

- Фирсова Л.В. 1975. Возрастные изменения перьевых структур у неворобьиных птиц // *Орнитологические исследования на Дальнем Востоке*. Владивосток: 26-39.
- Bornstein F. 1911. Über Regeneration der Federn und Beziehungen zwischen Federn und Schuppen // *Arch. f. Naturgesch* 1 (Sup. Heft 4): 1-11.
- Ewart J.C. 1921. The nestling feathers of the Mallard, with observation on the composition, origin, and history of feathers // *Zool. Soc. London Proc.*: 609-642.
- Fjeldsa J. 1977. *Guide to the Young of European Precocial Birds*. Tisvildeleje: 1-285.
- Hosker A. 1936. Studies on the epidermal structures of birds // *Roy. Soc. London Phil. Trans.* (Ser. B) 226: 143-188.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R. 1972. *Avian Anatomy Integument*. Agriculture Handbook. 362. Part I, II. Washington: 1-750.
- Riggert T.L. 1977. The Biology of the Mountain Duck on Rottnest Island, Western Australia // *Wildlife Monographs* 52: 1-67.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск 1297: 2118-2132

Роль температуры в распространении птиц

П.В.Серебровский

Второе издание. Первая публикация в 1924*

Всякому натуралисту и просто грамотному охотнику хорошо известно, что птицы, как и другие организмы, предпочитают ту или иную температуру; есть теплолюбивые (южные), холодолюбивые (северные) и т.д. Однако всё громадное значение температуры станет ясным лишь в том случае, если сопоставить границы современного распространения птиц с изотермами, т.е. линиями, соединяющими на карте пункты с одинаковой (равной) температурой[†]. Оказывается, что границы гнездовых областей птиц сплошь и рядом совпадают с изотермами известных месяцев[‡], и при том гораздо точнее, чем можно думать по первому впечатлению. Ясно, что далеко не одна только температура определяет границы распространения птиц: очень большое значение имеет наличие подходящих для гнездования мест («станций»), наличие корма, борьба за существование, а также история расселения. Но невольно останавливаешься на тех многочисленных случаях, когда ни одна из перечисленных причин не может иметь места, когда значение температуры явно бросается в глаза. Вот некоторые примеры: несколько де-

* Серебровский П.В. 1924. Роль температуры в распространении птиц // *Природа и охота на Украине* 2, 1/2: 159-171.

[†] Для одной из своих работ мне пришлось нанести на карты более или менее точные границы распространения свыше двухсот видов птиц. Их связь с температурой местности выявилась при этом особенно демонстративно.

[‡] Изотермой месяца называется линия, соединяющая на карте пункты с одинаковой (равной) средней месячной температурой.

сятков видов птиц, широко распространённых в Европе, на юге своего распространения становятся птицами горными, иногда даже высокогорными; и здесь обычно и кончается их распространение к югу. В деталях южная граница их чаще всего идёт таким образом: Пиренеи (иногда и Кантабрийская цепь на севере Испании), затем северная Италия, причём по вершинам Апеннин птица нередко проникает и южнее, до средней Италии. На Балканах птицы с подобным распространением обычно держатся ещё по горам Далмации, Черногории, Албании, но отсутствуют в Греции, также как на юге Италии и в Испании. Некоторые виды хотя и держатся в этих последних местностях, но к югу очень заметно редуют, тогда как вверху гор они обыкновенны. Короче говоря, тяготение их к прохладному воздуху и стремление избежать жары долин совершенно очевидно. Для примера можно указать следующие виды: вальдшнеп *Scolopax rusticola*, крапивник *Troglodytes troglodytes*, певчий дрозд *Turdus philomelos*, деряба *Turdus viscivorus*, пищуха *Certhia familiaris*, лесной конёк *Anthus trivialis*, серая сова *Strix aluco*, горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, завирушка *Prunella modularis*, чеканчик *Saxicola rubetra* и др.

По конфигурации южных границ к этой группе близки ещё следующие виды: серая куропатка *Perdix perdix*, глухарь *Tetrao urogallus*, рябчик *Tetrastes bonasia*, черныш *Tringa ochropus*, фифи *Tringa glareola*, бекас *Gallinago gallinago*, озёрная чайка *Larus ridibundus*, болотная сова *Asio flammeus*, седой дятел *Picus canus*, коростель *Crex crex*, варакушка *Luscinia svecica*, снегирь *Pyrrhula pyrrhula*, чиж *Spinus spinus*, грач *Corvus frugilegus*, обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*, обыкновенный сверчок *Locustella naevia*, ястребиная славка *Sylvia nisoria*, садовая славка *Sylvia borin* и другие.

Причины, почему эти птицы избегают крайнего юга Европы, вообще могут быть разнообразны. Некоторые, может быть, не находят подходящих станций. Птицы, служащие объектами охоты, могли быть попросту истреблены здесь, третьи так или иначе вытеснены культурой, но нетрудно видеть, что к большинству такое объяснение совершенно не применимо. Много ли нужно места славкам или горихвостке, которые могут жить даже в городских садах. Чеканчики, дрозды и коньки также нашли бы себе и место, и корм, тем более что в горах они встречаются. Любовь к прохладе большинства перечисленных птиц сказывается также в том, что в Скандинавии и России они идут обыкновенно далеко на север. Факты эти, впрочем, не единичны. Целый ряд птиц Кавказа, Малой Азии, Африки, Туркестана и Гималаев могут жить также только вверху гор, тогда как с горами жизнь их по существу ничем не связана и севернее они очень обыкновенны на равнинах. О любопытных особенностях в распространении южно-европейских птиц будет ещё сказано в дальнейшем, теперь же обратимся к птицам севера

Европы и Азии. Здесь наше внимание останавливает известный факт прогиба к югу границ гнездовых областей птиц. Если эта птица по преимуществу северная, то южная её граница в Скандинавии обыкновенно находится очень далеко на севере. Отсюда по направлению к Азии граница постепенно понижается и максимума это явление достигает в Восточной Сибири. То же и с северными границами птиц, живущих в умеренном поясе Европы. Естественнее всего и здесь это объяснить климатическими условиями, так как совсем не видно, чтобы станции или какие другие причины обуславливали понижение границ. Многие лесные птицы в Сибири не идут к северу далее Енисейска, некоторые не доходят даже до широты Красноярска, хотя леса, болота и другие угодья имеются в изобилии и севернее, давая приют другим, более холодолюбивым птицам. Иллюстрировать прогиб северных границ можно лучше всего на птицах перелётных, теплолюбивых. Угрюмая северная природа чаще всего именно им ставит свои преграды к дальнейшему расселению. Северные их границы чаще всего близки к изотермам апреля и мая.

Прежде, чем указать примеры, я должен сделать весьма существенные оговорки. Северная Сибирь ещё недостаточно изучена и северные границы сплошь и рядом приходится проводить по немногим (4, 5, 6) известным пунктам. Соединяя эти пункты прямыми линиями, мы получаем лишь приблизительную границу. Конечно, говорить о точном совпадении её с той или иной весенней изотермой не приходится, но можно подметить близость её к таковой (в атласах наносятся обычно изотермы, приведённые к уровню моря; при сравнении поэтому следует делать поправки на высоту местности).

С этими оговорками перейдём к примерам: граница черношейной поганки *Podiceps nigricollis* идёт приблизительно по изотерме мая $+12^{\circ}$, лысухи *Fulica atra* $+7^{\circ}$ мая, погоныша *Porzana porzana* также $+7^{\circ}$ (сравнительно точно!), чёрной крачки *Chlidonias niger* $+9^{\circ}$ мая, зимородка *Alcedo atthis* $+10^{\circ}$ мая, стрижа *Apus apus* $+6...+7^{\circ}$ мая, козодоя *Caprimulgus europaeus* $+7^{\circ}$ мая, сплюшки *Otus scops* $+9^{\circ}$ мая, вертишейки *Jynx torquilla* $+6...+7^{\circ}$ мая, скворца *Sturnus vulgaris* $+6^{\circ}$ мая, коростеля *Crex crex* также $+6^{\circ}$ мая. Таких примеров можно было бы привести и больше. Едва ли не чаще всего границы птиц идут несколько круче, чем ближайшая изотерма мая, но более полого, чем ближайшая апреля; иногда трудно различить, к которой ближе. Так например, северная граница большой поганки *Podiceps cristatus* лежит как бы между изотермами: мая $+10^{\circ}$ и апреля $+1^{\circ}$, красноголового нырка *Fuligula ferina* – мая $+10^{\circ}$ и апреля $+2^{\circ}$ С. Также между майскими и апрельскими изотермами лежит граница ушастой совы *Asio otus*, удода *Upupa epops* и некоторых других. Если бы вычертить изотермы времени с 15 апреля по 15 мая, то, вероятно, они были бы ближе

всего к северным границам названных птиц. Это обстоятельство невольно наводит на размышление. Ведь это время – как раз период, когда идёт перелёт и когда птица устраивается на гнездовье. Что перелёт в значительной мере зависит от температуры – явление хорошо известное.

Гетке в течение своих долгих годов наблюдений над пролётом птиц констатировал разительные случаи необыкновенной чувствительности перелётных птиц к температуре. Впрочем, это известно всякому наблюдательному охотнику. Недалеко ходить за примерами: в прошлом году весной стаи гусей, пролетавших на север, частью задержались на Украине, частью даже, по-видимому, вернулись обратно. Даже на таких маленьких речках, как Лопань под Харьковом, где нормально гуси не присаживаются, можно было наблюдать остановку сбившихся в беспорядке табуны гусей, оглашавших воздух беспокойными криками; и вместе с тем было отмечено резкое изменение погоды к худшему.

Таким образом, получается впечатление, что распространение птиц стоит в связи с температурой тех месяцев, когда птица ищет подходящего места для гнездовья, когда разыгрывается половой инстинкт и нужно заботиться о будущем потомстве. Характерно, что среди птиц, имеющих более или менее ясную термическую северную границу, очень мало видов «оседлых» (настоящей осёдлости у большинства птиц, вероятно, нет, так как кочёвки зимой – обычное явление). Прогиб к югу северных границ в Сибири, как кажется, имеется у сойки *Garrulus glandarius* et *brandti*, у седого дятла, у большого пёстрого *Dendrocopos major* и белоспинного *D. leucotos* дятлов, но чаще в таких случаях северная граница, по-видимому, в меньшей степени зависит от температуры, нежели у птиц перелётных; многие оседлые птицы идут к северу до границ излюбленных станций. Возможно, что наличие у них неясных, как бы всё же термических, прогибов к югу северной границы зависит от температуры лишь косвенно, поскольку зависит от неё изменение в характере растительности, в количестве насекомых и вообще корма.

В отличие от северных, южные границы холодолюбивых («оседлых» и неоседлых) птиц прогибаются к югу яснее и также, по-видимому, согласно с весенними изотермами. Например у ястребиной совы *Surnia ulula* южная граница идёт в грубых чертах по изотерме апреля $+5^{\circ}$, у овсянки-крошки *Emberiza pusilla* как будто по изотерме мая $+6^{\circ}$ (граница этой птички недостаточно известна!), у кукши *Perisoreus infaustus* граница как-бы посередине между майской $+10^{\circ}$ и апрельской $+5^{\circ}$, у юрка *Fringilla montifringilla* направление южной границы также между майскими и апрельскими изотермами. В данном случае я не могу привести многих примеров. Часто это зависит от нашего недостаточного знакомства с границами северных видов, частью от того, что и самых

птиц на севере сравнительно немного. Факты захождения их на расположенные южнее горы в Азии также констатированы*. Для примера можно указать: ястребиную сову, трёхпалого дятла *Picoides tridactylus*, чечётку *Acanthis flammea*, свиристеля *Bombycilla garrulus*, щура *Pinicola enucleator*, сибирскую гаичку *Poecile cincta*, сибирскую завирушку *Prunella montanella* и др. Все эти птицы живут на севере Сибири, но в восточной её половине, как более высокой и холодной, спускаются далеко к югу и здесь переходят на южно-сибирские горные хребты (Саяны, Алтай). Таким образом, своеобразная конфигурация их областей распространения может быть объясняема температурными условиями, тем более, что иных причин захождения их на горы не видно

Есть однако факты, которые современными условиями обитания нельзя объяснить. На первый взгляд, они даже резко противоречат всему сказанному выше. Я разумею гнездовые колонии холодолюбивых и умеренно-холодолюбивых птиц, расположенные южнее нормальных южных температурных границ. Так снегирь *Pyrrhula* может, оказывается, жить по южному побережью Каспия (*Pyrrhula pyrrhula caspica*), где ему должно бы быть уже жарко. На Азорских островах живёт близкий азорский снегирь *Pyrrhula murina*. Серая неясыть *Strix aluco*, которая в Южной Европе, по Хартерту, – «чаще в горах» – живёт в Северной Африке, в Сирии и Палестине, где терпит подтропическую жару. Горихвостка *Ph. phoenicurus*, которая в Южной Европе живёт только по горам, а в Греции и Южной Испании уже не может жить, снова появляется южнее, в Алжире. Там же снова появляется дрозд-деряба, который в Южной Европе живёт только по горам и которого на Кавказе я находил только в субальпийской зоне леса. Лесная завирушка *Prunella modularis* в Северной Италии ещё гнездится по горам, но в Южной Италии, а также в Южной Испании и в Греции уже не живёт; но в средней Персии она может жить (*P. modularis blanfordi*). Коростель будто бы также гнездится южнее – в Алжире. Вальдшнеп, который на юге Европе дальше Северной Италии, северных частей Балкан и Перенеев, где живёт только на высотах, совсем не гнездится, опять попадает в качестве гнездящейся птицы на Мадейре, Канарских и Азорских островах. Не столь важно перечислять все такие примеры, сколько разобраться в причинах этого явления. Почему, в самом деле, европейские птицы обнаруживают бóльшую холодолюбивость, нежели их южные заместители. Причины, как я попытаюсь далее показать, лежат в климате прошлого.

Совершенно необходимо сказать об этом несколько слов. Ископаемые остатки животных и особенно растений указывают, что в начале третичного времени климат был по всей земле более равномерный,

* Словом «захождение» я не имею в виду намекать, что эти птицы действительно пришли на горы с севера. Они могли, наоборот, с гор спуститься на северные равнины. Как было в действительности – решить трудно.

тёплый и влажный, чем теперь. Подтропическая флора могла произрастать даже в Гренландии. Нельзя однако не отметить, что уже в олигоцене существовали зимы, о чём свидетельствуют кольца нарастания у деревьев Средней Европы того времени. Фитопалеонтология позволяет думать, что довольно однообразные леса тянулись от Европы до Китая. Надо думать, что и фауна была в этих лесах сравнительно более однообразная, нежели теперь. Однако уже с самого начала третичного времени начинается постепенное ухудшение климата в сторону понижения температуры и уменьшения влаги, по крайней мере внутри континентов, где начинают формироваться степи и может быть даже пустыни. Вместе с ухудшением идёт дифференцировка климата на зоны: разница между климатами экваториальным и полярным становится более и более заметной. Климат плиоцена был недалёк от современного, но всё ещё теплее.

Однако уже во вторую половину плиоцена климат ухудшается настолько, что на севере Европы и в горах выпавшие за зиму осадки не успевают стаять за лето и в так называемую ледниковую эпоху северо-западная часть Европы оледеневает. В моменты максимального оледенения громадный ледник покрывал Скандинавию и Финляндию. Отсюда льды расползались по прилежащим местностям России и Средней Европы, на что указывают выпаханные ледниками долины, заполненные теперь в большинстве случаев водой (ледниковые озёра Финляндии, Северо-Запада России и Германии), а также громадные концевые и всякие другие морены, уцелевшие до нашего времени и отдельные валуны, по распространению которых видно, что ледник проникал даже в бассейн Днепра и Дона. Очень сильно оледеневали Альпы и другие европейские горные кряжи. Ледники отсюда выступали на равнины. В Северной Африке (это нам важно отметить) ледниковых отложений не найдено, но некоторое охлаждение, вероятно, было, так как оно чувствовалось даже и южнее (оледенение Килиманджаро). В Палестине некоторые горные хребты также оледеневали. Более чем вероятно значительное оледенение Армении, но этого отнюдь нельзя сказать о северной Персии, где уцелело много третичных теплолюбивых растений и животных. Относительно Кавказа долгое время господствовали взгляды Абиha и Фавра. Эти авторы рисовали картину грандиозного оледенения. Льды будто бы выступали из гор на равнины. Это мнение принималось некоторыми зоологами до последнего времени (например, Сатуниным). Однако недавние исследования А.Л. Рейнгарда, работавшего с помощью новых методов, показывают, что Абиh и его последователи ошибочно принимали речные отложения за ледниковые. Ледники в действительности были гораздо скромнее, оставались далеко в горах и на равнину не выступали. Нам очень важно знать о размерах оледенения Кавказа, как это будет видно из даль-

нейшего. Данные Рейнгарда рисуют прошлое Кавказа в ином свете. Мы уже не имеем права думать, что ледник здесь «стёр» кого-то с лица земли. Новые взгляды находят себе подтверждение хотя бы уже в том, что теплолюбивые третичные растения, включительно до вечнозелёных и до лиан, уцелели в Закавказье в большом количестве, что указывает на терпимые в температурном отношении условия жизни на Кавказе в то время.

В Азии оледеневали все сколько-нибудь значительные горные системы. Оледеневал также и север Сибири. На равнинах, за исключением крайнего севера, да может быть ещё некоторых частей западной Сибири, в Азии оледенения, по-видимому, не было. Напомним ещё об Урало-Тиманском оледенении. То, что в Азии оледеневали только горы и север, ещё не указывает на тёплый климат того времени. Ведь для образования льдов нужны обильные осадки, но на большей части внутренней Азии их ни откуда быть не может. Если принимать во внимание, что охлаждение коснулось громадной территории Европы, Африки и Америки (очень, вероятно, всей земли), что и в Азии местами оледенение всё-таки было, то мы должны признать почти за факт некоторое, хотя бы незначительное, общее понижение температуры в Азии, может быть, не всюду одинаковое. К этому мы ещё вернёмся.

Ледниковый период прерывался так называемыми межледниковыми эпохами, когда льды отступали, и Европа снова заселялась растениями и животными, когда климат был не холоднее, порой, может быть, теплее современного. В послеледниковое время были, очевидно, некоторые колебания в количестве осадков. По крайней мере, на это указывает то, что степные пространства Евразии были больше, чем сейчас. Сайга *Saiga tatarica* бродила от Пиренеев по средней Европе и Азии до Новосибирских островов. В эти периоды были колебания влажности, леса то наступали в Европе, то отступали. На Украине и сейчас лесные участки заходят далеко на юг, равно как и степные (с ковылём, сусликом, дрофой *Otus tarda* и другими животными и растениями степей) заходят далеко в лесную область (Нижегородская губерния).

Удивительно, что влияние ледникового периода на флору и фауну понимается далеко неодинаково различными учёными. Одни считают, что в момент максимального оледенения ледник «стёр все живое», что в Европе, за исключением самых южных её частей, могли жить только северные животные и указывают на находки в Южной Европе остатков северного оленя *Rangifer tarandus* (к югу до Средиземного моря и Испании), а также и других холодолюбивых животных — лемминга, зайца-беяка *Lepus timidus*, мускусного овцебыка *Ovibos moschatus* и др. Указывают также на присутствие в Альпах северных видов растений и животных (зайца-беяка, тундряной куропатки *Lagopus mutus* и др.) далеко от нормального северного их обитания в Европе. Этот факт

толкуют так: во время ледникового периода эти виды зашли в горы средней Европы, а после отступления ледника они ушли вслед за ним на север, оставив на верхах гор некоторых своих представителей.

Другие учёные (например, Шарфф) считают влияние ледникового периода на фауну «ничтожным». Они указывают на пример Маласнинского ледника на Аляске, на примеры новозеландских глетчеров, которые не мешают присутствию тут же по соседству теплолюбивых форм животной и растительной жизни. Факт нахождения в горах средней Европы северных видов объясняют (Шарфф) независимым заселением по более южной дороге в доледниковые времена (основываясь на фантастических «фактах»). Мне кажется, что теперь, с накоплением фактического материала, зоогеография и гляциология уже не имеют права допускать гипотезу за гипотезой. И раньше вместо предположений можно было исследовать жизнь в тех местах, где ледниковый период, как явление, ещё не кончился. Таковыми местами будут: ледники современных горных систем (и Маласнинский, и новозеландские, разумеется, должны быть приняты во внимание), а также особенно Гренландия и север Евразии. Если геологи устанавливают факт значительного покрытия Скандинавии, Финляндии и части средней Европы льдом, то вероятнее всего, что жизнь здесь по числу и составу видов напоминала то, что мы имеем сейчас на крайнем севере Сибири и в Гренландии, и уж, конечно, не имеем основания указывать на примеры немногих ледников, где тёплые ветры позволяют развитию богатой жизни по соседству с весьма небольшими по размерам глетчерами. Факты заставляют придерживаться в нашем случае середины между крайними воззрениями: ледники в моменты максимального своего развития оттеснили к югу большое число живших здесь ранее видов. По краям ледников и в промежутках между ними существовали северные виды. В Южной Европе же и вплотную к ледникам могли подходить (в особо благоприятных в смысле температуры уголках) теплолюбивые формы. Зоо- и фитогеография указывают нам на ряд уцелевших остатков тёплого третичного времени в Испании, Италии, на Балканах (быть может, и в Венгрии), на Кавказе, в Туркестане, в Приамурье и в Манчжурии, не говоря уже о Китае и более южных местностях. С Уралом неясно. Древняя горная страна, она должна бы иметь эндемичные горные виды, но их нет. Немногие горные виды птиц принадлежат к широко распространённым формам. Да и их мало. Мугоджары – это горы «с позволения сказать», но даже здесь горных видов больше, чем на Урале, так как прибавляются ещё некоторые виды, впрочем, также не оригинальные. Возможно, что Урал был в сфере сильного охлаждения.

Теперь вернёмся к вопросу, который был оставлен мною ради необходимости обрисовать климат прошлого. Я указывал, что многие птицы, избегающие жарких низин крайнего юга Европы, снова встреча-

ются южнее на островах, в Северной Африке, в Палестине и Персии, представляя с первого взгляда парадоксальное явление. Но если принять во внимание климат прошлого, то все объясняется, как мне кажется, удовлетворительно. В ледниковое время фауна Европы была сдвинута на юг и прижата к системе морей. Она должна была или погибать, или выселяться южнее, или, что вероятнее, терпеть холодный климат. Так как охлаждение наступало исподволь, то птицы, по крайней мере некоторые, очевидно, приспособились и сроднились с прохладным воздухом, а когда ледник отступал, они пошли в горы вслед за прохладной температурой, так как на этот раз никакая преграда им не мешала. Ледник попросту увёл за собой к северу целый ряд видов. Этим, думается, проще всего объяснить южно-европейские перерывы в распространении вышеуказанных видов. Те, которые жили на островах в Северной Африке и вообще южнее, остались, как и были, теплолюбивыми (независимо от того, являются ли они беженцами с континента или эндемиками). Здесь, в сущности, совершенно то же, что произошло с северными видами в средней Европе: частью они поднялись в горы, частью ушли на север. Хорошим, по моему мнению, доказательством вышесказанного служит вертикальное распространение птиц на Кавказе. Здесь ледники, как говорилось, были гораздо скромнее европейских. Можно думать, что и температура была выше, чем в Европе. На Кавказе после отступления ледников также целый ряд птиц пошёл следом за ними в горы, приспособившись к прохладному воздуху ледникового периода; но очень знаменательно, что число их здесь не велико, что и следует ожидать. Обыкновенная горихвостка, певчий дрозд, серая неясыть и ряд других живут и внизу. Я находил их у подножия главного хребта в Алазанской долине. Неясыть *Strix aluco* живёт даже в самой середине долины, где терпит подтропическую жару; мало того, она здесь не редка, тогда как многие виды не выносят низа Алазанской долины. Вообще на Кавказе поднялось кверху меньше половины тех видов, которые сделали это в Южной Европе.

Заманчиво объяснить это современными температурными условиями. Все же одной гипотезой было бы меньше. Зима в Закавказье в среднем на 4° холоднее, чем в Южной Европе, но к лету разница сходит на нет. Если для птиц важнее весенняя температура, то мы действительно должны ожидать понижения нижней границы гнездовья холодолюбивых видов, но однако незначительное — на каких-нибудь 500 м и уже во всяком случае их нельзя ожидать внизу, в Алазанской долине, у подножия хребта.

Распространение птиц в Южной Европе и различное отношение их к температуре здесь и на Кавказе интересны во многих отношениях. Во-первых, мы наблюдаем различные стадии холодолюбивости, если так позволительно сказать. У крайних южных представителей сохра-

нилось прежнее «доледниковое» отношение к температуре, они выносят подтропический климат. Кавказские птицы тех же видов испытали умеренное охлаждение, но теперь некоторым из них приходится жить вверху гор. Европейские их представители принуждены были терпеть более значительно охлаждение климата, и соответственно с этим развилось у них большее тяготение к прохладе. Кроме того, теперь мы должны признать, что холодолюбивая палеарктическая фауна выработалась в значительной мере во время самого ледникового периода, по крайней мере в смысле отношения птиц к температуре, а также, вероятно, и в отношении мелких морфологических признаков, так как южные и северные обычно отличаются друг от друга чаще всего подвидовыми признаками. Если в моих рассуждениях не кроется какой-либо ошибки, то придётся признать ещё следующее: отношение птиц к температуре (признак не менее важный, чем морфологические признаки) изменяется в результате непосредственного воздействия внешних условий и, несомненно, передаётся по наследству, так как иначе непонятно, что же заставляет целый комплект видов (их свыше 30!) тесниться сейчас в горах Южной Европы, когда места и внизу довольно.

Есть ещё факты прерывчатого распространения, на которые уже давно указывают, как на результат влияния ледникового времени. Это также перерывы, но в другом направлении. Здесь западные области оторваны от восточных. Давно известные примеры чёрной вороны *Corvus corone*, голубой сороки *Cyanopica cyanus*. Это наименее убедительные факты. О вороне можно говорить, что её «вытеснила» серая ворона *Corvus cornix* из середины области прежнего сплошного расселения, а не ледниковый период. О голубой сороке могут сказать, что в Забайкалье она переносит большие холода, почему и непонятно её отсутствие в месте перерыва. Для нашей цели лучше использовать перерывы в распространении, наблюдающиеся в средней Сибири. Как раз именно здесь границы птиц прогибаются очень заметно к югу. А с юга навстречу прогибу вдвигается клин центрально-азиатского нагорья. Вершина этого клина образуется Саянами, западный край – Алтаем, Тарбагатаем и горами Туркестана, восточный край образуется горами и высокими пустынными нагорьями Монголии, Восточным Наньшанем и другими горами. В середине лежат безводные пустыни и почти лишённые древесной растительности степи. Большой части сибирских (по преимуществу болотных и древесных) птиц эти пространства непригодны для жизни. На большое значение этого нагорья для понимания перерывов указывает академик П.П.Сушкин (1914, с. 546) в своей работе «Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли». Образование пустынь, с одной стороны, и ухудшение климата Сибири, с другой, «должны были создать невозможность существования для целого ряда организмов». Этим он объясняет сужение

областей распространения целого ряда птиц в средней Сибири и разрыв областей гнездования малой чайки *Larus minutus* и светлкрылой крачки *Chlidonias leucopterus*. Мне думается, что факты позволяют пойти и дальше в том же направлении. Но прежде желательно договориться по следующим вопросам.

Что должно произойти с границами распространения птиц в том случае, если климат изменится, допустим, ухудшится? Будет ли птица во что бы то ни стало, в силу, так сказать, консерватизма, придерживаться определённого местообитания, или же переместится? Последнее кажется наиболее согласующимся с фактами. Если бы птица не была требовательна к определённой амплитуде температурных колебаний, то мы и не видели бы столь многочисленных примеров зависимости границ от температуры. Далее, что должно произойти в Сибири, если температура понизится на 4° (цифра, которую климатологи считают для Европы минимальной для того, чтобы при условии обильных осадков могло произойти оледенение)? Должно произойти и понижение северных границ всех считающихся с температурой птиц. Виды, которые в средней Сибири не идут далее Енисейска, а таких видов немало, получают разрыв их гнездовой области в бассейне верхнего Енисея, а другие, чуточку более теплолюбивые, на всём пространстве от Алтая (приблизительно) до Байкала, потому что путь на юг им преграждает северный выступ центрально-азиатского пустынного нагорья. На восток и на запад от этого выступа движение к югу для многих видов более или менее осуществимо. При этом в Восточной Сибири они должны быть отодвинуты до правого берега Амура и Уссурийского края, на запад до Барнаула и Омска (разумеется, если понижение температуры произойдёт равномерно по всей Сибири).

После сказанного я обращаю внимание читателя на то, что перерывы гнездовых областей многих птиц действительно существуют и как раз в средней части Южной Сибири, в грубых чертах, между Енисеем и Байкалом. Вот список этих видов, где слева обозначены западные, справа восточные (иногда неотличимые от западных, иногда отличающиеся до подвида или даже несколько более):

<i>Podiceps grisegena</i>	<i>Podiceps grisegena</i>
<i>Podiceps nigricollis</i>	<i>Podiceps nigricollis</i>
<i>Erythropus vespertinus</i>	<i>Erythropus amurensis</i>
<i>Buteo vulpinus</i>	<i>Buteo plumipes</i>
<i>Haematopus ostralegus</i>	<i>Haematopus osculans</i>
<i>Limosa limosa</i>	<i>Limosa melanuroides</i>
<i>Larus minutus</i>	<i>Larus minutus</i>
<i>Chlidonias leucopterus</i>	<i>Chlidonias leucopterus</i>
<i>Otus scops pulchellus</i>	<i>Otus scops japonicus</i>
<i>Pernis apivorus</i>	<i>Pernis orientalis</i>
<i>Numenius phaeopus</i>	<i>Numenius variegatus</i>
<i>Phylloscopus viridanus</i>	<i>Phylloscopus plumbeitarsus</i>

Возможно, что при дальнейших исследованиях окажется, что перерывов в распространении некоторых из названных птиц в действительности не окажется, но таких не будет много – не надо забывать, что Средняя Сибирь теперь исследована сравнительно очень удовлетворительно. Там в последнее время работали: Сушкин, Тугаринов, Бутурлин, Нестеров, Молчанов, Иоганзен и др.

Я не хочу уклоняться в крайности и утверждать, что все названные пары обязаны перерывом своих областей одному только климату прошлого Сибири; есть и другие причины, как связанные с климатом, так и не связанные. Но чем-же другим объясняются прогибы границ к югу в Сибири и почему перерывы как раз в том районе, где их следует ожидать при допущении столь вероятного понижения температуры в ледниковый период? Здесь может встретиться несколько возражений. Первое: восточная и западная область заселены не всегда представителями одного и того же вида, но в некоторых случаях довольно резко отличимыми формами (например, кобчики и осоеды), для обособления которых требуется геологически немалое время (птицы эволюционируют медленно!) Это возражение едва ли может иметь место. Никто не станет сомневаться в том, что все перечисленные пары родственны и происходят от общего предка. Охлаждение началось, как указывают геологи, уже со второй половины плиоцена, и с этого периода до наших дней достаточно времени для обособления близких видов. Во-вторых, некоторые виды списка, например серощёкая поганка *Podiceps grise-gena*, расселились далеко к северу, почему же они по миновании ледникового периода не пришли в первую голову на то место средней Сибири, откуда были изгнаны? Последнее, мне кажется, вовсе не обязательно. Отодвинуть птиц к югу не трудно, но для обратного заселения нужны благоприятные к тому обстоятельства и помимо климатических. Подобно тому, как без труда можно раскидать дом по кирпичу и гораздо труднее построить его вновь. После того, как благоприятная погода вернулась вновь, быстро ли восстановился прежний ландшафт (а птицы нередко очень требовательны в выборе места для гнездования)? Нельзя забывать, что в плейстоцене температура и влажность во многих местностях изменялась то в одну, то в другую сторону. Все это отражалось на растительности, на величине водоёмов – всё условия, немаловажные для жизни птиц. Скоро ли после улучшения климата восстановились благоприятные условия в средней Сибири, мы не знаем. Но допустим, что они установились здесь одинаково быстро, как и в других местах Сибири. Обязательно ли птице двигаться непременно сюда? Правильнее думать, что птица при благоприятных условиях будет распространяться во все стороны, где найдёт подходящие для себя уголья. Я указывал, что при небольшом даже равномерном охлаждении климата Сибири многие виды должны быть отодвинуты в бассейн

Амура и в Уссурийский край, но при обратном расселении из бассейна Уссури птица в одно и то же время дойдёт как до Иркутска, так и до Верхне-Колымска, в чём легко убедиться, приложив циркуль к географической карте в указанных пунктах. Дистанция от устья Уссури здесь одна и та же и если были одни и те же жизненные условия для расселяющихся птиц, то это и объяснит нам, почему они заходят сейчас далеко на север.

Если птицы, идя из восточной и западной частей своего обитания, сблизилась, то здесь может быть несколько случаев в зависимости от того, успели они обособиться до степени, позволяющей их различать, или не успели. В последнем случае мы не можем догадаться об их былом разъединении, так как теперешняя область их гнездования покажется нам сплошной, но если они дифференцировались более или менее резко, то в средней Сибири мы должны видеть соприкосновение двух форм: восточной и западной. Может быть, констатируем даже перекрывание границ. Так оно в действительности и наблюдается. Здесь встречается западный грач *Corvus frugilegus* с восточным *C. pastinator*, близкие виды ласточек (*Delichon urbica* и *D. lagopoda*), стрижей (*Apus apus* и *A. pacificus*). Возможно, следовательно, что и эти птицы относятся принципиально к той же категории птиц (с прерывчатым распространением), о которой говорилось выше. При допущении охлаждения в районе Урала мы должны и здесь видеть нечто подобное. Но перерыв по Уральскому хребту, конечно, мог быть лишь очень узким и неудивительно, что он скоро замкнулся. Тем не менее и здесь есть следы перерыва. Они сказываются в непонятном на первый взгляд резком переходе европейских разновидностей в сибирские. Обычно мы имеем постепенные, малочувствительные переходы от одного подвида к другому. Здесь же европейская сойка *Garrulus glandarius* резко переходит в сибирскую *Garrulus brandti*, а встречающиеся иногда особи промежуточного типа есть, скорее всего, гибриды. Здесь *Phylloscopus collybita* сразу переходит в *Ph. tristis*, *Sitta europaea* в *S. uralensis*, *Poecile borealis* в *P. baicalensis*. Если в разобщённых колониях выработались свои разновидности, а затем колонии сблизилась, то мы и должны видеть именно подобную картину. Существуют и другие случаи разрыва. Я приведу все мне известные из числа не указанных ранее.

На западе	На востоке	Перерыв между пунктами
<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Cyanopica cyanus</i>	Испания—Забайкалье
<i>Corvus corvus</i>	<i>Corvus corone</i>	Бассейн Дуная—бассейн Енисея
<i>Chloris chloris</i>	<i>Chloris sinica</i>	Европейская Россия—Амурская область
<i>Poecile palustris</i>	<i>Poecile palustris</i>	Уфа—Алтай
<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Troglodytes troglodytes</i>	Центральная Россия—Приамурье
<i>Prunella modularis</i>	<i>Prunella rubidus</i>	Европейская Россия—Япония

Не знаю, как объяснить перерыв в распространении первых двух видов. Перерыв у остальных мог быть в результате понижения темпе-

ратуры, но доказывать это трудно. Если отношение их к температуре было таково же, как и теперь, то нужно допустить понижение температуры на 10° против современного, чтобы изгнать их из Сибири, при этом они будут изгнаны также и из большей части Европы. Невозможного в таком допущении ничего нет. Допустима и более вероятна комбинация неблагоприятных для жизни условий, в числе которых было также и понижение температуры.

Все сказанное о роли температуры прошлых эпох есть не более, как схема. Нам известно, что ледниковый период прерывался неоднократно более тёплыми межледниковыми, к числу которых возможно принадлежит и современная эпоха. И в течение каждого из межледниковых периодов фауна перемещалась и перестраивалась. И охлаждение бывало неодинаково во время каждого из пароксизмов ледникового времени. Очень вероятно, что и факты прерывчатого распространения указывают на не одни и те же надвигания холода. Максимальному охлаждению может соответствовать последний список птиц с прерывчатым распространением. Первый список может указывать на менее значительное охлаждение. Так, возможно, было в действительности, но как это доказать?

Схематично обрисованная здесь роль температуры в распределении птиц помогает нам понять некоторые явления в расселении птиц. Теперь уже ясна, например, хотя бы одна из причин, заставляющая птиц переходить из низменностей в горы и превращаться в птиц горных. Равно как и обратно: горные птицы могут превратиться в низинных. Чисто горная птица красноносая клушица *Pyrrhocorax pyrrhocorax* в Сибири, у северного выступа своего распространения, выходила на почти равнинные места (по Енисею до Новосёлова). Здесь она цепляется за последние призраки скал. Я наблюдал её здесь на обрывистых берегах Енисея и на сравнительно небольших курганоподобных выходах камня среди степи. Причина (или одна из причин) такого поведения клушицы может заключаться в температуре настоящего или прошлого времени. Если действует современный климат, то птицу придётся признать за расселяющуюся к северу. Вероятнее, однако, что мы имеем здесь дело с отголоском прошлых эпох. Охлаждение климата должно было содействовать понижению границ гнездования горных птиц*. В это время, возможно, клушица и спустилась в низины. Но с наступлением тёплого времени она отовсюду ушла обратно в горы и только у северного, самого холодного выступа своей гнездовой области она не имеет стимула возвращаться назад. Подобных фактов очень много.

* В ледниковый период вообще многие северные виды двинулись с гор вниз, а также по горам на юг (см. об этом – М.А.Мензбир (1914). Но нужно помнить, что не всюду в Азии было понижение температуры. Есть данные, по которым, например, в Уссурийском крае и Манчжурии, не говоря уже о Китае, было, может быть, даже теплее, чем сейчас.

Расселение по низинам, следовательно, без перемены высоты гнездовой области, также иногда определяется, видимо, температурными условиями. Некоторые сибирские виды, например *Poecile cincta*, *Locustella lanceolata*, *Poecile baicalensis*, *Phylloscopus borealis* и др., из Западной Сибири расселились в северную и северо-восточную Россию довольно далеко, до Лапландии и Онеги, но не пошли, например, на Вятку или Казань, хотя тайга здесь имеется. Но весенние изотермы идут из Западной Сибири не на запад, а на северо-запад, т.е. на Лапландию и Онегу. Как видно, это объясняется современными условиями климата; мы избавляемся от необходимости строить гипотезы, которых в зоогеографии и без того избыток.

Л и т е р а т у р а

- Мензбир М.А. 1914. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. М.: 1-144.
- Сушкин П.П. 1914. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // *Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи*. Отд. зоол. **13**: 1-551.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1297**: 2132-2137

Июльский снегопад в высокогорье Западного Алтая и его последствия для гнездящихся птиц

Н.Н.Березовиков, А.Д.Исаченко

Николай Николаевич Березовиков. Отдел орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.
E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Александр Демьянович Исаченко. КГУ средняя общеобразовательная школа, село Черемшанка, Глубоковский район, Восточно-Казахстанская область, 070522, Казахстан

Поступила в редакцию 18 мая 2016

Экстремальные летние похолодания с дождями, градом, снегопадами и заморозками – основные погодные факторы, оказывающие существенное влияние на плодовитость и успешность размножения птиц, обитающих в горах. Насколько катастрофичны и губительны бывают они для высокогорных птиц в разгар гнездования свидетельствует случай, наблюдавшийся на Ивановском хребте в горно-таёжной части Западного Алтая (Восточно-Казахстанская область).

В период с 2 по 7 июля 2015 мы посетили турбазу на водоразделе Проходного белка – одного из отрогов Ивановского хребта на высоте 2000 м над уровнем моря, где проходит дорога через перевал из Рид-