Большее постоянство сроков размножения и, следовательно, меньшая зависимость от конкретных условий на местах гнездования могут быть вызваны, с одной стороны, большей автономностью физиологического ритма, меньшей зависимостью его от внешних воздействий, и, с другой стороны, особенностями развития гонад, определяемыми стимулирующим воздействием круглосуточного освещения. Очевидно, для распространенных в Субарктике птиц характерны оба эти механизма, что косвенно подтверждается длительностью периода яйцекладки.

Сокращение общей продолжительности сезона кладки в Субарктике проявляется далеко не одинаково и не у всех видов. Длительность его до

15—20 дней наблюдалась на Южном Ямале у свиязи, хохлатого нырка, вороны, желтой и желтоголовой трясогузки, лугового конька, каменки, черноголового чекана, рябинника, белобровика, юрка, тростниковой овсянки, фифи, мородунки. Более длительным, растянутым до 25—30 дней, он был у чирка-свистунка, краснозобого конька, пеночки-веснички, овсянки-крошки и лапландского подорожника. Еще более продолжителен он, до полутора месяцев и более, у чечетки и шилохвосты. Значительную растянутость сроков яйцекладки у галстучников, белохвостых песочников, лапландских подорожников и чечеток на востоке Большеземельской тундры отмечал Н. А. Гладков (1962); у чечеток, краснозобых коньков и пуночек в низовьях р. Лены — В. И. Капитонов и Ф. Б. Чернявский (1960); у обыкновенной гаги на Восточном Мурмане — Т. Д. Герасимова (1954); у кулика-дутьша на Аляске — Пителка (Pitelka, 1959). Начало кладки у белой совы в Хромской губе, по наблюдениям С. М. Успенского и С. Г. Приклонского (Uspenski, Priklonski, 1961), было растянуто более, чем на полмесяца. Еще более продолжительны, по данным Л. О. Белопольского (1957а), сроки кладки яиц у морских птиц Восточного Мурмана: у серебристой чайки 37 дней, морской чайки, полярной крачки и чистика — до 40, у кайр и тупика — до 50—55 дней.

Из приведенных наблюдений видно, что более длителен сезон откладки яиц преимущественно у арктических и субарктических птиц, связанных с этой территорией своим происхождением. В данном случае нас интересуют не причины растянутости сезона откладывания яиц, а длительность функционирования гонад и способности к размножению. В результате можно сказать, что субаркты и освоившие Субарктику широко распространенные виды, такие как, например шилохвость, отличаются от большой группы птиц, только проникающих в ее южные районы: более длительное функционирование гонад (точнее, пока речь идет только о длительности сезона размножения) позволяет им возобновить кладку при потере гнезда.

Вопрос о повторных кладках и нескольких выводках в Субарктике недостаточно ясен, и наблюдений подобного рода очень мало. Двукратное выведение птенцов не доказано, но оно предполагается у чечетки (Портенко, 1939; Владимирская, 1948; Reironen, 1957, 1962) и пуночки (Успенский, 1963в). Таким образом, для Субарктики характерно однократное выведение птенцов, и если имеются отдельные исключения, они не меняют общей картины, хотя возможны только у субарктических видов.

Повторные кладки при гибели яиц достоверно установлены у ряда морских субарктических птиц (Слепцов, 1948; Кафтановский, 1951; Герасимова, 1954; Белопольский, 1957а), причем у толстоклювой и тонкоклювой кайр удавалось получить по 2—4 кладки (М. М. Слепцов предполагал, что можно вызвать кладки 6—7 раз). По Ю. М. Кафтановскому, первые и вторые кладки были у всех пар, а третьи только у 62%; М. М. Слепцов повторные кладки наблюдал у 64% тонкоклювых и 45% толстоклювых кайр.

По нашим наблюдениям, на Полярном Урале и Южном Ямале повторные попытки гнездиться после гибели первой кладки бывают у шилохвосты, чирка-свистунка, чечетки, варакушки, овсянки-крошки. Косвенным подтверждением этого мы считаем, хотя признаем, что это может зависеть и от других причин, уменьшение числа яиц в поздних кладках (табл. 5). К приведенным данным можно добавить, что количество яиц в июльских кладках у овсянки-крошки было меньше, а у чечеток не отличалось от июньских. Было установлено, что хрустаны, фифи, мородунки, рябинники, белобровики, белые, желтые и желтоголовые трясогузки, юрки не пытались гнездиться повторно.

Кроме этих двух групп, различающихся длительностью сезона размножения и особенностями его протекания, имеется третья, в которую входят

Таблица 5
Средняя величина кладки в разное время сезона гнездования

Вид	Май		Июнь			
	16—31 мая		1—15 июня		16—30 июня	
	n	M	n	M	n	M
<i>Anas acuta</i>	10	9,0	10	8,0	—	—
<i>Cyanosylvia svecica</i>	—	—	10	5,6	4	5,0
<i>Turdus pilaris</i>	—	—	50	5,4	8	5,4
<i>Turdus iliacus</i>	—	—	21	5,3	6	5,4
<i>Molacilla alba</i>	—	—	7	5,4	10	5,3
<i>Acanthis flammea</i>	—	—	6	5,0	11	5,0
<i>Emberiza pusilla</i>	—	—	3	5,3	9	5,5

автохтонные арктические и субарктические виды, имеющие укороченный и синхронизированный сезон гнездования. В нее входят гусеобразные (тундряной лебедь, белый гусь, белолобый гусь, пискулька, краснозобая, черная и белощекая казарки, а также широко распространенный гуменник) с длительным периодом насиживания и развития птенцов и некоторые поздно гнездящиеся кулики. В частности, сюда, по нашим наблюдениям, относятся хрустаны, у которых на Полярном Урале различия в сроках кладки составляли менее недели. Об одновременности кладки свидетельствуют следующие наблюдения (MacInnes, 1962): в популяции белого гуся западного побережья Гудзонова залива время от появления первого яйца до вылупления последнего птенца всего 38—40 дней, канадского гуся — 39 дней. У птиц этой группы не бывает повторных кладок (для белых гусей о. Врангеля показано Л. А. Портенко, 1937а).

Физиологические механизмы развития гонад представляют сложное взаимодействие экзогенных стимулирующих воздействий (в основном, длительности освещения) и эндогенного, более или менее автономного, физиологического ритма. Роль экзогенных и эндогенных факторов у разных птиц может быть различна (Landsborough, 1950). Об отсутствии ясности в этом вопросе можно судить по тому, что такие крупные специалисты, как Маршалл (Marshall, 1959, 1962) и Фарнер (Farner, 1959), по-разному подходят к нему: первый считает, что при переходе от тропиков к более северным широтам эндогенный ритм гонадотропной деятельности гипофиза превалирует над внешними световыми воздействиями, а второй избегает говорить о внутреннем ритме и рассматривает только световую регуляцию, оговариваясь при этом, что речь идет о птицах, зимующих в северном полушарии с выраженными сезонными изменениями освещенности, то есть во внетропических районах. Все это касается, в первую очередь, начальной стадии развития гонад — акселерации, по Маршаллу, в то время как кульминация больше зависит от внешних условий и определяется ими (Светозаров и Штрайх; 1941; Поликарпова, 1941; Marshall, 1959, и др.).

Пролить свет на особенности функционирования гонад птиц в Субарктике могли бы сведения об их сезонных изменениях, но, к сожалению, таких наблюдений почти нет. Только Л. О. Белопольский (1957а) проследил изменения половых желез у морских птиц Баренцова моря и О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1959) — у белой куропатки в Лапландском заповеднике. По этим сведениям, развитие семенников и яичников тонкоклювой и толстоклювой кайр, мовки Восточного Мурмана начинается в конце апреля — начале мая, достигает кульминации в конце мая — начале июня, заметно регрессирует в конце июня — начале июля. Короткохвостые поморники появляются на местах гнездовий с развитыми у самцов семенниками, а

яичники самок имеют в это время самые начальные стадии активации. Самцы серебристых чаек появлялись с начавшими развиваться семенниками, а у самок активация происходила по прилете. У всех этих видов активация гонад происходила при круглосуточном или близком к нему освещении. Можно отметить, что у новоземельских толстоклювых кайр кульминация приходится на более позднее время и, соответственно, позднее начинается угасание. Увеличение семенников белых куропаток начиналось в конце марта, достигало кульминации к концу мая, а к концу июня они уже регрессировали (инволюционировали). Л. А. Портенко (1939) отмечал начало увеличения семенников чечеток 23 марта, яичников белой куропатки — в середине марта. Сапсаны тундряного подвида, по Г. П. Дементьеву (1951б), имеют на пролете в средних частях СССР гонады в стадии покоя. Ирвинг (Irving, 1960а) отмечал, что у прилетевших на Аляску горных коньков семенники были меньше половины максимальных размеров.

По нашим наблюдениям, рогатые поганки, шилохвосты, свиязы, хохлатые чернети появляются на Среднем Урале с начавшими развиваться семенниками и яичниками на самых ранних стадиях активации. В низовьях р. Оби они прилетают с полностью развитыми семенниками и сильно увеличенными яичниками. Также с развитыми семенниками появлялись в Субарктике чирки-свистунки, длинноклювые крохали, мородунки, хрстаны, каменки, черноголовые чеканы, варакушки, рябинники, темнозобые дрозды, пеночки-веснички и таловки, камышевки-барсучки, сибирские завирушки, камышевые овсянки. Гонады золотистых ржанок, белохвостых песочников, фифи, части белобровиков и юрков еще не достигали полного развития.

Все это свидетельствует о различиях в пороговых величинах длительности освещенности, стимулирующих развитие гонад. Причем, как правило, они выше и близки к круглосуточному освещению, в основном, у субарктических и арктических птиц, а у проникающих в Субарктику видов — ниже, и появляются они с полностью созревшими семенниками. Очевидно, популяции одного вида, обитающие в разных широтах, различаются пороговыми величинами освещенности, влияющими на развитие гонад и другие функции (Farner, 1960; Дольник, 1963). В рассматриваемом случае также различаются виды, обитающие совместно, но относящиеся к разным группам по степени освоения субарктических условий. Из этого следует, что «устойчивое» освоение ими этих условий сопровождается дальнейшим повышением пороговых величин чувствительности к освещенности.

Ранее мы отмечали, что обе эти группы птиц отличаются длительностью функционирования гонад. В. Р. Дольник (1964) предложил гипотетическую модель механизма фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц. В соответствии с его схемой, отодвигание размножения и сокращение длительности функционирования гонад обусловлено изменением пороговых величин освещенности и расходом нейросекрета гипоталамуса при разной длине дня (по результатам исследований Oksche, Laws, Farner, 1958; Farner, 1959). Сходным образом ранее Миллер (Miller, 1959), Вожьен (Vaugien, 1957) и Тредгольд (Threadgold, 1958) показали, что удлинение темного времени суток тормозит наступление рефрактерного периода, а увеличение длительности освещения — ускоряет.

Эта модель удовлетворительно объясняет особенности размножения группы проникающих в Субарктику птиц и совершенно неприменима к группе субарктических видов с длительным сезоном гнездования. Очевидно, в этом случае происходят глубокие изменения в гормональной деятельности. Для объяснения явления можно предложить основывающуюся на довольно многочисленных косвенных показаниях, но не имеющую прямых доказа-

тельств гипотезу о том, что в связи с высоким порогом световой чувствительности (имеется в виду длительность освещения) уменьшается реагирование гипоталамуса на свет, и на первое место выступают иные факторы, регулирующие выделение нейросекрета, в частности, кормовые условия. Косвенных подтверждений предлагаемой гипотезы довольно много можно найти у Л. О. Белопольского (1957а). Она удовлетворительно объясняет и широко распространенные в Арктике случаи негнездования птиц, при которых часто гонады не достигают полного развития (Marshall, 1952; Barry, 1962).

Третья группа птиц, состоящая преимущественно из автохтонов Субарктики и Арктики, по особенностям сезона размножения, на первый взгляд, сходна с группой проникающих в Субарктику видов. Отличия становятся заметны в годы с значительными отклонениями весенних условий. У видов этой группы сроки гнездования почти не изменяются, в то время как у проникающих видов они сдвигаются. Далее, как наблюдал С. М. Успенский (1963в), при сильном запаздывании наступления благоприятных условий они страдают сильнее прочих птиц: уменьшается количество яиц в кладках и часть особей не гнездится. Нам кажется, что единственно возможным объяснением этому может быть более строгий и менее корректируемый внешними условиями эндогенный ритм развития гонад, приводящий к кульминации в строго определенный период. В связи с этим, интересны сведения С. М. Успенского, Р. Л. Беме и А. Г. Велижанина (1963) о том, что белые гуси иногда теряют яйца, еще не достигнув мест гнездовий. Роль света в стимуляции начальных стадий развития недостаточно ясна. Во всяком случае, есть наблюдения, что гонады части из них начинают увеличиваться на пути пролета.

В заключение можно сказать, что по особенностям протекания сезона размножения в Субарктике можно выделить три группы птиц: 1) проникающие в Субарктику виды с поздними сроками гнездования и сокращенным периодом кладки; 2) субарктические и широко распространенные виды с растянутым периодом кладки; 3) субарктические и отдельные широко распространенные виды с коротким и постоянным периодом кладки.

Механизм функционирования гонад птиц первой группы может быть объяснен известными особенностями гормональной деятельности, а в отношении двух других требуются экспериментальные исследования.

Из приведенных материалов с очевидностью вытекает, что приспособление к условиям Субарктики сопровождается значительными изменениями в гормональной деятельности, причем у автохтонных видов — более глубокими, затрагивающими не только пороговые величины реагирования, но и сам характер функционирования. Кроме изменений, затрагивающих механизмы регулирования размножения, происходят сдвиги в реакции на экологическую обстановку, при которой начинается кладка. В связи с этим очень интересно отметить, что белая («северная») фаза белого гуся отличается от голубой («южной») при совместном обитании более ранним началом гнездования при отсутствии других (величине кладки и т. д.) различий в размножении (Cooch, 1961).

Можно сделать еще один, очень важный для понимания путей формирования орнитофауны Субарктики, вывод. На основании представления о глубоких изменениях в физиологии размножения эндемиков Субарктики можно предполагать, что группа видов, требующих круглосуточного освещения для приведения гонад в состояние готовности к гнездованию, при изменении климата в сторону похолодания не могла отступить в более южные районы с меньшей продолжительностью дня. В группе видов с коротким и автономным циклом развития гонад этот процесс зависит от пороговых величин освещенности, при которых он стимулируется. Очевидно,

эти величины могут различаться, о чем свидетельствуют опыты разведения некоторых из них: белые гуси успешно размножаются в Аскании Нова, а краснозобые казарки откладывают яйца только при круглосуточном освещении.

ПЕРИОДИЧЕСКИЕ НЕГНЕЗДОВАНИЯ

Периодические негнездования птиц в Арктике и Субарктике многократно описывались отечественными и зарубежными исследователями. Они свойственны преимущественно эварктам и отмечались у водоплавающих (гагар, гусей, гаг, уток), хищников, сов, поморников, чаек и крачек.

Причиной массового негнездования хищников и сов являются «неурожай» мышевидных грызунов, в первую очередь, леммингов (Формозов, 1935; Дементьев, 1940; Marshall, 1952, и др.). Негнездование прочих обусловлено климатическими аномалиями, при которых из-за временного недостатка корма ухудшается общее физиологическое состояние птиц, и отсутствием условий для гнездования (Bertram, Lack, Wagner, 1934; Duffey, Sergeant, 1950; Marshall, 1952; Сдобников, 1959 а, д; Леонович и Успенский, 1965). При этом атрофия фолликулов начинается раньше, чем появятся эти условия (Baggy, 1962).

Кроме того, некоторое количество особей не гнездится и в годы, не отклоняющиеся от нормальных. Маршалл (Marshall, 1952), исследовавший негнездование арктических птиц, пришел к выводу, что у разных видов оно обусловлено несходными причинами: у одних — недостатком мест гнездования, у других — недостатком корма, у третьих — мест, безопасных от нападения песцов. Он показал, что атрофия семенников у них иногда начиналась до завершения цикла сперматогенеза, а у самок овогенез не завершался из-за недостаточности экстероцептивных воздействий.

В негнездовании арктических птиц прослеживается связь с особенностями функционирования гонад, которые были освещены в предыдущем разделе.

ПЛОДОВИТОСТЬ

Гессе (Hesse, 1922) сформулировал правило об увеличении размеров кладки у северных популяций птиц в связи с воздействием удлиненного дня на функционирование гонад и ритм питания. Позднее Ренш (Rensch, 1936) отмечал, что северные виды откладывают, как правило, больше яиц. В последние годы зависимость плодовитости от распространения и условий обитания анализировал ряд исследователей (Meiklejohn, 1946; Moreau, 1947; Coulson, 1956; Лэк, 1957; Wagner, 1957, 1960, и др.). Интересны наблюдения Нейнцига (Neunzig, 1921) об увеличении кладок у экзотических выюрков в неволе.

На основании наблюдающегося у ряда видов увеличения количества откладываемых яиц по мере продвижения от южных широт к северным было принято, что субарктические птицы обладают повышенной плодовитостью, по сравнению с птицами умеренных широт. Между тем, Ирвинг (Irving, 1960a) совершенно справедливо указывал, что среди свойственных арктическим широтам видов многие, например, кулики, откладывают строго определенное количество яиц и не имеют локальных различий в величине кладки. К куликам можно добавить чистиковых птиц. Единственным видом, обладающим повышенной плодовитостью, является белая сова. Но у нее величина кладки определяется в первую очередь обилием основного корма — леммингов, а не освещенностью и температурными условиями. Из остальных птиц увеличение плодовитости было установлено только у беловенечной и певчей овсянок.

С. М. Успенский (1963в) считал, что для эварктов (за исключением белой совы и мохноногого канюка) характерна пониженная плодовитость, а для широко распространенных — повышенная.

Действительно, сравнение величин кладок птиц Субарктики и более южных широт показывает, что ее автохтоны не отличаются повышенной плодовитостью. Они скорее имеют тенденцию к уменьшению размеров кладки (белая, розовая, вилохвостая чайки, моевка, по сравнению с чайками, распространенными южнее). Можно говорить о пониженной плодовитости чистиковых птиц, поморников, тундрной куропатки по сравнению с более широко распространенной белой. В ряде случаев увеличение плодовитости в отдельные годы зависит от обилия корма, что отмечено для кречета (Cade, 1959), мохноногого канюка и белой совы (многими исследователями). К этим видам надо причислить гагу, у которой на восточном побережье Америки величина кладки увеличивается на севере (Paynter, 1951), а в Баренцовом море уменьшается (Герасимова, 1954; Белопольский, 1957a).

Среди широко распространенных в Арктике птиц отмечено увеличение плодовитости у сапсана (Осмоловская, 1948; Дементьев, 1951b; Bond, 1946), вороны (Чмутова, 1958), скворца (Wagner, Tschanz, Küng, 1957; Wagner, 1958), каменки (Дементьев, 1940; Wagner, 1958,) лугового конька (Coulson, 1956), упоминавшихся ранее беловенечной и певчей овсянок (Irving, 1960a). Не имеют различий дербник и орлан-белохвост (Дементьев, 1951b), белая и тундрная куропатки (Михеев, 1952; Семенов-Тянь-Шанский, 1959), пеночка-весничка и варакушка (Дунаева, Кучерук, 1941).

По нашим наблюдениям (табл. 6), статистически недостоверное увеличение числа откладываемых в Субарктике яиц было у шилохвосты и вара-

Таблица 6

Величина кладки птиц в Субарктике (Полярном Урале и низовьях р. Оби) и на Среднем Урале

Вид	Район	n	Lim	M ± m
<i>Anas acuta</i>	Субарктика	31	7—12	8,6 ± 0,3
	Казахстан (Долгушин, 1960)	35	6—10	8,2 ± 0,2
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Субарктика	14	4—6	5,4 ± 0,2
	Средний Урал	4	4—6	4,7
<i>Turdus pilaris</i>	Субарктика	59	4—7	5,4 ± 0,2
	Средний Урал	53	3—6	5,4 ± 0,2
<i>Turdus iliacus</i>	Субарктика	35	4—7	5,3 ± 0,3
	Средний Урал	21	5—6	5,3 ± 0,2
<i>Motacilla alba</i>	Субарктика	17	4—6	5,4 ± 0,3
	Средний Урал	24	3—6	5,3 ± 0,1
<i>Motacilla flava</i>	Субарктика	9	4—6	5,1 ± 0,2
	Средний Урал	8	4—7	5,7 ± 0,2

кушки, а у остальных оно не отличалось по средним величинам или даже было меньше, как например, у желтой трясогузки. Таким образом, и в группе широко распространенных птиц, заходящих в Субарктику или более или менее освоивших ее, увеличение плодовитости не является правилом, а скорее исключением, может несколько более частым, чем у эварктов.

Принято считать, что под воздействием естественного отбора формируется максимальная плодовитость, а ее реализация зависит от внешних условий и физиологического состояния птиц. В связи с этим можно сказать, что отбор в Субарктике и Арктике способствует не увеличению плодовитости, а скорее ее уменьшению. Среди эварктов повышенной плодовитостью обладают виды, зависящие в питании от немногих кормовых объек-

тов, обилие которых сильно изменяется по годам. При отсутствии высокой плодовитости они были бы не в состоянии поддерживать численность популяций на необходимом для существования вида уровне.

Пониманию причин географических изменений плодовитости может помочь рассмотрение ее изменений по годам. Наиболее известны изменения в числе откладываемых яиц у белой совы и мохноногого канюка, которые определяются обилием корма. По Л. О. Белопольскому (1957а), на Восточном Мурмане средняя величина кладки моевок была 1,53—2,33, серебряных чаек 2,34—2,8, обыкновенной гаги 3,13—4,28. У первых двух это было обусловлено кормовыми условиями, а у последней — разорением гнезд и уменьшенными повторными кладками. По В. В. Леоновичу и С. М. Успенскому (1965), в затишную весну 1961 г. на Ямале и Таймыре имели меньшее, чем обычно, количество яиц гуменники, белолобые гуси, шилохвость, белые куропатки, сапсаны, турухтаны, чернозобики, галстучники, лапландские подорожники и краснозобые коньки. В то же время подобного не наблюдалось у поздно прилетающих широко распространенных птиц.

Мы наблюдали более значительные изменения по годам у шилохвостей и варакушек (табл. 7).

Таблица 7

Средние размеры кладок в разные годы

Вид	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1962 г.	1963 г.
<i>Anas acuta</i>	—	—	—	9,1	8,2
<i>Anas penelope</i>	—	—	—	8,4	8,3
<i>Cyanosylvia svecica</i>	5,3	—	4,0	5,6	5,0
<i>Turdus pilaris</i>	5,5	5,4	5,3	—	—
<i>Turdus iliacus</i>	5,3	5,3	5,9	—	—
<i>Motacilla alba</i>	5,2	5,8	5,0	—	—
<i>Anthus pratensis</i>	6,0	6,0	5,5	—	—
<i>Acanthis flammea</i>	5,2	4,8	5,5	—	—
<i>Emberiza pusilla</i>	5,4	5,2	4,8	—	—

У остальных они были меньше, а у рябинников на Полярном Урале, несмотря на сильно отличавшиеся условия, средняя величина кладки колебалась от 5,3 до 5,5, в то время как на Среднем Урале — от 4,8 до 5,6. Вероятно, подобное уменьшение амплитуды годичных изменений имеется еще у ряда широко распространенных птиц.

Почти у всех птиц уменьшение числа яиц в кладках наблюдалось в 1961 и 1963 гг., когда весна была затяжной и холодной, что связано с затруднениями в добывании корма и ухудшением физиологического состояния птиц. Чететки, обеспеченные кормом независимо от погоды, не снижали размеров кладок.

Приведенные материалы показывают, что у субарктических видов птиц характер изменений плодовитости сходен с таковыми у млекопитающих (Шварц, 1963). Широко распространенные виды птиц отличаются от млекопитающих тем, что увеличение плодовитости наблюдается только у немногих из них. Причем то, что в их число входят виды, совсем недавно, некоторые в последние десятилетия, проникшие в Субарктику (ворона, скворец), свидетельствуют о возможности быстрых изменений. Относительно больше (4 из 18) видов с увеличенной кладкой среди широко распространенных птиц, отнесенных к группе освоивших Субарктику. По аналогии с млекопитающими (Шварц, 1963) можно предполагать, что повышенная плодовитость связана с увеличением напряженности физиологических процессов, и в дальнейшем естественный отбор действует в сторону

их снижения, то есть уменьшения плодовитости. Но с птицами подобных наблюдений не проводили.

УСЛОВИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Прежде чем рассмотреть условия эмбрионального развития, надо остановиться на географической изменчивости размеров яиц и периодичности их откладывания, так как это может иметь отношение к данному вопросу.

На севере увеличение размеров яиц было установлено у серой вороны (Чмутова, 1958; Рустамов, Мустафаев, 1958) и моевки (Coulson, 1963). Мы проверяли изменчивость размеров яиц шилохвостей, чирка-свистунка, рябинника, белобровика, белой трясогузки и пеночки-веснички. Во всех случаях субарктические популяции не имели заметных и статистически достоверных отличий от среднеуральских.

Периодичность откладывания яиц в Субарктике не отличалась от таковой в средних широтах. Все воробьиные птицы, гнезда (около 200) которых контролировали, откладывали яйца с промежутком около суток. Только в трех гнездах рябинников и одном гнезде белобровиков в 1959 и 1960 гг. было установлено по одному случаю появления яиц с промежутком в двое суток. В позднюю весну 1961 г. одно яйцо было отложено рябинником через двое суток после предыдущего и одно в другом гнезде через трое суток. Все эти случаи наблюдались во время снегопадов и были связаны с ухудшением кормовых условий.

Температурные условия развития зародышей определяются в основном поведением родителей. Ирвинг (Irving, 1960a) считает, что длительность инкубации в разных широтах не различается, так как температура яиц регулируется во время насиживания. Поэтому, полагает он, физиология развития не может дифференцироваться в пределах рас или локальных популяций как климатическое приспособление.

Питт (Pitt, 1929) показал, что суточная продолжительность насиживания зависит от температуры среды. Гартман (Haartman, 1956), перенеся гнездо мухоловки-пеструшки в термостат, экспериментально подтвердил это. Наши наблюдения (рис. 19) показывают, что в Субарктике суточная длительность насиживания у воробьиных птиц составляла обычно 22—23, а на Среднем Урале 17—21 ч в сутки, при этом на севере сокращалось число и длительность отлучек с гнезда. Надо отметить, что имелись значительные индивидуальные различия в длительности насиживания, частоте и длительности отлучек. В. Р. Дольник (1962) полагает, что продолжительность насиживания определяется температурой гнезда и яиц. Правильнее, нам кажется, говорить об общем тепловом ощущении насиживающей птицы, а не о целенаправленном действии. Наседное пятно, очевидно, является очень чувствительным к температуре, и воспринимаемые через него тепловые ощущения насиживающей самки регулируют ее поведение.

Регулированию температуры яиц способствует улучшение теплоизоляционных свойств гнезд, отмеченное нами у некоторых птиц. Равномерное обогревание яиц достигается частым их переворачиванием и изменением положения насиживающей птицы на гнезде. На примере чететки (рис. 20) была отмечена связь частоты переворачивания яиц и смены положения самки с температурой воздуха.

Непосредственные наблюдения над температурой яиц (Kendeigh, Baldwin, 1929; Банников, Денисова, 1942; Rolnik, 1943; Irving, Krog, 1956), в том числе и в Субарктике, показали, что различий между севером и более южными широтами тут нет. Так, Рольник определила, что температура нижней стороны яиц обыкновенной гаги равнялась 34—35°. Ирвинг и Круг многократными измерениями температуры в гнездах семи различных ви-

дов на Аляске нашли, что в 74% случаев она колебалась между 37 и 38°, а в остальных была 30—35°. Благодаря регулируемому поведению родителей она не изменялась при разной погоде, и развитие зародышей происходило в почти гомотермных условиях. Причем, это наблюдалось как у чечетки и лапландского подорожника, строящих совершенные гнезда, так и у перепончатопалого песочника, гнездо которого представляет простое углубление в почве.

Л. О. Белопольский (1957а,б) предполагает, что у ряда арктических птиц (к ним он причисляет некоторых чистиковых, глупыша, допускает для чаек) появился другой тип эмбрионального развития, при котором зародыш может развиваться при значительных различиях (до 38—39°) в тем-

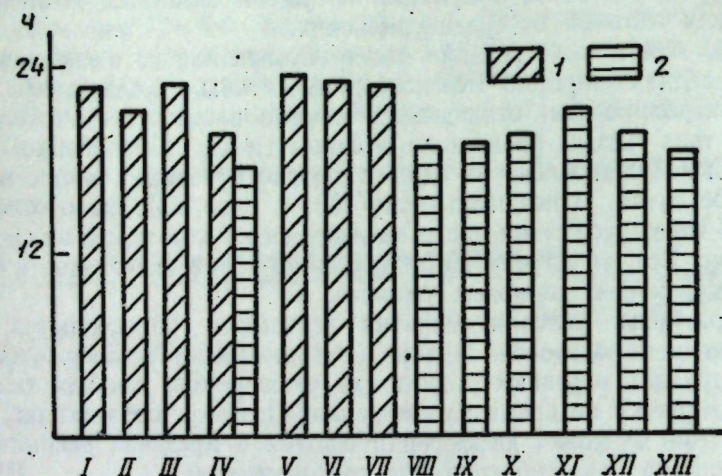


Рис. 19. Суточная продолжительность насиживания.
1 — на Южном Ямале; 2 — на Среднем Урале; I — *Turdus pilaris*; II — *T. iliacus*; III — *Cyanosylvia svecica*; IV — *Motacilla alba*; V — *Acanthis flammea*; VI — *Emberiza pusilla*; VII — *Phyloscopus trochilus*; VIII — *Anthus trivialis*; IX — *Muscicapa hypoleuca*; X — *M. striata*; XI — *Phoenicurus phoenicurus*; XII — *Sylvia borin*; XIII — *S. curruca*.

пературе верхней и нижней стороны яйца. Не оспаривая этого вывода, основанного на измерении температуры верхней и нижней поверхности яйца, мы хотим высказать ряд соображений, которые заставляют думать, что в этих случаях температурные условия развития эмбриона не могут столь сильно различаться. При этом надо иметь в виду, что названные птицы несут очень крупные яйца, имеющие в связи с этим большую теплоемкость. На ранних этапах развития зародыш отделен от нижней поверхности яйца значительным слоем белка и желтка, что уменьшает конвекцию тепла и теплоотдачу, а на более поздних стадиях он сам начинает продуцировать тепло. В связи с этим можно предполагать, что крупные яйца этих птиц являются до некоторой степени приспособлением к своеобразным условиям гнездования.

Все имеющиеся сведения о длительности эмбрионального развития (насиживания) в Субарктике показывают, что она такая же, как в более южных широтах. При определении длительности насиживания приходится считаться с тем, что разные исследователи устанавливают ее по-разному. Большинство определяет ее временем от откладывания последнего яйца до вылупления всех птенцов. Мы стремились, насколько это возможно, установить истинное время инкубации. На Среднем Урале почти все воробьиные птицы, за редкими исключениями, приступали к насиживанию с появлением последнего яйца. Поскольку вылупление птенцов в большинстве гнезд происходило не одновременно, а растягивалось на один — трое

суток, то мы определяли длительность насиживания по отдельным яйцам — от откладывания последнего яйца до вылупления каждого птенца. Это тоже не освобождает от ошибки, но уменьшает ее.

Наблюдения на Полярном Урале и юге Ямала показали, что во всех контролируемых гнездах варакушки, белой, желтой и желтоголовой трясогузок, тростниковой овсянки, овсянки-крошки, юрка и пеночки-всерьезки насиживание начиналось с последнего яйца. Большая часть рябин-

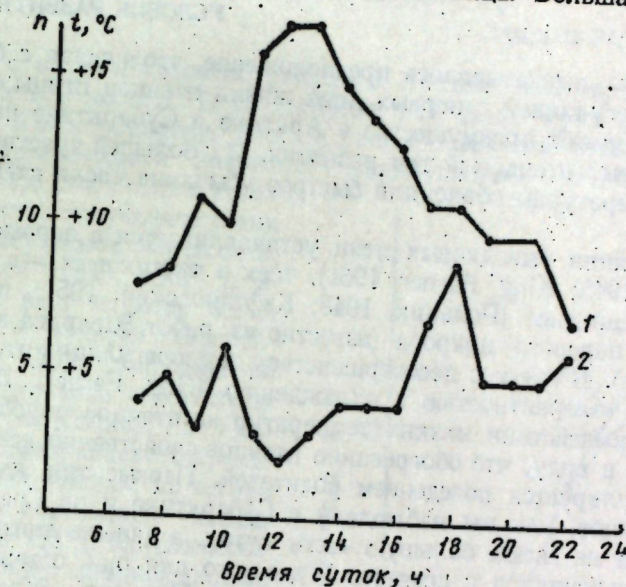


Рис. 20. Зависимость частоты переворачивания яиц и изменения положения на гнезде насиживающей самкой чечетки от температуры воздуха.
1 — температура воздуха; 2 — число переворачиваний яиц и изменений положения самкой за 1 ч.

ников и белобровиков также садилась на гнезда после окончания кладки, но у первого одна пара начала насиживать с третьего яйца (кладка состояла из семи яиц), одна с четвертого (в кладке шесть яиц) и три — с предпоследнего, у второго в четырех гнездах — с предпоследнего. В нескольких гнездах самки шилохвости начинали насиживание с предпоследнего яйца. Чаще прочих это наблюдалось у луговых коньков и чечеток (отмечено примерно в половине гнезд). Одна пара чечеток приступила к инкубации со второго яйца.

Длительность инкубационного периода

Таблица 8

Вид	Район	Количество яиц	Длительность инкубации, дни	
			Лит	М
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Полярный Урал	12	14—15	14,2
<i>Turdus pilaris</i>	Полярный Урал	143	10—14	12,0±0,1
	Средний Урал	37	12—14	13,0±0,1
<i>Turdus iliacus</i>	Полярный Урал	51	10—13	11,6±0,1
	Средний Урал	19	10—13	11,4±0,2
<i>Motacilla alba</i>	Полярный Урал	24	11—14	13,0±0,2
	Средний Урал	20	12—14	13,1±0,2
<i>Anthus pratensis</i>	Полярный Урал	17	11—14	12,2
<i>Anthus cervinus</i>	Там же	8	10—13	11,4
<i>Acanthis flammea</i>	Там же	43	10—13	11,4
<i>Emberiza pusilla</i>	Там же	9	10—12	10,9

Наши материалы (табл. 8) показывают, что у некоторых широко распространенных в Субарктике птиц сокращается срок инкубации, причем это сокращение статистически достоверно у рябинника. То же, видимо, имеет место и у некоторых арктических видов. Так, краснозобый конек имел более короткий инкубационный период, чем близкий к нему луговой, чечетка — укороченный, по сравнению с другими вьюрками.

УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ПТЕНЦОВ

Неоднократно высказывалось предположение, что в связи с более совершенной терморегуляцией с первых дней жизни птенцов птицы выводкового типа развития имеют преимущества в Арктике и Субарктике по сравнению с теми, у которых птенцовый тип развития. Их большей чувствительностью к низким температурам объясняли быстрое убывание числа птенцовых птиц на севере.

Терморегуляция выводковых птиц устанавливается в первые часы жизни (Рольник, 1948; King, Farner, 1961), чаек и чистиковых — в течение первых двух — семи дней (Рольник, 1948; Кафтамовский, 1951), птенцовых — с появлением перового покрова (известно из работ Эдвардса в 30-х годах прошлого века). В связи с несовершенством терморегуляции птенцы последних обладают толерантностью к охлаждению (King, Farner, 1961).

Говоря о воздействии низких температур на птенцов воробьиных птиц, следует иметь в виду, что обогревание птенцов свойственно всем птенцовым птицам и регулируется поведением родителей. Первые три дня после вылупления птенцов, как мы наблюдали в Субарктике и на Среднем Урале, родители сидят на гнезде большую часть суток, а дальше длительность обогрева уменьшается и с девятого — десятого дня они обычно перестают ночевать с птенцами. Например, варакушка на Полярном Урале грела пятидневных птенцов 89% суток, а десяти-одиннадцатидневных — 37%; лесной конек на Среднем Урале однедневных птенцов — 83, двухдневных — 55%; рябинник на Среднем Урале двухдневных — 61, трехдневных — 53%.

Терморегулирующее значение поведения родителей хорошо заметно при охлаждениях и наступлении ненастной погоды, когда обогревание птенцов увеличивается. Примером этому служат наблюдения над двумя гнездами пересмешки близ г. Свердловска, проведенные над десятидневными птенцами. В солнечную теплую погоду самка обогревала птенцов 37% времени суток (в основном ночью), при прохладной погоде с кратковременными дождями — 69%. В холодное время суток обогревание более длительное.

Наблюдения показывают, что в Субарктике птицы больше обогревают птенцов, чем в средних широтах. Например, двухдневных птенцов рябинники на Полярном Урале грели 85% суток, а на Среднем Урале — 61%. Чечетки при понижении температуры садились на гнезда даже накануне вылета молодых, а двенадцатидневных грели 25% времени суток.

Измерения температуры птенцов Ирвингом и Кругом (Irving, Krog, 1956) показали, что она колеблется от 30 до 42°, составляя в среднем 38°. Они пришли к выводу, что изменения температуры тела птенцов меньше изменений температуры тела взрослых птиц. Они считают постоянство тепла в гнезде общим для всех климатов правилом. В связи с этим понятно отсутствие широтных и локальных различий в развитии терморегуляции у молодых птиц (Рольник, 1948; Barth, 1951; Bartholomew, Dawson, 1952) и отсутствие специфических птенцовых приспособлений для сохранения тепла (Irving, Krog, 1956; Irving, 1960a, б; Goldsmith, Sladen, 1961). В поддержании благоприятных температурных условий у ряда птиц, занимающих промежуточное положение между типичными птенцовыми и вы-

водковыми, играет роль поведение самих птенцов, обогревающих друг друга, как это было отмечено у пингвинов (Goldsmith, Sladen, 1961) и кайр (Успенский, 1963в).

В связи с регулированием взрослыми температуры птенцов вызывает серьезные сомнения решающее значение выводковости в освоении Арктики и Субарктики. Причину малочисленности здесь воробьиных птиц следует искать в истории орнитофауны этой области.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ПТЕНЦОВ

Вопрос о росте и развитии птенцов в Арктике и Субарктике рассматривали многие орнитологи. Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941) наблюдали на Южном Ямале ускорение роста и раннее оставление гнезд белыми трясогузками, краснозобыми коньками, варакушками, овсянками-крошками, причиной чего они считали большее количество получаемой пищи при круглосуточном освещении. А. В. Михеев (1948, 1952) установил, что рост птенцов белой куропатки в тундрах европейской части СССР сокращен на месяц по сравнению с Казахстаном, Карплус (Karplus, 1952) нашел, что у американского дрозда в Субарктике молодые на четыре дня раньше оставляют гнезда, чем на севере США. По Экенсону (Oakenson, 1954), гнездовая жизнь птенцов беловенечной овсянки от 38 до 68° с. ш. сокращается на сутки. С. М. Успенский (1963а) отмечал, что чистик и толстоклювая кайра на Новой Земле оставляют карнизы и спускаются на воду при меньшем весе тела, чем на Восточном Мурмане. Но, в то же время, они не отличаются длиной крыла и развитием покровного оперения. Ирвинг и Круг (Irving, Krog, 1956) установили, что птенцовая стадия вьюрковых в арктических широтах по сравнению со средними широтами укорочена на сутки. Л. О. Белопольский (1957а) считал ускорение развития в северных широтах общим правилом для арктических птиц. Он нашел, что птенцы толстоклювой и тонкоклювой кайр, чистика, тупика, моевки, сизой чайки, полярной крачки, обыкновенной гаги на Новой Земле начинают летать на два-три дня раньше мурманских, отмечал очень короткий срок развития белой чайки. У недавно проникшего на Мурман хохлатого баклана развитие шло медленнее, чем на европейских гнездовьях. Вагнер, Чанц и Кюнг (Wagner, Tschanz, Küng, 1957) не нашли различий в росте скворца, каменки, белой трясогузки и лугового конька в Субарктике и в средних широтах. А. А. Кищинский (1959, 1960) отмечал сокращение сроков пребывания птенцов некоторых птиц в Заполярье. По имеющимся в литературе данным, более быстрым, по сравнению с родственными видами, развитием обладают тундрной лебедь и гусь-белошей.

Наши наблюдения (табл. 9) свидетельствуют об отсутствии у многих широко распространенных в Субарктике воробьиных птиц реальных раз-

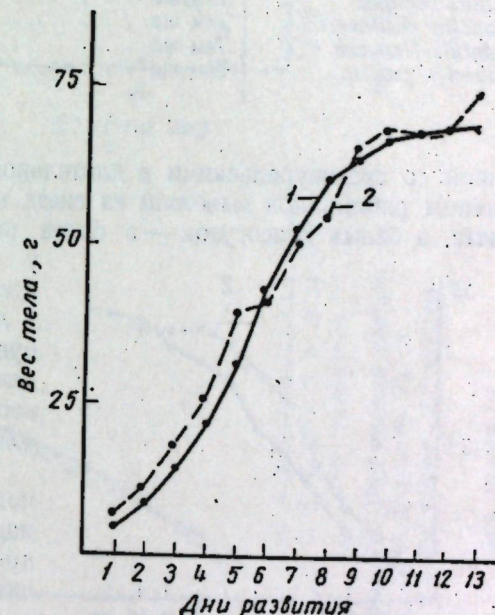


Рис. 21. Рост птенцов рябинника.
1 — на Полярном Урале; 2 — на Среднем Урале.

витием покровного оперения. Ирвинг и Круг (Irving, Krog, 1956) установили, что птенцовая стадия вьюрковых в арктических широтах по сравнению со средними широтами укорочена на сутки. Л. О. Белопольский (1957а) считал ускорение развития в северных широтах общим правилом для арктических птиц. Он нашел, что птенцы толстоклювой и тонкоклювой кайр, чистика, тупика, моевки, сизой чайки, полярной крачки, обыкновенной гаги на Новой Земле начинают летать на два-три дня раньше мурманских, отмечал очень короткий срок развития белой чайки. У недавно проникшего на Мурман хохлатого баклана развитие шло медленнее, чем на европейских гнездовьях. Вагнер, Чанц и Кюнг (Wagner, Tschanz, Küng, 1957) не нашли различий в росте скворца, каменки, белой трясогузки и лугового конька в Субарктике и в средних широтах. А. А. Кищинский (1959, 1960) отмечал сокращение сроков пребывания птенцов некоторых птиц в Заполярье. По имеющимся в литературе данным, более быстрым, по сравнению с родственными видами, развитием обладают тундрной лебедь и гусь-белошей.

Наши наблюдения (табл. 9) свидетельствуют об отсутствии у многих широко распространенных в Субарктике воробьиных птиц реальных раз-

Таблица 9

Длительность пребывания птенцов в гнезде, дни

Вид	Район	n	L _{гн}	M
<i>Turdus pilaris</i>	Полярный Урал	206	8—16	12,5±0,1
	Средний Урал	34	9—13	11,8±0,1
<i>Turdus iliacus</i>	Полярный Урал	92	9—14	11,4±0,2
	Средний Урал	35	10—13	11,0±0,1
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Полярный Урал	20	11—12	11,7
<i>Motacilla alba</i>	Там же	38	10—13	11,6±0,1
	Средний Урал	22	11—13	12,1±0,1
<i>Motacilla citreola</i>	Полярный Урал	14	10—11	11,0
<i>Anthus pratensis</i>	Там же	18	9—12	10,1
<i>Anthus cervinus</i>	Там же	9	12—13	12,4
<i>Prunella montanella</i>	Там же	11	9—10	9,5
<i>Acanthis flammea</i>	Там же	52	8—13	10,5
<i>Emberiza pusilla</i>	Там же	11	8—9	8,4

личий со среднеуральскими в длительности пребывания птенцов в гнезде. Птенцы рябинников вылетали из гнезд в Субарктике в более позднем возрасте, а белых трясогузок — в более раннем. Можно еще отметить, что

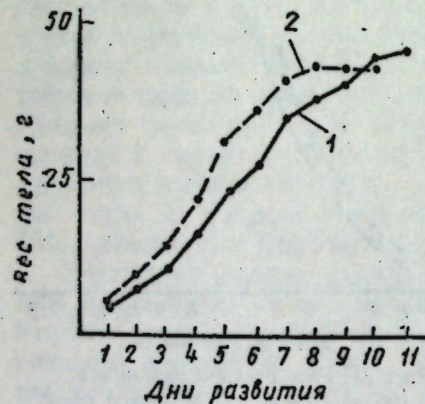


Рис. 22. Рост птенцов белобровика.
1 — на Полярном Урале; 2 — на Среднем Урале.

Анализ роста молодых от момента вылупления до оставления гнезда (рис. 21—25) показывает, что у большинства воробьиных птиц Субарктики имеются отличия от распространенных в средних широтах, выражающихся в более прямолинейном нарастании веса тела. Заметно от среднеуральских отличался рост субарктических белых трясогузок, которые увеличивались в весе значительно быстрее и при вылете были тяжелее почти на 25%. А рябинники и белобровики на Среднем Урале росли даже быстрее северных. Что касается времени открытия слуховых проходов и глаз, развития оперения, то северные и среднеуральские популяции не различались, как не было отличий и от близких видов более южного распространения.

Причиной ускорения роста Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941), Карплус (Karplus, 1952) и Армстронг (Armstrong, 1954) считали удлинение суточного периода и интенсивности кормления птенцов. С этим согласуются данные К. Н. Благодосклонова (1960), установившего, что темп роста насекомоядных птиц определяется интенсивностью питания, и в зависимости от этого сроки развития птенцов меняются на два-три дня и более. Наблю-

у субаркта — краснозобого конька птенцы оставляли гнезда позднее, чем у лугового. У чечетки и горной завирушки, по сравнению с распространенными южнее родственными видами, наблюдалось реальное укорочение гнездового периода.

Но длительность пребывания птенцов в гнезде не всегда может служить надежным критерием их роста. Например, птенцы рябинников и белобровиков из гнезд, расположенных на земле или около самой земли, разбегались на восьмой — десятый день жизни, а в устроенных высоко сидели до приобретения способности перепархивать, то есть до 12—14-го дня.

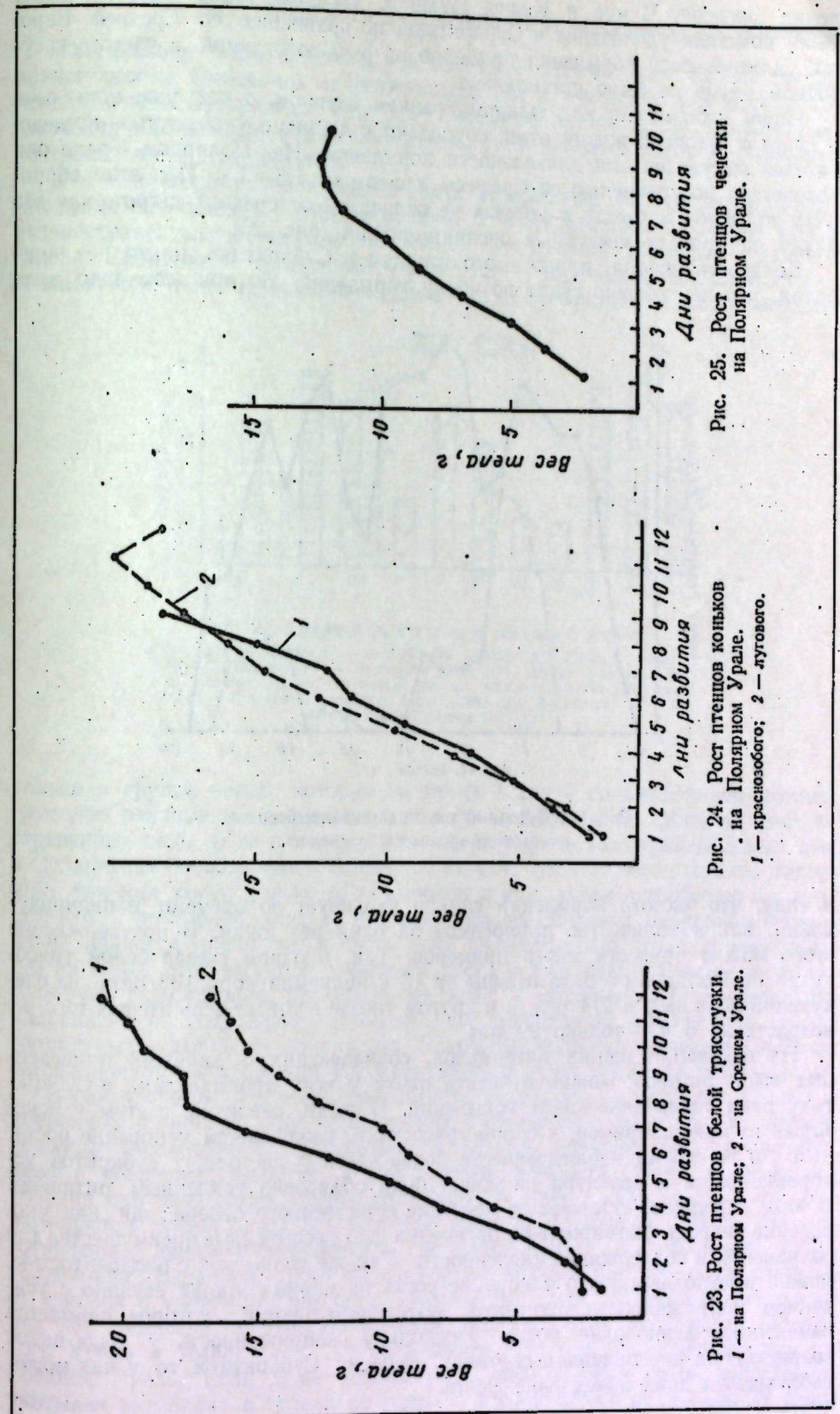


Рис. 23. Рост птенцов белой трясогузки.
1 — на Полярном Урале; 2 — на Среднем Урале.

Рис. 24. Рост птенцов коньков
на Полярном Урале.
1 — краснозобого; 2 — лугового.

Рис. 25. Рост птенцов чечетки
на Полярном Урале.

дения Вагнера, Чанца и Кюнга (Wagner, Tschanz, Küng, 1957; Wagner, 1958) показали увеличение в Субарктике, по сравнению со Средней Европой, длительности кормления примерно на 3 ч, но отличий в частоте и суточном ритме не было установлено.

Наши наблюдения над выкармливанием птенцов, о чем уже шла речь в главе о суточной жизни птиц, совпадают с данными упомянутых исследователей об увеличении длительности кормления. На Полярном Урале она возрасла по сравнению со Средним Уралом на 1,5—5 ч. При этом общий ритм прилетов к гнезду с кормом не отличался от средних широт, как это видно на примере чечетки и овсянки-крошки (рис. 26).

Количество корма, приносимого птенцам в Субарктике, никто не определял, и о нем обычно судят по числу кормлений. Но при этом надо иметь

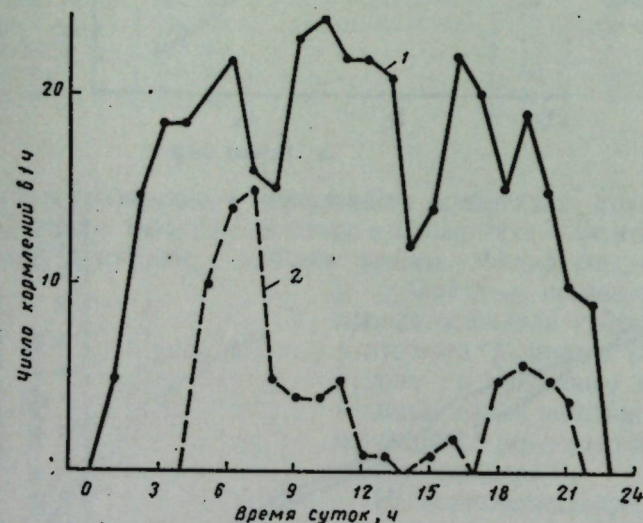


Рис. 26. Суточный ритм кормления птенцов.
1 — овсянкой-крошкой; 2 — чечеткой.

в виду, что частота кормлений сильно варьирует во времени и индивидуальна, как и количество приносимой за один раз пищи. В подтверждение этого можно привести много примеров. Так, в одном гнезде белой трясогузки на Полярном Урале птенцы за 13 ч получили корм 133 раза, на следующий день за 6 ч 214 раз, а в другом гнезде в тот же день птенцы того же возраста за 5 ч — только 99 раз.

На основании наших материалов, совпадающих с данными приведенных выше авторов, можно отметить почти у всех проникающих в Субарктику птиц увеличение числа кормлений. В связи, вероятно, с этим у некоторых из них, например, у белой трясогузки, наблюдается ускорение роста.

В то же время наблюдающееся более часто у настоящих субарктиков ускорение роста и развития не может быть объяснено усиленным питанием. В этом, очевидно, сказывается действие естественного отбора, так как укорочение периода формирования организма дает несомненные преимущества для сохранения и поддержания численности. Так же точно, как с плодовитостью, можно предполагать, что ускорение роста на первых этапах связано с усилением напряженности процессов жизнедеятельности, которое снимается изменением физиологии роста. Поскольку напряженность у ряда видов возрастает на первоначальных этапах освоения Субарктики, то у них может наблюдаться даже замедление роста.

ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Поддержание численности на определенном оптимальном уровне предъявляет особые требования к физиологическим и экологическим приспособлениям птиц в Субарктике. Они могут идти по линии интенсификации размножения или по пути повышения стойкости к неблагоприятным условиям, нейтрализации их воздействия.

Как ясно видно из приведенных выше материалов, интенсификация размножения не является у птиц, в отличие от млекопитающих (Шварц, 1963), распространенным путем приспособления к суровым условиям Крайнего Севера. Единственно возможный у них путь — повышение плодовитости — используется очень немногими видами. Среди субарктиков он распространен

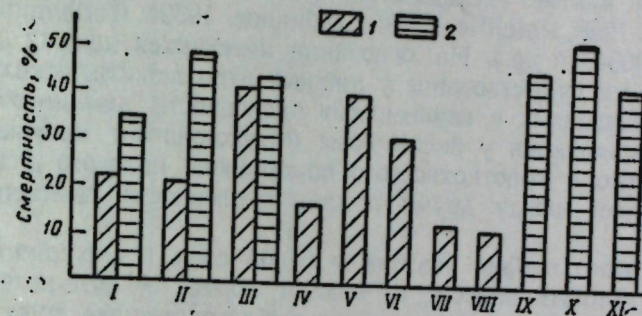


Рис. 27. Смертность птенцов в гнездовой период.
1 — на Юге Ямала; 2 — на Среднем Урале. I — *Turdus pilaris*; II — *T. iliacus*; III — *Motacilla alba*; IV — *Anthus pratensis*; V — *A. cervinus*; VI — *Cyanosylvia svecica*; VII — *Acanthis flammea*; VIII — *Emberiza pusilla*; IX — *Muscicapa hypoleuca*; X — *M. striata*; XI — *Anthus trivialis*.

только в группе видов, которые не могут в связи со спецификой питания ежегодно реализовать свою потенциальную плодовитость. Широко распространенные виды даже в тех случаях, когда количество откладываемых яиц в Субарктике больше, чем в умеренной полосе, дают за сезон меньше потомства, так как имеют только один выводок и при потере яиц обычно не приступают к повторной кладке. В умеренных же широтах повторное гнездование является правилом, и часть этих видов выводит птенцов несколько раз за сезон. Что касается ускорения роста и развития, то оно не интенсифицирует размножение, поскольку не ведет к увеличению генераций. Оно направлено на сохранение потомства, на ограничение воздействия неблагоприятных условий на популяцию. Ускорение полового созревания и более раннее начало размножения у субарктических птиц также не установлены.

В связи с этим интересно сопоставить смертность в условиях Севера и умеренных широт. В силу методических трудностей и ряда других причин подобные исследования проводили в весьма ограниченных масштабах даже в умеренных широтах, а для районов Крайнего Севера такие исследования нам неизвестны. Любопытно отметить, что у кайр средняя продолжительность жизни оказалась довольно высокой (Шеварева, 1960б). Немногочисленные данные о смертности в гнездовой период (Кафтановский, 1951; Герасимова, Баранова, 1960) на Севере не показывают заметных отличий от таковой в умеренных широтах. Полученные нами сведения о средней за ряд лет гнездовой смертности наиболее обычных птиц лесотундры Полярного Урала и Ямала (рис. 27) показывают, что она была меньше, чем на Среднем Урале. Если даже подходить к этим данным очень осторожно, учитывая изменения в гибели по годам и в зависимости от локальных усло-

вий, то все же можно со всей определенностью утверждать, что она не превышает гнездовую смертность птиц умеренных широт.

Не имея возможности оценить общую смертность, на основании простого логического заключения приходим к выводу о поддержании определенного уровня численности субарктических популяций даже при пониженной их плодovitости. И они не только поддерживают этот уровень, но и увеличивают численность, заселяя новые территории.

Можно предполагать, что при существовании в относительно суровых условиях Севера довольно легко и часто нарушается естественное равновесие между интенсивностью размножения и смертностью, чем вызываются изменения численности.

Изменения численности птиц в Арктике и Субарктике и их цикличность анализировали многие исследователи (Elton, 1924; 1942; Williams, 1954; Curry-Lindahl, 1958; Ratcliffe, 1958; Сдобников, 1959a; Gudmundsson, 1960; Успенский, 1963в, и др.). На основании имеющихся данных можно считать несомненным существование у хищных птиц периодических изменений численности, связанных с изменениями численности леммингов. Наиболее четко они проявляются у белой совы и мохноногого канюка, отмечены у длиннохвостого и короткохвостого поморников, полевого луны и болотной совы. Время между двумя пиками численности равняется четырем годам.

Механизм этого вполне понятен у белой совы и мохноногого канюка, плодovitость которых зависит от обилия корма. У них интенсификация размножения достигается увеличением в благоприятные годы числа яиц в кладке и высокой выживаемостью молодых.

Изменения численности поморников, откладывающих постоянное число яиц, могут зависеть только от различий в смертности птиц. Теоретически можно предвидеть, что размах колебаний их численности должен быть меньше, чем у двух предыдущих видов. Кстати, мы не нашли в литературе численных данных о таких колебаниях, а все сведения подобного рода основываются на самых общих наблюдениях в годы с разной численностью леммингов.

У полевого луны и болотной совы число гнездящихся птиц зависит от обилия грызунов, и они могут почти отсутствовать в отдельных районах Субарктики, а в следующем году появиться в значительном числе. Это трудно увязать с изменениями в интенсивности размножения. В результате наблюдений на Полярном Урале и юге Ямала у нас создалось впечатление о переселении этих видов в районы с высокой численностью грызунов. Если дело обстоит таким образом, то перед исследователями возникают дополнительные трудности.

Хорошо известны и наиболее документированы изменения численности белых и тундряных куропаток. Часть исследователей увязывали их с циклом леммингов и объясняли влиянием хищников. Вильямс (Williams, 1954) и на материале почти столетних наблюдений Гудмундссон (Gudmundsson, 1960) показали несовпадение в Америке, Гренландии и Исландии циклов куропаток и леммингов. У куропаток он оказался равным 9—10 годам. Только в Норвегии пики численности приходятся в среднем на каждые четыре года и примерно совпадают с циклами леммингов. Уже несовпадение колебаний численности куропаток и леммингов на обширной территории указывает на то, что они не обусловлены деятельностью хищников и не могут быть выведены из двухсторонних отношений хищник — жертва.

Некоторые исследователи делали чисто умозрительное заключение о вовлечении, в силу простоты биоценозов и малочисленности трофических связей, в циклы леммингов по мере все большего продвижения на север птиц, служащих объектами дополнительного питания хищников и сильно

подверженных их воздействию при недостатке грызунов. Это вполне вероятное предположение нельзя, однако, считать достоверным, потому что оно не доказано точными количественными данными.

Проводившиеся нами на постоянных участках в районе станции Сось на Полярном Урале учеты в течение трех лет (1959—1961 гг.), несмотря на значительные различия условий погоды, выявили значительные изменения в числе гнездившихся чечеток, меньшего размаха — в числе краснозобых коньков, а численность остальных была почти постоянной (рис. 28). Это

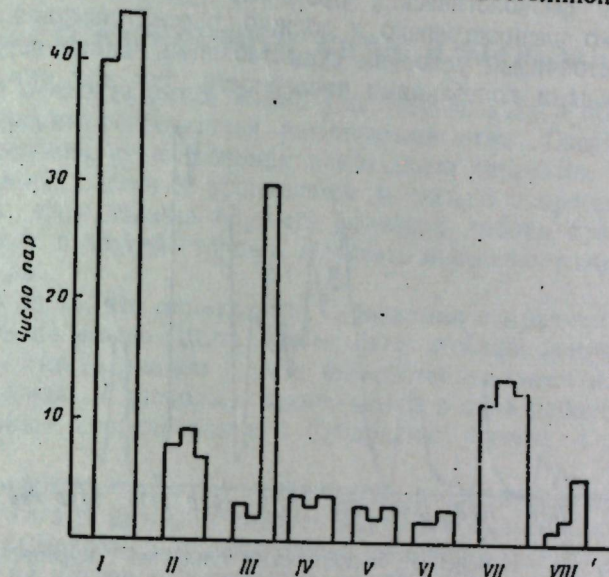


Рис. 28. Изменения в числе гнездящихся птиц на Полярном Урале в 1959—1961 гг. (число пар на 1 км²): I — *Turdus pilaris*; II — *T. iliacus*; III — *Acanthis flammea*; IV — *Phylloscopus trochilus*; V — *Fringilla montifringilla*; VI — *Emberiza pusilla*; VII — *Anthus pratensis*; VIII — *A. cerinthus*.

подтверждают и наблюдения, проводившиеся в районе исследования и за пределами участков. Отмеченные изменения численности чечеток (в восемь раз) и краснозобых (в три раза) не могут быть выведены из изменений интенсивности размножения и не обусловлены воздействием хищников. Отметим, что в 1958 г. был пик численности полевок рода *Clethrionomys*, а в 1960 г. — леммингов. Единственным возможным объяснением этому является вселение в район исследования особей названных видов из других районов. И это можно было наблюдать в действительности. Как уже ранее упоминалось, 1961 г. отличался необычно холодной и затяжной весной. Пролет чечеток и краснозобых коньков задержался, и особи остановившихся в своем продвижении на север стаек приступили к гнездованию. В этом же году подобное явление было отмечено В. В. Леоновичем и С. М. Успенским (1965) на Таймыре и в средней части Ямала. На Таймыре южнее, чем обычно, гнездились тундряные куропатки, гаги-гребенушки, плосконосые плавунчики, пуночки, на Ямале — кулики-воробьи, пуночки и, предположительно, краснозобики и клоктуны. Как и в районе наших исследований, особенности метеорологических условий меньше повлияли на птиц субарктически-бореального распространения.

Первым на изменение районов гнездования отдельных популяций арктических птиц обратил внимание Н. Н. Карташев (1949б). Нам кажется, этот же вывод напрашивается из работы С. М. Успенского (1963в), установившего, что наблюдаемые изменения численности определяются температур-

ными условиями и производными от них абиотическими факторами, а не отношениями хищник — жертва.

Подобные перемещения не представляют исключительного явления и отмечались А. Н. Формозовым (1934, 1959) для хищников и водоплавающих птиц степной зоны, для воробьиных птиц лесной зоны — А. С. Мальчевским (1959) и нами (Данилов, 1957). Но, очевидно, в условиях Арктики и Субарктики, где, ввиду краткости благоприятного для размножения сезона, может быть поставлено под угрозу воспроизводство популяций, и в силу специфики физиологических процессов размножения, это явление довольно широко распространено и должно рассматриваться как приспособление к неустойчивым условиям существования. Такие перемещения не являются истинными колебаниями численности, так как они не обуслов-

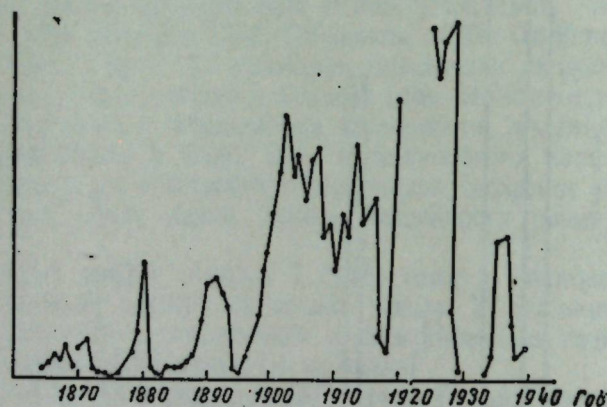


Рис. 29. Изменение численности тундряной куропатки по экспорту из Исландии (Gudmundsson, 1960).

лены изменениями интенсивности размножения и смертности, а относятся к особенностям освоения субарктических территорий, направленным на поддержание численности видов. Но нельзя не видеть, что они сильно затрудняют исследование истинных колебаний численности.

Правильная цикличность изменений численности наиболее вероятна у белой совы, так как она определяется цикличностью размножения леммингов. Пример хорошо изученной на многолетних материалах тундряной куропатки (рис. 29) показывает, что общая картина их гораздо сложнее, хотя и прослеживаются примерные 10-летние циклы. Анализ их не позволил Гудмундссону прийти к определенному заключению о природе колебаний. Очевидно, они обусловлены рядом факторов, среди которых ведущую роль играют локальные условия существования. В разных районах, в зависимости от сложившейся ситуации, действие их может быть различным. В этом отношении интересно несовпадение длительности циклов в Норвегии и американском секторе Субарктики, наступление пиков численности в прибрежных провинциях близ залива Св. Лаврентия на три года раньше, чем в Канаде, а в последней на три года раньше, чем на Аляске (Williams, 1954).

Заканчивая рассмотрение вопроса об изменениях численности, можно сделать только самый общий вывод о том, что у птиц, в отличие от млекопитающих (Шварц, 1963), приспособление к поддержанию численности идет не по пути увеличения интенсивности размножения, а по линии использования всех возможностей для обеспечения гнездования.

СЕЗОННЫЙ РИТМ ЖИЗНИ И МИГРАЦИИ

Вопрос о сезонном ритме жизни уже затрагивался в предыдущей главе при рассмотрении особенностей размножения птиц. Специфика сезонных изменений условий существования накладывает отпечаток на все стороны жизнедеятельности птиц и проявляется не только в протекании процессов размножения. Она должна служить фактором отбора при формировании орнитофауны и, с другой стороны, вызывать изменения важнейших жизненных процессов.

Несмотря на то, что линька птиц Субарктики и Арктики изучена далеко не полно, все же можно видеть, что ее сроки и общий характер значительно различаются. Нас в данном случае интересует не смена нарядов и оперения как таковая, а насколько проявляются в этом процессе приспособления к условиям существования в Субарктике, точнее, к сезонным изменениям.

Гагары имеют длительную и растянутую в пределах популяций линьку. Краснозобая гагара начинает сменять покровное оперение после окончания гнездования, а маховые и рулевые перья сменяются уже на местах зимовки. Полная линька длится с октября по декабрь. Сроки линьки полярной гагары недостаточно известны. Из немногочисленных сведений можно установить, что начало ее варьирует у разных особей. Есть данные, что у части особей смена маховых заканчивается к отлету, но, видимо, чаще она идет в море во время миграций и на зимовках. У чернозобой гагары полная смена оперения происходит весной на местах зимовок. Глупыш начинает сменять оперение с появлением молодых, обычно с июля, маховые заменяются быстро. Линька тундряных и американских лебедей совмещается с воспитанием птенцов, начинается в июле сменой маховых, которая заканчивается к отлету, мелкое оперение заменяется к прилету на места зимовки. Гусь-белошей начинает линять с появлением птенцов, смена оперения идет быстро и заканчивается к началу августа. У белых гусей ускорение линьки выражается в одновременности ее у холостых и гнездящихся особей (Успенский, 1963в); начинаясь в июле, она заканчивается к отлету. Линька гуменников, белолобых гусей, пискульки, краснозобой казарки начинается с появлением птенцов и смена маховых заканчивается к отлету. Пискульки становятся летными в начале августа, краснозобые казарки — около середины этого месяца, а остальные — во второй его половине. Смена оперения черных казарок, как и белых гусей, идет у холостых и гнездящихся особей одновременно (Успенский, 1963в), способность к полету восстанавливается к середине августа. Канадские казарки сменяют маховые с половины июля до середины августа.

Линька большинства уток совмещается с сезоном размножения и заканчивается, за исключением мелкого оперения, к отлету. Сложнее картина линьки морянки, но маховые и рулевые перья у нее заменяются новыми быстро — с конца июля до середины августа.

Смена оперения кречета начинается относительно и абсолютно раньше, чем у прочих хищников — с половины мая, и заканчивается в октябре,

то есть идет медленно. Линька мохноногого канюка идет, как и у других хищников, со второй половины гнездового периода, идет довольно быстро и заканчивается к отлету.

Линька тундрового подвидов сапсана начинается в то же время по относительным срокам (когда птенцы приобретут второй пуховой наряд), что и у других подвидов, но позднее — по абсолютным. Идет медленнее и заканчивается в декабре, тогда как у среднерусского — к октябрю.

Дербники начинают линять в обычные относительные сроки и успевают закончить смену оперения к отлету. Возможно, в лесотундре этот процесс идет несколько быстрее, чем в бореальной зоне. В августе, во время наиболее интенсивной линьки, на Полярном Урале они держались более скрытно, чем обычно.

Белая и тундряная куропатки практически линяют все лето. По Фрейхену и Саломонсену (Freuchen, Salomonsen, 1958), перья осеннего наряда они носят всего несколько дней и почти сразу меняют на зимние.

Смена оперения большинства куликов начинается еще в период воспитания птенцов, маховые заменяются постепенно, без потери летных качеств, и этот процесс продолжается во время осеннего перелета. Иначе идет линька плавунчиков, гаршнепов, бекасов и дупелей, которые успевают к отлету сменить маховые и рулевые, а часто и почти все мелкое оперение. Процесс линьки у них более совмещен с сезоном размножения.

Линька поморников мало изучена в деталях. Начинается она после окончания гнездования и проходит в море на местах зимовок и, очевидно, путях осеннего пролета.

Смена оперения чаек совмещается с гнездованием и начинается относительно рано, идет медленно, без потери способности к полету, и часто смена маховых заканчивается во время осеннего перелета. Линька белой и розовой чаек, части вилохвостых чаек протекает быстрее, и смена маховых заканчивается к началу кочевков. С другой стороны, мюевки и полярные крачки приступают к ней после гнездования, и смена оперения идет на путях пролета и зимовок в море, отчего о ней мало сведений.

Все чистиковые птицы сменяют оперение после окончания сезона размножения. Этот процесс протекает в море на путях движения к зимовкам и на зимовках и, очевидно, растянут.

Белая сова сменяет оперение медленно, начиная с июля до поздней осени, совмещая это со второй половиной гнездового периода.

Воробьиные птицы линяют после гнездования, полностью или почти полностью заканчивая смену оперения до начала отлета. В высокогорных районах А. В. Поповым (1954), Г. П. Дементьевым (1958), в Арктике А. В. Михеевым (1939), Н. А. Гладковым (19516), Фрейхеном и Саломонсеном (Freuchen, Salomonsen, 1958) и нами (Данилов, 1959в) было отмечено ускорение линьки некоторых воробьиных птиц, сопровождавшееся значительным снижением летных качеств. Мы на Полярном Урале наблюдали это у рябинников, белобровиков, певчих и темнозобых дроздов, части краснозобых и луговых коньков, каменок и у одного шкура.

Характерными особенностями протекания линьки в Субарктике, как было отмечено еще С. М. Успенским (1963в), является либо ускорение ее, свойственное большей части птиц, либо удлинение периода смены оперения. Ускорение выражается не только в укорочении сроков и более бурном протекании линьки, но и в том, что она начинается в относительно более ранние сроки: у ряда гусеобразных — почти одновременно у самцов и самок, у белого гуся и черной казарки — одновременно у холостых и гнездящихся птиц.

Замедленное течение линьки свойственно только эварткам. В эту группу входят морские птицы с длительным и растянутым сезоном размножения,

мигрирующие и зимующие в море, некоторые виды (кречет, белая сова), зимующие в Субарктике, и, наконец, часть куликов, рано покидающих места гнездования.

Протекание линьки определяется гормональной деятельностью организма, в первую очередь, деятельностью щитовидной железы. Известные данные о функционировании желез внутренней секреции и некоторые экспериментальные данные позволяют представить механизмы ускорения смены оперения. В. Ф. Ларионов (1941) вызывал сокращение линьки кур быстрым уменьшением длительности освещения. Конечно, форсированная линька в данном случае вызывалась не непосредственно освещенностью, а изменениями в гормональной деятельности. Наиболее вероятный путь воздействия здесь таков: быстрое сокращение длительности освещения резко подавляло гонадотропную деятельность, что вело к быстрой инволюции гонад и интенсификации гормональной деятельности щитовидной железы. Это подтверждают экспериментальные данные Баргера (Burger, 1953), который отмечал у скворцов, содержащихся при длительном освещении (до 24 ч), быстрое развитие гонад, а затем столь же быстрое их подавление и инволюцию. Вожьен (Vaugien, 1957) получил сходные результаты на выюрах *Serinus hortulans*.

Как видно, это хорошо согласуется с отмеченными ранее особенностями функционирования гонад и проявлением сезонности размножения. Более быстрое развитие гонад, видимо, приводит к более быстрому угасанию функционирования. Это должно сопровождаться укорочением предгнездового периода. И действительно, все птицы, у которых отмечено ускорение линьки, приступают к гнездованию вскоре после прилета. В этом отношении показательное сопоставление пуночки и лапландского подорожника. Пуночка прилетает в Субарктику очень рано и приступает к размножению спустя довольно длительное время, а лапландский подорожник появляется в самом конце весны и вскоре после прилета начинает кладку. У него наблюдается ускоренная линька, вплоть до потери способности к полету, не свойственная пуночке.

В связи с ускорением смены оперения возникает вопрос о необходимых для этого энергетических затратах, что может иметь большое значение. Данных об энергетическом балансе птиц во время линьки очень мало, и они совершенно отсутствуют для случаев ее интенсификации. Надо сказать, что сведения различных авторов (Koch, de Bont, 1944; Wallgren, 1954; Davis, 1955; Дольник, 1962, и др.) в этом отношении довольно разноречивы: некоторые нашли во время линьки повышение уровня основного обмена на 14—25%, другие не получили столь заметных различий или объясняли их другими причинами. Не было обнаружено у воробьиных и ряда домашних птиц заметных отличий в поступлении энергетических веществ во время линьки. Кенди (Kendeigh, 1934) рассчитал, что увеличение энергии, потребной на покрытие ее расходов при смене оперения домового воробья, составляет всего 7,6%. При ускорении линьки в Субарктике энергетические затраты и потребность в корме должны увеличиваться. Кроме того, надо учитывать, что линька многих птиц совпадает с периодом подготовки к миграциям, когда происходит накопление запасных энергетических веществ. Это требует значительного изменения обменных процессов.

Таким образом, для птиц Субарктики характерна смена оперения, позволяющая максимально использовать короткий летний сезон. Она идет по линии ускорения линьки и совмещения ее с размножением. Второй путь заключается в отодвигании сроков линьки на период миграций и зимовок.

Резкая сезонная смена условий существования усиливает способность птиц к миграциям. В Субарктике нет ни одного в полном смысле оседлого

вида. Только домовые воробьи и сороки в небольшом числе остаются в отдельных крупных городах и поселках, например, в городах Воркуте и Салехарде. В лесотундре остаются зимовать прикочевывшие с севера тундряные и белые куропатки, кречеты и белые совы. В очень небольшом количестве и не каждый год в лесах по

долинам рек бывают трехпалые дятлы и чечетки.

Общая продолжительность осеннего отлета от начала его у куликов и до исчезновения последних мигрантов составляла на Полярном Урале и в низовьях р. Оби около трех месяцев, но пролет отдельных видов шел в сравнительно короткие сроки. На Аляске он длился для разных видов от 10 до 20 дней и, в отличие от весеннего, не был связан с температурными условиями (Irving, 1960a). Интересно отметить, что отлет с мест гнездовий некоторых морских птиц, линяющих на путях миграций, происходит очень дружно, в течение нескольких дней и при этом оставляются в гнездах запоздалые неокрепшие птенцы (Карташев, 1949a). Нам кажется совершенно справедливым предположение Н. Н. Карташева об усилении стремления к миграциям физиологическими изменениями и началом линьки.

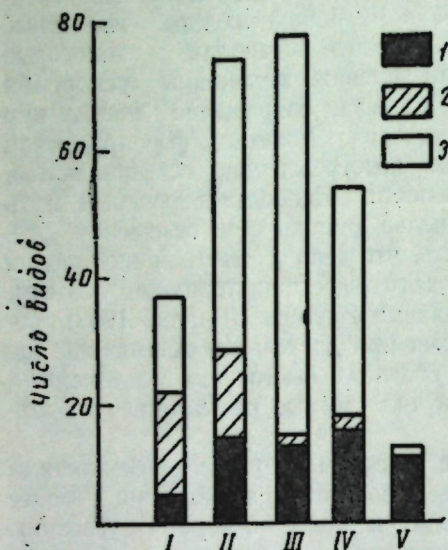


Рис. 30. Распределение мест зимовок птиц Субарктики.

1 - наземных субарктов; 2 - морских субарктов; 3 - прочих птиц; I - в Субарктике; II - в умеренной полосе; III - на юге северного полушария; IV - в тропиках; V - в умеренной полосе южного полушария.

Продолжительность весеннего прилета и пролета меньше осеннего. На Полярном Урале и в низовьях р. Оби, по нашим наблюдениям и данным В. Н. Бойкова (1965), она составляла 2—2,5 месяца. Прилет основной массы видов и формирование ядра каждой местной орнитофауны происходит в значительно более короткие сроки. В 1959—1961 гг. на Полярном Урале это время составляло 12—17 дней. Продолжительность периода прилета разных видов, за исключением рано прилетающих и пребывающих длительное время, составляла на Аляске 2—26 дней (Irving, 1960a). Ирвинг (Irving, 1960a) и С. М. Успенский (1963b) отметили сокращение длительности пролета одних и тех же видов к северу.

Представление об условиях, в которых зимуют птицы Субарктики, дает распределение их по местам зимовок (рис. 30). Они располагаются от районов незамерзающих морских вод (некоторые чистиковые и чайки даже у трещин и полыней) Арктики и Субарктики до умеренных широт южного полушария. В Субарктике и Арктике остаются главным образом морские птицы. Следует отметить, что почти все морские эварты и широко распространенные виды зимуют в северной половине северного полушария и только единичные летят на зимовки, расположенные южнее. Если брать всех птиц, то наибольшее число видов мигрирует на зиму в южную полосу северного полушария, несколько меньше остается в умеренных широтах, еще меньше летит в тропики. Эварты же почти поровну распределяются на зимовках, расположенных от умеренных широт северного полушария до умеренных широт южного. На основании этого можно заключить, что их зимняя жизнь протекает в благоприятных температурных и кормовых условиях. К этому можно добавить, что места зимовок в умеренной полосе северного полушария смещаются южнее в годы с суровыми зимами.

ОСОБЕННОСТИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Одним из факторов, влияющих на жизнедеятельность птиц в Субарктике, является относительно низкая летняя температура. Кроме того, даже в самое теплое время температура нередко сильно понижается на более или менее длительный период, и обитающие в Субарктике птицы должны быть приспособлены к существованию в этих условиях.

Широко известно, что одним из путей приспособления к низким температурам может быть изменение уровня обмена веществ. Это наблюдается, например, у человека (Родаль, 1958; Кандрор, 1962) и служит одним из основных способов температурной адаптации. В литературе нередко встречается утверждение, что у птиц высоких широт повышается обмен веществ, хотя каких-либо веских доказательств не приводится. Ренш (Rensch, 1936) считал это общим правилом.

Немногочисленные исследования, проводившиеся в этом направлении, пока не позволяют составить более или менее полного представления об особенностях обменных процессов у птиц высоких широт. Но на основании их уже можно судить о некоторых общих особенностях и направлении изменений.

Прямые или косвенные данные, полученные по этому вопросу Шоландером с сотрудниками (Scholander, Valters, Hock, Irving, 1950), Хартом (Hart, 1957), Ирвингом (Irving, 1951, 1960a, б), привели их к заключению, что арктические и субарктические виды по уровню основного обмена не отличаются от птиц более южных и тропических широт. Эти выводы подтверждают общую концепцию, свидетельствующую о том, что уровень основного обмена определяется только размерами птиц. Отношение между ними имеет экспоненциальный характер с экспонентой 0,667 (King, Farner, 1961), что означает изменение уровня обмена на 2/3 при двойном изменении веса. Для птиц весом более 125 г зависимость имеет совершенно правильный характер, а для мелких экспонента несколько увеличивается.

Далее следует отметить, что большинство исследователей, в том числе названные выше, не нашли сезонных изменений в уровне обмена или обнаружили его понижение зимой. Зато четкую зависимость с особенностями распространения обнаруживает температурный коэффициент, выражающий зависимость уровня основного обмена от изменений температуры среды. При этом надо иметь в виду, что он вообще определяется экологическими особенностями видов (King, Farner, 1961) и зависит также от качества физиологической терморегуляции и поведения.

Отличия прежде всего выражаются в значении нижней критической точки, с которой включается химическая терморегуляция и начинается повышение уровня обмена. У северных птиц она обычно ниже, чем у распространенных в умеренной полосе, особенно это заметно у субарктических видов. И. А. Шилов (1959) нашел, что у исследованных им птиц средних широт критические точки были между +25° и +30°, причем у зимующих ниже, чем у перелетных.

Ирвинг (Irving, 1960a) не обнаружил сезонных изменений нижней критической температуры черной казарки и *Corvus caurinus*. Другие исследователи (Dawson, 1954; Gelineo, 1955; Шилов, 1959) отмечали понижение ее зимой у птиц, распространенных в умеренных широтах, но обычно оно было небольшим. Ирвинг считал, что нижняя критическая точка адаптирована к температурным условиям мест зимовок. Нижние критические температуры некоторых птиц (Dawson, 1954; Wallgren, 1954; Gelineo, 1955; Irving, 1960a) показаны ниже:

Вид	Нижняя критическая точка, °C
<i>Branla bernicla nigricans</i>	+6
<i>Larus hyperboreus</i>	-30
<i>Cractes canadensis</i>	-5
<i>Corvus caurinus</i>	
летом	-10
зимой	-10
<i>Richimondena cardinalis</i>	
летом	+24
зимой	+18
<i>Chloris chloris</i>	+34
<i>Spinus spinus</i>	+33
<i>Passer domesticus</i>	+22
<i>Emberiza citrinella</i>	+25
<i>Emberiza hortulana</i>	+32
<i>Plectrophenax nivalis</i>	+12

Птицы северных широт отличаются от распространенных южнее и интенсивностью обменных процессов при температурах ниже критической, то есть более низким температурным коэффициентом (Scholander, Walters, Hock, Irving, 1950). Большой интерес и несомненно важное значение имеет способность птиц быстро изменять температурный коэффициент в процессе адаптации к низким температурам. Целый ряд исследователей наблюдали понижение уровня обмена (по сравнению с установленным ранее) после экспозиции птиц на холоде в эксперименте от нескольких дней до двух-четырех недель.

Возможности химической терморегуляции не беспредельны и при некотором значении температуры могут быть исчерпаны, что, по всей вероятности, связано с уровнем расходования энергетических веществ. В таких случаях наступает гипотермия. Стин (Steen, 1958) наблюдал гипотермию у некоторых зимующих птиц Норвегии во время ночного сна при -25° . В связи со сказанным ранее стоит отметить, что после семидневной экспозиции при -10° гипотермия не наступала и птицы были в состоянии поддерживать нормальную температуру тела.

Поскольку затронут вопрос о температуре тела, имеющий непосредственное отношение к разбираемым особенностям обмена веществ, важно отметить, что у птиц не найдено расовых или географических различий во внутренней температуре тела (Irving, 1960a). Несмотря на некоторые индивидуальное колебания, она составляет в покое $39,1-40,6^{\circ}$, в состоянии активности (не полета) — обычно $41-43^{\circ}$. Некоторое число измерений температуры в клоаке, сделанное нами, подтверждает это. Так, насиживающая самка малого зуйка имела температуру $37,4$, пеночки-таловки 38 , юрка $39,0$, овсянки-крошки $38,4$. У сидевших спокойно или кормившихся она была: у щеголя $41,4$, большого улиты 40 , фифи $40-42$, мородунки $40,2$, турухтана $41,2$, белохвостого песочника $41,2$, обыкновенной кукушки $40-40,5$, вороны 42 , сороки $41,3$, варакушки 40 , пеночки-веснички $40,2$, белой трясогузки 42 , желтоголовой трясогузки $41,2$, юрков $41,2-41,6$, овсянки-крошки $40,6-42$, лапландского подорожника $40,6$.

Адаптация к низким температурам среды должна сопровождаться повышением резистентности к ним. И действительно, сезонные изменения резистентности были показаны Кенди (Kendeigh, 1949) и Дейвисом (Davis, 1955) на домовом воробье. К сожалению, подобных исследований не проводили на птицах, распространенных в разных широтах.

Биологическое значение всех отмеченных особенностей обмена веществ не вызывает сомнений. Расширение температурного диапазона за счет снижения критической точки, или, иначе, расширение термонеutralной зоны, ведет к снижению энергетических затрат на поддержание основных процессов жизнедеятельности. К таким же результатам приводит уменьшение температурного коэффициента. Из этого следует, что перестройка обменных процессов в Субарктике и Арктике направлена на повышение экономичности организма, на обеспечение процессов жизнедеятельности при минимальных энергетических затратах.

Из этого следует не менее важный вывод о том, что так называемое правило Гессе (Hesse, 1921), или наблюдающееся у некоторых птиц увеличение относительного веса сердца на севере, не может быть обусловлено изменениями уровня обмена, а может быть, связано только с экологическими различиями, в первую очередь, с двигательной активностью и физическими нагрузками.

Этот вопрос можно было бы решить более точно, если бы имелись данные об уровне метаболизма при разных состояниях активности. Из-за методических трудностей подобные исследования почти не проводились. Только Пирсон (Pearson, 1954) нашел, что потребление кислорода колибри *Colypte alba* в полете, по сравнению с покоем, повышается в шесть раз. По аналогии с млекопитающими считают, что при спокойной ходьбе метаболизм повышается вдвое, максимальное увеличение при напряженной работе достигает $10-20$ -кратной величины (King, Farner, 1961).

Большой материал по относительному весу сердца птиц Ямало-Ненецкого национального округа собрал и проанализировал Л. Н. Добринский (1959). Основные результаты этого интересного исследования сводятся к следующему. Проникновение широко распространенных птиц в Субарктику не всегда сопровождается увеличением относительных размеров сердца. Он нашел повышение индекса сердца у 25 из 38 обследованных видов, причем у некоторых из них отличия не были вполне статистически достоверными. Наши материалы подобного рода, строго отобранные по времени, возрасту и полу птиц, показали увеличение индекса сердца субарктических популяций 6 видов из 12 проанализированных. Далее, очень важным представляется нам вывод Л. Н. Добринского о том, что у северных видов по сравнению с близкими видами средних широт индекс сердца в тех случаях, когда он выше, повышается меньше, чем у субарктических популяций широко распространенных видов.

В заключение можно отметить, что у птиц, так же как и у млекопитающих (Шварц, 1963), приспособление к условиям Субарктики не сопровождается изменением интенсивности метаболических процессов, а некоторые особенности их протекания (понижение температурного коэффициента, нижней критической температуры) ведут к снижению расхода энергетических ресурсов. Ряду видов, проникающих и освоивших Субарктику, свойственна, судя по размерам сердца, повышенная двигательная активность, обусловленная спецификой кормовых условий (перемещение по большей территории в поисках корма, особенно, в отдельные сезоны) и более дальними миграциями.

ПОДДЕРЖАНИЕ ТЕПЛООВОГО БАЛАНСА

Принято считать, что приспособление к низким температурам имеет ведущее значение в обеспечении возможности существования птиц на Крайнем Севере. Приспособительные терморегуляторные механизмы можно условно разделить на две группы — метаболические, увеличивающие теплопродукцию, и инсультивные, уменьшающие теплоотдачу организма в окружающую среду.

Особенности метаболических процессов рассмотрены в предыдущей главе, было отмечено, что освоение Субарктики не ведет к повышению метаболизма. Следовательно, задача заключается в рассмотрении приспособлений, направленных на уменьшение теплоотдачи. Это тем более необходимо, что им придается ведущее значение в температурных адаптациях (Scholander, Walters, Hock, Irving, 1950; Scholander, 1955).

Уменьшение теплоотдачи и поддержание оптимального теплового баланса, как принято считать, обеспечивается: 1) густым и плотным оперением; 2) увеличением размеров тела в соответствии с правилом Бергмана; 3) оперенностью ног; 4) белой или светлой окраской; 5) поведением, обеспечивающим нахождение благоприятных микроклиматических условий.

Теплоизоляционные свойства перового покрова птиц определяются толщиной слоя инертного воздуха (Scholander, Walters, Hock, Irving, 1950). Имеет значение и общая толщина слоя воздуха, заключенного в оперении. Толщина оперения не имеет сезонных и географических различий в связи с значительными изменениями при рефлекторном поднятии и опускании перьев (Irving, 1960a).

Измерение толщины оперения на груди, проведенное нами на свежесбитых птицах, показало, что при свободном положении перьев у мелких воробьиных птиц она была 4—10, чаще 5—6 мм, у дроздов 7—11, врановых 8—15, мелких и средних куликов 4—11, чайки 10—22, чистиковых 12—18, уток 10—18, поганок 14—19, гагар 12—21, тетеревиных 10—15 мм. Толщина оперения в пределах систематически близких групп варьировала не очень значительно. Все же можно отметить, что некоторые северные виды имели большую толщину, чем распространенные южнее. Это видно, в частности, на примере мохноногого и обыкновенного канюков: у первого она составляла 15—17, у второго 9—14 мм.

При определении значения толщины оперения в сохранении тепла не учитывается роль структуры оперения. Между тем известно, что количество перьев и общий вес перового покрова многих птиц к зиме увеличивается, и это может быть связано только с улучшением теплоизоляционных свойств наружных покровов, так как при большей его плотности уменьшается конвекция воздуха внутри оперения и перенос тепла. М. А. Кузьмина (1959) при исследовании приспособлений куриных птиц к перенесению суровых климатических условий установила, что наибольший вес перьев в пересчете на единицу поверхности тела имеет улар. В следующую группу у нее попадали белая куропатка, обыкновенный и камennyй глухари, тетерев, фазан и кеклик, относительный вес перьев которых был примерно вдвое

меньше. Далее шли рябчик, серая и бородатая куропатка и, наконец, перепел. В этих данных интересно то, что по такому показателю теплоизоляционными свойствам оперения не всегда прослеживается четкая связь с особенностями распространения. Примером этому могут быть белая куропатка и фазан, оказавшиеся равноценными по своим показателям.

Изучая теплоизоляционные свойства перового покрова, Ирвинг (Irving, 1960a) нашел, что воробьиные птицы Аляски по совершенству его распределения в следующем порядке: наибольшей теплоизоляцией обладает оперение щура, далее идет тундрная чечетка, затем обыкновенная чечет-

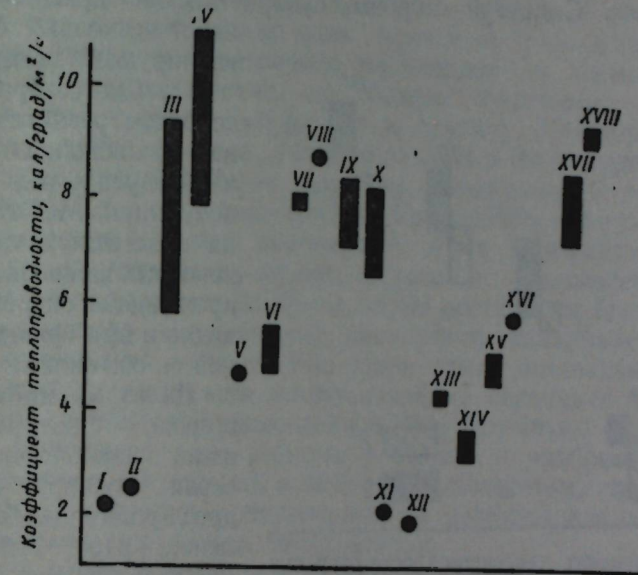


Рис. 31. Коэффициент теплопроводности оперения птиц:

I — *Gavia stellata*; II — *G. arctica*; III — *Lagopus mutus* зимняя; IV — *L. mutus* летняя; V — *L. lagopus*; VI — *Tetrao urogallus*; VII — *Tetrastes bonasia*; VIII — *Buteo buteo*; IX — *B. lagopus*; X — *Larus ridibundus*; XI — *L. argentatus*; XII — *L. marinus*; XIII — *Stercorarius langicaudus*; XIV — *Uria lomvia*; XV — *Cephus grylle*; XVI — *Fratercula arctica*; XVII — *Sterna paradisaea*; XVIII — *S. hirundo*.

ка, пуночка, лапландский подорожник, воробьиная овсянка, юнко, беловенечная овсянка, саванная овсянка, рыжая овсянка, горный выюрок и, наконец, смитов подорожник. Результаты его исследования показывают, что достаточно четкой зависимости теплоизоляционных свойств оперения от особенностей распространения не наблюдается. Наиболее совершенным в этом отношении перовым покровом обладает не субарктический, а бореальный вид. С другой стороны, настоящий субарктик — смитов подорожник — имеет оперение менее «теплое», чем широко распространенные юнко, беловенечная и саванная овсянки. Ирвинг усматривает в этом связь с миграционными особенностями: более высокой теплоизоляцией обладают зимующие в Субарктике или несколько южнее, а последующие располагаются по срокам прилета от рано прилетающих до появляющихся поздно.

Мы определяли теплоизоляционные свойства перового покрова при помощи термоэлемента, соединенного с электротермометром. Термоэлемент с трех сторон экранирован теплоизоляцией, а открытой плоскостью прикладывался к коже. Теплоизоляционные свойства оперения груди определяли по нагреванию при постоянном притоке тепла. Этот метод дает более точные и стабильные результаты по сравнению с кататермированием.

Полученные данные, характеризующие теплоизоляционные свойства перового покрова (рис. 31), показывают, что наилучшим образом они раз-

виты у плавающих и ныряющих птиц (гагар, утиных, чаек, чистиковых). Далеко не всегда субарктические птицы отличаются менее теплопроводным оперением, чем принадлежащие к той же систематической группе, но распространенные южнее виды. Это, например, хорошо выражено у тетеревиных: в зимнем оперении рябчик обладает такой же теплоизоляцией, что и тундрная куропатка, а оперение у глухаря и белой куропатки менее теплопроводны. Чистик, судя по распространению в гнездовое время и на зимовках, более холодостойкий, чем толстоклювая кайра, обладает менее «теплым» оперением. То же самое можно видеть на примере серебристой и морской чаек. С другой стороны, субарктическая краснозобая гагара

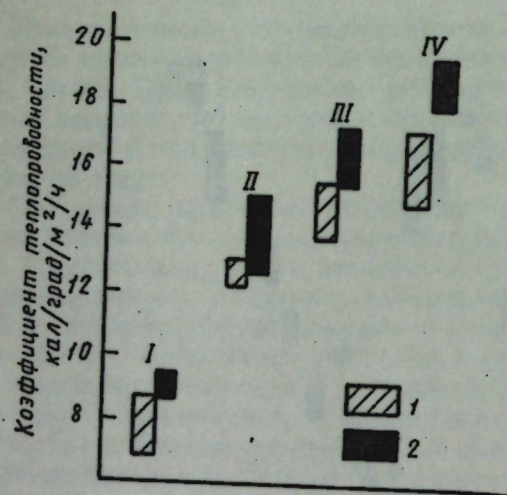


Рис. 32. Коэффициент теплопроводности оперения некоторых птиц:
1 — ямалских; 2 — среднеуральских популяций; I — *Anas crecca*; II — *Corvus corone*; III — *Perisoreus infaustus*; IV — *Turdus pilaris*.

имеет несколько более теплоизолирующее оперение, чем чернозобая гагара, которая в основном распространена южнее, но освоила Субарктику и образует в ней устойчивые популяции. Мохноногие канюки тоже отличаются от обыкновенных канюков менее теплопроводным оперением. То же видно и при сравнении полярной и обыкновенной крачек.

Далее на примере таких широко распространенных птиц, как чирок-свистунок, серая ворона, кукушка и дрозд-рябинник, было установлено, что субарктические (южноямалские) популяции отличались от среднеуральских лучшими теплоизоляционными свойствами оперения (рис. 32), что свидетельствует о повышении их при освоении Субарктики. Это тем более интересно, что некоторые из них, например, рябинник и ворона, недавно проникли в ее южные районы.

Известно, что имеются сезонные различия в развитии оперения, что было показано рядом авторов (Дементьев, 1940; Михеев, 1948, и др.). Мы исследовали их у тундрной куропатки и мохноногого канюка. Можно отметить, что у зимующей тундрной куропатки отличия в теплопроводности оперения сильнее выражены, чем у перелетного мохноногого канюка.

Далее нами была отмечена на примере утиных, чаек и чистиковых зависимость теплоизоляционных свойств перового покрова от размеров. Во всех случаях более крупные в пределах этих систематических групп виды обладали менее теплопроводным оперением. Это имеет прямое отношение к вопросу об особенностях поддержания теплового баланса при освоении Субарктики. Отмеченная особенность позволяет по-новому подойти к рассматриваемому несколько ниже правилу Бергмана и считать с этим явлением при оценке его физиологического обоснования (закон Рубнера).

Приведенные данные показывают, что обитание в Субарктике, как правило, сопряжено с улучшением теплоизоляционных свойств наружных покровов, но проявление этого может довольно значительно различаться в зависимости от образа жизни, расположения мест зимовок, сроков миграций и, наконец, размеров птиц.

Оперенность ног должна несомненно играть роль в уменьшении теплоотдачи. Но она не является специфическим приспособлением птиц высоких

широт, так как встречается только у куриных и сов, для которых характерна вообще. Но нельзя не отметить, что у тундрной и белой куропаток, белой совы оперенность ног выражена гораздо сильнее, густой перовой покров имеется и на пальцах. В термозащитном значении этого убеждает пример сажки, живущей в совершенно иных условиях, но имеющей не менее густооперенные пальцы и плюсну. У нее оперение, очевидно, защищает не от низких температур, а наоборот, от перегретой почвы. Далее, кречет и мохноногий канюк имеют более густое и длинное оперение голени, чем близкие к ним виды, обитающие южнее.

Немногочисленность видов, обладающих оперенными ногами, наводит на мысль о том, что это только один, причем не очень распространенный, путь приспособления к уменьшению теплоотдачи и перенесению низких температур. Большинство птиц, не обладая оперенными конечностями, столь же успешно освоили Субарктику и Арктику. Некоторые из них, такие, как белая чайка, чистики, успешно зимуют в очень суровых условиях.

В настоящее время известен механизм, уменьшающий теплоотдачу через конечности. Круг и Ирвинг (Irving, Krog, 1954) обнаружили, что температура дистальных частей конечностей может понижаться до $+5-0^{\circ}$, и при этом не нарушается их функционирование. Уменьшение теплоотдачи и безболезненное понижение их температуры достигается благодаря артеровенозному сплетению в голени, где происходит теплообмен между протекающей и оттекающей кровью. Благодаря этому притекающая кровь отдает свое тепло на нагревание поступающей из пальцев и цевки холодной крови и направляется туда охлажденной. Эти механизмы свойственны всем птицам, но в большей мере развиты у водных и прибрежных. Очевидно, при этом возникает потребность в защите от охлаждения, главным образом, голени, что и достигается прикрыванием их распушенным оперением нижней стороны тела при низких температурах.

Интересно отметить, что подвергающиеся охлаждению ткани конечностей, в частности, нервы, сохраняют способность к нормальному функционированию и при низких температурах. И, вероятно, в чувствительности их субарктические птицы должны иметь отличия.

Защитное значение имеет утолщение мертвого слоя эпидермиса, отмеченное у ряда птиц в Арктике и Субарктике, в частности, у ворона, тундрной куропатки, белой совы, большого баклана (Madson, Wingstrand, 1958). Например, у гренландских воронов толщина рогового слоя на подошвах составляла 2, а канарских 0,2—0,4 мм. Увеличение размеров тела особей определенного вида при обитании на севере в соответствии с правилом Бергмана обычно рассматривается как средство уменьшения теплоотдачи. При этом сравнивали как южные и северные подвиды и популяции одних видов, так и разные виды. Между тем, физиологическое толкование этого явления требует применения его только к случаям внутривидовой изменчивости. Сам Бергман и последующие исследователи (Лукин, 1940) нашли многочисленные исключения из правила и показали, что оно не имеет универсального значения. В связи с этим, П. В. Терентьев (1947) считает, что правило Бергмана должно быть заменено правилом оптимума, по которому каждый вид имеет оптимальную температурную зону, за пределами которой размеры тела уменьшаются.

С. М. Успенский (1963в), специально анализирувавший размеры арктических птиц, пришел к выводу, что в Арктике и Субарктике сохраняется тенденция следовать правилу Бергмана, но она не всегда может быть реализована из-за недостаточной обеспеченности кормом. Исключения из правила наблюдаются у растительноядных (гуси, белая куропатка) и распространенных в высоких широтах Арктики чистиковых (чистик, толстоклювая кайра, люрник). Наиболее часто уклоняются от него арктические авто-

хтоны, полностью следуют постгляциальные вселенцы; совершенно не проявляется оно у недавно проникших в Арктику видов.

Анализ географической изменчивости размеров показывает, что среди собственно субарктических птиц к северу увеличиваются в размерах белый гусь, тундряная куропатка, тихоокеанский чистик, тупик и рогатый жаворонок, то есть всего пять видов. Кроме того, толстоклювая кайра и обыкновенный чистик, по С. М. Успенскому, представлены в Субарктике наиболее крупными особями, а южнее и в высокой Арктике размеры их уменьшаются. Что касается широко распространенных птиц, в разной степени освоивших Субарктику, то среди них следуют правилу Бергмана большой балкан, сапсан, беркут, белохвостый и белолобый орланы, каменка, желтоголовая трясогузка.

Вместе с тем, по направлению на север уменьшаются размеры гуменника, канадской казарки, обыкновенной гаги, белой куропатки, канадского журавля, серебристой чайки.

Наши материалы по изменениям веса тела и длины крыла некоторых широко распространенных птиц (табл. 10) показывают, что разные виды

Таблица 10

Вес тела и длина крыла самцов южноямальских и среднеуральских популяций широко распространенных птиц

Вид	Район	Вес тела, г		Длина крыла, мм	
		n	M ± m	n	M ± m
<i>Anas crecca</i>	Ямал	27	320,1 ± 4,0	33	183,2 ± 0,8
	Средний Урал	8	318,1 ± 10,8	7	182,1 ± 2,3
<i>Cuculus canorus</i>	Ямал	7	117,6 ± 3,1	6	236,0
	Средний Урал	23	137,6 ± 5,0	19	229,1 ± 1,3
<i>Asio flammeus</i>	Ямал	5	285,0	4	307,0
	Средний Урал	5	326,0	4	306,5
<i>Picoides tridactylus</i>	Ямал	6	70,6	6	121,6
	Средний Урал	5	70,0	4	121,5
<i>Crates infaustus</i>	Ямал	6	88,1	4	144,5
	Средний Урал	19	87,7 ± 1,3	19	143,7 ± 0,5
<i>Cyanosylvia svecica</i>	Ямал	14	17,2 ± 0,5	14	71,4 ± 0,8
	Средний Урал	5	17,0	5	69,0
<i>Turdus pilaris</i>	Ямал	9	105,9 ± 8,3	6	147,0
	Средний Урал	40	95,8 ± 1,3	24	142,3 ± 1,3
<i>Turdus iliacus</i>	Ямал	11	63,8	8	113,0
	Средний Урал	12	59,1	5	117,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Ямал	20	8,9 ± 0,3	11	65,6 ± 1,0
	Средний Урал	25	8,8 ± 0,2	25	65,5 ± 0,8
<i>Motacilla alba</i>	Ямал	13	21,3 ± 0,4	12	85,9 ± 0,7
	Средний Урал	27	21,4 ± 0,5	25	86,3 ± 0,6
<i>Motacilla flava</i>	Ямал	10	19,6	9	80,7
	Средний Урал	5	16,1	7	78,9
<i>Fringilla montifringilla</i>	Ямал	16	22,3 ± 0,4	17	88,8 ± 0,6
	Средний Урал	22	22,4 ± 0,3	25	90,2 ± 0,8
<i>Emberiza aureola</i>	Ямал	7	20,9	7	76,0
	Средний Урал	7	21,2	9	74,1

неодинаково реагируют на изменение условий при освоении Крайнего Севера. У чирка-свистунка, трехпалого дятла, кукушки, белобровика, пеночки-веснички, белой трясогузки, юрка и дубровника не обнаружено статистически достоверных отличий между южноямальскими и среднеуральскими популяциями. Северные кукушки имели значительно меньший вес, но более длинное крыло. У болотных сов на севере уменьшался вес, а длина крыла практически не изменялась. Южноямальские рябинники и желтые

трясогузки имели больший вес и более длинное крыло. Варакушки на севере отличались только большей длиной крыла. К этому можно добавить, что В. Е. Береговой (1963) на большом материале показал увеличение размеров ямальской белой трясогузки.

Приведенные материалы вступают в противоречие со схемой С. М. Успенского (1963б, в) и свидетельствуют о том, что изменения размеров в соответствии с правилом Бергмана могут проявляться и у недавних вселенцев Субарктики. С другой стороны, изменчивость размеров — явление более сложное. Если увеличение размеров является одним из путей приспособления к поддержанию теплового баланса, то оно должно проявляться не только в направлении с юга на север, но и с запада на восток, поскольку в Палеарктике градиент температур понижается от Фенно-Скандии до Чукотки примерно на 8°, в Америке от Аляски до Лабрадора и Гренландии примерно на 5°. Действительно, увеличение размеров на восток показывают чернозобая гагара, белый гусь, белолобый гусь, гуменник (вместе с уменьшением размеров от бореальной зоны к Субарктике), сапсан, дербник, бургомистр, в Америке — камнешарка и чечетка. Крупные по размерам тела популяции длинноклювого крохала, кречета, белохвостого орлана, каменки свойственны Гренландии, но, как показал Вильямсон (Williamson, 1958), для некоторых из них это обусловлено не температурными условиями, а селективным действием перелета через значительные водные пространства.

В то же время значительная часть птиц в американском секторе Америки и Субарктики увеличивается в размерах с востока на запад, то есть в обратном направлении. К таковым принадлежат полярная гагара, американский бекасовидный веретенник, малый веретенник, чернозобик, исландский песочник, мовки, толстоклювая и тонкоклювая кайры, лапландский подорожник, пуночка, имеющие в тихоокеанском секторе наибольшие размеры. Рассмотрение изменчивости размеров в долготном направлении показывает, что она скорее проявляется в соответствии с правилом оптимума П. В. Терентьева, чем с правилом Бергмана.

В целом можно отметить, что среди автохтонов Субарктики, так же как и среди широко распространенных птиц, в том числе обособившихся в субарктические подвиды и не отличающихся морфологически от бореальных популяций, имеется некоторое число видов, следующих правилу Бергмана, примерно такое же число вопреки ему уменьшающихся в размерах на севере и значительное количество не показывающих изменений размеров. В соответствии с этим мы констатируем, что улучшение теплового баланса путем увеличения размеров не является важным и существенным путем приспособления к существованию в условиях низких температур.

Гипотеза о значении размеров тела в поддержании теплового баланса организма была высказана давно, но до сих пор не было сделано сколько-нибудь серьезных попыток ее экспериментальной проверки. Опыты с лабораторными млекопитающими, а именно выживаемости зверьков, различающихся по размерам, при низких температурах, скорее можно расценивать как свидетельство большей конституционной крепости более крупных из них, чем влияния теплоотдачи.

Во всех случаях, когда северные популяции крупнее южных, различия между ними очень невелики и трудно оценить их эффективность. Имеющиеся возможности иной регуляции теплообмена, например, отмеченное ранее улучшение теплоизоляции перового покрова, перекрывает возможный эффект. При этом уместно вспомнить, что крупные виды обладают более «теплым» оперением, чем мелкие.

В отношении значения белой и светлой окраски в теплообмене надо прежде всего сказать, что среди распространенных в Субарктике птиц не

так уж много видов, у которых белый цвет в оперении преобладает. К ним могут быть отнесены белый гусь, тундряная и белая куропатки, кречет, белая чайка, бургомистр, белая сова и пуночка. Кречет в атлантическом секторе представлен темными популяциями, а в тихоокеанском — диморфными. Появление белой окраски в оперении или посветление наблюдается у краснозобой гагары, золотистой ржанки, чечетки, воробьиной овсянки и некоторых других. Посветление от атлантического сектора к тихоокеанскому проявляется у мохноногого канюка, кречета, чернозобика, лапландского подорожника и еще ряда видов.

Самым серьезным возражением против значения окраски в теплообмене служат экспериментальные данные, доказывающие отсутствие влияния белой и светлой окраски покровов животных на теплоизлучение организма (Шварц, 1961, 1963).

На наш взгляд, особенности окраски субарктических птиц наилучшим образом объясняет гипотеза В. Ф. Ларионова (1939), подробно проанализированная позднее (Дементьев, Ларионов, 1944; Дементьев, 1948а, б, 1957). Согласно этой гипотезе, окраска и ее географические изменения определяются условиями протекания окислительных процессов, в частности, окисления пропигмента при формировании пера.

Оценивая приспособления субарктических птиц к низким температурам, следует иметь в виду, что почти все они на зиму мигрируют в более южные широты. Ирвинг (Irving, 1951, 1960а) показал, что некоторые адаптивные теплообменные процессы, например, нижняя критическая температура, обусловлены климатом мест зимовок, а не мест летнего обитания.

Механизмы поддержания теплового баланса достаточно разнообразны, и в ряде случаев они наилучшим образом развиты у птиц Крайнего Севера. В то же время приведенные материалы убеждают в том, что освоение Субарктики и Арктики не всегда обусловлено повышением холодостойкости. В связи с этим, должно возрастать значение микро- и мезоклиматических условий, а также особенностей поведения, направленных на уменьшение теплоотдачи.

Результаты наблюдений за реакцией птиц на неблагоприятные климатические условия содержатся почти во всех работах, посвященных орнитофауне Арктики и Субарктики. Они особенно четки при отклонениях метеорологических условий, которые довольно часты в Субарктике, так как в открытой местности нет преград для проникновения холодных масс воздуха из расположенного поблизости арктического бассейна. Низкие температуры обычно воздействуют вместе с ветром, который сильно увеличивает теплоотдачу. Так, по данным А. Бартона и О. Эдхолма (1957), при скорости ветра 10 м/сек теплоизоляционные свойства одежды и наружных покровов уменьшаются почти вдвое. В то же время экспериментально доказано, что, вопреки широко распространенному мнению, влажность воздуха не влияет на теплоотдачу и теплоизоляционные свойства наружных покровов.

При сильном ветре птицы прячутся в укрытиях, используя особенности мезо- и микрорельефа. На Полярном Урале они скрывались в узких долинах, среди скал, за отдельными камнями, кочками, в углублениях почвы. Особенно широко использовались особенности мезорельефа после окончания гнездования, когда птицы менее привязаны к ограниченной территории. Большинство птиц при сильном ветре пряталось на земле среди травянистой (чаще злаковой) растительности и в кустарниках у самой земли. Уменьшение теплоотдачи достигается положением тела: птицы стремятся держаться головой к ветру, чтобы не нарушалось положение перьев и плотность перового покрова. Зарывание в снег, как реакция, направленная на уменьшение теплоотдачи, не распространено и наблюдается только

у белой куропатки. Близкая ей и тоже зимующая в Субарктике тундряная куропатка активно не зарывается в снег (Семенов-Тянь-Шанский, 1959). Интересно отметить, что зарывание в снег наблюдали у зимующих в степной зоне жаворонков (Формозов, 1961).

Похолодание с выпадением снега в период, предшествующий гнездованию, вызывало «бегство» части уже прилетевших птиц. Так, в конце мая 1961 г. через Полярный Урал на юг летели стаи гуменников и белолобых гусей, в низовьях р. Оби около г. Салехарда появилось очень много длиннохвостых и средних поморников, которые в другие годы встречались здесь на весеннем пролете в небольшом числе. В последних числах мая 1963 г. мы встречали длиннохвостых поморников по р. Оби на юг до г. Ханты-Мансийска.

Приспособительное поведение птиц в гнездовое время проявляется в значительной мере в выборе благоприятных в мезо- и микроклиматическом отношении мест. В главе об использовании территории говорилось об основных особенностях биотопического распределения и отмечалось, что для большинства эвартков и заселивших почти всю Субарктику широко распространенных птиц характерно стремление к эвритопности. Но, несмотря на это, распределение на местности отдельных видов почти никогда не бывает равномерным, на что указывалось во многих работах, посвященных орнитофауне Арктики и Субарктики. Всеми подчеркивалось, что эта неравномерность увеличивается по мере продвижения от лесотундры к полярным пустыням. В этом явлении, кроме влияния кормовых условий и фенологии снегового покрова, не менее заметно проявляется и роль мезо- и микроклиматических условий.

Обычно качественно и количественно богаче птичье население в долинах рек, на южных склонах возвышенностей и гор. Наши исследования на Полярном Урале со всей убедительностью свидетельствуют об этом. Особенно разнообразие видов птиц наблюдалось в долине р. Соби. При этом южные склоны долины существенно отличались от северных. На стационарном участке в березово-лиственничном редколесье южного склона в течение нескольких лет гнездились дербник, азиатский бекас, рябинник, белобровик, сибирская завирушка, белая трясогузка, луговой конек, пеночка-весничка, пеночка-теньковка, чечетка, юрок, овсянка-крошка. Численность в разные годы колебалась от 48 до 63 пар на 50 га. В точно таких же биотопических условиях на северном склоне были найдены только рябинник, белая трясогузка, пеночка-весничка, юрок, чечетки и овсянка-крошка. Подобная картина наблюдалась и на тундровых участках обоих склонов.

Гнезда птиц, как уже отмечалось ранее, в большинстве случаев помещаются в местах, укрытых от ветра.

Подводя итоги рассмотрению материалов о поддержании теплового баланса, мы, вслед за Н. Я. Кузнецовым (1938) и С. С. Шварцем (1963), приходим к выводу, что формирование фауны, в нашем случае фауны птиц Субарктики, не определяется холодостойкостью и приспособлениями к перенесению низких температур, хотя они и играют видную роль.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОРНИТОФАУНЫ СУБАРКТИКИ

Характерные черты распространения птиц Арктики и история ее фауны неоднократно рассматривались разными исследователями (Pleske, 1928; Menzbier, 1923—1924; Тугаринов, 1929; Мензбир, 1934; Серебровский, 1935; Штегман, 1938; Johansen, 1956, 1958, 1960, 1962; Portenko, 1958; Успенский, 1960а, 1963в, 1965, и др.). Основой для воссоздания истории сложения этой своеобразной фауны служили особенности распространения и внутривидовая таксономия арктических видов, менее тщательно анализировались их филогенетические связи.

Мы попытаемся рассмотреть эти вопросы, совмещая классический зоогеографический подход с анализом приспособительных особенностей, которым были посвящены предыдущие главы. Это должно, с одной стороны, помочь оценить пути приспособления к условиям существования в Арктике и Субарктике, и, с другой, глубже понять процессы формирования фауны.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ФАУНЫ

Видовой состав птиц Субарктики изменяется как в широтном, так и в долготном направлении. При районировании полярных территорий использовались как широтно-зональные, так и фаунистические отличия отдельных географических районов. Спорить о доминирующем значении тех или иных и утверждать однозначный подход к решению этой задачи вряд ли целесообразно. Географические различия в большей мере отражают историю формирования фауны, а широтно-зональные показывают большую зависимость от существующих экологических условий. Последние будут рассмотрены ниже, когда пойдет речь о факторах, определяющих южные и северные границы распространения. При рассмотрении всего видового состава птиц сразу видно, что Аляска и Скандинавия с Кольским п-овом выделяются среди всех остальных — в этих районах гнездится 55 и 45% общего числа отмеченных в Субарктике птиц. За ними следует Анадырь с Чукоткой, фауна которых насчитывает 40% птиц. Далее идут п-ова Каннин, Ямал, Таймыр, район низовьев рек Лены и Мекензи с 37—32% видов.

Разнообразие и обилие видового состава птиц обусловлено действующими в наше время климатическими условиями, а также проникновением по долинам крупных рек, текущих в меридиональном направлении. Это свидетельствует о том, что процессы изменения орнитофауны Субарктики интенсивно протекают в некоторых районах и в настоящее время.

Происходящие на наших глазах изменения в орнитофауне Субарктики описаны (Salomonsen, 1948; Williamson, 1948; Jespersen, 1949; Duffey and Sergeant, 1950; Gudmundsson, 1951; Timmermann, 1954; Сдобников, 1956; Спангенберг, Леонович, 1958а, б, 1960б; Curry-Lindahl, 1958; Eriksen, 1958; Бутев, 1959; Höhn, 1959; Леонович, 1960; Childs, Maher, 1960; Christiansen, 1960; Кишинский, 1961; Данилов, 1965). В первую очередь они отмечены у значительного числа водных и околоводных видов. Вторую группу составляют птицы, существование которых в той или иной мере связано

с человеком (ворона, сорока, скворец, домовый воробей, ласточка-касатка, полевой жаворонок). Третью группу составляют опушечные лесные и кустарниковые птицы, отличающиеся большой экологической пластичностью. Проникновение в Субарктику птиц северного таежного комплекса отмечено только на западе Палеарктики, в частности, на п-ове Каннин, что вызвано не изменением климатических условий, а расселением птиц на запад. В остальных районах они ранее заселили Субарктику до определяемого биотопическими условиями предела.

Во всех этих случаях имеет место расселение в направлении с юга на север. У одних и тех же видов оно наблюдается в разных районах. Например, скворец стал гнездиться в Исландии, на о. Медвежьем, проник на север Скандинавии, на п-ова Каннин, Ямал, отмечено появление его в Субарктике Аляски. Интересно, что ряд видов при заселении новых районов пересек значительные водные пространства, например, отделяющие Исландию от Европы. Почти все отмеченные случаи расселения хорошо согласуются с наблюдающимся в последние десятилетия потеплением Арктики. Это указывает на то, что эти виды отличаются по своим приспособительным особенностям от обитающих в Субарктике птиц субарктико-бореального распространения.

Такая картина особенностей географического распределения птиц складывается, главным образом, за счет проникающих в Субарктику видов. Если принимать в расчет только эвартков, то распределение их выглядит иначе (табл. 11). Многообразие морских и прибрежных птиц приурочено к атлантическому и тихоокеанскому секторам Арктики и Субарктики.

Наибольшее число «наземных» эндемичных видов обитает на Аляске, на запад и восток от нее оно постепенно уменьшается, достигая минимума в Исландии и Гренландии. В Палеарктике заметное уменьшение числа эндемиков начинается западнее Таймыра. Вопрос о таком распределении эндемиков Арктики неоднократно обсуждался и совершенно справедливо связывался с историей формирования арктической фауны на территории Берингии.

Тщательный анализ распространения эвартков был сделан А. Я. Тугариновым (1929) и Б. К. Штегманом (1938). По приведенным нами материалам, в соответствии с их представлениями, из «сухопутных» птиц имеют кругополярное или близкое к нему распространение 24 вида:

<i>Gavia stellata</i>	<i>Calidris canutus</i>
<i>Gavia immer</i>	<i>Phalaropus lobatus</i>
<i>Anser albifrons</i>	<i>Phalaropus filicarius</i>
<i>Branta bernicla</i>	<i>Stercorarius pomarinus</i>
<i>Clangula hyemalis</i>	<i>Stercorarius parasiticus</i>
<i>Buteo lagopus</i>	<i>Stercorarius longicaudus</i>
<i>Falco gyrfalco</i>	<i>Sterna paradisea</i>
<i>Lagopus lagopus</i>	<i>Nyctea scandiaca</i>
<i>Lagopus mutus</i>	<i>Eremophila alpestris</i>
<i>Squatarola squatarola</i>	<i>Acanthis flammea</i>
<i>Charadrius hiaticula</i>	<i>Calcarius lapponicus</i>
<i>Calidris alpina</i>	<i>Plectrophenax nivalis</i>

12 видов являются эндемиками Палеарктики. Из них восемь широко распространены по ее субарктической территории:

<i>Cygnus bewickii</i>	<i>Charadrius morinellus</i>
<i>Anser erythropus</i>	<i>Calidris minuta</i>
<i>Aythya marila</i>	<i>Calidris temminckii</i>
<i>Pluvialis apricaria</i>	<i>Anthus cervinus</i>

Небольшие ареалы имеют *Rufibrenta ruficollis*, *Calidris testacea*, *Calidris acuminata* и *Eurynorhynchus pugmaeus*, причем для первых трех по осо-

Таблица 11
Распространение птиц арктического фаунистического комплекса (+ — гнездятся, + — распространены севернее, ↓ — южнее, ○ — гнездятся на прилегающих островах)

Вид	Исландия	Скандинавия и Кольский п-ов	Восточная Европа	Западная Сибирь	П-ов Таймыр	Восточная Сибирь	Чукотка	Аляска	Мекензи	Центральная Канада	Лабрадор и Баффинова Земля	Гренландия
<i>Gavia stellata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gavia immer</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fulmarus glacialis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cygnus bewickii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cygnus columbianus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chen caerulescens</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Chen rossi</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Philactes canagica</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Anser albifrons</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anser erythropus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Branta bernicla</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Branta leucopsis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Branta canadensis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rufibrenta ruficollis</i>				+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aythya marila</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aythya affinis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Somateria mollissima</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Somateria V-nigrum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Somateria spectabilis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Somateria fischeri</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Somateria stelleri</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clangula hyemalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Buteo lagopus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Falco gyrfalco</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lagopus lagopus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lagopus mutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Squatarola squatarola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pluvialis apricaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pluvialis dominica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Charadrius hiaticula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Charadrius morinellus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Macrorhamphus griseus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Limosa lapponica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Limosa haemastica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Numenius borealis</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Numenius thaitiensis</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris testacea</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris minuta</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris ruficollis</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris temminckii</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris melanotos</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris bairdi</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris fuscicollis</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris acuminata</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris alpina</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Calidris canutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calidris maritima</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calidris alba</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Micropalama himantopus</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Tryngites subruficollis</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Ereunetes mauri</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Ereunetes pusillus</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Eurynorhynchus pygmaeus</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Arenaria interpres</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arenaria melanocephala</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phalaropus lobatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 11 (окончание)

Вид	Исландия	Скандинавия и Кольский п-ов	Восточная Европа	Западная Сибирь	П-ов Таймыр	Восточная Сибирь	Чукотка	Аляска	Мекензи	Центральная Канада	Лабрадор и Баффинова Земля	Гренландия
<i>Phalaropus fulicarius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stercorarius pomarinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stercorarius parasiticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stercorarius longicaudus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pagophila eburnea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodostethia rosea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Larus hyperboreus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Larus glaucoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rissa tridactyla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rissa brevirostris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xema sabini</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sterna paradisea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plotus alle</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alca torda</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uria lomvia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uria aalge</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cephus grylle</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Brachyramphus brevirostris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fratercula arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lunda cirrhata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyclorhynchus psittacula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aethia cristatella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aethia pygmaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aethia pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nyctea scandiaca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eremophila alpestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anthus cervinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acanthis flammea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spizella arborea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calcarius lapponicus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calcarius pictus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plectrophenax nivalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Количество видов	31	37	30	35	46	45	50	61	46	45	46	40
«Сухопутных»	18	28	30	32	37	38	34	43	39	38	30	23

бенностям путей, перелета и расположению мест зимовок, о чем подробнее будет сказано ниже, можно предполагать более широкое распространение в прошлом.

Эндемитами Неоарктики являются тоже 12 видов, из которых

Cygnus columbianus *Micropalama himantopus*
Branta canadensis *Ereunetes pusillus*
Calidris fuscicollis *Calcarius pictus*

распространены широко, а пять видов:

Aythya affinis *Numenius thaitiensis*
Limosa haemastica *Tryngites subruficollis*
Numenius borealis

имеют более или менее ограниченные ареалы.

Кроме того, *Calidris ruficollis* и *Limosa lapponica* довольно широко распространены в Палеарктике и проникают на Аляску. Из широко распространенных североамериканских видов проникают в Азию *Chen caerulescens*, *Macrorhamphus griseus* и *Calidris bairdi*. Широко населяют север Сибири

и Америки *Pluvialis dominica* и *Calidris melanotos*. Остается упомянуть, что на основании гнездования *Rhodostethia rosea* в двух далеко отстоящих друг от друга небольших участках Арктики можно предполагать более широкое распространение этого вида в прошлом.

Тенденция к широкому распространению в меридиональном направлении усиливается еще тем, что среди названных видов имеются парные, стоящие на грани хорошо обособленных подвигов и видов. К ним относятся *Cygnus bewickii*—*Cygnus columbianus*, *Aythya marila*—*Aythya affinis*. Кроме того, ряд куликов, например, *Pluvialis apricaria* и *Pluvialis dominica*; *Calidris acuminata* и *Calidris melanotos*, *Ereunetes mauri* и *Ereunetes pusillus*, замещают в разных районах Субарктики друг друга и, по-видимому, происходят от общих предковых форм, имевших обширные ареалы.

Все это свидетельствует о больших возможностях расселения эварктов в меридиональном направлении и об отсутствии для большей части видов сколько-нибудь серьезных экологических препятствий этому.

При рассмотрении вопроса о современном состоянии орнитофауны Арктики и Субарктики встает вопрос о степени ее самостоятельности и своеобразии отдельных районов.

Впервые эти районы как особую зоогеографическую единицу выделил Н. А. Северцов (1877), который принимал Арктику за полосу (зону) Палеарктической области. М. А. Мензбир первоначально (1882, 1892) выделил ее в подобласть Палеарктической области, а позднее (Мензбир, 1934) считал только провинцией Сибирско-Европейской подобласти. Б. А. Кузнецов (1950) после тщательного анализа распространения млекопитающих пришел к выводу, что тундровые пространства Арктики должны быть выделены в самостоятельную Арктическую подобласть Палеарктики. Наконец, Л. А. Портенко (Portenko, 1958), ставивший вопрос о признании отдельной Арктической области, в последние годы (Портенко, 1963) пришел к заключению, что этот ранг неоправданно высок. Признавая, что рассмотрение этого вопроса только на орнитологическом материале не может дать полной и для всех групп животных приемлемой картины, мы все же попытаемся рассмотреть особенности орнитофауны Арктики в целом и отдельных ее регионов.

Субарктика и Арктика не имеют эндемиков высокого систематического ранга. Только для семейства *Alcidae* есть все основания считать эти области родиной. Здесь находится район его видового разнообразия, и в расположенные южнее ландшафтные зоны выходит не такое уж большое число видов. Надо сказать, что Голарктика в целом насчитывает мало эндемичных семейств позвоночных животных, тем более птиц.

Родовой эндемизм более распространен, в подтверждение чего могут быть названы *Chen*, *Branta*, *Rufibrenta*, *Clangula*, *Squatarola*, *Tryngites*, *Ereunetes*, *Phalaropus*, *Eurynorhynchus*, *Pagophila*, *Xema*, *Plotus*, *Nyctea*, *Plectrophenax*. Еще более выражен видовой эндемизм, и 51 вид распространен исключительно или почти исключительно в тундре и лесотундре. Вследствие этого Субарктика и Арктика хорошо обособлены от лежащей южнее бореальной зоны.

В настоящее время большинство зоогеографов принимает существование единой Голарктической области, включающей в себя Палеарктику и Неоарктику. Субарктическая фауна всецело принадлежит ей.

По наиболее общепринятым схемам зоогеографического районирования территории ранга подобласти совпадают с ландшафтно-географическими зонами, ибо, как правило, именно им соответствуют специфические фаунистические группировки. Приведенные соображения дают возможность, в соответствии с первоначальными взглядами М. А. Мензбира и точ-

кой зрения Б. А. Кузнецова, выделить тундровую зону в Арктическую подобласть.

Далее встает вопрос о положении орнитофауны лесотундры. Этот вопрос неоднократно обсуждался в литературе (Портенко, 1937в, 1939, 1963; Дунаева, Кучерук, 1941; Успенский, 1960а; Johansen, 1962, и др.). В настоящее время как будто утверждается точка зрения, согласно которой лесотундра является переходной подзоной (по Бергу, 1936) между тундровой и бореальной зонами, или, в зоогеографическом понимании, подобластями.

Лесотундра не имеет ни одного свойственного ей вида или подвида птиц, то есть не играла какой-либо роли в формообразовании. Надо отметить, что в ней более многочисленны, чем в прочих местах, чечетки, овсянки-крошки, которые находят здесь условия, наиболее соответствующие их экологическим особенностям.

Лесотундра в фаунистическом отношении действительно представляет полосу, в которой смешиваются субарктические тундровые и бореальные лесные виды. Соотношение между ними постепенно меняется от кустарничковых тундр до северных редкостойных лесов. Вместе с тем, нельзя не отметить, что на Ямале уже в кустарничковой тундре выпадает ряд типичных субарктов (кречет, белая сова, тундряной лебедь, кулик-воробей, белохвостый песочник, чернозобик, средний поморник, короткохвостый поморник, пуночка), а из бореальных сюда проникают только немногие широко распространенные экологически пластичные виды. С северной границы древесной растительности начинают доминировать лесные формы, число же тундровых еще более сокращается. Так, на Южном Ямале тундровые пространства в полосе лесотундры были удивительно бедны субарктами, хотя казалось бы, для их существования имелись все условия. Здесь держались белые куропатки, мохноногие канюки, краснозобые коньки, лапландские подорожники.

Следует особо подчеркнуть, что особенности отдельных участков лесотундры определяются именно видами, проникающими в нее из бореальной зоны. При попытке орнитогеографического районирования лесотундры становится очевидным, что отдельные ее регионы соответствуют таковым бореальной, а не тундровой зоны. Это в совокупности с фактами нахождения в лесотундре типичных бореальных или даже распространенных еще южнее видов, например, на Полярном Урале и Южном Ямале — рогатой поганки, гоголя, обыкновенной пустельги, синехвостки, горихвостки, черноголового чекана, — свидетельствует о том, что лесотундра в орнитогеографическом отношении принадлежит бореальной подобласти.

Экологически лесотундра представляет не механическое смешение тундровых и бореальных видов, а комплекс состоящих в тесных биоценотических отношениях форм. По экологическим условиям, определяющим существование птиц, лесотундра принадлежит Субарктике, и населяющие ее виды, как было показано в предыдущих главах, в той или иной мере приспосабливаются к ним. Поскольку освоение лесотундры бореальными видами связано с приспособлением к условиям Субарктики, становится понятным расселение в ней ряда видов преимущественно на запад или восток. В качестве примера можно привести азиатского бекаса и лугового конька, которые в Западной Сибири и на северо-востоке Европы являются типичными обитателями лесотундры и едва проникают в северную редкостойную тайгу. Несомненно, при тщательном анализе особенностей распространения птиц число подобных примеров можно увеличить. Орнитофауна лесотундры испытывает постоянные изменения, связанные с периодическими изменениями климатических условий и выраженные сильнее, чем в соседних с ней зонах.

Рассмотрение особенностей фауны птиц отдельных районов удобнее начать с Исландии в силу ее обособленного островного положения. Фауна

ее обеднена и насчитывает всего 70 гнездящихся видов, из которых эваркты составляют немногим менее половины, а именно, 31 вид. Из них сухопутных только 18 видов, то есть меньше, чем в других районах. Среди последних распространены кругополярно 15 видов, два (тундряной лебедь и морская чернеть) свойственны всей Палеарктике и один (золотистая ржанка) — ее западному сектору.

Фауна Исландии характеризуется отсутствием довольно большого числа кругополярных видов: черной казарки, мохноногого канюка, белой куропатки, среднего и длиннохвостого поморника, белой совы, рогатого жаворонка, лапландского подорожника. Не проникло сюда и более половины палеарктических эварктов. Несмотря на значительные водные пространства, отделяющие Исландию от Европы, она несет черты ее орнитофауны, что особенно видно на примере проникающих в Субарктику птиц. Только два вида (исландский гоголь и каменушка) проникли в Исландию из американского сектора Субарктики.

Дифференцированы в особые исландские подвиды кречет, тундряная куропатка, пуночка, чистик и гагарка. Подвиды первых четырех отличаются наиболее темной в ряду прочих подвидов окраской, а исландские гагарки мельче особей другого подвида, населяющего остальную часть ареала. Такие виды, как белолобый гусь, галстучник, чернозобик, обыкновенная гага и камнешарка, представлены подвидами, общими с Западной Европой. Только полярная гагара относится к американскому подвиду. Часть проникающих из бореальной зоны видов образует особые исландские подвиды, отличающиеся более крупными размерами, о причинах чего уже говорилось. Следует еще раз отметить, что они объединяются с европейскими переходными популяциями Фарерских о-вов.

Норвежско-Мурманский район Субарктики, как отмечалось, богат видами, проникающими в него из бореальной зоны. Эварктов насчитывается 37, в том числе 28 сухопутных. Среди последних преобладают кругополярные виды, которых насчитывается 18, палеарктических — девять и один (белошекая казарка) атлантический. Сюда не проникают из кругополярных видов тулес и средний поморник, хотя последний гнездится севернее. Вместе с тем, на восток за пределы этого района на континенте не селятся некоторые морские, преимущественно атлантические птицы. Свойственные этому району подвиды образуют кречет и тундряная куропатка, а остальные представлены широко распространенными подвидами. Восточная граница района служит восточной границей номинального подвида пуночки. В целом фауна Норвежско-Мурманского района обеднена арктическими видами и формировавшаяся из морских, преимущественно атлантических форм и широко распространенных эварктов. Это свидетельствует о том, что данный район не играл сколько-нибудь заметной роли в формировании наземной орнитофауны Субарктики.

Восточноевропейский и западносибирский сектор насчитывает 35 эварктов, из которых 32 — сухопутных. В их число входит краснозобая казарка, свойственная Западной Сибири и Таймыру. В восточную часть района проникает бурокрылая ржанка, которую правильнее не причислять к птицам этого сектора.

Из общего числа сухопутных эварктов 22 имеют кругополярное и два — палеарктическое распространение. Некоторые из них распространены не по всему району. Так, хрустан населяет только Полярный Урал и п-ов Канин. Имеется разрыв в распространении и тундряной куропатки. Не гнездятся в районе такие кругополярные виды, как исландский песочник и плосконосый плавунчик.

Распространение субарктических птиц показывает фаунистическое единство восточноевропейских и западносибирских тундр. Это подтверж-

дается и особенностями внутривидовой таксономии. некоторых из них Рассматриваемую территорию занимают особые, хотя и слабо дифференцированные подвиды кречета и серебристой чайки. Кроме того, по восточной границе района проводят границу раздела подвидов мохноногого канюка, чернозобика, грязевики. И только линия раздела европейского и сибирского подвидов белой куропатки проходит по Уралу.

Норвежско-Мурманский и Европейско-Западносибирский районы, как показывает сравнение фауны, имеют заметные различия, что нашло отражение в некоторых системах районирования Арктики (Pleske, 1928; Кузнецов, 1950). Второй район имеет более насыщенную, хотя тоже обедненную сухопутную арктическую фауну. Черты его самобытности проявляются только в существовании краснозобой казарки — эндемика Западной Сибири и Таймыра.

На Таймыре обитает 46 эварктов, в том числе 37 сухопутных. Из последних 24 распространены кругополярно и девять палеарктических. Краснозобая казарка является эндемиком, общим с Западной Сибирью. Здесь распространены бурокрылая ржанка и кулик-дутьш, свойственные Восточной Сибири и Америке, причем последний не идет далее на запад, а бурокрылая ржанка лишь немного выходит за пределы района. Краснозобик является эндемиком Таймыра и Восточной Сибири.

Особый подвид имеется только у серебристой чайки, и тот не ограничен в своем распространении этим районом. Западнопалеарктическими подвидами представлены исландский песочник, малый веретенник, гуменник (граница номинального подвида проводится несколько восточнее района), краснозобый конек, восточносибирским — кречет.

Приведенные материалы свидетельствуют более о выраженных различиях, чем о сходстве с Европейско-Западносибирским районом. Объединяет их общий эндемичный вид, гнездование золотистой ржанки, которая, видимо, не идет далее на восток, и общность подвидов названных выше видов. С Восточной Сибирью сближает распространение бурокрылой ржанки, кулика-дутьша, общего эндемика — краснозобика. В фауне Таймыра наблюдаются переходные черты, и при существующих отличиях от соседних районов она заслуживает выделения в особую орнитогеографическую категорию такого же ранга, что и рассмотренные ранее районы.

В Восточной Сибири распространены 45 арктических видов. Из 38 сухопутных птиц 23 кругополярных, восемь — палеарктических, бурокрылая ржанка, бекасовидный веретенник и кулик-дутьш свойственны восточной Палеарктике и Неоарктике. Песочник-красношейка распространен в восточной Палеарктике и проник на запад Аляски. Эндемиком Восточной Сибири является песочник-острохвост, эндемиком этого района и Таймыра — краснозобик. Розовую чайку, если будет подтверждено гнездование на Канадском архипелаге, следует причислить к видам сибирско-американского распространения. Следует упомянуть, что на самый восток района проникает канадский журавль. Из широко распространенных птиц здесь гнездится стерх, исчезнувший или близкий к исчезновению в расположенных южнее зонах.

Восточная Сибирь имеет эндемичный подвид — тундряного гуменника. Восточнопалеарктическими подвидами представлены чернозобик, краснозобый конек, серебристая чайка, малый веретенник (проникает на запад Аляски), общий подвид для востока Палеарктики и запада Америки — черная казарка. Граница ареалов двух подвидов лапландского подорожника проводится по р. Колыме, то есть на востоке района.

Чукотский п-ов населяет 50 арктических видов, но число сухопутных сокращается до 34, из которых 23 распространены кругополярно. Заметно сокращается число палеарктических эварктов, которых остается только

четыре. Отсутствие тундряного лебедя, пискульки, морской чернети, кулика-воробья, а из широко распространенных — гуменника, синьги, бекаса, длинноклювого крохали, турухтана, бекаса азиатского до некоторой степени можно объяснить преобладанием горно-тундрового ландшафта, но окончательное решение вопроса требует дополнительных исследований. Интересные соображения по этому поводу были высказаны Л. А. Портенко (Portenko, 1958), который полагает, что в конце третичного и в четвертичном периоде восточная часть Чукотки представляла остров или группу островов. Правда, эта гипотеза не совпадает со сложившимися в геологии и биогеографии представлениями.

Бурокрылая ржанка, американский бекасовидный веретенник и кулик-дутьш распространены в Сибири и Америке, причем последние два тяготеют к американскому сектору. Песочник-красношейка свойствен восточной Палеарктике, но заселил запад Аляски. Общим с Аляской видом является западный перепончатопалый песочник, но на Чукотке он сравнительно малочислен и встречается только на восточном побережье.

Из Америки, кроме того, проникают в рассматриваемый район канадский журавль и бэрдов песочник. Вместе с тем, довольно большое количество видов не идет из Азии в Аляску и в обратном направлении. Чукотка служит пределом распространения эварктов: хрустана, белохвостого песочника, краснозобого конька (в последнее время установлено несколько случаев его гнездования на западе Аляски), а из широко распространенных и горных — короткоклювого зуйка, мородунки, большого песочника, обыкновенной кукушки, сибирского конька, пеночки-веснички, сибирской завирушки, полярной овсянки и др. Своеобразие Чукотки подчеркивается обитанием эндемичного кулика-лопатня.

Картина подвидовой принадлежности птиц так же неоднородна, как и видовой состав. Черная казарка, мохноногий канюк, кречет, белая и тундряная куропатки, полярная и серебристая чайки, краснозобый конек относятся к одним с восточносибирскими популяциями подвидов. Надо отметить, что у видов с палеарктически-неоарктическим распространением различия между ними и аляскинскими весьма невелики, и часть систематиков, как указывалось в главе II, объединяет подвиды некоторых из них.

К одному с аляскинскими популяциями подвиду относятся чернозобик, длиннохвостый поморник, лапландский подорожник и пуночка (этот же подвид распространен и в Восточной Сибири), а также малый веретенник. Морские птицы представлены тихоокеанскими подвидами.

В целом Чукотка по орнитофауне отличается от прочих районов Палеарктики значительно, чем ранее рассмотренные районы. Своеобразие ее, что неоднократно отмечалось многими орнитологами, проявляется и в приращивании элементов американской фауны.

Аляска имеет наиболее богатую фауну птиц. Всего здесь насчитывается 157 гнездящихся видов, в числе которых 61 — эварктов. Из последних сухопутные представлены 43 видами. Здесь обитают 24 кругополярных вида, которые не могут быть использованы для установления орнитогеографических связей района. Общими Неоарктике и востоку Палеарктики видами являются белый гусь, бурокрылая ржанка, американский бекасовидный веретенник, кулик-дутьш, Америке и Чукотке — бэрдов песочник, Аляске и Чукотке — западный перепончатопалый песочник. Американских субарктов, не идущих на запад далее Аляски, насчитывается 10 видов. Кроме того, к ним можно причислить американскую морскую чернеть, стоящую по степени обособления на грани подвидов и вида. Эндемизмом Аляски могут быть названы из субарктических видов аляскинский кроншнеп, из горных — бурунная птица.

Что касается широко распространенных птиц, освоивших Субарктику

или южные ее районы, то 19 из них распространены по обе стороны Берингова пролива, причем четыре палеарктических вида (тихоокеанская синьга, каменка, белая и желтая трясогузки) проникают только на Аляску или даже на запад ее и не распространяются восточнее, а канадский журавль из Америки — до северо-востока Якутии. Зато 13 палеарктических (белохвост, фифи, щеголь, большой улит, таловка, овсянка-крошка, кроме названных ранее) не проникли в Америку и 11 американских (исландский гоголь, гоголь-гологастик, белоголовый орлан, малый песочник, желтоножка, черноголовый певун, северный речной певун, чернобровая, белогенечная и саванная овсянки, юнко) — в Азию.

Что касается внутривидовой таксономии, то на Аляске представлены одними с восточной Палеарктикой подвидами полярная гагара, белолосбый гусь, бурокрылая ржанка, американский бекасовидный веретенник, лапландский подорожник и пуночка, малый веретенник, исландский песочник, общими с Восточной Сибирью и всей Америкой — чернозобик и длиннохвостый поморник. К неоарктическим подвидам относятся мохноногий канюк, кречет, белая куропатка (алаяскинский подвид, как указывалось ранее, практически не отличим от канадского), тундряная куропатка, галстучник (настолько хорошо морфологически обособлен, что часть систематиков признает его за особый вид). Особые аляскинские (правда, слабо отличимые) подвиды образуют канадская казарка, рогатый жаворонок и воробышная овсянка.

Из морских эварктов выделяют в особый подвид аляскинскую полярную чайку и из широко распространенных — среднего кроншнепа (близок к восточносибирскому). Сапсан и серебристая чайка не отличимы от населяющих прочие районы субарктической Америки.

Приведенные материалы показывают, что несмотря на орнитогеографические связи Аляски и Сибири и многочисленные доказательства обмена видами между ними, отличия фаун их субарктических территорий значительны. Если рассматривать только эварктов, то различия менее выражены, чем в составе видов, проникающих из бореальной зоны и в большей или меньшей мере освоивших Субарктику. В целом орнитофауна Аляски по своим орнитогеографическим связям более близка субарктической Канаде, чем восточной Палеарктике. Это несколько не противоречит гипотезе о существовавшей в прошлом сухопутной связи между Азией и Америкой. Приведенные соображения скорее можно считать свидетельством в пользу предположения о том, что при последнем соединении обоих материков расселение арктических птиц шло свободнее, чем бореальных.

Анализ фауны птиц показывает, что Аляска представляет в пределах Неоарктики отдельную орнитогеографическую территорию, имеющую, с одной стороны, признаки перемещения палеарктических видов в Америку и, с другой, ряд оригинальных черт. Восточная граница района выражена довольно четко и проходит по р. Мекензи.

Канада на восток до Гудзонова залива населена 46 арктическими видами, в том числе 39 — сухопутными. Кругополярных видов насчитывается 23, американских 12, распространенных в Америке и восточной Палеарктике — четыре и то из последних три вида более свойственны Неоарктике. Только в этом районе обитает гусь Росса, преимущественно здесь — песочник-ходулочник (рис. 33) и гудзонов веретенник. К ним можно добавить еще розовую чайку, которая, как и гусь Росса, является реликтовым видом, сохранившимся только на небольшом участке Канадского архипелага и Восточной Сибири.

Морские и прибрежные птицы представлены либо распространенными кругополярно, либо атлантическими видами, в то время как на Аляске обитают преимущественно тихоокеанские.

Из широко распространенных птиц следует упомянуть среднего кроншнепа, который на западе района проникает из Аляски, но, кроме того, есть несколько изолированных колоний на востоке Канады. Каменка на западе только доходит до границы района, отсутствует на всей его территории и проникает на крайний северо-восток.

Эндемичные подвиды образуют американский бекасовидный веретенник, рогатый жаворонок, воробьиная овсянка. Канадскую белую куропатку тоже выделяют в особый подвид, но он практически не отличим от аляскинского. Свойственными всей Америке подвидами представлены тундрная куропатка, кречет, галстучник. Черные казарки северо-запада отно-

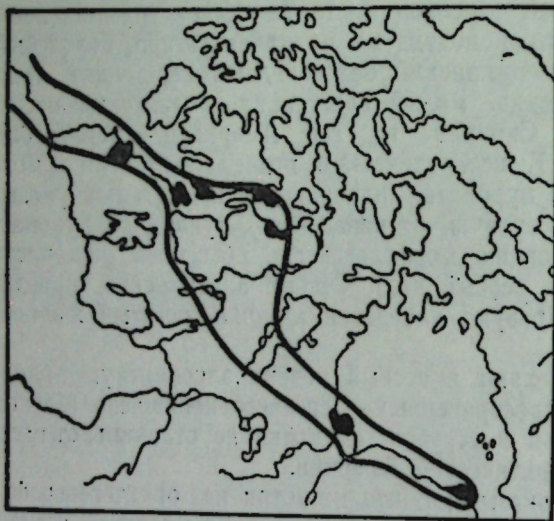


Рис. 33. Распространение песочника-ходулочника в Канаде (Snyder, 1957).

сятся к подвиду, общему с Аляской и Восточной Сибирью. Канадская казарка не отличается от популяций, населяющих большую часть Аляски. Одними с Восточной Сибирью и Аляской подвидами представлены белые гуси, чернозобики и длиннохвостые поморники, с западом Палеарктики — полярная чайка, лапландский подорожник и пуночка. Наконец, от западных границ района распространены особые подвиды полярной гагары и белолобого гуся, которые на востоке выходят за границы района.

Этот район можно рассматривать как равноцен-

ный восточносибирскому. Оба они имеют наиболее типичную и богатую сухопутную орнитофауну: первый — неоарктическую, второй — палеарктическую; содержат наибольшее число реликтовых видов.

П-ов Унгава и Баффинову Землю населяют 46 арктических видов, но число сухопутных сокращается до 30, из которых 21 имеет кругополярное; семь — неоарктическое и два — сибирско-американское распространение. Здесь отсутствуют некоторые кругополярные (чернозобик, исландский песочник) и американские птицы (эскимосский кроншнеп, желтозобик, песочник-ходулочник, кулик-дутьш, воробьиная овсянка), почти все остальные неоарктические виды за единичными исключениями имеют в этом районе восточную границу распространения.

Распространение неоарктических птиц также отличается рядом особенностей. Здесь обитают исландский гоголь, каменушка и каменка, отсутствующие в рассмотренном ранее районе. Такие американские птицы, как канадский журавль, саванная и беловенечная овсянки и некоторые другие, не идут далее на восток, не проникая в Гренландию. Нет некоторых почти повсеместно гнездящихся в Субарктике птиц, как например шилохвости и чернозобой гагары. Эндемичные для этого района подвиды образуют канадская казарка, американский бекасовидный веретенник, рогатый жаворонок. Одноименные с Гренландией подвиды имеют белый гусь и белая куропатка, с Канадой — полярная гагара (подвид, общий также с Гренландией и Исландией), белолобый гусь, кречет, тундрная куропатка, бурокрылая ржанка, галстучник, длиннохвостый поморник, серебристая чайка. Этот район отличается более бедной наземной фауной.

В Гренландии обитает 40 эварктов. Число сухопутных невелико и включает всего 23 вида. Из них кругополярных 20, американских два (белый гусь и бэрдов песочник) и один (белошекая казарка) атлантический. Следует отметить, что в 1945 г. появилась канадская казарка, что увеличивает число американских видов до трех. Бедность орнитофауны проявляется в том, что отсутствуют такие населяющие большую часть Субарктики виды, как мохноногий канюк, тулес, бурокрылая ржанка, рогатый жаворонок, болотная сова, чернозобая гагара. Прочие представлены выходцами из Палеарктики (гуменник, каменка, рябинник) и проникших из Америки (исландский гоголь, каменушка). В особые гренландские подвиды выделяют кречета, тундрных куропаток южной части района (северные относятся к американскому подвиду), серебристую чайку, крякву, белохвоста, каменок (два подвида на западном и восточном побережье).

К общим с Америкой или восточными ее районами подвидам принадлежат полярная гагара, белый гусь, белолобые гуси западного побережья, длиннохвостый поморник, к атлантическим — черная казарка, гуменник, к палеарктическим — белолобые гуси восточного побережья, галстучник, исландский песочник, к общим Америке и западной Палеарктике — лапландский подорожник и пуночка.

Таким образом, кроме бедности видами и отсутствия эндемиков, Гренландию характеризует в столь же сильной мере выраженный «морской облик» фауны, как на Чукотке и Аляске. Но здесь она атлантическая, то есть тяготеющая к Палеарктике. Сухопутная фауна состоит из широко распространенных в Субарктике видов, некоторого количества американских и палеарктических птиц.

На основании изложенных материалов можно произвести следующее орнитогеографическое районирование Субарктики. Ранее отмечалось, что она заслуживает выделения в особую Арктическую подобласть Голарктической области. Далее было установлено, что крайний восток Азии и крайний запад Америки, несмотря на некоторые общие черты, все же имеют больше различий, чем сходства. Поэтому, вероятно, правильнее выделить Палеарктическую и Неоарктическую, или Европейско-Азиатскую и Американскую провинции. В пределах первой по степени сходства и различия районов выделяются Атлантическая подпровинция с Гренландским и Исландским округами, Европейско-Сибирская подпровинция с Норвежско-Мурманским и Восточноевропейско-Сибирским округами, Сибирская подпровинция с Таймырским и Восточносибирским округами, Берингийская подпровинция с Чукотским округом. Американская провинция делится на Тихоокеанскую подпровинцию с Аляскинским округом и Канадскую подпровинцию с Канадским и Приатлантическим округами.

ИСТОРИЯ ЛАНДШАФТОВ И ИЗМЕНЕНИЯ В ФАУНЕ ПТИЦ

Плейстоценовой истории Северного полушария посвящено много работ геологического, географического, палеонтологического и биогеографического содержания. В результате многочисленных исследований сложилось общее представление о характере изменений ландшафтов и климата. Мы не считаем нужным подробно на них останавливаться, тем более, что они были рассмотрены в первом томе этой книги, написанном С. С. Шварцем (1963). Здесь отметим только отдельные моменты.

Все исследователи единодушны в том, что ландшафты Субарктики, ее флора и фауна являются молодыми образованиями, сложившимися в плейстоцене, хотя формирование отдельных элементов могло происходить в более раннее время.

Палеонтологические материалы свидетельствуют о том, что комплекс арктических растений и животных в Ледниковое время спускался на юг в средние широты. Но этот бесспорный факт сам по себе не постулирует существования обширных территорий, покрытых континентальными льдами, а только указывает на общее похолодание климата. В настоящее время исследователи (Lindroth, 1962; Gjaerevoll, 1963; Nadač, 1963, и др.) высказывают предположение о существовании даже в Скандинавии территорий, не покрытых льдами, на которых растения и животные могли пережить оледенение. В этом нет ничего невероятного, поскольку в Гренландии, испытывающей оледенение в наше время, на самой границе с ледниками существует довольно богатая жизнь. Но, как бы то ни было, Скандинавия не играла видной роли в формировании субарктической сухопутной фауны птиц.

В настоящее время некоторые геологи (Попов, 1959; Кузин, 1960; Кузин, Рейнин, Чочиа, 1961) сомневаются в существовании значительного оледенения Северного Урала и Западной Сибири. Еще одним аргументом для них могут быть особенности распространения птиц на Северном и Полярном Урале. Даже можно сказать больше — оно лучшим образом объясняет большее богатство горной орнитофауны этого района по сравнению с Южным Уралом. Только Северному Уралу свойственны такие обитающие в аркто-альпийском поясе виды, как тундряная куропатка, золотистая ржанка, хрустан, луговой конек, черногорлая и сибирская завирушка, лапландский подорожник. Если часть из них можно считать недавними вселенцами, то особенности распространения и биотопического распределения тундряной куропатки и хрустана заставляют предполагать большую давность их существования в этом районе. При оледенении наиболее доступным для них путем отступления должен был бы служить путь по Уральскому хребту на юг. Однако они не проникли в хорошо выраженный и в настоящее время аркто-альпийский пояс Южного Урала.

Палеонтологических доказательств появления в плейстоцене в средних широтах комплекса субарктических птиц в отличие от млекопитающих почти нет. Можно отметить только нахождение остатков белой куропатки южнее границы ее современного распространения, кречета — в Венгрии, и некоторых чистиковых — в средних широтах (об этом речь будет ниже). В первую очередь это, конечно, обусловлено плохой сохраняемостью остатков птиц. Но надо иметь в виду, что даже при нахождении таковых они, поскольку почти все субарктические птицы совершают перелеты, не могут считаться бесспорным указанием на более южное распространение.

Таким образом, основным путем познания происходивших изменений и формирования субарктической фауны птиц является анализ особенностей распространения и филогенетических связей отдельных видов и групп.

Представление о том, что Восточная Сибирь, Берингия и Аляска играли главенствующую роль в сложении арктической флоры и фауны, находит веское обоснование в особенностях распространения арктических растений и животных, которые наиболее богато представлены в этих районах. При этом весьма существенно, что только в этих районах имеются крупные горные массивы, тянущиеся через несколько ландшафтных зон далеко на юг. Это важно потому, что известную роль в формировании арктической флоры и фауны играли альпийские формы. Горные массивы несомненно служили теми экологическими путями, по которым расселялись на север виды, освоившие аркто-альпийский пояс.

В отличие от млекопитающих субарктические птицы не показывают четкой связи тундр и степи. Почти все выходцы из степного ландшафта имеют экологические черты, указывающие на то, что проникновение их

на север прошло стадию приспособления к горному ландшафту и следы этого проявляются в выборе мест для гнездования. Вместе с тем, некоторые виды, например, стерх и саванная овсянка, сравнительно недавно проникли из степной зоны в Субарктику, минуя аркто-альпийскую стадию. Интересно, что в Заполярье Восточной Сибири встречаются фрагменты степной растительности (Букс, 1964). Распространение некоторых птиц в Западной Сибири также указывает на довольно тесные связи степи и тундры. Но прослеживаются они только у водно-болотных птиц.

Наконец, для судеб субарктической орнитофауны имеет значение то, что во время послеледникового термического максимума смещение границы леса на север было более значительным в западной половине Палеарктики, в частности, в Западной Сибири и на Таймыре. Это не могло не сказаться на сухопутной орнитофауне и до некоторой степени объясняет обеднение ее по сравнению с Восточной Сибирью, где и в это время существовали значительные территории, занятые тундрами.

Меньше всего, в силу особенностей рельефа, сказались на Восточной Сибири и Аляске морские трансгрессии, что еще раз подчеркивает значение этих территорий в сложении субарктической фауны птиц. Г. У. Линдберг (1955) на основании анализа распространения пресноводных рыб и характера простирающихся речных систем пришел к выводу, что с плейстоцена до наших дней в районах, прилегающих к Тихому океану, имелись три фазы регрессии и три фазы трансгрессии океана. По его представлениям, на протяжении большей части плейстоцена уровень океана был на 200—300 м ниже современного, в начале плейстоцена во время трансгрессии морские воды поднимались на 150—180 м выше, чем сейчас. В период последовавшей затем регрессии они вновь понизились до уровня предыдущей регрессии. Затем уровень океана был выше современного примерно на 80 м. Последняя регрессия сопровождалась вновь поднятием суши на 200—300 м по сравнению с современным уровнем. В настоящее время этот район переживает трансгрессию.

Если исходить из этой гипотезы, то с плейстоцена до наших дней трижды устанавливалась сухопутная связь между Азией и Америкой. Это удивительным образом совпадает со взглядами Йогансена (Johansen, 1956), который пришел к выводу, что в сторону Америки из Азии было не менее трех инвазий птиц, в обратном направлении — не менее двух.

Таким образом, основным средством восстановления истории формирования орнитофауны Субарктики является изучение особенностей распространения птиц. Но, приступая к анализу субарктического орнитокомплекса, следует помнить очень верные мысли о методах изучения истории региональных фаун, высказанные Е. В. Козловой (1960). Она писала: «При изучении «крупным планом» отдельных орнитокомплексов Палеарктики можно прийти к заключению, что большинство компонентов орнитокомплекса связано с занимаемой орнитокомплексом территорией всей историей, предшествовавшей их видовому обособлению. В особенности это касается видов относительно узкого распространения, населяющих сходные биотопы... Однако дальнейшее изучение каждого из этих видов в отдельности, выяснение их родственных связей, мест обитания и биологии родственных им видов, определение относительного положения изучаемого вида в эволюционном ряду соответствующей систематической группировки того или иного ранга (выяснение признаков его относительной примитивности или измененности) позволяет внести необходимые коррективы в создавшиеся предварительные представления... Таким образом, история отдельных сочленов комплекса, имеющих единую родину (область происхождения современных видов) и населяющих ныне одни и те же «биотопы», бывает в целом совершенно различна» (стр. 56—57).

Семейство Gaviidae насчитывает сейчас три вида, явно тяготеющих к арктическим широтам. История гагар на основании имеющихся в настоящее время материалов была проанализирована Е. В. Козловой (1947). В общем виде она представляется следующим образом. Обособление семейства произошло примерно в олигоцене, так как ранее ископаемые формы имели общие с поганками черты.

Краснозобая гагара по особенностям окраски будет более примитивным видом. Она прошла длительное развитие в полярном бассейне, о чем свидетельствует расположение мест зимовок. Для нас представляет особый интерес обособление ее от группы чернозобая — полярная до ледникового периода, где-то в конце третичного периода. В плиоцене, то есть опять же до оледенения, в районе Атлантики обособилась полярная гагара (ископаемые остатки очень близкой к ней гагары найдены в верхнеплиоценовых отложениях Италии).

Чернозобая гагара формировалась в районе Сарматского бассейна. Заселение ею севера Е. В. Козлова связывает с увлажнением климата, начавшимся в конце плиоцена.

Ледниковая эпоха способствовала изоляции отдельных популяций чернозобой и полярной гагар. Пережившие оледенение, видимо, на севере Сибири, полярные гагары образовали более приспособленный к условиям Субарктики подвид *Gavia immer adamsi*, а отступившие в Северной Америке на юг — *G. i. immer*. Оба подвида настолько хорошо дифференцированы, что некоторые систематики их признают даже за особые виды. В ледниковое же время произошло и обособление настоящего арктического подвида чернозобой гагары — *Gavia arctica pacifica*.

При восстановлении истории краснозобой гагары здесь использованы особенности распространения и образа жизни, чего, нам кажется, нельзя сказать об истории полярной и чернозобой гагары. Затем возникает вопрос о том, почему первая при оледенении отступила на юг, а вторая пережила его на севере. Распределение зимовок *Gavia arctica pacifica* только на западном побережье Америки, отсутствие ее в Гренландии скорее показывает на более позднее, по сравнению с полярной гагарой, проникновение ее в Америку. С другой стороны, *Gavia immer immer* морфологически, в частности, по окраске клюва, ближе к чернозобой, чем *G. i. adamsi*, распространена не только в Субарктике, но и в лесной зоне, менее приспособлена к условиям севера.

Исходя из представления о необратимости приспособлений к условиям Субарктики, мы представляем их историю иначе. Обособление предковой формы, проникшей через Берингию в конце плиоцена в Америку, привело к формированию там полярной гагары, а палеарктическая группа популяций дала чернозобую. Далее, освоив Субарктику, полярные гагары расселились вновь в Палеарктике, но уже следуя ее тундровой зоне. Это должно было произойти где-то в начале плейстоцена, так как этот процесс мог успешно идти только при условии генетической разобщенности с чернозобой гагарой, то есть после достижения видовой самостоятельности. Позже тем же путем, но в обратном направлении, через Берингию расселились тундровые популяции чернозобой гагары, которые не вышли в Америке за пределы Субарктики.

Тундряной и американский лебеди являются близкими формами, стоящими на грани хорошо обособленных подвигов одного вида — мало дифференцированных видов. Они не имеют сколько-нибудь выраженных экологических отличий. Обособленность мест зимовок и постоянство путей перелета указывает на довольно длительное самостоятельное развитие. Боль-

шая разбросанность мест зимовок в Старом Свете и несомненные филогенетические связи с кликуном позволяют считать Палеарктику родиной предковой формы. Небольшие размеры, что, как отмечалось раньше, можно рассматривать как приспособление растительноядных видов к условиям существования в тундре, свидетельствуют в пользу плейстоценового возраста этих видов.

Представителей рода *Chen* Иогансен (Johansen, 1960) считает реликтами третичного периода. Филогенетические связи белого гуся и гуся Росса не ясны. Гусь Росса распространен ограниченно, и по имеющимся сведениям численность его сокращается. Белый гусь, судя по распространению на гнездовые и зимовках, сравнительно недавно заселил северо-восток Сибири. Оба вида принадлежат неоарктической фауне. Родствен им и белешей, населяющий побережья Аляски и Чукотки.

Белолобый гусь по особенностям мест зимовок и филогенетическому родству с палеарктическими гусями рода *Anser* должен был сформироваться в Палеарктике, но сказать что-либо более определенное по этому поводу сейчас невозможно. Во всяком случае, это хорошо приспособленный к условиям Субарктики вид.

Пискулька, судя по распространению в лесотундре и более поздним срокам прилета, менее приспособлена к условиям Субарктики. Очень близка к белолобому гусю. Меньшая разбросанность зимовок и небольшие размеры тела как будто позволяют датировать формирование пискульки плейстоценом.

Черная и белощекая казарки не имеют близких родственных связей с распространенными южнее видами, что свидетельствует о давности их существования в Арктике. Биотопически они являются литоральными видами, хорошо приспособленными к существованию в суровых условиях. Формирование их, видимо, проходило в третичный период на побережьях Полярного бассейна.

Канадская казарка не является собственно субарктическим видом, а скорее принадлежит к группе широко распространенных птиц, освоивших Субарктику. Судя по биотопическому распределению на гнездовые и зимовках, обитанию в бассейне р. Миссури, она является выходцем из степей Северной Америки. Ископаемые остатки, по-видимому, этого вида, найдены в нижнеплиоценовых отложениях Америки. Субарктику канадская казарка, видимо, освоила недавно (не ранее конца плейстоцена), при высокой численности не успела расселиться по ней за пределы Неоарктики и только в 1944—1947 гг. появилась в Гренландии (Salomonsen, 1948).

Краснозобую казарку мы склонны рассматривать как реликтовый вид, не сохранивший родственных связей с другими гусями. О ее происхождении можно говорить только предположительно, так как, по сути дела, фактических материалов для этого нет. Своеобразие и обособленность краснозобой казарки заставляют считать ее древним видом. Вряд ли можно относить ее к автохтонам Западной Сибири, как это делает Иогансен (Johansen, 1961). Расположение путей пролета, мест зимовок и биотопическое распределение на зимовках позволяет связывать ее происхождение с Сарматским бассейном, откуда она проникла в Западную и Среднюю Сибирь, сохранивших ее в виде реликта до наших дней.

Становление морской чернети, как позволяет об этом судить распространение, приспособленность к условиям Севера, связано с субарктической Палеарктикой и, очевидно, датируется плейстоценом. Американские морские чернети, считающиеся частью систематиков за подвид, а частью (американскими) — за особый вид, имеют собственные места зимовок, которые располагаются не только на западе, но и на востоке Америки.

Гаги являются обособленной группой, не имеющей ясных родственных

связей с другими *Anatidae*. Всеми признается их давнее (третичное) происхождение в древнем Полярном бассейне.

Морянку приходится признать автохтоном Субарктики, так как филогенетические связи ее не ясны и экологические особенности не дают материала для суждения о путях проникновения в Заполярье. Проведенные на кафедре зоологии Уральского университета В. А. Тарчевской морфологические исследования выявили у морянки ряд генерализованных черт в строении скелета и крыла.

Мохноногий канюк стоит в тесных родственных связях с центрально-азиатским мохноногим курганником, что указывает на пути его проникновения в тундры. Нет между ними существенных различий и в выборе мест для гнезда. Расселение на север, очевидно, шло по степным участкам Восточной Сибири в плейстоцене. Фрагменты степи сохранились до сих пор в Якутии, а элементы степной флоры, как указывалось ранее, даже в Заполярье. Таким образом, проникновение на север было до некоторой степени связано с предварительным освоением если не аркто-альпийского пояса, то горных условий. Уже у мохноногого курганника наблюдается сдвиг сроков размножения на более позднее время по сравнению с обыкновенным курганником. Мохноногий канюк начинает гнездиться в еще более ранние фенологические сроки.

В тщательном и глубоком исследовании кречета, проведенном Г. П. Дементьевым (1951а), определены пути и специфика его формирования. Она представляется в следующем виде: «Взаимоотношения кречетов и балобанов подходят таким образом к категории случаев пограничных между категориями «вид» и «подвид»... Еще до ледникового периода от обитавшей где-то в степях или полупустынях Азии близкой к «*Cherrug*» примитивной формы отделились и начали расселяться новые формы, из которых некоторые (или одна) продвинулись на север и могли бы рассматриваться в качестве корня северных кречетов; под влиянием условий ледникового периода, северная группа кречетов частично, по-видимому, отступила к югу, на это указывает, быть может, нахождение остатков кречетов в плейстоценовых отложениях в Богемии (Сипка, Чертова Дира, данные Чапека) и в Венгрии (пещера Палльфи, данные Чапека и Эика). Можно предполагать, что эта ветвь является исходной для тех кречетов, которые живут сейчас в альпийской зоне Алтая и Тарбагатай, дойдя к югу до Тянь-Шаня. По-видимому, эта миграция части кречетов к югу в Азию связывается с древнейшими четвертичными оледенениями. «Примитивные» признаки (наличие рыжей фазы; сохранение у большинства взрослых особей рыжеватого тона поперечных пестрин верха) у *Altaius*, очень все же близкой к кречетам формы по совокупности черт строения, говорит в пользу высказанного предположения. С другой стороны, события ледникового периода могли стимулировать эволюцию другой группы кречетов в направлении выработки у них морфологических и биологических особенностей, характерных для птиц арктического фаунистического комплекса» (Дементьев, 1951а, стр. 39).

Таким образом, окончательное становление кречета, по-видимому, приурочено к ледниковому периоду, скорее всего к его концу. Проникновение на север было возможно только по открытым безлесным пространствам, и разбираемый случай служит примером заселения тундровых пространств степной формой. Но дело обстоит сложнее, чем представляется с первого взгляда. Кречеты по характеру избираемых в Субарктике мест гнездования сохраняют связь с горным ландшафтом, на что обращал внимание П. В. Серебровский (1935). По избираемым местам он практически не отличается от настоящего обитателя альпийского пояса гор — алтайского кречета. Это заставляет думать, что путь предковой формы из степей и

полупустынь шел через освоение альпийского пояса. По распространению более примитивного алтайского кречета можно предполагать, что заселение севера шло по горным хребтам Восточной Сибири.

Имеющиеся немногочисленные наблюдения как будто дают основание считать, что кладка северных и алтайских кречетов происходит почти в одно время, но при резко различной обстановке: на севере — в зимних условиях, у алтайских — когда почти весь снег стает. Это подтверждает высказанное в главе VI предположение, что освоение Субарктики связано с изменениями в процессах размножения.

Род *Lagopus*, по Б. К. Штегману (1938), вероятно, американского происхождения, так как ближе стоит к примитивным степным тетеревиным Америки. Кроме того, там есть эндемичный вид этого рода. Но если предковая форма белой и тундряной куропаток происходит из Неоарктики, то формирование этих видов несомненно происходило в Палеарктике. Нам кажется справедливым предположение Иогансена (Johansen, 1956) о происхождении их в Восточной или Центральной Азии. Одно то, что в Америке они населяют только Арктику и Субарктику, указывает на расселение из Азии, где они приспособились к условиям севера.

Оба вида находятся в тесном родстве, причем белая куропатка менее специализирована и, видимо, сохранила больше свойств предковой формы. С большей определенностью можно говорить о происхождении тундряной куропатки в Восточной Азии, откуда она расселялась по альпийскому поясу. Формирование обоих видов должно быть отнесено к третичному периоду, а заселение Субарктики к плейстоцену (Johansen, 1956). Основные морфологические особенности их выработались до проникновения на север. Прошедшая аркто-альпийскую стадию тундряная куропатка более приспособлена к условиям севера, чем пришедшая из степи белая. Это подтверждается, например, холодоустойчивостью, особенностями зимнего питания, длительностью сезона размножения.

Большая часть эндемичных для Субарктики куликов имеет длительную историю и утратила родственные связи с распространенными южнее видами, являясь, по Иогансену (Johansen, 1960), третичными реликтами.

По исследованиям Е. В. Козловой (1961, 1962), история их выглядит следующим образом: «Многочисленность и широкое распространение *Squatarola* на европейских и африканских зимовках дает некоторые основания полагать, что этот вид давно уже населяет северные части восточной Европы и Западную Сибирь, а может быть, был ранее распространен еще далее к западу. Родиной тулеса и золотистых ржанок, по всей вероятности, является северо-восток Азии и северо-запад Америки, где предположительно возник и формировался тундровый ландшафт и связанные с ним своей историей виды куликов» (стр. 77).

Род *Pluvialis*, по ее представлениям, более специализирован, чем тулес. Родиной предковой формы Е. В. Козлова считает север Америки, откуда часть популяции расселилась через Атлантику в Европу, где дала начало золотистой ржанке. Популяция, оставшаяся в тундрах Америки, дала начало бурокрылой ржанке, которая лишь после конца четвертичного оледенения расселилась в Азию. Сейчас азиатский подвид начинает расселяться снова на восток в пределы ареала американского подвида и на небольшой территории Аляски они гнездятся совместно. Нам кажется, что широкое распространение этого вида на зимовках в южной Азии и Австралии свидетельствует о большей давности обитания в Восточной Сибири и даже, пожалуй, об известной роли этой территории в формировании вида. Вероятно, заселение Сибири произошло еще в плейстоцене.

«Родину галстучника и его предковой формы, по всей вероятности, следует искать в Северной Америке, где он широко распространен и где жи-

вут его ближайшие родственники: *Ch. melodus* и *Ch. Wilsonia*. Заселение галстучником материка Евразии проходило, по всей вероятности, с запада на восток через Гренландию; проникновение уже обособившегося европейского подвида на крайний северо-восток Азии датируется недавним (последне-ледниковым) прошлым, на что дают известные указания пролетные пути этого зуйка, ведущие на зимовки в Африку, Аравию и Ирак». «Хрустан проводит зиму в африканском Средиземноморье, в Сирийской пустыне, Израиле и Ираке, что позволяет предполагать его средиземноморское или европейское происхождение» (Козлова, 1961, 1962, стр. 110). Нам кажется, что зимнее распределение (в злаковых полупустынях), как и в случае с некоторыми другими куликами (Козлова, 1960), указывает на биотопическое размещение предковой формы. Особенности путей пролета, близость к зуйкам позволяют предполагать, что родиной предковой формы мог быть район Сарматского бассейна. История хрустана, во всяком случае на первый взгляд, напоминает историю краснозобой казарки. Только он до проникновения на север, вероятно, прошел стадию освоения горного ландшафта.

Вопрос о том, американский или азиатский бекасовидный веретенник носит более обобщенные черты, по Е. В. Козловой (1962), остается нерешенным. Род мог возникнуть как в Неоарктике, так и в Палеарктике. Расселение американского бекасовидного веретенника, обособившегося в Америке, «вероятно, послеледникового происхождения, поскольку азиатская популяция этого вида до сих пор продолжает летать на зимовку в южные части Северной Америки и в Центральную Америку... кроме того, азиатская популяция не обособилась пока морфологически от северо-аляскинской». Точнее указать место обособления не представляется возможным, но разобщенность отдельных очагов гнездования и морфологическая обособленность каждого подвида позволяют предполагать длительное существование вида в Субарктике и более широкое распространение в прошлом.

Малый веретенник имеет родиной Палеарктику. Разделенный на участки ареал, по всей вероятности, указывает на относительную давность вида. Расселение в Аляску Е. В. Козлова (1962) датирует послеледниковым временем, так как американская популяция, хотя и обособилась до подвида, но не освоила американских зимовок, сохраняя древнее направление миграций вдоль азиатских берегов и островов на прежние тихоокеанские зимовки.

Гудзонов веретенник имеет несомненно американское происхождение, он произошел от предковой формы, проникшей из Палеарктики в третичном периоде. Но о месте и времени его формирования ничего определенного сказать нельзя. Сейчас его распространение ограничено Субарктикой.

Аляскинский кроншнеп, являющийся реликтовым видом, происходит от общей с *Nimenius americanus* предковой формы. Тихоокеанские островные зимовки позволяют предполагать давность существования вида, но точнее сказать о месте и времени происхождения не представляется возможным. Предковая форма заселила Америку не позднее конца плейстоцена (Козлова, 1962).

Эскимосский кроншнеп состоит в близком родстве с сибирским кроншнепом-малюткой. Распространение его на западе Америки можно считать указанием на палеарктическое происхождение предковой формы. На зимовках держится в пампе, что, вероятно, свидетельствует о степном происхождении предков этого кроншнепа. Формирование вида, по всей вероятности, происходило в Субарктике Америки.

Виды рода *Calidris* распространены почти исключительно в Арктике и Субарктике. На зимовках песочники держатся преимущественно по мор-

ским побережьям и реже — по берегам внутренних водоемов. Они имеют, по всей вероятности, древнее происхождение, датируемое самое позднее плейстоценом. Родиной, видимо, являлись побережья Полярного бассейна. Палеарктика и Неоарктика имеют свои эндемичные виды, причем, по Е. В. Козловой (1962), только евразийский кулик-воробей имеет близкое родство с малым песочником из Америки. Остальные виды не связаны близким родством. Проникновение песочника-красношейки из Сибири на Аляску, кулика-дутьша и бэрдова песочника из Америки в Азию должно быть датировано постплейстоценовым временем, так как они продолжают летать на зимовки, свойственные исходным популяциям. Таким образом, большинство песочников являются истинными автохтонами полярной области. Несколько особняком стоит бэрдов песочник, который на гнездовые и зимовки придерживается горных биотопов, что не позволяет с уверенностью говорить о Субарктике как месте формирования этого вида.

Песочник-ходулочник является эндемиком Неоарктики, точнее Канадского ее округа. Сохраняя связи с песочниками, он хорошо обособлен. Несмотря на распространение не только в Субарктике, но и на севере лесной зоны, тундровый ландшафт, видимо, является исходным. Ископаемые остатки близкого к нему вида известны в Аризоне (Козлова, 1962).

Желтозобик, как и кулик-дутьш, зимует не на побережьях, а в пампасах, но говорить о происхождении его или предковой формы из степи вряд ли приходится, поскольку почти все филогенетически родственные ему песочники тяготеют к тундре и арктическим побережьям.

Перепопчатопалые песочники по распространению и родству с песочниками должны быть причислены к автохтонам американской Субарктики. Проникновение западного перепопчатопалого песочника на Чукотку произошло недавно, во всяком случае, после ледникового времени.

Лопатонос близок песочникам, в частности, восточносибирскому песочнику-красношейке, но особенности развития клюва свидетельствуют о длительном самостоятельном развитии. Современный ареал имеет реликтовый характер, расположение зимовок указывает на происхождение его из восточной Палеарктики.

Круглоносый и плосконосый плавунчики являются, вероятно, автохтонами полярных районов, и происхождение их Йогансен (Johansen, 1960) относит к третичному периоду. Предковые формы их еще в то время проникли на север из более южных широт, о чем свидетельствует обитающий в степной и на юге лесной зон Америки более генерализованный *Phalaropus tricolor*.

Происхождение поморников и таких чаек, как белая, вилохвостая, розовая, полярная и малая полярная, по всей вероятности, связано с полярным бассейном третичного периода. Об этом свидетельствуют особенности распространения, совершенство приспособлений и распределение зимовок. В формировании моевок обыкновенной и красноногой, кроме полярного бассейна, имели большое значение северные части Атлантического и Тихого океанов. Эти моевки не сохранили родственных связей с видами, распространенными в других зонах.

Семейство чистиковых формировалось в третичном периоде в северных широтах, а некоторые (Johansen, 1960, — роды *Uria*, *Cerphus*, *Plutus*, *Fratercula*) — в арктических водах.

Белая сова хорошо обособлена от других сов, не имеет с ними близких родственных связей, что вместе с высокой приспособленностью к условиям севера дает возможность считать ее древним обитателем Субарктики.

Рогатый жаворонок широко распространен в Северном полушарии. Морфологическая дифференциация субарктических популяций не пошла дальше подвидовых отличий. Е. В. Козлова (1952), проанализировавшая

родственные связи между его подвидами, отметила малую морфологическую пластичность рогатого жаворонка. Своим происхождением он связан с засушливыми открытыми пространствами Старого Света. Все подвиды рогатого жаворонка, по Е. В. Козловой, объединяются в три группы: первая свойственна Сахаре и Аравии, вторая — почти исключительно горные формы Балканского п-ова, Кавказа, Передней и Средней Азии, в третью входят подвиды северо-западной Африки, западного Китая, Монголии, Казахстана, Тибета, южной Сибири, Субарктики и Америки. «Все американские подвиды слабо обособлены и близки к нашему тундровому *E. a. flava*, от предков которого они явным образом ведут свое происхождение. Различия американских подвидов между собой и *E. a. flava* сводятся к оттенкам окраски оперения, при полном сходстве его рисунка. Между тем, заселение Северной Америки представителями рода *Eremophila* приходится отнести ко времени не позднее конца плиоцена или начала плейстоцена, так как рогатый жаворонка найден в плейстоценовых отложениях Калифорнии. Эти данные позволяют до некоторой степени судить о темпах эволюции окраски и рисунка оперения представителей рода, выработка этих признаков происходит, по-видимому, крайне медленно» (Козлова, 1952, стр. 992). На большей части ареала рогатый жаворонка избирает сходные биотопические условия — открытые пространства с сухим каменистым грунтом и обедненной ксерофильной растительностью. На основании этого можно полагать, что проникновение его на север шло через аркто-альпийский пояс гор Сибири. Не произошло у рогатого жаворонка и существенных изменений в механизмах регуляции процессов размножения, по которым он ближе стоит к группе бореальных видов, проникающих в Субарктику.

Создается впечатление, что рогатый жаворонка является примером вида, обладающего широкой экологической валентностью и в сравнении со многими другими меньше изменяющийся в различных условиях существования как морфологически, так и экологически.

В родственных связях и происхождении краснотелого конька много неясного. Из прочих видов рода ему, вероятно, ближе всех луговой конек. Ни пути пролета, ни размещение на местах зимовок не дают материала для каких-либо более или менее обоснованных предположений. Можно только сказать, что он сформировался в тундре Палеарктики, по-видимому, в плейстоцене.

Чечетка имеет, по всей вероятности, палеарктическое происхождение. Об этом можно судить по тому, что она здесь более распространена в бореальной зоне, чем в Неоарктике, и имеет отдаленные родственные связи с двумя другими палеарктическими видами рода. Род в целом имеет длительную историю, так как виды морфологически и экологически сильно различаются. Горная чечетка все же по ряду особенностей ближе обыкновенной чечетке, чем коноплянка. Первоначальные этапы видообразования, возможно, протекали в восточносибирской редкостойной тайге, а оттуда она пришла в Субарктику и стала характернейшим ее видом. Предположительно формирование вида можно датировать плейстоценом.

Род *Calcarius* имеет американское происхождение. Смитов подорожник по особенностям окраски стоит несколько особняком: Лапландский подорожник имеет с *Calcarius ornatus*, распространенным в степях, некоторые общие черты окраски и, вероятно, более тесные родственные связи, что позволяет думать о проникновении предковой формы на север из степи. Но все три вида, во всяком случае по окраске, значительно отличаются, что позволяет предполагать длительное (доплейстоценовое) их существование. Лапландский подорожник, по всей вероятности, является автохтоном Субарктики.

Пуночка не имеет близких родственных связей с обитающими южнее

видами овсянок. Иогансен (Johansen, 1960) причисляет ее к третичным реликтам.

Что касается освоивших Субарктику широко распространенных птиц, то история некоторых из них, например, синьги, турухтана и серебристой чайки требует дополнительных исследований. Проникновение части из них, например, сапсана, гуменика, по всей вероятности, датируется плейстоценом, а остальных, возможно, более поздним временем. Дополнительные трудности при анализе этой группы возникают в связи с заселением ими интразональных элементов ландшафта и высокой эврибионтностью.

Группа птиц, освоивших южную Субарктику или проникающих в нее, существует в Заполярье в основном недавно.

Любопытную картину освоения новых территорий представляет распространение серощекой поганки. Разрыв ареала этого палеарктического вида в Евразии, вероятно, был связан с изменениями климата и ландшафтов в ледниковый период. В последовавший после его окончания термический максимум она из восточного очага расселилась на северо-восток Сибири и север Америки, но не вышла за пределы древесной растительности. Возникшие при расселении на север приспособительные особенности препятствуют дальнейшему продвижению вида на юг Северной Америки. Американская группа популяций, несмотря на изоляцию, не отличается от восточносибирской.

Распространение стерха, нам кажется, показывает, насколько осторожно следует подходить к вопросу о месте происхождения видов, основываясь только на особенностях распространения, потому что при таком подходе возможны ошибки. Ранее указывалось, что он исчез в степях Сибири, угас или близок к этому очаг распространения на севере таежной зоны Западной Сибири. Поддерживает свое существование пока только тундровая восточносибирская популяция. Если бы не было известно его раннее распространение, то вид с полным правом можно было бы причислить к субарктам. Сходную историю, видимо, имеет ряд птиц, причисляемых к автохтонам, имеющим на самом деле реликтовое распространение в Субарктике.

Приведенные материалы показывают гетерогенное происхождение орнитофауны Субарктики, что еще ранее отмечал ряд исследователей (Тугаринов, 1929; Штегман, 1938; Johansen, 1956, 1958, 1960). Она формировалась за счет видов, пришедших в разное время и проделавших разную историю. Часть птиц имеет длительную историю существования в Субарктике, во всяком случае, с третичного периода они населяли эти районы. По всей вероятности, некоторые из них уже тогда обособились в существующие ныне виды, а другие сформировались в плейстоцене. Часть птиц проникла и сформировалась в субарктические виды в ледниковое время. Постплейстоценовая эпоха, как представляется сейчас, несмотря на проникновение в южную Субарктику большого количества птиц, не пополнила ее орнитофауну эндемичными видами. Решающее значение имела непродолжительность прошедшего времени, недостаточного для формообразования такого масштаба.

Как следует из приведенных материалов, процессы формообразования протекали с разной скоростью, что видно на примере гагар, куликов и др. Это не позволяет по степени морфологического обособления судить о древности существования вида в Субарктике. Иогансен (Johansen, 1958) считает, что подвиды и некоторые виды имеют плейстоценовый возраст, причем, ряд подвидов и, возможно, видов сложился во время третьего оледенения. Возникшие в постплейстоценовое время подвиды, по его представлениям, слабо дифференцированы. Некоторые из них имеют очень короткую историю, например, возраст гренландских подвидов ряда птиц он определяет около 5 тысяч лет. К сожалению, все эти заключения основываются только

на более или менее вероятных теоретических предпосылках. Можно для примера сослаться на рогатого жаворонка, за длительное время существования в Субарктике давшего только слабо обособленные подвиды, и полярную гагару, у которой дифференциация примерно за то же время зашла далеко.

На основе рассмотрения особенностей формирования орнитофауны и путей приспособления к условиям Субарктики можно более обоснованно подойти к анализу группы субарктов, выделенной в главе I главным образом по характеру распространения. Она состоит из автохтонов и древних реликтов, различить которые часто невозможно. К ней относятся также выходцы из степей, большая часть которых прошла этап освоения горного ландшафта и, следовательно, преадаптации к суровым условиям севера. Некоторые виды, вероятно, расселились на севере, минуя этот этап и приспособившись к ним, как и млекопитающие степного происхождения (Шварц, 1963).

В процессе расселения в Субарктику первостепенное значение имели ландшафтные особенности и приспособленность птиц к обитанию в определенных биотопах, что объясняет обилие в Субарктике водно-болотных видов. Этим обусловлено малое число выходцев из степей, пришедших в Субарктику, минуя горную стадию, и большую доступность ее для степняков, освоивших альпийский пояс. Следует отметить, что для млекопитающих С. С. Шварц (1963) получил прямо противоположные результаты. Может, это связано со способностью птиц преодолевать понижения между горами, занятые чуждой им древесной растительностью. В свете изложенных данных представляется, что проникновение обеих групп степняков в Палеарктике легче происходило в Восточной Сибири.

В крайних различиях ландшафтов тундровой и лесной зон можно видеть и причину бедности первой воробьиными птицами. Пространства, занятые ныне тундрой, в третичное время были покрыты лесами. В ледниковый период населявшие их воробьиные птицы должны были либо отступить, либо исчезнуть. Сохраниться могли только единичные виды, обитавшие на горных лугах и каменистых склонах. Очевидно, в плейстоцене, как и сейчас, тундра на юге граничила с лесом, хотя, как признается, холодные степи могли близко подходить к ней. Лесные виды не были в состоянии освоить тундру потому, что биотопические связи, как сейчас все более выясняется, отличаются удивительным постоянством и консерватизмом. Кроме того, переход в тундру должен был сопровождаться приспособлением к новым кормовым условиям (а специализация северных лесных форм в этом отношении общеизвестна) и другими изменениями в экологии видов.

По тем же причинам большое число проникающих в Субарктику лесных воробьиных птиц не имеет перспективы прочно войти в состав ее фауны.

Анализ приспособительных особенностей показывает, что бедность тундровых биоценозов воробьиными птицами не определяется большей чувствительностью их птенцов к температуре, а, по всей вероятности, зависит от исторических условий развития ландшафтов.

Вслед за биотопическими условиями в формировании орнитофауны важную ограничивающую роль играли физические условия Субарктики и способность птиц приспособиваться к ним. В ее состав могли войти и стать характерными обитателями зоны только виды, обладавшие высокой экологической пластичностью или широкой экологической валентностью. Отсюда преобладание в Субарктике эврибионтных видов.

Из рассмотрения путей приспособления птиц, которым были посвящены предыдущие главы, следует, что в процессе освоения Субарктики наиболее существенные изменения происходят в размножении. Отсюда можно сде-

лать логическое заключение, что, вероятно, они играют ведущую роль, определяя возможность закрепиться в тундровых биоценозах.

Первым этапом таких адаптаций является смещение сроков гнездования на более раннюю фазу весны, что наблюдается у всех без исключения видов. Биологическое значение этого исключительно велико, так как позволяет использовать короткое лето для завершения цикла размножения.

Далее, очевидно, происходят изменения чувствительности к освещению физиологического аппарата, определяющего функционирование гонад. Наконец, настоящим субарктам свойственны глубокие изменения в сезонности размножения, связанные, вероятно, с перестройкой этого аппарата, с изменениями в его функционировании.

Происходят изменения, как отмечалось ранее, и в особенностях поддержания теплового баланса. Предварительное приспособление аркто-альпийских видов, например, несомненно облегчило их расселение на север. Но эти приспособления не имели принципиального значения в формировании орнитофауны Субарктики, не они определяли, какие виды стали субарктами и какие не стали.

Все приспособления, по Н. И. Калабухову (1946, 1950), в конечном счете можно рассматривать как энергетические. При таком подходе становится понятней, например, пониженная плодовитость субарктов и ряд других экологических особенностей. Все приспособления птиц Субарктики направлены на полное использование энергетических ресурсов и сокращение энергетических трат организма. Естественно, что степень адаптивности не может быть у всех птиц одинакова. Можно выделить следующие основные группы:

1. Субаркты автохтонного древнего реликтового и аркто-альпийского происхождения. Обладают наиболее выраженной адаптацией к условиям.

2. Субаркты степного происхождения. Близки к первой группе, в частности, по особенностям размножения, но по ряду экологических черт (у белой куропатки по способу питания зимой и холодоустойчивости) можно судить о меньшем совершенстве приспособлений.

3. Виды, населяющие несколько ландшафтных зон и широко распространенные в Субарктике. Тожественная группа млекопитающих была названа С. С. Шварцем (1963) космополитами. Их широкое распространение обусловлено, главным образом, высокой эврибионтностью. По ряду основных приспособительных особенностей (в размножении, отношении к температурам) они почти не отличаются от видов, только проникающих в южную Субарктику.

4. Проникающие на юг Субарктики преимущественно лесные виды. Отличаются от предыдущей группы меньшей эврибионтностью. Адаптации менее выражены.

Морских и горных птиц мы не рассматриваем, но их, основываясь на тех же принципах, можно разбить на тождественные группы.

Приведенное разделение птиц на группы отражает их происхождение, адаптивный и экологический облик. Предлагаемая схема совпадает с таковой для млекопитающих С. С. Шварца (1963) и отличается от выдвинутой С. М. Успенским (1963в).

УСЛОВИЯ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ ШИРОТНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ

Широтная зональность распространения птиц Субарктики хорошо выражена. На первый взгляд, она определяется температурными и биотопическими условиями. Однако более близкое ознакомление с распростране-

нием отдельных видов и их экологическими особенностями показывает, что причины этого гораздо сложнее и требуют специального рассмотрения.

Северные границы распространения не могут быть объяснены темпами расселения. Известные ныне скорости, с которыми птицы расширяют ареал, показывают, что процесс расселения идет очень быстро. Это подтверждается и наблюдающимся в последнее время перемещением северных границ ареалов. Так, по В. М. Сдобникову (1956), на Таймыре продвинулись на север: белая куропатка на 2° , средний поморник на $1^\circ 50'$, длиннохвостый поморник и белолобая казарка на $50'$, рогатый жаворонок на $4^\circ 50'$, белая трясогузка и варакушка на $4^\circ 30'$.

Простейший случай представляют лесные птицы, освоившие южную Субарктику. У большинства из них прослеживается довольно четкая связь северных границ ареалов с распространением соответствующих их экологическим особенностям биотопов. То же можно сказать и о некоторых субарктах, например, чечетке, воробьиной овсянке.

Сразу же следует оговориться, что при многолетних наблюдениях на Полярном Урале и Южном Ямале мы отмечали заметные изменения численности на границах ареалов ряда таких птиц и изменения самих границ. В этом, несомненно, сказывается влияние метеорологических условий, в первую очередь температуры.

Труднее поддаются анализу факторы, определяющие северные границы распространения других групп птиц. Прямой связи границ с температурами не устанавливается ни у одного вида. Поэтому С. М. Успенский (1963в) считает, что особо важное значение имеет косвенное влияние температур.

Роль прямого и косвенного влияния температур на распространение птиц многократно обсуждалась в литературе и нет необходимости на этом останавливаться. Можно отметить, что новые оригинальные наблюдения о значении для распространения птиц Субарктики длительности ледового режима водоемов и снегового покрова приведены С. М. Успенским (1963в).

Наконец, о косвенном влиянии температур на границы распространения свидетельствуют наблюдения последних лет, показывающие продвижение на север, в связи с потеплением климата Арктики, многих птиц. Они установлены и для бореальных видов (Salomonsen, 1948; Jespersen, 1949; Duffey, Sergeant, 1950; Gudmundsson, 1951; Timmermann, 1954; Сдобников, 1956; Спангенберг, Леонович, 1958а; Curry-Lindahl, 1958; Eriksen, 1958; Höhn, 1959; Christiansen, 1960; Кищинский, 1961; Сыроечковский, Рогачева, 1961; Успенский, 1963в, и др.) и для субарктов (Сдобников, 1956; Bateson, Plowright, 1959; Höhn, 1959; Успенский, 1963в). Подтверждают это и кратковременные пульсации границ, зависящие от складывающихся каждый год условий (Леонович, Успенский, 1965). Можно добавить, что широко известны залеты и кочевки многих птиц гораздо севернее гнездовой области.

Косвенно температура может воздействовать через кормовые условия. Это, несомненно, имеет значение, но вряд ли играет решающую роль, потому что при наблюдающихся кратковременных пульсациях границ, вызываемых весенними климатическими аномалиями, кормовые условия могут иметь ограничивающее значение только в течение непродолжительного весеннего периода. Перемещение северных границ птиц в связи с потеплением Арктики не совпадает с темпами изменений кормовых условий.

В результате рассмотрения экологических особенностей птиц складывается впечатление, что косвенное влияние температурных условий проявляется, в основном, через размножение: границы ареалов определяются условиями, обеспечивающими прохождение цикла размножения. Сокращение периода активности гонад ставит птиц Субарктики в особенно жесткие условия. Из этого следует, что особое значение имеет экологическая обста-

новка в начальном периоде размножения. Неготовность гнездовых биотопов, недостаточность корма задерживают начало гнездования. И нетрудно представить, что по мере продвижения на север задержка будет такой, что гнездование станет невозможным. Это и наблюдается, например, при периодических негнездованиях субарктов, которые рассматривались в специальной главе о размножении. Но в то же время субаркты, обладающие более длительным периодом функционирования гонад, распространены далее на север.

Таким образом, для птиц, как и млекопитающих (Шварц, 1963), по-видимому, решающее значение в определении северных границ распространения имеют фенологические условия. Это хорошо согласуется с наблюдаемыми периодическими и кратковременными изменениями северных границ ареалов и с особенностями распространения отдельных видов.

Вопрос о южных границах распространения субарктов представляется еще более трудным. Их нельзя объяснить холодолюбивостью, так как для ряда птиц известны отдельные случаи гнездования южнее обычной гнездовой области. Например, это наблюдается в Западной Сибири, где выводок морянок был найден близ г. Тюмени, полярной крачки — у Сургута на р. Оби (Шаронов, 1954, 1963). То же видно и при ознакомлении с границами ареалов.

Биотопические условия не определяют пределы гнездования субарктических птиц. Это особенно бросается в глаза при работе в лесотундре. Так, на Южном Ямале древесная и кустарниковая растительность занимает очень небольшие площади по сравнению с огромными водораздельными тундровыми пространствами, ничем как будто не отличающимися от лежащих севернее тундр. И все же эти пространства имеют сильно обедненную в видовом и количественном отношении фауну субарктических птиц. Кроме того, довольно крупные языки тундры западнее Урала спускаются в лесную зону, но их фауна не имеет ни одного субарктического вида.

Кормовые условия тем более не имеют в этом случае никакого значения, так как в лесотундре они несомненно богаче.

Южную границу распространения ряда млекопитающих определяют конкурентные отношения с экологически близкими видами, населяющими лесотундру (Шварц, 1963). Этого нельзя сказать о птицах, так как из бореальной зоны проникают главным образом лесные виды, то есть сильно отличающиеся экологически. Нигде в лесотундре соответствующие экологические ниши не заняты замещающими видами более южного происхождения. Следовательно, отпадает и этот фактор в качестве возможной причины, определяющей южную границу.

Остается искать причину в особенностях размножения. Известно, что в Субарктике пороговые величины длительности освещения, стимулирующего развитие гонад, выше, чем у птиц, распространенных в средних широтах (подробно вопрос рассмотрен в главе VI), но в современных условиях они не могут иметь значения, поскольку тундра и лесотундра не различаются в этом отношении.

Значит, следует вновь обратить внимание на особенности функционирования гонад и экологическую обстановку во время прилета и начала гнездования. Подойти к решению этого вопроса опять помогают изменения в распространении, обусловленные кратковременными и периодическими отклонениями климатических условий.

В связи с потеплением климата Арктики в последние годы наблюдается не только продвижение птиц на север, но и отодвигание в том же направлении их южной границы. Так, в Гренландии численность белолобых гусей сильно возросла в северных частях ареала (Salomonsen, 1948), в районах Северной Атлантики отступила к северу морянка (Gudmundsson, 1951;

Duffey, Sergeant, 1950), белая чайка (Bateson, Plowright, 1959), на северо-западе Канады то же отмечено у полярной гагары, камнешарки, тулеса, бонапартова песочника, песчанки, плосконого плавунчика, среднего поморника (Höhn, 1959).

С другой стороны, кратковременные климатические аномалии вызывают пульсацию не только северных, но и южных границ. Подробнее это было рассмотрено выше.

Все это приводит к мысли, что южные границы, как и северные, определяются фенологическими условиями, то есть складывающейся экологической обстановкой. Упрощенно можно сказать, что субарктические птицы гнездятся там, где во время достижения гонадами готовности к размножению имеются для этого экологические условия.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., Денисова М. Н. Температурные условия гнездования некоторых *Passeriformes*. — Зоол. ж., 1942, 21, № 4.
- Бартон А., Эдхолм О. Человек в условиях холода. М., ИЛ, 1957.
- Белопольский Л. О. Некоторые закономерности в биологии размножения северных птиц. — Тез. докл. Третьей Всесоюз. экол. конф., вып. 4. Киев, Изд-во Киевского ун-та, 1954.
- Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцова моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957а.
- Белопольский Л. О. Некоторые адаптивные особенности размножения морских колониальных птиц в Арктике. — Зоол. ж., 1957б, 26, № 3.
- Берг Л. С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР, ч. 1. Л., Учпедгиз, 1936.
- Береговой В. Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовой систематики птиц (на примере трех видов рода *Motacilla* L.). Автореф. канд. дисс. Свердловск (Ин-т биологии УФАИ СССР), 1963.
- Бируля А. А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. — Зап. АН по физ.-мат. отд., сер. 7, 1907, 18, № 2.
- Благосклонов К. Н. Некоторые закономерности роста птенцов насекомоядных птиц. — Тез. докл. Четвертой Прибалт. орнитол. конф. Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1960.
- Бойков В. Н. Материалы по фенологии птиц северной лесотундры (низовья р. Полуя). — Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 38.
- Букс И. И. О некоторых новых местонахождениях фрагментов степной растительности в Якутском Заполярье. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, 69, № 2.
- Бутурлин С. А., Житков Б. М. О птицах Новой Земли и о птичьих базарах, или сообществах птиц на ней. М., Изд-во Русск. о-ва акклиматиз. животн. и раст., 1907.
- Бутьев В. Т. Распределение птиц Хибин по ландшафтам. — Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, 1959, вып. 104.
- Владимирская М. И. Птицы Лапландского заповедника. — Тр. Лапландского гос. заповедника, 1948, вып. 3.
- Воробьев К. А. Птицы Якутии. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Врангель Ф. П. Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому морю, совершенное в 1820—1824 годах. Спб., 1841.
- Галушин В. М. Хищные птицы как один из факторов экологического сопротивления инвазионным видам (на примере сапсана и большого пестрого дятла в тундре Ямала). — Тез. Третьего Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963.
- Герасимова Т. Д. Экология гаги Мурманского побережья и методы рационализации гагачьего хозяйства. — Уч. Зап. Моск. гор. пед. ин-та, 1954, 28, вып. 2.
- Герасимова Т. Д., Баранова З. М. Экология обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.) в Кандалакшском заповеднике. — Тр. Кандалакшского гос. заповедника, 1960, вып. 3.
- Гладков Н. А. Отряд кулики. — Птицы Советского Союза, т. 3. М., Изд-во «Советская наука», 1951а.
- Гладков Н. А. Птицы Тиманской тундры. — Сб. тр. Зоол. музея МГУ, 1951б, 7.
- Гладков Н. А. Птицы заполярной Якутии (бухта Тикси). — Проблемы Севера, вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1958а.
- Гладков Н. А. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц). — Уч. зап. МГУ, Орнитология, 1958б, вып. 197.
- Гладков Н. А. Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большеземельской тундры). — Орнитология, вып. 4. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Гофман Д. Н. К вопросу о возникновении птенцового типа размножения у птиц. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1955, № 1.
- Григорьев А. А. Субарктика. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1946.

- Данилов Н. Н. Изменчивость птиц и миграции. — Тр. Второй Прибалт. орнитол. конф. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Данилов Н. Н. К орнитофауне Полярного Урала. — Уч. зап. Уральского гос. ун-та, биол. сборник, 1959а, вып. 31.
- Данилов Н. Н. Материалы по питанию наземных птиц Полярного Урала. — Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959б, вып. 1.
- Данилов Н. Н. Линька некоторых птиц в условиях Полярного Урала. — Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959в, вып. 1.
- Данилов Н. Н. Птицы нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия. — Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38.
- Данилов Н. Н., Тарчевская В. А. Географическая изменчивость размножения рябинника и белобровика на Урале. — Орнитология, вып. 4. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Дементьев Г. П. Птицы полуострова Канина. — Сб. тр. Зоол. музея МГУ, 1935, 2.
- Дементьев Г. П. К вопросу о правиле Бергмана. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1935, 44, № 7-8.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии, т. VI. Птицы. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Дементьев Г. П. Периодические явления и их эволюция у наземных позвоночных. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1947, 52, № 5.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. II. О развитии и эволюции окраски арктических птиц и млекопитающих. — Тр. Центр. бюро кольцевания, 1948а, вып. 7.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. III. Правило климатических вариаций окраски птиц и млекопитающих. — Зоол. ж., 1948б, 27, № 1.
- Дементьев Г. П. Сокола-кречеты. — Мат-лы к познанию фауны и флоры СССР, н. сер., отд. зоол., 1951а, вып. 29.
- Дементьев Г. П. Отряд хищные птицы. Отряд гагары. Отряд чайки. — Птицы Советского Союза, т. 1, 2, 3. М., изд-во «Советская наука», 1951б.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. IV. Морфизм окраски у птиц фауны СССР. — Зоол. ж., 1957, 36, № 7.
- Дементьев Г. П. К вопросу об аутономии у птиц. — Зоол. ж., 1958, 37, № 2.
- Дементьев Г. П., Ларионов В. Ф. Исследования по окраске позвоночных животных. I. О возникновении географических вариаций окраски. — Зоол. ж., 1944, 23, № 5.
- Дементьев Г. П., Лебедева М. И. О перелетах пуночек. — Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960.
- Дмоховский А. В. Птицы средней и нижней Печоры. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1933, 42, № 2.
- Добринский Л. Н. Материалы по интерьерной характеристике птиц Субарктики. — Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
- Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1962 (Ин-т биологии УФАН СССР).
- Долгушин И. А. Птицы Казахстана, т. 1. Алма-Ата, Изд-во АН Казах. ССР, 1960.
- Дольник В. Р. Механизм энергетической подготовки птиц к перелету и факторы ее определяющие. — Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, Изд-во АН Литов. ССР, 1961.
- Дольник В. Р. Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц. — Орнитология, вып. 5. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Дольник В. Р. Количественное исследование закономерностей весеннего роста семян нескольких видов вырковых птиц (*Fringillidae*). — Докл. АН СССР, 1963, 149, № 1.
- Дольник В. Р. О механизме фотопериодического контроля эндогенного ритма половой цикличности птиц. — Зоол. ж., 1964, 43, № 5.
- Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. — Мат-лы к познанию фауны и флоры СССР, н. сер., отд. зоол., 1941, вып. 4 (19).
- Житков Б. М. По канинской тундре. — Зап. импер. русск. геогр. о-ва по общей географии, 1904, 41, № 1.
- Житков Б. М. Птицы полуострова Ямал. — Ежегод. Зоол. музея АН, 1912, 17, вып. 3-4.
- Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. М. — Л., изд-во «Наука», 1964.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса как основа процесса адаптации. — Ж. общ. биол., 1946, 7, № 6.

- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, Изд-во Харьковского ун-та, 1950.
- Кандрор И. С. Функциональное состояние организма в процессе акклиматизации человека в Арктике. — Проблемы Севера, вып. 6. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Капитонов В. И., Чернявский Ф. Б. Воробьиные птицы низовьев Лены. — Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960.
- Карташев Н. Н. Хищные птицы на птичьих базарах восточного Мурмана. — Охрана природы, 1948, вып. 6.
- Карташев Н. Н. Птичьи базары восточного Мурмана. — Охрана природы, 1949а, вып. 7.
- Карташев Н. Н. Об изменении границ гнездовых ареалов и проявлении периодических циклов у северных птиц. — Охрана природы, 1949б, вып. 8.
- Карташев Н. Н. Результаты кольцевания чистиковых птиц в СССР. — Тр. Центр. бюро кольцевания, 1955, № 8.
- Касаткин В. И. О суточной активности птиц в гнездовой период в условиях Заполярья. — Зоол. ж., 1963, 42, № 2.
- Кафтановский Ю. М. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. М., Изд-во МОИП, 1951.
- Кишинский А. А. К биологии кречета (*Falco gyrfalco gyrfalco* L.) на Кольском полуострове. — Уч. зап. МГУ, Орнитология, 1958, вып. 197.
- Кишинский А. А. Об особенностях биологии птиц в тундре. — Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф., III. М., Изд-во МГУ, 1959.
- Кишинский А. А. К фауне и экологии птиц Терiberкского района Мурманской области. — Тр. Кандалакшского гос. заповедника, 1960, вып. 2.
- Кишинский А. А. Об изменениях в орнитофауне Кольской тундры и расселения некоторых видов птиц. — Проблемы Севера, вып. 4. М., 1961.
- Козлова Е. В. Гагарообразные. — Фауна СССР. Птицы, т. 1, вып. 3. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Козлова Е. В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952, 9, вып. 4.
- Козлова Е. В. К методике изучения истории региональных орнитофаун. — Тр. проблемных и тематических совещаний, вып. 9. Л., Изд-во АН СССР, 1960.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд кулики. — Фауна СССР, т. 2, вып. 1, ч. 2 и 3. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1961, 1962.
- Копени К. И., Оленев В. Г. О заходах в тундру животных других ландшафтных зон. — Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
- Кошкина Т. В., Кишинский А. А. О питании ворона в тундре Кольского полуострова и на «Семи островах». — Тр. Кандалакшского гос. заповедника, 1958, вып. 1.
- Кречмар А. В., Биология и распространение краснозобой казарки на Западном Таймыре. — Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962.
- Кречмар А. В., Чернов Ю. И. Материалы по трофическим связям некоторых птиц-энтомофагов в тундрах Западного Таймыра. — Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, 1963, № 126.
- Кузин И. Л. Об отсутствии материковых оледенений в северо-западной части Западно-Сибирской низменности. — Тр. ВНИГРИ, Геология и геохимия, 1960, сб. 2 (IX).
- Кузин И. Л., Рейнин И. Б., Чочиа И. Г. Основные черты палеогеографии четвертичного периода на территории Западно-Сибирской низменности. — Проблемы четвертичного оледенения Сибири и Дальнего Востока. Тр. ВСЕГЕИ, н. сер., 1961, 64.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М., Изд-во МОИП, 1950.
- Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1938, 5, вып. 1.
- Кузьмина М. А. Характер приспособления тетеревиных и фазановых к перенесению суровых климатических условий. — Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф., вып. 1. М., Изд-во МГУ, 1959.
- Кузякин А. П. Перепончатопалый песочник на востоке Чукотского полуострова. — Орнитология, вып. 2. М., Изд-во МГУ, 1959.
- Кучерук В. В. Материалы по экологии водоплавающих птиц тундры Южного Ямала. — Тр. Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 41.
- Кучерук В. В. Некоторые черты экологии рогатого жаворонка — типичного обитателя монгольских степей. — Мат-лы Третьей Всесоюз. орнитол. конф., кн. 2. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1962.
- Ларионов В. Ф. Региональность окраски птиц и факторы ее определяющие. — Докл. АН СССР, 1930, 23, № 2.
- Ларионов В. Ф. Смена оперения и яйцекладка у птиц при постоянном световом режиме. — Докл. АН СССР, 1941, 30, № 4.

Ларионов В. Ф. Смена покровов и ее связь с размножением птиц. — Уч. зап. МГУ, Биология, 1945, 88.

Ларионов В. Ф. Соотношение времени прилета и размножения кряквы. — Орнитология, вып. 2. М., Изд-во МГУ, 1959.

Леонидов В. В. Орнитогеографические исследования восточного побережья Белого моря. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, 65, № 4.

Леонидов В. В., Успенский С. М. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике. — Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 38.

Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.

Максимов А. А. О кормовых связях в биоценозе тундры. — Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, 1959, вып. 5.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во ЛГУ, 1959.

Мензбир М. А. Орнитологическая география европейской России. — Уч. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.-историч., 1882, вып. 2 и 3; 1892, вып. 7.

Мензбир М. А. Очерк истории фауны европейской части СССР. М. — Л., Биомедгиз, 1934.

Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 2. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении, вып. 5, отд. 5, Сибирская фауна. СПб., 1869.

Михеев А. В. К биологии лапландского подорожника. — Зоол. ж., 1939, 18, № 5.

Михеев А. В. Белая куропатка. М., Изд-во Гл. упр. заповедников, 1948.

Михеев А. В. Род белые куропатки. — Птицы Советского Союза, т. 4. М., изд-во «Советская наука», 1952.

Михель Н. М. Материалы по птицам Индигирского края. — Тр. Всесоюз. Арктического ин-та, 1935, 31.

Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова. — Тр. Полярной комиссии. АН СССР, 1931, вып. 4.

Новиков Г. А. Особенности гнездовой жизни птиц на Кольском полуострове. — Природа, 1944, № 1.

Новиков Г. А. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике. — Зоол. ж., 1949, 28, № 5.

Новиков Г. А. Экология птиц Хибинских гор (Кольский полуостров). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952а, 9, вып. 4.

Новиков Г. А. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952б, 9, вып. 4.

Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. — Тр. Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 41.

Поликарпова Е. Ф. Внешние факторы и половой цикл птиц. — Ж. общ. биол., 1941, 2, № 2.

Попов А. В. Об особенностях линьки птиц в высокогорье. — Тр. АН Тадж. ССР, 1954, вып. 21.

Попов А. И. Четвертичный период в Западной Сибири. — Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Портенко Л. А. Птицы острова Врангеля. — Проблемы Арктики, 1937а, вып. 3.

Портенко Л. А. Орнитогеографические соотношения на крайнем северо-востоке Палеарктики в связи с особенностями ландшафта. — Памяти акад. М. А. Мензбира. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1937б.

Портенко Л. А. Фауна птиц Северного Урала. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1937в.

Портенко Л. А. Фауна Анадырского края, ч. 1 и 2. Птицы. — Тр. Науч.-исслед. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. х-ва, сер. Промысл. х-во, 1939, вып. 5 и 6.

Портенко Л. А. Птицы СССР, ч. IV. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Портенко Л. А. Орнитогеографическое районирование территории СССР. — Тез. Третьего Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Деметьева и Н. А. Гладкова. М., изд-во «Советская наука», т. I, 1951; т. II, 1951; т. III, 1951; т. IV, 1952; т. V, 1954; т. VI, 1954.

Птушенко Е. С. Подсемейство гусиные. — Птицы Советского Союза, т. 4. М., изд-во «Советская наука», 1952.

Рихтер Г. Д. Природное районирование СССР. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1961, № 3.

Родаль К. Север. Природа и жизнь полярного мира. М., ИЛ, 1958.

Рольник В. В. Развитие терморегуляции у некоторых птиц Севера. — Зоол. ж., 1948, 27, № 6.

Рустамов А. К., Мустафаев Г. Т. Экологический анализ гнездовой жизни некоторых вороновых птиц. — Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН Туркм. ССР, 1958, вып. 3.

Светозаров Е., Штрайх Г. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. — Успехи современной биологии, 1941, 14, вып. 1.

Сдобников В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале. — Тр. Всесоюз. Арктического ин-та, 1937, 92.

Сдобников В. М. Результаты количественного учета птиц на Ямале. — Природа, 1938, № 11-12.

Сдобников В. М. По арктической тундре. М., Географгиз, 1953.

Сдобников В. М. Изменения в орнитофауне Северного Таймыра. — Природа, 1956, № 9.

Сдобников В. М. К характеристике жизненной формы у арктических животных. — Зоол. ж., 1957, 36, № 2.

Сдобников В. М. Сравнительно-экологический анализ фауны тундры и тайги. — Зоол. ж., 1958, 37, № 4.

Сдобников В. М. Динамика численности популяций млекопитающих и птиц на Северном Таймыре в 1943—1950 гг. — Зоол. ж., 1959а, 38, № 11.

Сдобников В. М. Гуси и утки Северного Таймыра. — Тр. Науч.-исслед. ин-та с/х Крайнего Севера, 1959б, вып. 9.

Сдобников В. М. Кулики Северного Таймыра. — Тр. Науч.-исслед. ин-та с/х Крайнего Севера, 1959в, вып. 9.

Сдобников В. М. Биотопы Северного Таймыра и плотность популяций населяющих их животных. — Зоол. ж., 1959г, 38, № 2.

Сдобников В. М. Орнитофауна Северного Таймыра. — Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф., III. М., Изд-во МГУ, 1959д.

Сдобников В. М. Материалы по фауне и экологии птиц Лено-Хатангского края (по сборам и наблюдениям А. А. Романова). — Тр. Ин-та биологии Якутского фил. Сиб. отд. АН СССР, 1960, вып. 6.

Северцов Н. А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях вне-тропических частей нашего материка. — Изв. Русск. геогр. о-ва, 1877, 13.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. — Тр. Лапландского гос. заповедника, 1959, вып. 5.

Серебровский П. В. История животного мира. Ленингр. обл. изд-во, 1935.

Слепцов М. М. Метод изучения интенсивности размножения птиц по яйцникам. — Охрана природы, 1948, вып. 5.

Спангенберг Е. П. Род пуночка. — Птицы Советского Союза, т. V. М., изд-во «Советская наука», 1954.

Спангенберг Е. П. О зимних залетах ястребов-тетеревятников в тундру полуострова Канина. — Миграции животных, 1960, вып. 2.

Спангенберг Е. П., Леонидов В. В. Новые сведения по географическому распространению и биологии птиц на восточном побережье Белого моря. — Проблемы Севера, вып. 2. М., 1958а.

Спангенберг Е. П., Леонидов В. В. Влияние деятельности человека на птиц восточного побережья Белого моря. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1958б, 63, № 5.

Спангенберг Е. П., Леонидов В. В. Экология птиц-хищников полуострова Канина. — Уч. зап. МГУ, Орнитология, 1958в, вып. 197.

Спангенберг Е. П., Леонидов В. В. Птицы северо-восточного побережья Белого моря. — Тр. Кандалакшского гос. заповедника, 1960, вып. 2.

Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В. Новые сведения о распространении некоторых птиц в Приенисейской тайге. — Проблемы Севера, 1958, вып. 2; 1959, вып. 3.

Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В. Фауна птиц и млекопитающих енисейской лесотундры и влияние на нее хозяйственной деятельности человека. — Проблемы Севера, вып. 4. М., 1961.

Терентьев П. В. О приемлемости правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела. — Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 1947, № 12.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Штресман Е. Видообразование в цепи подвилов настоящих чаек группы серебристая-хохотунья-клуша. — Тр. Уральского отд. МОИП, 1959, вып. 2.

Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Тугаринов А. Я. О происхождении Арктической фауны. — Природа, 1929, № 7-8.

- Успенский С. М. Некоторые виды птиц на северо-востоке европейской части СССР. — Уч. зап. МГУ, Орнитология, 1958а, вып. 197.
- Успенский С. М. Некоторые зоогеографические и экологические соотношения в высоких широтах Арктики. — Вопросы зоогеографии суши. Львов, 1958б.
- Успенский С. М. Особенности авифауны культурного ландшафта Арктики и Субарктики. — Орнитология, вып. 2. М., Изд-во МГУ, 1959а.
- Успенский С. М. Черная казарка (*Branta bernicla* L.) в Советском Союзе. — Миграции животных, вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1959б.
- Успенский С. М. Широкая зональность авифауны Арктики. — Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960а.
- Успенский С. М. Количественный учет наземных птиц в тундре. — Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960б.
- Успенский С. М. Фауна Арктики. — Природа, 1961, № 8.
- Успенский С. М. Сезонные явления в жизни арктических птиц. — Миграции животных, вып. 4. М., 1963а.
- Успенский С. М. О сущности географического изоморфизма у гомотермных животных. — Зоол. ж., 1963б, 42, № 9.
- Успенский С. М. Экология и география птиц в Советской Арктике и Субарктике (к проблеме «Жизнь в экстремных условиях»). Автореф. докт. дисс., Тарту, 1963в (Тартуский ун-т).
- Успенский С. М. Ландшафтно-зональные категории жизненных форм Восточной Палеарктики. — Сб. музея землевед. МГУ, 1964а, № 2.
- Успенский С. М. Основные черты жизненной формы «арктическое животное» на примере авифауны Арктики и Субарктики. — Проблемы орнитологии. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1964б.
- Успенский С. М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач. — Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1965, вып. 38.
- Успенский С. М., Бёме Р. Л., Велижанин А. Г. Авифауна острова Врангеля. — Орнитология, вып. 6. М., Изд-во МГУ, 1963.
- Успенский С. М., Бёме Р. Л., Приклонский С. Г., Вехов В. Н. Птицы северо-востока Якутии. — Орнитология, вып. 4, 5. М., Изд-во МГУ, 1962.
- Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. — Зоол. ж., 1934, 13, № 4.
- Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М., КОИЗ, 1935.
- Формозов А. Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц. — География населения наземных животных и методы ее изучения. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Формозов А. Н. Снежный покров северной Евразии и его значение в экологии и распространении млекопитающих и птиц. — XIX Международный географический конгресс в Стокгольме, 1960. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Чернов Ю. И. О кормовой базе тундровых птиц-энтомофагов в гнездовое время. — Вopr. экологии, т. 6. М., изд-во «Высшая школа», 1962а.
- Чернов Ю. И. Некоторые особенности трофических связей в тундровых биоценозах на примере птиц-энтомофагов. — Мат-лы Третьей Всесоюз. орнитол. конф., 2. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1962б.
- Чернов Ю. И., Успенский С. М. Роль насекомых в питании некоторых арктических птиц. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962, 67, № 4.
- ЧмUTOва А. П. Особенности развития и размножения птиц (серая ворона) в различных географических зонах СССР. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1958, 58, № 6.
- Шаронов А. Д. Новые данные о распространении некоторых видов птиц в Западной Сибири. — Докл. АН СССР, 1954, 96, № 3.
- Шаронов А. Д. Краткий очерк фауны птиц средней полосы таежной зоны Западной Сибири. — Ежегодн. Тюменского обл. краевед. музея, 1961-1962, вып. 3.
- Шварц С. С., Добринский Л. Н. Некоторые интерьерные особенности птиц Заполярья. — Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф., вып. 1. М., Изд-во МГУ, 1959.
- Шварц С. С. О путях приспособления наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) к условиям Субарктики. — Проблемы Севера, вып. 4. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие. Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, 1963, вып. 33.
- Шеварева Т. П. Новые данные о пролете птиц на севере СССР. — Тр. проблемных и тематических совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 9. Л., 1960а.
- Шеварева Т. П. О продолжительности жизни птиц в природе. — Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960б.
- Шилов И. А. К характеристике терморегуляции у мелких птиц. — Тез. докл. Второй Всесоюз. орнитол. конф., вып. 1. Изд-во МГУ, 1959.

- Штерман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1938.
- Штрайх Г., Светозаров Е. Значение температуры и полового гормона в процессе линьки птиц. — Докл. АН СССР, 1936, 13, № 2.
- Штрайх Г., Светозаров Е. Факторы, определяющие процесс смены оперения. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, № 3.
- Штрайх Г., Светозаров Е. Свет и периодичность формообразовательных процессов у птиц. — Докл. АН СССР, н. сер., 1938, 20, № 4.
- Allee W. C., Schmidt K. P. Ecological Animal Geography. N. Y. — Lond., 1951.
- Andersen, S. Øgaard F. Contributions to the breeding biology of the ruff (*Philomachus pugnax*). — Dansk. Ornithol. Foren. Tidsskr., 1944, 38, № 1.
- Armstrong E. A. The behaviour of birds in continuous daylight. — Ibis, 1954, 96, № 1.
- Bailey A. M. Birds of Arctic Alaska. — Colorado Mus. Nat. Hist., Popular Ser., 1948, 8.
- Baker J. R. The evolution of breeding seasons. — Evolution. Oxford, 1938.
- Barry T. W. Effect of late seasons on Atlantic brant reproduction. — J. Wildlife Manag., 1962, 26, № 1.
- Barth K. K. Kropsttemperatur hos makrunger. — Nytt. Mag. Nature, 1951, 88.
- Bartholomew G. A., Dawson W. R. Body temperatures in nesting Western Gulls. — Condor, 1952, 54.
- Bateson P. P. G., Plowright R. C. The breeding biology of the Ivory Gull in Spitsbergen. — Brit. Birds, 1959, 52, № 4.
- Bertram G., Lack D., Wagner R. Notes on East Greenland Birds, with a Discussion of the Periodical Nonbreeding among Arctic Birds. — Ibis, 1934, 4, № 4.
- Biology and comparative physiology of birds. Ed. Marshall A. E., N. Y. — Lond., v. 1, 1960; v. 2, 1961.
- Bond R. M. The Peregrine population of western North America. — Condor, 1946, 48, № 3.
- Burger J. W. The effect of photic and psychic stimuli on the reproductive cycle of the male starling, *Sturnus vulgaris*. — J. Experim. Zool., 1953, 124, № 2.
- Cade T. J. Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska. — Univ. Calif. Publs. Zool., 1959, 63, № 3.
- Childs H. E., Maher W. J. Nesting attempt by a pair of Barn Swallows in Northern Alaska. — Condor, 1960, 62, № 2.
- Christiansen B. Fauna north of the Arctic Circle. — Troms museums skr., 1960, № 8.
- Collett R., Olsens A. Norges Fulge. Bergen, 1921.
- Cooch G. Ecological aspects of the blue-snow goose complex. — Auk, 1961, 78, № 1.
- Coulson J. C. Mortality and egg production of the meadow pipit with special reference to altitude. — Bird Study, 1956, 3, № 2.
- Coulson J. C. Egg size and shape in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. — Proc. Zool. Soc. Lond., 1963, 140, № 2.
- Curry-Lindahl K. Vertebratfaunan i Sareks och Padjelantas fjällomraden. Del. II. — Fauna och flora, № 3-4, 1958.
- Davies S. I. I. F., The breeding of the meadow pipit in Swedish Lapland. — Bird Study, 1958, 5, № 4.
- Davis E. A. Seasonal changes in the energy balance of the English Sparrow. — Auk, 1955, 72, № 4.
- Dawson W. R. Temperature regulation and water requirements of the Brown and Abert Towhees, *Pipilio fuscus* and *Pipilio aberti*. — Univ. Calif. Publs. Zool., 1954, 59.
- Duffey E., Sergeant D. E. Field notes on the Birds of Bear Island. — Ibis, 1950, 92, № 4.
- Elton Ch. S. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. — Brit. J. Experim. Biol., 1924, № 2.
- Elton Ch. Voles, mice and lemmings. — Problems in Population Dynamics. Oxford, 1942.
- Eriksen H. K. Fulgene trekker nordover. Spredte fra 69° nordlig bredde. — Fauna, 1958, 11, № 2.
- Faber F. Über das Leben der hochnordischen Vögel. Leipzig, 1826.
- Farner D. S. Photoperiodic Control of Annual Gonadal Cycles in Birds. — In Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals. N. Y. — Lond., 1959.

- Farner D. S. Metabolic Adaptations in Migration. — Proc. XII Int. Ornithol. Congr. Helsinki, 1960.
- Fisher J., Lockley R. M. Sea-Birds. An introduction to the Natural History of the Sea-Birds of the North Atlantic. Lond., 1954.
- Freuchen P., Salomonsen F. The Arctic year. N. Y., Putman, 1958.
- Gabrielson I. N., Lincoln F. C. The birds of Alaska. Washington, Wildlife Manag. Inst., 1959.
- Gelineo S. Temperature d'adaptation et production de chaleur chez les oiseaux de petite taille. — Arch. sci. physiol., 1955, v. 9.
- Cjaerevoll O. Survival of plants on nunataks in Norway during the Pleistocene Glaciation. — N. Atlant. Biota and their History, Pergamon Press, 1963.
- Gladkow N. A. Die Vögel der Timan-Tundra. — J. Ornithol., 1941, 89.
- Gladkow N. A., Uspenskij S. M. Die Stifbekassine, *Capella stenura* Bp., in Europa. — J. Ornithol., 1959, 100, № 2.
- Goldsmith R., Sladen W. J. L. Temperature regulation of some Antarctic penguins. — J. Physiol., 1961, 157, № 2.
- Groebbels F. Zur Physiologie des Vogelzuges. — Verhandl. Ornithol. Gesellsch. Bayern, 1928, № 17.
- Groebbels F. Der Vogel, Bd. 1. — Atmungswelt und Nahrungswelt. Berlin — 1932.
- Gudmundsson F. The effect of the recent climatic changes on the birdlife of Iceland. — Proc. X. Int. Ornithol. Congr. Uppsala, 1951.
- Gudmundsson F. Some Reflections on Ptarmigan Cycles in Iceland. — Proc. XII Int. Ornithol. Congr. Helsinki, 1960.
- Haartman L. Der Einfluss der Temperatur auf den Bruthrhythmus experimentell nachgewiesen. — Ornith. Fennica, 1956, № 3-4.
- Hadac E. On the history and age of some Arctic plant species. — N. Atlant. Biota and their History, Pergamon Press, 1963.
- Haftorn S. Ett døgn ved lapp-piplerka reir (*Anthus cervinus* (Pall.)). — Sterna, 1959, 3, № 6.
- Hansen H. A. Changed status of several species of waterfowl in Alaska. — Condor, 1960, 62, № 2.
- Hart J. S. Climatic and temperature induced changes in the energetics of homeotherm. — Rev. Can. Biol., 1957, 16.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. — Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 1921, 38.
- Hesse R. Die Bedeutung der Tagesdauer für die Vögel. — Sitzbr. Nathist. Ver. Bonn, 1922.
- Hoffman K. Über den Tagesrhythmus der Singvögel im arktischen Sommer. — J. Ornithol., 1959, 100, № 1.
- Höhn E. O. Birds of the mouth of the Anderson river and Liverpool bay, Northwest Territories, Canad. Field-Naturalist, 1959, 73, № 2.
- Holmström C. T. Fulgene i Norden. P. Henrici, 1952-1953.
- Immelmann K. Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. Ein Beitrag zum Zeitgeberproblem, unter besonderer Berücksichtigung der Brut- und Mauserzeiten australischer Vögel. — Zool. Jahrb., Abt. 3, 1963, 91, № 1.
- Irving L. Climatic adaptation in arctic and tropic animals. — Publ. Health Repts., 1951, 29, № 66.
- Irving L. Birds of Anaktivuk Pass, Kobuk and Old Crow. A study in Arctic Adaptation. — United St. Nat. Museum, 1960a.
- Irving L. Nutritional condition of water pipits on arctic nesting grounds. — Condor, 1960b, 62, № 6.
- Irving L., Krog J. Body temperatures of arctic and subarctic birds and mammals. — J. Appl. Physiol., 1954, 6, № 11.
- Irving L., Krog J. Temperature during the development of birds in arctic nests. — Physiol. Zool., 1956, 29, № 3.
- Jespersen P. On changes in the distribution of terrestrial animals in relation to climatic changes. — Papp. Proc. Verb. Int. Cons. Explor. Mer., 1949, № 125.
- Johansen H. Revision und Entstehung der arktischen Vogelfauna, Teil 1. Einführung und Revision der Gaviidae — Galli. — Acta Arctica, № 8. København, 1956.
- Johansen H. Revision und Entstehung der arktischen Vogelfauna, Teil 2. Revision der Gruines-Passerines und Entstehung der arktischen Vogelfauna. — Acta Arctica, № 9. København, 1958.
- Johansen H. Entstehung der arktischen Vogelfauna. — Proc. XII Int. Ornithol. Congr. Helsinki, 1960.
- Johansen H. Die Entstehung der westsibirischen Vogelfauna. — J. Ornithol., 1961, 102, № 4.
- Johansen H. Zoogeography of the Subarctic. — Abstracts of Papers XIII in Int. Ornithol. Congr. N. Y., 1962.

- Karplus M. Bird activity in the continuous daylight of arctic summer. — Ecology, 1952, 33, № 1.
- Kendeigh S. C. The role of environment in the life of birds. — Ecolog. Monographs, 1934, № 4.
- Kendeigh S. C. Effect of temperature and season on the energy resources of the English Sparrow. — Auk, 1949, 66.
- Kendeigh S., Baldwin S. Development of temperature control in nesting House-Wrens. — Amer. Natur., 1929, 52.
- King J. R., Barker S., Farner D. S. A comparison of energy reserves during autumnal and vernal migratory period in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambellii*. — Ecology, 1963, 44, № 3.
- King J. R., Farner D. S. Energy Metabolism, Thermoregulation and Body Temperature. — In Biology and compar. physiol. of Birds., v. 2. N. Y.—Lond., 1961.
- King J. R., Farner D. S. The relationship of fat deposition to Zugunruhe and migration. — Condor, 1963, 65, № 3.
- Koch H. J., de Bont A. F. Influence de la mue sur l'intensité de métabolisme chez le pinson, *Fringilla coelebs coelebs* L. — Ann. Soc. Zool. Belg., 1944, № 75.
- Koskimies J., Routamo E. Zur Fortpflanzungsbiologie der Samtente *Melanitta fusca* (L.). I. Allgemeine Nistökologie. — Riistatieteellisläulkaisuja, 1953, № 10.
- Landsborough T. A. Factors determining the breeding seasons of birds: an introductory review. — Ibis, 1950, 92, № 2.
- Lindroth C. H. Om istidsrefugier i Skandinavien. — Sver. natur. Årsbok 1962 Årg., 53, Stockholm, 1962.
- MacInnes Ch. D. Nesting of small Canada geese near Eskimo Point, Northwest territories. — J. Wildlife Manag., 1962, 26, № 3.
- Madson H., Wingstrand K. G. Some behavioural reactions and structures enabling birds to endure winter frost in arctic region. — Vid. medd. Dansk naturhist. foren. København, 1958, № 120.
- Marshall A. J. Non-breeding among Arctic Birds. — Ibis, 1952, 94, № 2.
- Marshall A. J. Internal and environmental control of breeding. — Ibis, 1959, 101, № 3-4.
- Marshall A. J. Reproduction. — In Biology and compar. physiol. of birds. V. 2. N. Y. — Lond., 1961.
- Meiklejohn R. F. Some observations on clutch-size. — Ibis, 1946, 88.
- Menzbier M. A. Über die Entstehung der Fauna der Tundren. — Бюлл. МОИП, отд. биол., н. сер., 1923-1924, 32, № 1-2.
- Merkel F. Zur Physiologie des Vogelzugtriebes. — Zool. Anz., 1937, 117.
- Miller A. H. Reproductive Cycles in equatorial Sparrow. — Proc. Nation. Acad. Sci., 1959, 45, № 7.
- Moreau R. E. Relations between number in brood, feeding — rate and nestling period in nine species of birds in Tanganyika Territory. — J. Anim. Ecol., 1947, 16, № 2.
- Murie O. J. Fauna of the Aleutian Islands and Alaska Peninsula. — North Amer. Fauna, 1959, № 61.
- Neunzig K. Die fremdländischen Stubenvögel. Magdeburg, 1921.
- Oakenson B. B. The Gambel's sparrow at Mountain Village, Alaska. — Auk, 1954, 71.
- Odum E. P. Weight variations in wintering White-throated Sparrows in relation to temperature and migration. — Wilson Bull., 1949, 61.
- Odum E. P. Premigratory hyperphagia in birds. — Amer. J. Clin. Nutr., 1960, 8, № 5.
- Odum E., Perkinson I. Relation lipid to migration: seasonal variations in body lipids of the migratory white-throated sparrow. — Physiol. Zool., 1951, № 24.
- Oksche A., Laws D., Farner D. S. The Daily Photoperiod and Neurosecretion in Birds. — Anat. Rec., 198, № 130.
- Paynter R. J. Clutch-size and egg mortality of Kenst Island eiders. — Ecology, 1951, 32, № 3.
- Pearson O. P. The metabolism of hummingbirds. — Condor, 1950, 32.
- Peiponen V. Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammea* (L.) sein Brutgebiet während des Sommers? — Ornith. Fennica, 1957, 34, № 2.
- Peiponen V. A. Über Brutbiologie, Nahrung und geographische Verbreitung des Birkenzeisigs (*Carduelis flammea*). — Ornith. Fennica, 1962, 39, № 2.
- Pitelka F. A. The problematical relationships of the Asiatic Shorebird *Limnodromus semipalmatus*. — Condor, 1948, 50, № 6.
- Pitelka F. A. Geographic variation and the species problem in the shorebird genus *Limnodromus*. — Univ. Calif. Publs. Zool., 1950, № 50.

- Pitelka F. A. Numbers, breeding schedule and territoriality in Pectorial Sandpipers of northern Alaska. — Condor, 1959, 61, № 4.
- Pitelka F. A., Tomich P. G., Treichel G. W. Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska. — Ecol. Monographs, 1955, 25, № 1.
- Pitt F. Notes on the effects of temperature on the breeding behaviour of birds. — Ibis, 1929, 71, № 5.
- Pleske Th. Birds of Eurasian Tundra. — Meinor. Boston Soc. Nat. Hist., 1928, 6, № 3.
- Portenko L. A. Studien an einigen seltenen Limicolen aus dem nördlichen und östlichen Sibirien. I. — J. Ornithol., 1957, 98, № 4.
- Portenko L. A. Die zoogeographische Erforschung Nordost-Asiens. — J. Ornithol., 1958, 99, № 2.
- Portenko L. A. The problem of the Bering land-bridge from zoogeographical point of view. — X. Pacif. Sci. Congress Pacif. Sci. Assoc. Honolulu, 1961.
- Ratcliffe F. V. Factors involved in the regulation of mammal and bird populations. — Austral. J. Sci., 1958, 21, № 5a.
- Rensch B. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalausprägung bei Vögeln und Säugern. — Arch. Naturgesch. N. F., 1936, 5.
- Rodahl K. Content of vitamin C (l-ascorbic acid) in arctic plants. — Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb., 1944, 34, part 1.
- Rolnik V. Instruction for the Incubation of Eider Duck Eggs. — J. Wildlife Manag., 1943, 7, № 2.
- Salomonsen F. The Atlantic Alcidae. — Göteborgs kungl. kotenskapa och Vitterhets-Samhälles, 1944, № 5.
- Salomonsen F. The distribution of birds and recent climatic change in the North Atlantic area. — Dansk. Orn. Foren. Tidsskr., 1948, № 42.
- Salomonsen F. The Birds of Greenland. Copenhagen, 1950-1951.
- Schalow H. Die Vögel der Arktis. — Fauna Arct., IV, 1905.
- Scholander P. F. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. — Evolution, 1955, 9, № 1.
- Scholander P. F., Walters V., Hock R., Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull., 1950, 90.
- Snyder L. L. Arctic Birds of Canada. — Univ. Toronto Press, 1957.
- Southern H. N. Problems of Arctic Bird Life. — Country Life, Lond., 1955, 118, № 3072.
- Steen I. Climatic adaptation in some small northern birds. — Ecology, 1958, 39, № 4.
- Stegmann B. K. Über die Formen der grossen Moven (subgenus Larus) und ihre gegenseitigen Beziehungen. — J. Ornithol., 1934, 82.
- Sutton G. M., Parmelee D. F. Breeding of the Snowy Owl in southeastern Baffin Island. — Condor, 1956, 58, № 4.
- Threadgold L. T. Photoperiodic response of the house sparrow, *Passer domesticus*. — Nature, 1958, 182, № 4632.
- Timmermann G. Die Vögel Islands, Visindafelag Islands, Bd XXI, 1938; Bd XXIV, 1939; Bd XXVIII, 1949.
- Timmermann G. The present status of Icelandic ornithology. — Bull. Brit. Ornithol. Club, 1954, 74, № 1.
- Timmermann G. Islands Vogelwelt — Natur, 1962, 70, № 5-6.
- Uspenski S. M., Priklonski S. G. Zur Biologie der Schnee-Eule in Nordost-Sibirien. — Der Falke, 1961, № 12.
- Vaugien L. Stimulation testiculaire du serin des jardins par l'illumination artificielle, la gonadotrophine equine ou la thyroxine. La thyroxine semble agir de concert avec la fonction gonadotrope hypophysaire. — C. r. Acad. sci., 1957, № 2.
- Vliijm L. Observations on the daily rhythm of the song of some forest birds in Central and Northern Sweden. — Ardea, 1961, 49, № 3-4.
- Wagner G. Beobachtungen über Fütterungsrhythmus und Nestlingsentwicklung bei Singvögeln im arktischen Sommer. — Ornithol. Beobacht., 1958, 55, № 2.
- Wagner G., Tschanz B., Küng K. Die Vogelinseln von Röst (Lofoten). — Mitt. Naturforsch. Ges. Bern., 1957, № 15.
- Wagner H. O. Variation in clutch size at different latitudes. — Auk, 1957, 74, № 2.
- Wagner H. O. Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und der Brutzeit, Zahl der Gelege sowie ihrer Größe. — Zool. Anzeiger, 1960, 164, № 5-6.
- Wallgren H. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. — Acta Zool. Fennica, 1954, 84.
- Watson A. The behaviour, breeding and food-ecology of the Snowy Owl, *Nyctea scandiaca*. — Ibis, 1957, 99, № 3.

- Weeden R. B. Management of ptarmigan in North America. — J. Wildlife Manag., 1963, 27, № 4.
- Wesenberg-Lund E. The zoology of East Greenland. — Medd. Gronland, 122B, 1953, № 3.
- Williams G. R. Population fluctuations in some Northern Hemisphere game birds (Tetraonidae). — J. Anim. Ecol., 1954, 23.
- Williamson K. The Atlantic Islands. — A study of the Faeroe life and science. Lond., 1948.
- Williamson K. Bergmann's rule and obligatory overseas migration. — Brit. Birds, 1958, 51, № 6.
- Williamson K. The taxonomy of the redpolls. — Brit. Birds, 1961, 54, № 6.
- Wolfson A. The role of the pituitary, fat deposition and body weight in bird migration. — Condor, 1945, 47.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Видовой состав орнитофауны Субарктики	5
Глава II. Таксономическая характеристика птиц Субарктики	32
Глава III. Характер освоения субарктических территорий птицами	42
Глава IV. Особенности питания	60
Глава V. Суточный ритм жизни	66
Глава VI. Размножение птиц	69
Глава VII. Сезонный ритм жизни и миграции	95
Глава VIII. Особенности обмена веществ	99
Глава IX. Поддержание теплового баланса	102
Глава X. Особенности формирования орнитофауны Субарктики	110
Литература	137

Редактор изд-ва *Л. В. Афонина*. Техн. редактор *Н. В. Семенова*
 Корректор *М. И. Зубринская*

РИСО УФАН СССР 47/1 (9).

Формат 70×108¹/₁₆. Уч.-изд. л. 11,5.
 Тираж 1000 экз.

НС 22278.

Цена 81 коп.

Подписано к печати 2/XII 1966 г.

Объем 9,25 п. л.

Заказ 418.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, проспект Ленина, 49.

Цена 81 коп.