

УДК 59.009: [591.47+ 591.43]

## МОРФОМЕТРИЯ ТЕТЕРЕВА *LYRURUS TETRIX* L. И РЯБЧИКА *TETRASTES BONASIA* L. С СЕВЕРА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

В. Г. Борщевский<sup>1\*</sup>, И. А. Хомякова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии  
им. К. И. Скрябина (ул. Академика Скрябина, 23, Москва, Россия, 109472),  
\*megra@mail.ru

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт и Музей антропологии им. Д. Н. Анучина  
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова  
(ул. Моховая, 11, Москва, Россия, 125009)

Длина крыла, хвоста, цевки, клюва и вес тела измерены у 139 тетеревов (ТТ) *Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758) и 318 рябчиков (РБ) *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) на севере Архангельской области в 1990–2006 гг. Почти все полученные оценки вписываются в пределы средних показателей из Сев. Европы (Норвегия – Респ. Коми). Половой диморфизм у ТТ выявлен для всех признаков, кроме длины крыла; диморфизм по длине хвоста в Сев. Европе, возможно, нарастает с востока на запад. Размерный диморфизм у РБ выражен слабо и весной, видимо, минимален; до и во время яйцекладки вес самок больше, чем самцов. У молодых ТТ размерный рост цевки самцов и самок завершается на 2–3-й месяц жизни, клюва – на 3–4-й, хвоста и крыла – на 4–5-й месяц. У РБ эти процессы более скоротечны: цевка и клюв завершают рост на 2-й месяц, крыло и хвост – на 3–4-й. Длина хвоста, клюва и вес тела у обоих видов показали наибольшую вариацию, крыло и цевка – максимально стабильные части тела. Цевка является еще и предельно независимым от четырех других изученных признаков, в то время как крыло связано с длиной хвоста и весом тела (ТТ) или только с длиной хвоста (РБ). Характер возрастной изменчивости изученных признаков и их взаимосвязей указывает на вероятность миграционных процессов, особенно для ТТ. Приток птиц-первогодков обоих видов с августа до мая-июня в изученный район маловероятен, но не исключена их эмиграция. Некая часть размерной изменчивости взрослых птиц, видимо, привносится извне.

Ключевые слова: крыло; хвост; цевка; клюв; вес тела; тетерев; рябчик; Архангельская область

Для цитирования: Борщевский В. Г., Хомякова И. А. Морфометрия тетерева *Lyrurus tetrix* L. и рябчика *Tetrastes bonasia* L. с севера Архангельской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 1. С. 85–116. doi: 10.17076/bg1639

**V. G. Borchtchevski<sup>1\*</sup>, I. A. Khomyakova<sup>2</sup>. MORPHOMETRY OF BLACK GROUSE *LYRURUS TETRIX* L. AND HAZEL GROUSE *TETRASTES BONASIA* L. FROM THE NORTH OF THE ARKHANGELSK REGION, RUSSIA**

<sup>1</sup> Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology – MVA named after K.I. Skryabin (23 Akademika Skryabina St., 109472 Moscow, Russia), \*megra@mail.ru

<sup>2</sup> Anuchin Research Institute and Museum of Anthropology, Lomonosov Moscow State University (11 Mokhovaya St., 125009 Moscow, Russia)

Body weight and lengths of the wing, tail, tarsus, and beak were measured in 139 black grouse (BG) *Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758) and 318 hazel grouse (HG) *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) captured in the north of the Arkhangelsk Region (Russia) in 1990–2006. Almost all the estimates are within the average range of the parameters for Northern Europe (Norway – Komi Republic). Sexual dimorphism in BG was revealed for all traits except the wing length; dimorphism by tail length in Northern Europe appears to be growing from east to west. Size dimorphism in HG is inexplicit and, apparently, minimal in spring; females before and during egg-laying are heavier than males. In young BG, the dimensional growth of tarsi in males and females is completed in the 2<sup>nd</sup>-3<sup>rd</sup> months since birth, that of beak – in the 3<sup>rd</sup>-4<sup>th</sup> month, that of tail and wings – in the 4<sup>th</sup>-5<sup>th</sup> months. In HG, these processes are shorter: tarsi and beak – in the 2<sup>nd</sup> month, wings and tail – in the 3<sup>rd</sup>-4<sup>th</sup> months. Tail and beak lengths and body weight showed the greatest variation in both species, while wings and tarsi were the most stable parts of their bodies. Tarsus was also utterly independent of the other four traits, while wing length correlated with tail length and body weight (BG) or tail length only (HG). The age-related variation patterns for studied traits and correlations between them indicate the likelihood of migration processes, especially for BG. The arrival of first-year birds of both species in study area from August to May-June is hardly probable, but their emigration may take place. Part of the size variation in adult birds is apparently due to arrivals from outside.

Keywords: wing; tail; tarsus; beak; body weight; black grouse; hazel grouse; Arkhangelsk Region

For citation: Borchtchevski V. G., Khomyakova I. A. Morphometry of black grouse *Lyrurus tetrix* L. and hazel grouse *Tetrastes bonasia* L. from the north of the Arkhangelsk Region, Russia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 1. P. 85–116. doi: 10.17076/bg1639

## Введение

Тетерев, *Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758), и рябчик, *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758), относятся к семейству тетеревиных птиц (Tetraonidae) из отряда курообразных (Galliformes). Они гнездятся на земле, принося птенцов выводкового типа, которые способны самостоятельно передвигаться почти сразу после выхода из яйца. На филогенетическом дереве всего класса птиц курообразные располагаются недалеко от основания [см. Starck, Ricklefs, 1998] и представлены формами с хорошо развитыми конечностями, которые позволяют им быстро перемещаться как по земле, так и на крыльях. Тем не менее их летательный модуль уступает модулю задних конечностей, например, по развитости мышц [Dial, 2003], что указывает на приоритет наземного образа жизни у представителей всего отряда.

К настоящему времени размеры тела тетерева и рябчика изучены достаточно для общих суждений и решения основных вопросов их экологии [Кузьмина, 1977; Couturier, Couturier, 1980; Потапов, 1985; Sæther, Andersen, 1988; Trouvilliez et al., 1988; Jönsson et al., 1991; Swenson, 1991; Schreiber, 2021]. К сожалению, такое утверждение корректно только для видов в целом, в меньшей мере – для их подвидов и далеко от истины на популяционном уровне. В частности, для обширных пространств сибирских ареалов тетерева и рябчика в литературе можно найти морфометрические показатели лишь из редких точек [например, Белопольский, 1955; Шинкин, 1967; Данилов, 1975; Перфильев, 1975; Савченко, 2005]. Их также нет и, например, для такого крупного региона, как центральная часть Русского Севера. И главная цель данной работы – представить морфометрические оценки для тетерева и рябчика из Архангельской области.

Очевидно, что индивидуальная изменчивость птиц – величина нестабильная, т. к. находится под влиянием их размножения, линьки, а также роста молодых особей. И эти процессы могут искажать реальные половые и особенно возрастные различия, сглаживая или гипертрофируя их. Так, включение в выборки по особям-первогодкам большого числа экземпляров с незавершенным ростом (например, из августовских выводков) и малого числа молодых птиц, ведущих самостоятельный образ жизни (выборки за октябрь, январь или май), должно занижать средние оценки веса молодых особей за весь годовой период в целом. Для выявления таких смещений полезно сопоставлять средние (за весь годовой цикл) оценки, полученные для отдельных возрастно-половых групп, с данными по сезонной динамике тех же параметров, т. е. по их месячной изменчивости. Пусть даже эта динамика описывает только фрагменты годового цикла. К сожалению, данные о сезонной динамике размеров тетерева и рябчика встречаются редко, в основном по весу тела [Фолитарек, Дементьев, 1938; Донауров, 1947; Koskimies, 1958; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Родионов, 1961; Киселев, 1971; Данилов, 1975; Marti, Pauli, 1985]. Эта динамика, сходная для всех тетеревиных птиц, выглядит следующим образом [по: Потапов, 1985]. У особей любого пола максимум приходится на конец осени – начало зимы. Затем, как у большинства фитофагов, следует зимнее снижение; второй, меньший пик отмечается весной. Весеннее увеличение веса у самок выражено сильнее, чем у самцов, и, видимо, начинается раньше (перед началом яйцекладки), что связано с интенсивным весенним питанием самок еще до увеличения их генеративных органов [Siivonen, 1957; Couturier, Couturier, 1980; Swenson, 1991]. Мы стремились дополнить эти представления оценками из Архангельской области.

Сезонная изменчивость размерных признаков информативна и при изучении полового диморфизма птиц. Он широко известен для тетерева еще по источникам 19 века (самцы крупнее самок [например, Сабанеев, 1876]) и неоднократно подтверждался позднейшими работами [см. Hagen, 1942; Glutz von Blotzheim et al., 1973; Couturier, Couturier, 1980; Marti, Pauli, 1985; Watson, Moss, 2008]. Для рябчика столь же уверенные заключения (есть такой диморфизм или нет) отсутствуют: некоторые линейные размеры у самцов, видимо, больше, чем у самок [Ефремов, 1949; Терентьев, 1966; Ивантер, 1973; Glutz von Blotzheim et al., 1973; Гайдар, 1974; Воронин, 1995; Алексеев, 2013], но разница по весу тела непосто-

янна в сезонном плане [Донауров, 1947; Гайдар, 1974] или отсутствует [Ивантер, 1973; А. Н. Романов, цит. по: Воронин, 1995; Анненков, 1995; Алексеев, 2013].

Напомним также, что тетерев существенно крупнее рябчика: разница по весу самцов более чем трехкратная, самок – двукратная (см. ниже). Поэтому, представляя оба типа морфометрических показателей (средние за год и в сезонной динамике), мы не отвлекались на межвидовые сравнения, уделив внимание достоверности лишь возрастных и половых различий.

Масштабы размерной изменчивости тех или иных частей тела тетеревиных птиц в литературе обсуждаются кратко [Кирпичев, 1960, 1961; Кузьмина, 1977] и обычно представлены лишь предельными значениями (мин.–макс.), величинами стандартных отклонений или ошибок [Ивантер, 1973; Гайдар, 1974; Osti, 1984; Анненков, 1995; Воронин, 1995; Ludwig et al., 2010; Алексеев, 2013], реже сообщается еще и коэффициент вариации [например, Анненков, 1995]. Иногда публикуются полные ряды замеров и даже несортированные выборки [Kaasa, 1959; Castroviejo, 1975; Couturier, Couturier, 1980; Савченко, 2005]. Такие материалы оставляют вопросы к сравнительной изменчивости разных частей тела. Величины вариации, например, крыла и хвоста одинаковы? Близки? А если нет, то какие части тела птиц наиболее изменчивы, а какие предельно стабильны? Ответить можно лишь предположительно, с неочевидной корректностью.

Мы также уделили внимание возрастным трендам вариации изученных частей тела тетерева и рябчика, сделав это по следующим соображениям. В оседлой популяции внутригрупповая изменчивость любого морфологического признака должна снижаться по мере взросления особей [Яблоков, 1966], т. к. стабилизирующий отбор элиминирует экземпляры с признаками, сильно уклоняющимися от средних популяционных значений [Рожков, Проняев, 1994]. Да, это лишь общая схема, имеющая немаловажные нюансы [Северцов, 2008, 2013]. Но поскольку тетеревиные птицы традиционно рассматриваются как оседлые, мы вправе ожидать для их популяций снижения морфометрической изменчивости с увеличением возраста. Отсутствие такого тренда – свидетельство незамкнутости популяции, частично пополняющейся иммигрантами. Эта модель может осложняться еще и не совпадающей у разных особей возрастной выраженностью тех признаков, которые находятся под давлением полового отбора [Kervinen et al., 2015]. Однако

его воздействие на разные признаки, судя по данным тех же авторов, неодинаково: у самцов тетерева оно выражено по отношению к весу тела и длине хвоста, но минимально (до нуля) в отношении размеров крыла, цевки и клюва. К сожалению, возрастная идентификация взрослых особей тетерева и рябчика не разработана, что позволяет оперировать всего двумя возрастными классами (молодые/взрослые), а также выделять в классе молодняка различные возрастные группы птиц по месяцам их добычи.

Наиболее популярными морфометрическими характеристиками региональных группировок тетерева и рябчика являются показатели длины крыла, хвоста, цевки (плюсны), клюва и веса тела [см. Донауров, 1947; Ефремов, 1949; Теплова, 1957; Ивантер, 1963; Родионов, 1963; Федюшин, Долбик, 1967; Glutz von Blotzheim et al., 1973; Balát et al., 1977; Капитонов, Махмутов, 1978; Анненков, 1995; Алексеев, 2013; Schreiber, 2021]. Однако вопрос о размерных связях этих частей тела у тетеревиных птиц в литературе затрагивается очень редко [например, Данилов, 1965]. Да, размеры всех частей тела у конспецифичных особей одного пола и возраста, несмотря на внутривидовую изменчивость, взаимосвязаны и сочетаются в некий контролируемый отбором видовой стереотип [Шмальгаузен, 1947], что определяет, в частности, связь между весом тела птиц и их линейными признаками [James, 1970; Clark, 1979]. Вопрос в том, насколько индивидуальная изменчивость «размывает» эти общие тренды? Можно ли уверенно судить, например, о длине крыла или клюва, опираясь только на данные о массе тела? Насколько сильны такие связи? Всегда ли они достоверны? На региональных данных по тетереву и рябчику мы попытались получить ответы и на эти вопросы.

## Материалы и методы

### Район исследований

Сборами охвачена площадь ~ 16 тыс. км<sup>2</sup>, лежащая в районе Беломорско-Кулойского полуострова и бассейна р. Юла (рис. 1). Это часть низменной равнины, которую местами разnobразят карстовые формы рельефа (лога, воронки, обрывистые борта невысоких плато), особенно заметные в районе Пинежского заповедника и среднего течения р. Сояна. Абсолютные высоты в местах сборов варьировали от 20 до 155 м, средняя ~ 75 м. Климат умеренно континентальный со средней температурой января от –12 до –18 °С, в июле – от 15 до 18 °С; количество осадков 480–600 мм/год.

В растительном покрове господствуют северотаежные ельники (*Picea obovata*) зеленомошные с участием сосны (*Pinus sylvestris*) и лиственницы (*Larix sibirica*). В переувлажненных местообитаниях распространены ельники и сосняки сфагновые. Наиболее дренированные участки заняты сосняками и лиственничниками лишайниковыми, в составе которых обычна ель. В период наших сборов коренные леса (возраст > 150 лет) с редкими участками молодых мелколиственных лесов (из *Betula spp.*, *Populus tremula*, 30–50 лет) пирогенного происхождения хорошо сохранились на севере района. Южнее р. Полта (рис. 1) обширные площади занимали разновозрастные производные леса, открытые и зарастающие выруб-ки, гари, болота, лесовозные дороги, недорубы и т. д. Их доля в земельном фонде увеличивалась по мере продвижения к югу, хотя крупные массивы слабонарушенных коренных лесов – заболоченных ельников и приречных лесов – были обычны и в бассейне р. Юла. Крупные болотные массивы сконцентрированы в основном на севере. К югу их площади заметно уменьшались, но обширные заболоченные леса обычны для всей территории. Весь район расположен в Мезенско-Северодвинском междуречье, в тексте для краткости он называется Пинежской тайгой.

Весь район лежит в пределах ареалов таежного подвида тетерева – *L. t. tetrax* – и североевропейского подвида рябчика – *Tetrastes (Bonasa) b. bonasia* [Потапов, 1985]. Брачное поведение самцов обоих видов отмечалось с середины апреля до середины июня с пиком в мае. В Пинежском заповеднике (см. рис. 1) средние даты появления птенцов рябчика приходятся примерно на 23.06, тетерева – на 29.06 [Рыкова, 2013], и конец июня ниже рассматривается как возрастной рубеж в жизни птиц (молодые/взрослые). Интенсивная линька взрослых самцов и тетерева, и рябчика с заменой первостепенных махов и рулевых перьев приходится на июль. Аналогичная линька самок растягивается на более длительный срок – вероятно, до конца августа.

### Сбор данных

Материал собран с 27 февраля по 12 ноября 1990–2006 г. (табл. 1). В закрытое для охоты время птицы добывались по специальным разрешениям Главохоты РСФСР и Архангельского управления охотничьего хозяйства.

Возраст птиц – молодые (до 12 месяцев) или взрослые (старше года) – определяли по оперению [Helminen, 1963; Гайдар, Житков, 1974].

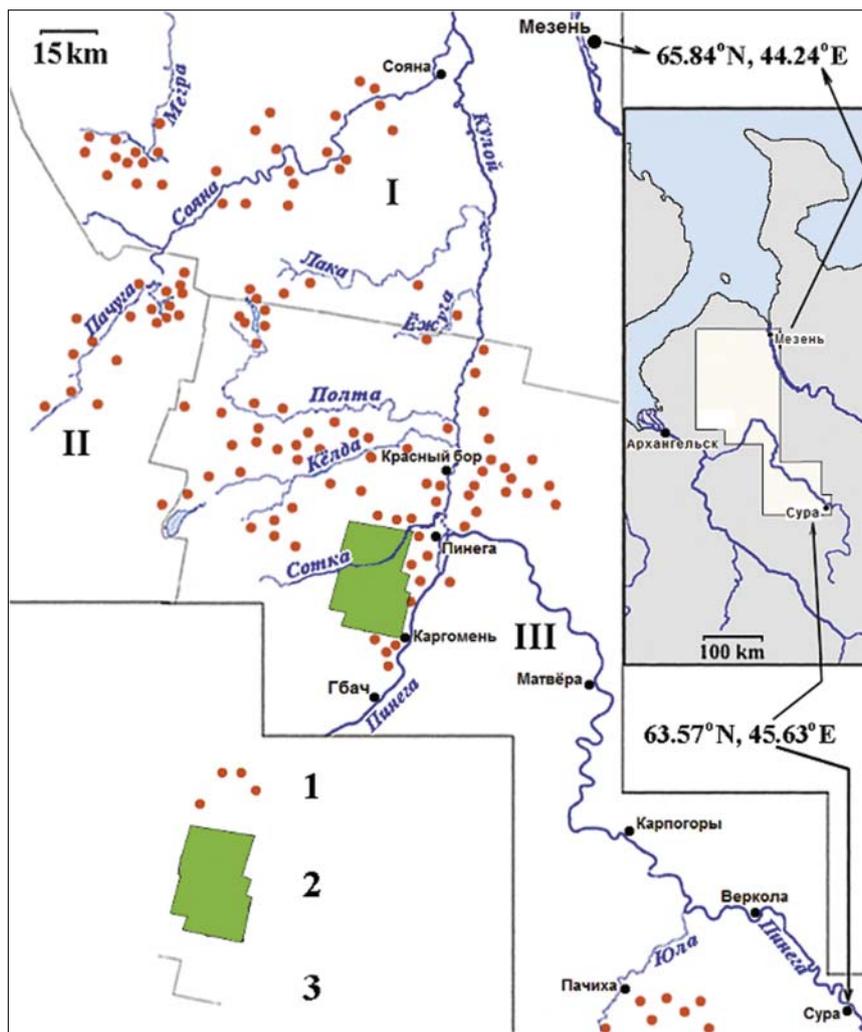


Рис. 1. Места сбора данных по морфометрии тетерева и рябчика в 1990–2006 гг. :

1 – примерное положение точек сбора, 2 – Пинежский заповедник, 3 – границы административных районов: I – Мезенского, II – Приморского, III – Пинежского

Fig. 1. Places of data collection on the morphometry of black grouse and hazel grouse in 1990–2006:

1 – approximate location of the points of collection, 2 – the Pinezhsky Reserve, 3 – borders of the administrative districts: I – Mezensky, II – Primorsky, III – Pinezhsky

Таблица 1. Распределение изученных тетеревов и рябчиков с Мезенско-Северодвинского междуречья по месяцам добычи (1990–2006 гг.)

Table 1. Distribution of the studied black grouse and hazel grouse from the Mezenko-Severodvinsky watershed by months of shooting (1990–2006)

Вид, пол, возраст Species, sex, age			Месяцы / Months									Итого Total
			II	III	IV	V	VI	VIII	IX	X	XI	
Тетерев Black grouse	Самцы Males	ad	-	-	-	26	1	7	1	-	-	35
		juv	-	-	-	3	-	19	8	2	-	32
	Самки Females	ad	-	-	1	20	1	6	2	-	-	30
		juv	-	-	-	4	-	22	14	1	1	42
	Всего / Total		-	-	1	53	2	54	25	3	1	139
Рябчик Hazel grouse	Самцы Males	ad	2	1	1	71	49	12	24	7	3	170
		juv	-	-	-	6	5	22	18	3	-	54
	Самки Females	ad	3	-	1	6	-	8	10	4	2	34
		juv	-	-	1	-	-	23	32	2	2	60
	Всего / Total		5	1	3	83	54	65	84	16	7	318

Проблем с определением возраста у тетерева не возникало, исключение – две самки в мае (1,4 % от всей выборки). Однако у 7–8 самцов рябчика (2,2–2,5 %), добытых в мае – начале июня (все в бассейне р. Юла, рис. 1), полосы на «контрольных» перьях иногда прослеживались нечетко, особенно краевые участки, о чем не сообщалось в цитированной выше работе А. А. Гайдара и Б. М. Житкова. Верификация требовала обращения к дополнительной методике. Необходимость измерять с точностью до 1 мм ширину полос на кончиках первостепенных маховых у рябчиков [Stenman, Helminen, 1974] вместо простого визуального изучения этих перьев представлялась слишком обременительной и не гарантировала надежности результатов из-за не всегда доступной для нас точности таких измерений (см. ниже). Поэтому в спорных случаях мы определяли возраст по прочности подклювья [Семенов-Тян-Шанский, 1960]. В наших исследованиях разных видов тетеревиных птиц (> 1000 изученных экз.) ошибки этого метода не достигали 3–5 % (В. Борщевский, неопубл.).

Все промеры тела (рис. 2) выполнены по единой методике одним и тем же исполнителем:

1. Апикальная часть крыла (далее – крыло), включающая всю кисть (*manus = basipodium + acropodium*) и самые длинные первостепенные маховые перья. При измерении кисть не выпрямлялась (рис. 2, А, верхний фрагмент); в некоторых изданиях этот показатель называется «хорда крыла» [см. Рябицев, 2001]. Его вариация, видимо, в наименьшей мере определяется изменчивостью скелетных фрагментов и в наибольшей – длиной перьев [Штегман, 1950а; Юдин, 1950].

2. Хвост. Включает хвостовые позвонки скелета (*cauda vertebrae*) и рулевые перья, которые измерялись до кончиков самых длинных из них; закругленные концы лирообразных перьев у самцов тетерева при измерении выпрямлялись. Изменчивость этой части тела в основном также определяется размерами перьев.

3. Цевка (*tarsometatarsus*).

4. Клюв – покрытая роговым чехлом (рамфотекой) предчелюстная кость (*os praemaxillaris*) от апикального кончика надклювья до места перехода межглазничного отростка рамфотеки в кожаный покров лба (рис. 2, Га). Зимой этот переход маркирует оперение (рис. 2, Гб), но во время линьки он бывает трудноразличим (рис. 2, Гс). Имея неплохое представление об оперении головы тетеревиных птиц (по измерениям, начатым в других районах еще в 1978 г.), мы всегда брали «зимний» замер, в том числе от птиц, добытых летом. При этом ошибка в 1–3 мм представляется вероятной, хотя и не обязательной.

5. Вес тела устанавливался с точностью до 10 г. Сбор морфометрических показателей параллельно с данными по питанию птиц позволил удалить из каждой оценки массы тела свежий вес содержимого зоба. Именно в этой связи все указанные ниже оценки веса птиц представлены с точностью до 1 г. Наполненность остальной части пищеварительного тракта во внимание не принималась. Все измерения проведены в первые 10–20 часов после добычи птиц, что исключало заметное искажение оценок веса из-за дегидратации тушек [см. Борщевский, Хомякова, 2019].

Линейные признаки – длина крыла, хвоста, цевки и клюва – измерены с точностью до 1 мм. Для двусторонних промеров (крыло, цевка) использована правая сторона тела. Почти все измерения выполнены в полевых условиях, что не позволяет полностью исключить ошибки измерений до 2–3 мм, например, из-за несопадающих углов зрения на мерную шкалу в разных условиях освещения. В этой связи даже статистически значимые различия наших оценок до 3 мм включительно следует принимать осторожно, особенно в отношении длины клюва.

#### Обработка и представление результатов

Все расчеты выполнены с помощью пакета Statistica 6.0, для чего количественные значения каждого из пяти признаков представлены в качестве вариационных рядов. Каждый ряд можно было разделять или объединять по разным критериям: видовым, половым, возрастным или хронологическим, например по месяцам. Для каждой половой и возрастной группы рассчитаны средние арифметические, их ошибки ( $\pm SE$ ), коэффициенты вариации ( $CV\%$ ), а также обозначены предельные значения (мин.–макс.). Ниже по тексту численная разница между средними значениями в ряде случаев обозначена символом  $\Delta$ .

При оценке достоверности различий средних показателей для каждого ряда выяснялся тип частотного распределения (по критерию Liliefors). Выровнять ряды с сильными отклонениями распределений от нормального не удалось ни с помощью традиционных, «мягких» процедур (логарифмирование или извлечение корня), ни с помощью «жестких» (вычитание 0,001 из оригинальных оценок с последующим логарифмированием результата или извлечение из него корня). Поэтому все сравнения проведены по нетрансформированным оценкам.

При нормальных распределениях вариационных рядов достоверность их различий оценивалась по разнице дисперсий ( $F$ -критерий

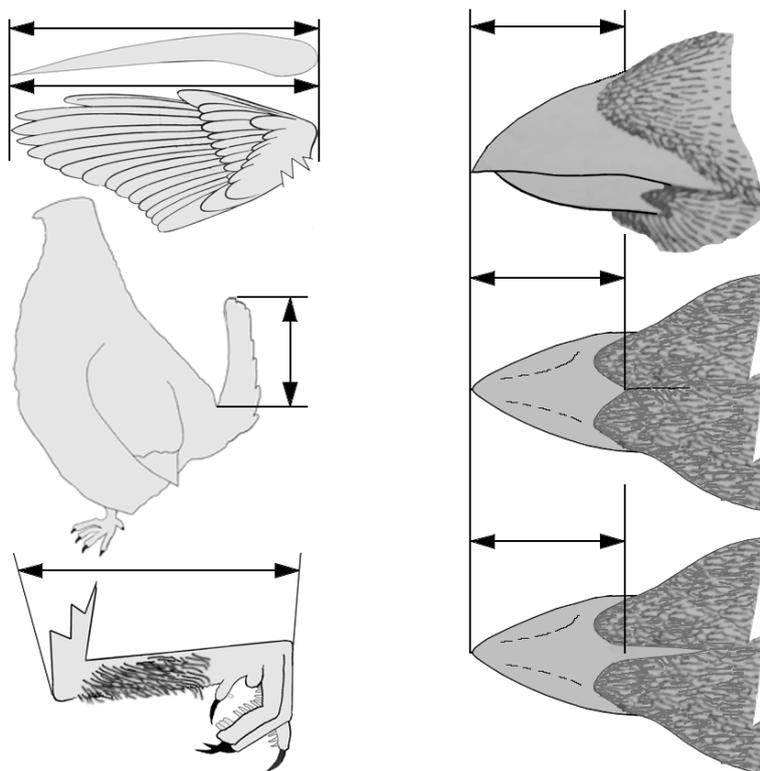


Рис. 2. Промеры крыла (А), хвоста (Б), цевки (В) и клюва (Г: а – вид сбоку, b – вид сверху зимой, с – вид сверху в разгар линьки) тетеревов и рябчиков Мезенско-Северодвинского междуречья (1990–2006 гг.)

Fig. 2. Measurements of the wing (A), tail (Б), tarsus (В) and beak (Г: a – side view, b – view from above in winter, c – also from above, but in the midst of molting) of black grouse and hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed (1990–2006)

Фишера), но если одна из сравниваемых выборок была очень маленькой ( $\leq 5$  экз.) – по различиям средних значений с помощью двустороннего *t*-теста Стьюдента. Если частотные распределения обоих сравниваемых вариационных рядов или одного из них отличались от нормального, использовался двусторонний *U*-критерий Манна – Уитни. Промежуточные показатели сравнений (значения *F*, *t* или *Z*) не приводятся, указывается только достоверность различий (значения *p*).

Каждый из пяти изученных признаков, независимо от типа частотного распределения, характеризуется средним арифметическим показателем для птиц конкретных групп. Однако их оценка проведена двумя разными способами: по несовпадающим отрезкам времени и, следовательно, по разным выборкам.

К первому варианту расчетов (тип I) привлечены особи конкретного пола и возраста за все месяцы, по которым мы имели эмпирические данные (см. табл. 1). Ниже такие оценки весьма условно рассматриваются как средние по-

казатели за весь год в целом. Такая обработка данных, похоже, является обычной [Ефремов, 1949; Теплова, 1957; Анненков, 1995; Алексеев, 2013], т. к. все промеры, как правило, берутся в охотничий сезон: с сентября по февраль-март плюс период токования. Наши данные характеризуют преимущественно весенне-летний период: май-июнь и август-сентябрь (табл. 1). Позитивная сторона группировки данных по типу I – относительно большие выборки: каждая группа птиц представлена оценкой за все месяцы сборов в целом. Негативная – субъективность при анализе возрастных различий: чем больше в выборках особей с незавершенным ростом, тем выше вероятность получить достоверные возрастные различия при сравнении с взрослыми птицами (см. Введение).

Второй вариант группировки данных (тип II) – расчет средних оценок для каждого месяца. Позитивная сторона такого объединения выборок – возможность отследить изменчивость признака в динамике, хотя бы по тем отрезкам годового периода, для которых есть

эмпирические оценки. Его слабая сторона – очень неравномерное распределение данных по месяцам (см. табл. 1).

Изменчивость изученных признаков характеризуется значениями коэффициента вариации ( $Cv\%$ ). Выявление достоверных различий между этими коэффициентами требует огромных недоступных для нас выборок. Поэтому вместо оценки таких различий мы оперировали очевидными, визуально выявляемыми тенденциями изменчивости в сериях этих коэффициентов; наш материал позволял получить такие серии и выявлять по ним тренды к снижению или нарастанию вариации.

Наличие и сила связей между отдельными признаками при нормальном распределении вариационных рядов оценивались с помощью корреляции Пирсона ( $r$ ), при ненормальном – по корреляции Спирмена ( $r_s$ ), эта последняя использована и для оценки связей между рядами с нормальным и ненормальным частотными распределениями.

## Результаты

### Значения признаков

#### ТЕТЕРЕВ

**Оценки типа I.** В группе самцов для всех промеров получены достоверные возрастные различия (табл. 2). Максимальную разницу показывает длина хвоста ( $\Delta = 43$  мм), что вполне ожидаемо: на 2–3-м месяце жизни, когда брались промеры у большинства молодых птиц (см. Сбор данных), перья, формирующие лирообразную форму хвоста, еще не завершили рост, но они вполне сформированы весной, когда измерено большинство взрослых самцов. Разница по средней длине крыла составляет 16 мм, по весу тела – 235 г. Расхождения по длине цевки и клюва весьма умеренные (всего по 2 мм), причем у молодых особей цевка длиннее, чем у взрослых.

Менее выражены возрастные различия у самок, из них значимые – только по длине крыла ( $\Delta = 9$  мм) и клюва ( $\Delta = 1$  мм). Разница по весу

Таблица 2. Морфометрические показатели тетерева и рябчика с Мезенско-Северодвинского междуречья (1990–2006 гг.)

Table 2. Morphometric parameters of black grouse and hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed (1990–2006)

Пол и возраст Sex and age	Длина, мм / Length (mm) of:				Вес тела, г Body weight, g
	Крыла / Wing	Хвоста / Tail	Цевки / Tarsus	Клюва / Beak	
Тетерев / Black grouse					
Самцы взрослые Adult males	<b>265 ± 1</b> (30)* 246–278	<b>192 ± 6</b> (31) 112–244	<b>58 ± 1</b> (35) 50–63	<b>18 ± 0,3</b> (31) 14–23	<b>1332 ± 15</b> (31) 1200–1600
Самцы молодые Young males	<b>249 ± 2</b> (31) 214–266	<b>149 ± 6</b> (30) 87–193	<b>60 ± 0,3</b> (31) 56–63	<b>16 ± 0,5</b> (31) 9–24	<b>1097 ± 32</b> (32) 706–1489
Различия по самцам ( $p$ ) Differences for males ( $p$ )	< 0,001	< 0,001	0,002	< 0,001	< 0,001
Самки взрослые Adult females	<b>234 ± 1</b> (29) 222–243	<b>125 ± 1</b> (28) 114–137	<b>53 ± 0,4</b> (29) 49–59	<b>16 ± 0,2</b> (29) 13–18	<b>1041 ± 30</b> (30) 777–1500
Самки молодые Young females	<b>225 ± 2</b> (37) 194–243	<b>117 ± 3</b> (34) 79–139	<b>54 ± 0,3</b> (35) 49–57	<b>15 ± 0,4</b> (36) 7–21	<b>842 ± 23</b> (41) 470–1147
Различия по самкам ( $p$ ) Differences for females ( $p$ )	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,053</b>	<b>0,126</b>	<b>0,003</b>	<b>0,614</b>
Рябчик / Hazel grouse					
Самцы взрослые Adult males	<b>167 ± 0,4</b> (151) 144–177	<b>126 ± 0,4</b> (152) 100–147	<b>44 ± 0,1</b> (137) 41–47	<b>12 ± 0,1</b> (153) 9–19	<b>367 ± 3</b> (167) 300–500
Самцы молодые Young males	<b>161 ± 1</b> (43) 135–171	<b>114 ± 4</b> (42) 39–137	<b>43 ± 0,2</b> (42) 42–46	<b>13 ± 0,3</b> (42) 9–16	<b>347 ± 9</b> (54) 195–499
Различия по самцам ( $p$ ) Differences for males ( $p$ )	< 0,001	< 0,001	0,817	0,006	0,153
Самки взрослые Adult females	<b>163 ± 1</b> (27) 157–172	<b>110 ± 3</b> (25) 57–127	<b>43 ± 0,3</b> (27) 40–46	<b>12 ± 0,3</b> (27) 10–16	<b>388 ± 7</b> (34) 322–498
Самки молодые Young females	<b>157 ± 1</b> (41) 132–172	<b>100 ± 4</b> (40) 39–130	<b>43 ± 0,2</b> (40) 5–17	<b>13 ± 0,5</b> (40) 5–17	<b>328 ± 9</b> (60) 165–499
Различия по самкам ( $p$ ) Differences for females ( $p$ )	< 0,001	<b>0,093</b>	<b>0,298</b>	<b>0,285</b>	< 0,001

*Примечание.* Здесь и в табл. 3, 4: \*верхняя строка – среднее (выделено жирным шрифтом) ± ошибка средней, в скобках – число промеров ( $n$ ); нижняя строка – предельные значения (мин.–макс.). Различия ( $p$ ) – оценки их достоверности (значимые выделены жирным курсивом).

*Note.* Here and in Tables 3, 4: \*Top line – mean (in bold) ± error of mean, number of measurements ( $n$ ) in parentheses; bottom line – ranges (min.–max.). Differences ( $p$ ) – estimates of their significance (significant ones are highlighted in bold italics).

тела достигает почти 200 г, но даже такое расхождение оказалось недостоверным.

Половые различия у взрослых тетеревов достоверны почти по всем признакам ( $p < 0,001$ ): самцы крупнее самок. Достоверна и разница по длине клюва, но составляет всего 2 мм. Незначимо только расхождение по длине крыла ( $\Delta = 31$  мм,  $p = 0,270$ ). В группе молодых тетеревов достоверные половые различия ( $p < 0,019$ ) получены по длине хвоста ( $\Delta = 32$  мм), цевки ( $\Delta = 6$  мм) и клюва ( $\Delta = 1$  мм): у самцов они длиннее. Значимых различий по длине крыла ( $\Delta = 24$  мм) и весу ( $\Delta = 255$  г) не выявлено:  $p = 0,142$  и  $0,368$  соответственно.

**Оценки типа II.** Сезонные изменения длины крыла самцов показывают вполне логичную динамику (рис. 3). У молодых особей его размер, установившийся к концу их линьки (в октябре), не меняется до следующей смены оперения уже во взрослом возрасте: разница между средними оценками за сентябрь-октябрь, т. е. в 4–5-месячном возрасте молодых ( $258 \pm 2$  мм,  $n = 10$ ), и за май (11 мес.) недостоверна. У взрослых самцов длина крыла после июльской линьки также вполне ожидаемо остается неизменной: средние оценки за август и май одинаковы: 265 мм (рис. 3). Разница между средними оценками за август-сентябрь для

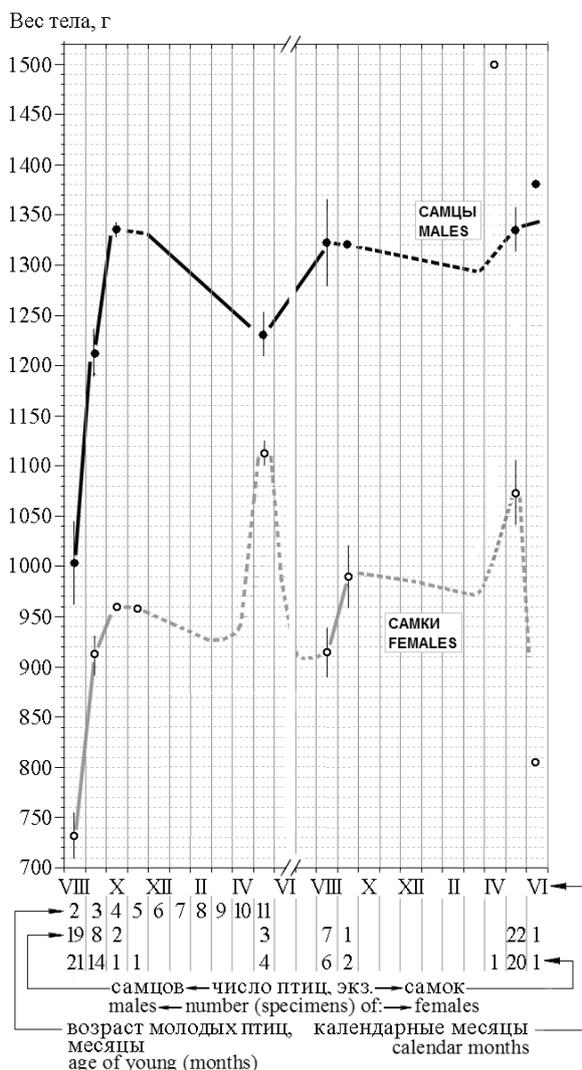
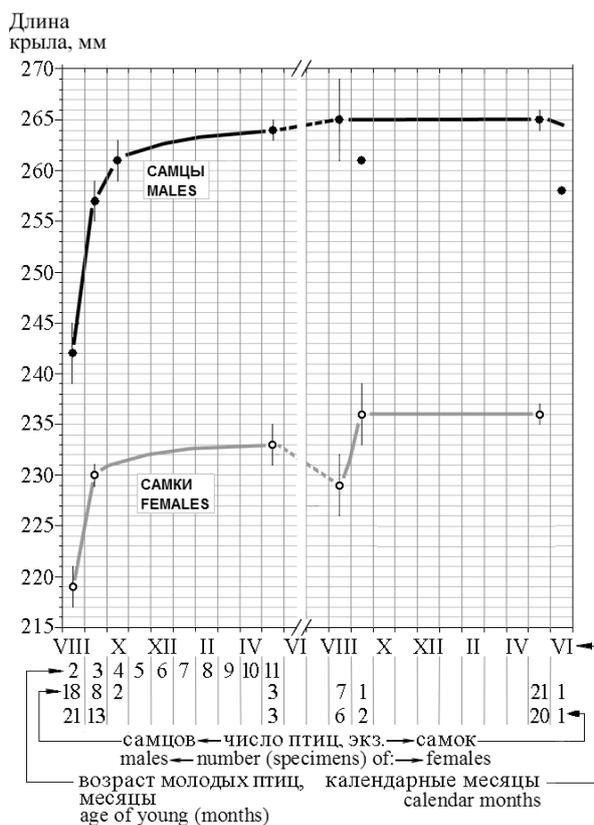


Рис. 3. Сезонная динамика длины крыла и веса тела тетерева.

Здесь и на рис. 4: вертикальные линии над и под точками – стандартные ошибки средних значений (у единичных оценок их нет). Линии аппроксимации проведены от руки. Пунктир – наиболее вероятный ход изменений

Fig. 3. Seasonal dynamics of the wing length (mm, left panel) and body weight (g, right panel) of the black grouse.

Here and in Fig. 4: The vertical lines above and below the points are the standard errors of means (single estimates do not have them). The approximation lines are drawn by hand. The dotted line is the most probable course of change

молодых ( $247 \pm 2$  мм) и взрослых ( $265 \pm 4$  мм) самцов недостоверна ( $p = 0,742$ ).

Аналогичная картина наблюдается и по самкам. Разница между сентябрем и маем для молодых тетерок недостоверна ( $p = 0,499$ ), для взрослых самок средние показатели сентября и мая совпадают (236 мм). В августе-сентябре разница между крылом молодых ( $224 \pm 2$  мм) и взрослых ( $230 \pm 2$  мм) самок незначима ( $p = 0,230$ ).

В мае (токование, спаривание) различия по длине крыла между молодыми и взрослыми особями недостоверны ни для самцов ( $p = 0,296$ ), ни для самок ( $p = 0,674$ ).

Оценить половые различия по длине крыла по выборкам за сентябрь-октябрь для взрослых особей наш материал не позволяет, но для молодых птиц они недостоверны ( $p = 0,358$ ); майские выборки также не выявляют значимых различий ни для молодых ( $p = 0,682$ ), ни для взрослых ( $p = 0,515$ ) тетеревов.

Средняя длина хвоста у молодых самцов к сентябрю-октябрю ( $n = 10$ ) устанавливается на уровне  $178 \pm 4$  мм и достоверно не отличается ( $p = 0,793$ ) от майской оценки (183 мм, табл. 3). У взрослых самцов увеличение между августом и маем, возможно, все же происходит ( $\Delta = 53$  мм), но по нашим выборкам оно незначимо:  $p = 0,619$ . В мае достоверных возрастных различий по размеру хвоста у самцов ( $\Delta = 21$  мм) также не прослеживается ( $p = 0,451$ ), что, возможно, связано с очень маленькой выборкой по молодым особям ( $n = 3$ , табл. 3).

У молодых самок средние оценки длины хвоста за август-сентябрь ( $118 \pm 3$  мм) достоверно меньше ( $p = 0,039$ ), чем у взрослых ( $124 \pm 3$  мм). Достигнув в сентябре первого года жизни отметки 129 мм, длина хвоста далее варьирует в пределах 125–134 мм; майские оценки для молодых и взрослых тетерок примерно совпадают (табл. 3).

Половые различия – почти восьмисантиметровые – для взрослых тетеревов в мае прослеживаются очень четко:  $p < 0,001$ .

Средняя длина цевки самцов, начиная со второго месяца жизни молодых особей, а также у взрослых птиц, варьирует в пределах всего 3 мм (58–61 мм). Та же вариация за те же отрезки времени у самок не превышает 2 мм (53–55 мм). Этот результат показывает на раннее завершение линейного роста цевки, которое, похоже, заканчивается уже к возрасту 2–3 месяцев. Позднейшая вариация определяется внутренним полиморфизмом и, возможно, элиминацией нетипичных форм, а также вероятными миграционными процессами. Различия по длине цевки взрослых самцов и самок за май ( $\Delta = 5$  мм) достоверны ( $p < 0,001$ ).

Клюв молодых самцов, видимо, растет до возраста 3–4 месяцев, достигая в сентябре-октябре длины в 17 мм, что совпадает со средней оценкой для взрослых особей за август-сентябрь (табл. 3). Достоверных возрастных различий у самцов по длине клюва за май не отмечено ( $p = 0,407$ ). Сходная картина выявля-

Таблица 3. Сезонная динамика длины (мм) хвоста, цевки и клюва у тетерева с Мезенско-Северодвинского междуречья, 1990–2006 гг.

Table 3. Seasonal dynamics of length (mm) of the tail, tarsus and beak in black grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed, 1990–2006

Возраст птиц Age of birds	Календарные месяцы Months	Самцы / Males			Самки / Females		
		Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak
Молодые Young	VIII	$126 \pm 5$ (17) 87–158	$61 \pm 0,3$ (18) 57–63	$14 \pm 0,5$ (18) 9–18	$111 \pm 3$ (21) 79–133	$54 \pm 0,4$ (19) 52–57	$14 \pm 0,5$ (20) 7–18
	IX	$182 \pm 3$ (8) 174–193	$60 \pm 1$ (8) 56–63	$17 \pm 1$ (8) 15–24	$129 \pm 2$ (10) 119–139	$54 \pm 0,4$ (13) 51–56	$16 \pm 1$ (13) 14–24
	X	$160 \pm 8$ (2) 152–167	$61 \pm 1$ (2) 60–62	$17 \pm 0$ (2) 17–17	-	-	-
	V	$183 \pm 7$ (3) 169–192	$59 \pm 2$ (3) 56–62	$19 \pm 1$ (3) 18–20	$125 \pm 1$ (3) 123–127	$53 \pm 2$ (3) 49–56	$17 \pm 0,3$ (3) 16–17
Взрослые Adult	VIII	$151 \pm 7$ (7) 112–169	$60 \pm 1$ (7) 58–62	$17 \pm 0,3$ (7) 16–18	$120 \pm 2$ (6) 114–125	$55 \pm 1$ (6) 52–58	$15 \pm 0,4$ (6) 13–16
	IX	$197$ (1)*	$59$ (1)	$17$ (1)	$134 \pm 3$ (2) 131–136	$54 \pm 1$ (2) 53–55	$15 \pm 1$ (2) 14–16
	V	$204 \pm 5$ (22) 165–244	$58 \pm 1$ (26) 50–63	$18 \pm 0,4$ (22) 14–23	$126 \pm 1$ (19) 116–137	$53 \pm 1$ (20) 49–59	$16 \pm 0,3$ (20) 14–18
	VI	$199$ (1)	$60$ (1)	$19$ (1)	$122$ (1)	$54$ (1)	$16$ (1)

Примечание. \* Для единичных замеров ошибки и интервалы отсутствуют.

Note. \* No errors and intervals for single measurements.

на и по самкам: средние оценки для молодых особей к сентябрю устанавливаются на уровне 16 мм, что примерно совпадает с длиной клюва взрослых тетерок за август, сентябрь и май. Похоже, что у самок развитие этого органа также завершается рано, к третьему месяцу жизни. Двухмиллиметровые различия по длине клюва между взрослыми самцами и самками за май достоверны ( $p < 0,001$ ), хотя возможные ошибки измерений (см. Сбор данных) оставляют этот вопрос открытым.

Судя по нашим данным, вес тела молодых самцов достигает максимума в октябре (возраст 4–5 месяцев, рис. 3). Затем, вероятно, следует зимнее снижение к маю и новый подъем к концу лета – осени. Такая динамика представляется вполне закономерной, хотя для молодых самцов разница между оценками за сентябрь–октябрь ( $1237 \pm 67$  г,  $n = 10$ ) и за май ( $1230 \pm 20$  г,  $n = 3$ ) незначима ( $p = 0,937$ ), возможно, из-за маленькой майской выборки по молодым самцам. Для взрослых самцов также не выявлено достоверных различий между августом–сентябрем (среднее за эти месяцы  $1322 \pm 33$  г,  $n = 8$ ) и маем ( $1334 \pm 18$  г,  $n = 22$ ):  $p = 0,702$ . Отсутствие в нашем распоряжении осенней выборки по взрослым самцам (кроме единственной особи с весом в 1320 г, добытой 29.09.99) не позволяет оценить возрастную разницу по весу накануне зимовки (средний вес молодых самцов в сентябре–октябре 1236 г, см. выше). Но в мае 100-граммовая разница между молодыми ( $1230 \pm 20$  г) и взрослыми ( $1334 \pm 18$  г) самцами достоверна ( $p = 0,027$ ), несмотря на маленькую выборку по молодым особям.

Вес молодых тетерок, по всей видимости, также достигает максимума в октябре; оценить масштабы зимнего снижения наши данные не позволяют (рис. 3). Но в мае их вес достоверно не отличается от оценок за сентябрь или сентябрь–ноябрь ( $p = 0,110$ – $0,132$ ). Последующее падение веса молодых самок должно происходить в июне–июле, т. е. после возвращения в спокойное состояние их генеративных органов уже в процессе насиживания кладок. Достоверная разница майских оценок веса молодых и взрослых тетерок ( $\Delta = 40$  г,  $p = 0,013$ ) показывает, что вес молодых особей больше (!), чем взрослых.

Оценить половые различия по весу взрослых тетеревов можно лишь приблизительно (рис. 3). Несмотря на повышенный вес тетерок во время откладки яиц, весенние (за апрель–июнь) 250-граммовые различия по весу взрослых самцов ( $1336 \pm 18$  г,  $n = 23$ ) и самок ( $1080 \pm 37$  г,  $n = 22$ ) достоверны ( $p = 0,002$ ).

В наших выборках (с лакуной за декабрь–март, рис. 3) максимальные значения веса и взрослых самцов (1,6 кг в мае), и взрослых самок (1,5 кг в апреле) также приходится на весну.

**Синтез оценок типа I и II.** Сравнения параметров крыла, хвоста, цевки и клюва для самцов по выборкам типа I показывают достоверные возрастные различия. Но выборки типа II свидетельствуют, что в разгар брачного сезона (возраст молодых 11 мес.) все эти различия недостоверны. То же следует констатировать и для самок по длине крыла. Достоверных возрастных различий по длине хвоста у тетерок не найдено ни по выборкам типа I, ни для брачного сезона (тип II). Возможные ошибки измерений не позволяют подтвердить значимость различий по длине цевки и клюва самок. Следовательно, для всех четырех линейных признаков возрастные различия у птиц обоих полов могут быть достоверными или незначимыми по объединенным выборкам за все (в целом) доступные для нас отрезки годового цикла. Однако уже в сентябре или октябре размеры молодых и взрослых тетеревов выравниваются или почти выравниваются, и в мае различия не прослеживаются ни для одного из полов.

Вместе с тем вес тела самцов-первогодков достоверно меньше, чем взрослых, что фиксируют оба типа выборок. В мае молодые примерно на 100 г легче взрослых (1230 г против 1330), хотя это заключение базируется на выборках, одна из которых – по молодым самцам – состоит всего из трех особей. При сходном недостатке в выборках средний майский вес взрослых тетерок оказывается достоверно меньше, чем молодых (1070 г против 1110). Оценить возрастную разницу по весу тела в осенне-зимний период (сентябрь–март) по нашим выборкам невозможно ни для самцов, ни для самок. Наиболее вероятно, что в указанный период их вес снижается. У самцов он может варьировать в пределах 1210–1330 г (среднее для обеих возрастных групп 1270 г), у самок – в пределах 910–990 г со средним значением 950 г.

Таким образом, у большинства молодых тетеревов (и самцов, и самок) линейные признаки уже на 4–5-м месяце жизни достигают размеров, свойственных взрослым особям. Следует указать и на гетерохронию, т. е. на разновременное завершение линейного развития разных частей тела: и у самцов, и у самок рост цевки завершается на 2–3-й месяц жизни, клюва – на 3–4-й, хвоста и крыла – на 4–5-й. В мае, т. е. на 11-й месяц жизни молодых птиц, для самцов не отмечено достоверных возрастных различий даже по длине хвоста, т. е. признаку,

подверженному сильному давлению полового отбора (см. Введение). Весной ожидаемые достоверные возрастные различия прослеживаются лишь для самцов и только по весу тела (взрослые тяжелее молодых). По самкам получен неожиданный результат: весенний вес молодых больше, чем взрослых.

Достоверные половые различия выявлены по выборкам обоих типов, но лишь для четырех из пяти признаков: по длине хвоста ( $\Delta = 67\text{--}80$  мм), цевки ( $\Delta = 5$  мм), клюва ( $\Delta = 2$  мм) и по весу тела ( $\Delta \sim 255\text{--}290$  г). По всем этим признакам самцы крупнее самок. Весной (апрель–июнь) вес самцов на 250 г больше, чем самок, несмотря на повышенный вес тетерок во время откладки яиц. Половых различий по длине крыла ( $\Delta = 27\text{--}32$  мм) не выявлено ни по одному из типов выборок ни для молодых, ни для взрослых особей.

#### РЯБЧИК

**Оценки типа I.** Достоверные возрастные различия в группе самцов получены только по длине крыла ( $\Delta = 6$  мм) и хвоста ( $\Delta = 12$  мм, табл. 2). Расхождения по длине цевки, клюва и весу тела ( $\Delta = 20$  г) недостоверны. Для взрослых и молодых самцов максимальные оценки веса одинаковы (табл. 2) и получены от особей, добытых в одном месте, в сентябре одного и того же года: 19–29.09.1991 г. В группе самок значимые возрастные различия выявлены лишь для крыла ( $\Delta = 6$  мм) и веса тела ( $\Delta = 60$  г). Максимальные значения веса молодых и взрослых самок тоже показывают почти полное сходство (табл. 2), и обе эти оценки также получены в одном месте почти одновременно 24–27.09.1991.

Половые различия: у взрослых самцов крыло ( $\Delta = 4$  мм) и хвост ( $\Delta = 16$  мм) длиннее, чем у взрослых самок (оба признака:  $p < 0,001$ ), но вес тела самцов меньше ( $p = 0,004$ ). Показатели цевки и клюва у взрослых птиц разного пола представлены почти одинаковыми значениями, но скромные расхождения оценок по весу тела ( $\Delta = 21$  г) и длине крыла ( $\Delta = 4$  мм) достоверны.

В группе молодых рябчиков достоверные половые различия получены только по длине хвоста ( $p = 0,009$ ): у самцов он длиннее на 14 мм, различия остальных признаков незначимы.

**Оценки типа II.** Длина крыла молодых самцов увеличивается не только от августа к сентябрю (что логично), но, видимо, и от сентября к весне (рис. 4): отличие сентябрьской оценки от средней по маю–июню достоверно ( $p = 0,016$ ). Данные не позволяют оценить, когда и как происходит это увеличение – посте-

пенно в течение всей зимы или скачкообразно, например в начале весны. Напротив, у взрослых самцов от сентября к весне отмечается небольшое уменьшение длины крыла: различия между сентябрьской оценкой ( $n = 24$ ) и средним значением за май–июнь ( $n = 112$ , рис. 4) достоверны:  $p = 0,046$ . Объяснить такое снижение можно лишь миграционными процессами (см. Введение). Однако наиболее вероятно, что в действительности длина крыла самцов начиная с 10-месячного возраста, а также у взрослых особей варьирует возле отметки 167 мм, поскольку весенние (за май–июнь) оценки крыла молодых ( $168 \pm 0,7$  мм,  $n = 11$ ) и взрослых ( $166 \pm 0,4$  мм,  $n = 112$ ) самцов не различаются:  $p = 0,345$ .

Данными по весенней длине крыла у молодых самок мы не располагаем (рис. 4). Ограниченные материалы по взрослым самкам показывают, что после летней линьки длина их крыла варьирует возле отметки 164 мм. По сентябрьским выборкам двухмиллиметровые расхождения в его длине между молодыми и взрослыми самками недостоверны ( $p = 0,203$ ). Похоже, что к 3–4-месячному возрасту размеры крыла молодых и взрослых особей почти выравниваются.

Половые различия в длине крыла для взрослых рябчиков недостоверны ни по сентябрьским выборкам (168 мм против 163, рис. 4), ни по майским (167 мм против 166): в обоих случаях  $p > 0,05$ .

Длина хвоста молодых самцов в сентябре достигает 121 мм (табл. 4), и этот показатель не отличается от среднего значения за май–июнь (126 мм):  $p = 0,073$ . Возле этого же значения – 126 мм – варьируют и все месячные оценки у взрослых особей. Длина хвоста молодых и взрослых самцов за май–июнь показывает одинаковые значения: 126 мм. Размер хвоста молодых и взрослых самок не различается ( $p = 0,349$ ) уже в сентябре, незначимы различия и между сентябрьской и майской оценками по взрослым самкам:  $p = 0,607$ . Наиболее вероятно, что по этому признаку молодые рябчики – и самцы, и самки – практически сравниваются с взрослыми уже на 3–4-й месяц жизни. Майские выборки по взрослым особям разного пола также не показывают достоверных различий ( $p = 0,495$ ).

Длина цевки у самцов любого возраста варьирует в пределах 43–44 мм, у самок – в пределах 42–44 мм (табл. 4). Достоверность различий не оценивалась, т. к. размах этих вариаций – 1–2 мм – близок к возможным ошибкам измерения. Такая близость позволяет считать, что половые и возрастные различия по этому признаку у рябчика отсутствуют, а сама

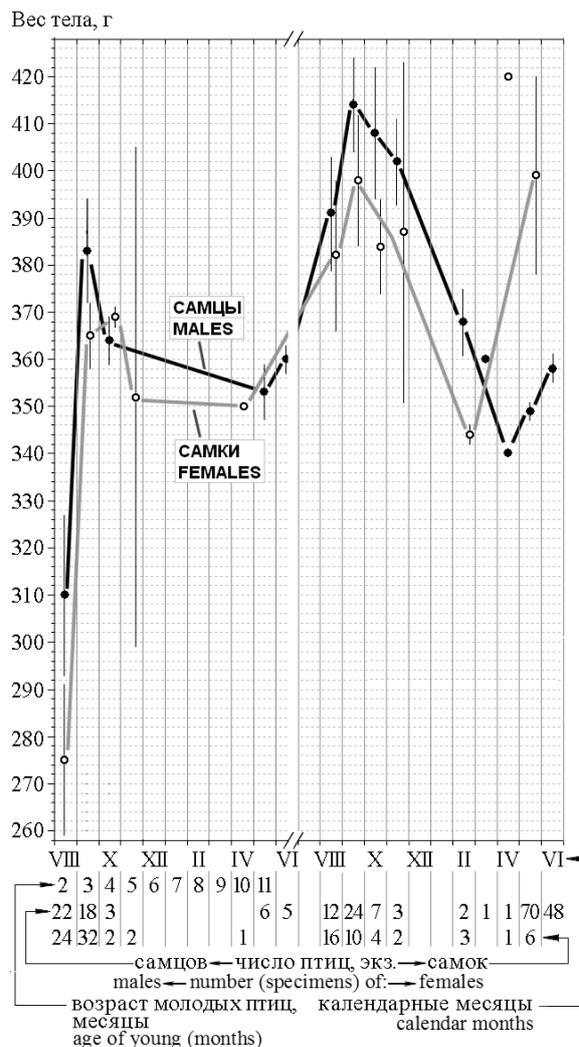
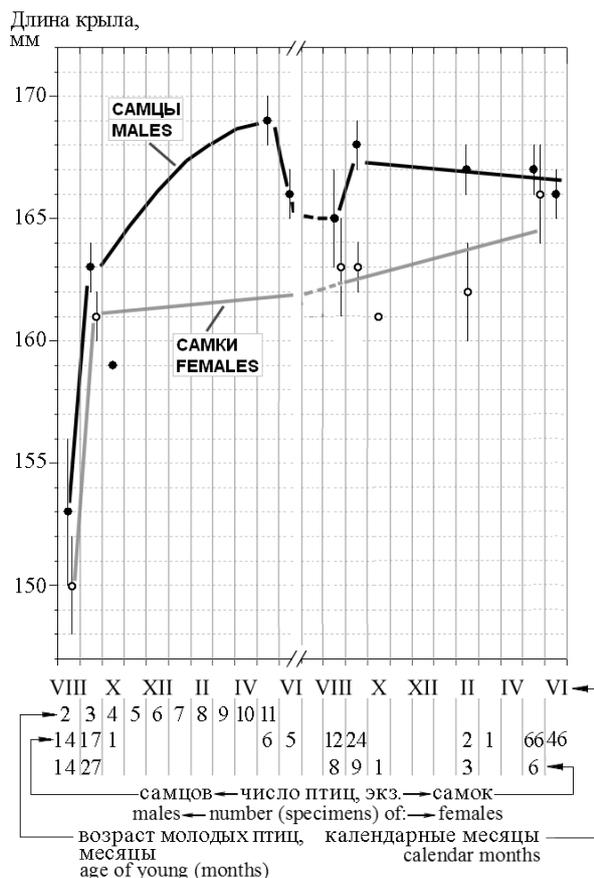


Рис. 4. Сезонная динамика длины крыла и веса тела рябчика

Fig. 4. Seasonal dynamics of wing length (mm, left panel) and body weight (g, right panel) of hazel grouse

цевка завершает линейный рост уже на втором месяце жизни птиц.

Аналогичное заключение можно сделать и в отношении длины клюва: вариация месячных оценок в группе самцов, и молодых, и взрослых, не превышает 3 мм (11–14 мм), у самок – 2 мм (11–13 мм, табл. 4). Такие различия близки к ошибкам измерений.

Судя по нашим данным, вес тела молодых рябчиков выходит на максимум в сентябре-октябре: средняя оценка за эти два месяца у самцов  $380 \pm 9$  г, у самок  $365 \pm 7$  г (рис. 4); половые различия незначимы:  $p = 0,641$ . В эти же месяцы вес взрослых самцов ( $411 \pm 9$  г,  $n = 34$ ) достоверно больше, чем молодых ( $p = 0,002$ ), однако в мае эти различия незначимы ( $p = 0,591$ ). Вес молодых самок в сентябре-октябре на 30 г меньше, чем взрослых ( $394 \pm 10$  г), разница достоверна ( $p = 0,016$ ); сравнить майские оценки

не удастся из-за отсутствия данных по молодым особям. Для молодых самцов различия средних оценок за сентябрь-октябрь и за май-июнь незначимы:  $p = 0,387$ .

Вес взрослых самцов и самок также показывает наивысшие значения в сентябре; за сентябрь-ноябрь разница между весом самцов ( $411 \pm 8$  г) и самок ( $394 \pm 10$  г) недостоверна:  $p = 0,181$ . Различий между ними не выявлено ( $p = 0,838$ ) и для осенне-зимнего сезона (октябрь-март): вес самцов  $397 \pm 9$  г, самок  $371 \pm 10$  г.

Для взрослых самцов снижение осеннего веса к средней оценке за весну ( $352 \pm 2$  г за апрель-июнь) достоверно ( $p < 0,001$ ). Вес взрослых самок также снижается от осени (сентябрь-ноябрь) к февралю с 393 до 344 г ( $p = 0,023$ ), но после этого увеличивается весной (до  $402 \pm 18$  г в апреле-мае,  $p = 0,014$ ). Достоверно и увеличение веса взрослых самцов

Таблица 4. Сезонная динамика длины (мм) хвоста, цевки и клюва у рябчика с Мезенско-Северодвинского междуречья, 1990–2006 гг.

Table 4. Seasonal dynamics of length (mm) of the tail, tarsus, and beak in hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed, 1990–2006

Возраст птиц Age of birds	Календарные месяцы Calendar months	Самцы / Males			Самки / Females		
		Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak
Молодые Young	VIII	97 ± 8 (14) 39–129	44 ± 0,4 (14) 42–46	14 ± 1 (14) 9–19	78 ± 6 (13) 39–106	43 ± 1 (13) 36–46	12 ± 1 (14) 5–16
	IX	121 ± 3 (17) 84–137	43 ± 0,2 (17) 42–44	13 ± 0,4 (17) 11–16	110 ± 3 (27) 58–130	43 ± 0,2 (27) 41–44	13 ± 0,4 (26) 10–17
	X	-	44 (1)	11 (1)	-	-	-
	V	127 ± 2 (6) 121–134	43 ± 0,4 (5) 43–45	12 ± 0 (6) 12–12	-	-	-
	VI	125 ± 2 (5) 118–129	43 ± 0,4 (5) 42–44	12 ± 0,5 (4) 11–13	-	-	-
Взрослые Adult	VIII	126 ± 1 (12) 122–132	44 ± 0,4 (12) 42–46	12 ± 0,5 (12) 9–16	89 ± 8 (6) 57–106	43 ± 0,3 (8) 42–44	13 ± 1 (8) 11–16
	IX	126 ± 1 (24) 116–135	43 ± 0,2 (24) 42–46	14 ± 1 (24) 9–19	116 ± 1 (9) 109–121	43 ± 1 (9) 40–45	12 ± 1 (9) 10–16
	X	-	-	-	112 (1)	42 (1)	11 (1)
	II	130 ± 4 (2) 126–133	44 ± 1 (2) 43–44	12 ± 1 (2) 11–12	114 ± 2 (3) 112–118	44 ± 1 (3) 43–45	12 ± 0,3 (3) 11–12
	III	122 (1)	43 (1)	12 (1)	-	-	-
	V	127 ± 1 (67) 110–147	43 ± 0,1 (58) 41–46	12 ± 0,1 (68) 6–14	118 ± 3 (6) 111–127	43 ± 1 (6) 42–46	12 ± 0,3 (6) 11–13
VI	125 ± 1 (46) 100–133	44 ± 0,2 (40) 42–47	11 ± 0,1 (47) 10–12	-	-	-	

от мая к июню ( $p = 0,005$ ). Такая динамика подтверждает снижение веса рябчиков в зимний период. Весной (апрель–июнь) вес взрослых самок ( $402 \pm 18$  г,  $n = 7$ ) оказывается на 50 г больше ( $p = 0,013$ ), чем взрослых самцов ( $352 \pm 2$  г,  $n = 119$ ).

**Синтез оценок типа I и II.** Возрастные различия у самцов по длине цевки и клюва незначимы в анализах с любой организацией выборок; достоверные различия по длине крыла, хвоста и веса тела, отмеченные по выборкам типа I, исчезают при сравнении майских выборок (тип II). Для самок значимых различий по длине хвоста, цевки и клюва не прослеживается по выборкам любого типа, достоверные различия по размерам крыла в выборках типа I не выявляются по выборкам типа II даже для осеннего сезона. Вес тела молодых самок достоверно меньше, чем взрослых, как по выборкам типа I, так и в осенних выборках (типа II), проверить этот результат весенними оценками наш материал не позволяет. Таким образом, почти все достоверные возрастные различия для обеих половых групп (табл. 2) прослеживаются только при включении в анализ птиц с незавершенным ростом. Исключение – значимая разница по осеннему весу тела молодых и взрослых самок.

Так же, как и для тетерева, при анализе выборок типа II улавливается гетерохронность развития: и у самцов, и у самок рябчика рост цевки и клюва завершается уже на втором месяце жизни, крыла и хвоста – на третьем. Вместе с тем наши данные указывают на продолжение роста крыла у молодых самцов рябчика до весны, т. е. до возраста 10–11 месяцев, или на некое возобновление (компенсаторное?) этого процесса весной. Полное завершение линьки осенью исключает рост маховых перьев. Значит, если указанное увеличение размеров крыла действительно существует (на 3–6 мм, рис. 4), то происходит за счет роста скелетных фрагментов кисти. К сожалению, маленькие весенние выборки по молодым рябчикам не позволяют убедительнее аргументировать это предположение.

Половые различия у взрослых особей по линейным промерам выявлены лишь для длины крыла и хвоста, и только по выборкам типа I, но в мае эти различия незначимы. Различия по цевке и клюву в выборках любого типа недостоверны или не выходят за пределы возможных ошибок измерения.

Вес тела при сравнении выборок типа I оказывается достоверно больше у взрослых самок, чем у самцов. Выборки типа II показывают отсут-

ствие достоверных половых различий для взрослых рябчиков в сентябре-октябре, но весенние оценки свидетельствуют о достоверно большем весе самок. Похоже, что наиболее реальную картину дают расчеты по средним месячным оценкам (тип II) за сентябрь-февраль: на протяжении этих шести месяцев самцы лишь немного тяжелее самок (в среднем на 7–18 г), и эти различия достоверны. Достоверно больший вес самок (на 50 г) отмечен только для короткого периода откладки яиц в мае и, возможно, в апреле (рис. 4). Данные по сезонной динамике веса показывают также на его реальное падение в зимний период с последующим ростом весной, который рельефнее выражен у самок.

### Вариация оценок

Пять наших промеров (группировка данных типа I) демонстрируют явно неодинаковые масштабы вариации, но расхождения между этими масштабами оказываются сходными для обоих видов. В большинстве возрастно-половых групп (однородных или смешанных) размеры крыла и цевки показывают невысокую изменчивость ( $Cv = 2-7\%$ ), вариация остальных трех промеров гораздо заметнее (обычно  $Cv = 10-26\%$ , табл. 5). Постоянство этой картины нарушается только в выборках по взрослым самцам и самкам. Значит, у обоих видов длина крыла и цевки являются наиболее стабильными показателями с минимальной изменчивостью. Кроме

того, вариация всех признаков, кроме цевки, в группах молодых особей (самцов, самок, обоих полов вместе взятых), видимо, больше, чем у взрослых; для самок эта тенденция проявляется более явно, чем для самцов, и у рябчика несколько четче, чем у тетерева.

Сравнение месячной изменчивости изученных признаков (группировка данных типа II) выявляет две явные тенденции, сходные для обоих видов птиц (табл. 6). Первая: минимальную внутримесячную вариацию и у молодых, и у взрослых птиц обоих половых групп показывает длина крыла и цевки ( $Cv = 2-7\%$ ), изменчивость по длине хвоста, клюва и весу тела ( $Cv = 2-34\%$ ) гораздо заметнее. Исключение встречается только в двух группах птиц: у взрослых самок тетерева и у взрослых самцов рябчика изменчивость длины хвоста ( $Cv = 2-8\%$ ) сопоставима с вариацией крыла и цевки. Такой результат поддерживает заключение о наибольшей стабильности размеров крыла и цевки, сделанное по выборкам типа I.

Другая тенденция также просматривается для птиц обоих видов: у молодых особей любого пола изменчивость почти всех признаков снижается по мере взросления птиц (от августа к сентябрю или маю-июню). Исключение – длина цевки самцов тетерева, у них видна тенденция к увеличению вариации (табл. 6). У взрослых особей месячные тренды вариации для всех признаков хаотичны: они не показывают единой направленности, а иногда и разнонаправленны.

Таблица 5. Значения коэффициентов вариации ( $Cv$ , %, за годовой период в целом, см. табл. 2) некоторых промеров тела тетерева и рябчика с Мезенско-Северодвинского междуречья

Table 5. Values of coefficients of variation ( $Cv$ , %, for annual period in total, see Table 2) for some body measurements of black grouse and hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed

Промеры Measurements	Внутригрупповая вариация Intragroup variation				Внутри- и межгрупповая вариация Intra- and intergroup variation				
	Взрослые Adult		Молодые Young		Все самцы All males	Все самки All females	Все взрослые All adult	Все молодые All young	Вид в целом Species in total
	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females					
Тетерев / Black grouse									
Крыло / Wing	3	2	5	4	5	4	7	7	7
Хвост / Tail	16	5	22	13	22	10	25	22	26
Цевка / Tarsus	6	4	3	4	5	4	7	7	7
Клюв / Beak	11	8	17	16	15	14	12	17	15
Вес / Weight	6	16	16	18	15	20	16	22	26
Рябчик / Hazel grouse									
Крыло / Wing	3	2	6	5	4	5	3	6	4
Хвост / Tail	4	14	20	23	10	20	7	22	15
Цевка / Tarsus	3	3	3	4	3	3	3	3	3
Клюв / Beak	12	13	16	23	13	20	12	20	15
Вес / Weight	10	11	19	22	13	20	10	21	15

Таблица 6. Сезонная и возрастная вариация (значения  $Cv$ , %) некоторых признаков тетерева и рябчика с Мезенско-Северодвинского междуречья (расчеты только по выборкам  $\geq 5$  экз.)

Table 6. Seasonal and age variation ( $Cv$  values, %) of some features of black grouse and hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed (calculations based only on samples  $\geq 5$  specimens)

Возраст Age	Месяцы Months	Крыло Wing	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Вес Weight	Крыло Wing	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Вес Weight
		Самцы / Males					Самки / Females				
Тетерев / Black grouse											
Молодые Young	VIII	5	17	2	14	17	4	14	4	16	13
	IX	2	4	4	17	4	2	4	3	13	7
Взрослые Adult	VIII	4	13	2	4	8	3	3	4	7	4
	V	2	12	6	11	6	4	2	4	8	13
Рябчик / Hazel grouse											
Молодые Young	VIII	7	32	3	21	26	6	28	6	34	28
	IX	3	9	2	13	12	4	14	2	16	12
	V	1	4	2	0	4	-	-	-	-	-
	VI	2	4	2	8	2	-	-	-	-	-
Взрослые Adult	VIII	5	2	3	14	10	3	22	2	14	12
	IX	3	4	2	18	12	2	3	4	15	11
	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
	V	3	4	2	8	6	3	5	4	6	13
	VI	2	4	3	5	5	-	-	-	-	-

#### Связи между значениями признаков

Для оценки взаимосвязанности всех пяти промеров рассчитаны зависимости между ними в девяти разных возрастно-половых группах, которые объединены в две когорты. Первая включала группы, однородные по возрастно-половому признаку: самцы взрослые, самцы молодые, самки взрослые, самки молодые ( $n = 4$  группы). Вторая когорта – разнородные группы: все самцы, все самки, все взрослые особи, все молодые и вид в целом ( $n = 5$ , табл. 7).

Из 90 возможных парных сравнений (табл. 7) 29 пар, т. е. почти треть (32 %), показали полное отсутствие связей у тетерева и 55 пар (61 %) – у рябчика. Доля сильных связей невысока: 17 % у тетерева и 4 % у рябчика; сила прочих связей варьирует в пределах 0,23–0,68 для тетерева и 0,16–0,69 для рябчика. При этом в отдельных группах птиц анализ не выявил совсем никаких связей (взрослые самцы тетерева, табл. 7) или почти никаких (взрослые самки рябчика).

Для простоты выявления признаков, в наибольшей мере связанных со всеми другими, по таблице 7 рассчитано относительное количество достоверных связей каждого признака. Для этого мы суммировали количество достоверных, а также, отдельно, только сильных связей ( $r$  или  $r_s \geq 0,7$ ) каждого признака по каждой из двух когорт. Затем рассчитанные суммы разделены на число максимально возможных связей и результаты умножены на 100. Максимальное

число связей каждого признака с каждым другим равно четырем; эта цифра умножена на количество групп в когорте: всего 16 и 20 потенциальных связей для первой и второй когорты соответственно (табл. 8).

Результаты показывают, что у тетерева наибольшее число достоверных и сильных связей с другими изученными частями тела демонстрируют длина крыла и хвоста, крыла и вес тела, а также длина хвоста и вес (табл. 7). И эти же три признака наилучшим образом связаны между собой: именно они дают максимальное число достоверных взаимосвязей при наибольшем количестве сильных (табл. 8). Длина хвоста и клюва по количеству достоверных связей стоят близко к длине крыла и весу тела, но, судя по числу сильных зависимостей, хвост и клюв менее связаны с другими промерами. Явно самым независимым признаком, который показывает минимальное число достоверных связей с другими частями тела и ни одной из них сильной, является цевка. Примечательно, что этот признак дает наибольшее число связей именно в разнородных группах, в пределах которых вариация всех признаков должна быть максимальной. Кроме того, для одной из смешанных групп (все самцы, табл. 7) именно цевка показывает слабые отрицательные связи: чем она короче, тем длиннее крыло или хвост. Наиболее противоречивый промер – длина клюва: по количеству достоверных связей он ближе к длине крыла, хвоста и весу тела,

Таблица 7. Коэффициенты корреляции между пятью промерами для каждой возрастно-половой группы тетерева и рябчика с Мезенско-Северодвинского междуречья

Table 7. Correlation coefficients between five measurements for each age and sex group of black grouse and hazel grouse from the Mezensko-Severodvinsky watershed

Промеры Measurements	Группы / Groups								
	Однородные / Homogeneous				Разнородные / Heterogeneous				
	♂♂		♀♀		♂♂	♀♀	Ad	Juv	Вид в целом Species in total
	ad	juv	ad	juv	все all males	все all females	все all adult	все all young	
Тетерев / Black grouse									
Крыло / хвост Wing / tail	-	<b>0,83*</b>	0,65	<b>0,75</b>	0,66	0,67	<b>0,80</b>	<b>0,84</b>	<b>0,85</b>
Крыло / цевка Wing / tarsus	-	-	-	-	-0,29	-	0,64	0,60	0,56
Крыло / клюв Wing / beak	-	0,46	0,48	0,68	0,50	0,60	0,55	0,56	0,64
Крыло / вес Wing / weight	-	<b>0,81</b>	0,38	<b>0,88</b>	<b>0,73</b>	0,39	<b>0,79</b>	<b>0,89</b>	<b>0,86</b>
Хвост / цевка Tail / tarsus	-	-	-	-	-0,30	-	0,56	0,37	0,40
Хвост / клюв Tail / beak	-	0,55	-	0,68	0,51	0,55	0,56	0,57	0,62
Хвост / вес Tail / weight	-	<b>0,78</b>	-	0,65	<b>0,70</b>	-	<b>0,74</b>	<b>0,77</b>	<b>0,77</b>
Цевка / клюв Tarsus / beak	-	-	-	-	-	-	0,43	-	0,23
Цевка / вес Tarsus / weight	-	-	-	-	-	-	0,62	0,52	0,24
Клюв / вес Beak / weight	-	0,61	0,43	0,61	0,60	0,43	0,57	0,64	<b>0,70</b>
Рябчик / Hazel grouse									
Крыло / хвост Wing / tail	0,51	<b>0,71</b>	0,55	<b>0,81</b>	0,56	<b>0,74</b>	0,58	<b>0,83</b>	0,69
Крыло / цевка Wing / tarsus	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Крыло / клюв Wing / beak	0,40	-	-	-	0,18	-	0,31	-	-
Крыло / вес Wing / weight	0,20	-	-	0,56	0,16	0,46	-	0,39	0,19
Хвост / цевка Tail / tarsus	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Хвост / клюв Tail / beak	0,23	-0,40	-	-	-	-	-	-	-
Хвост / вес Tail / weight	-	0,31	-	0,43	-	0,36	-	0,38	-
Цевка / клюв Tarsus / beak	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Цевка / вес Tarsus / weight	0,24	-	-	-	0,24	-	0,21	-	0,19
Клюв / вес Beak / weight	0,21	-	-	0,45	0,18	0,33	0,23	0,28	0,26

Примечание. \*Жирным шрифтом выделены сильные связи:  $r$  или  $r_s \geq 0,7$ ; прочерк – связь недостоверна ( $p > 0,05$ ).

Note. \*Strong relationships ( $r$  or  $r_s \geq 0.7$ ) are given in bold; dash – relationship is not significant ( $p > 0.05$ ).

Таблица 8. Относительное количество достоверных и сильных связей каждого из пяти промеров с прочими, выраженное в процентах от числа всех возможных связей

Table 8. Relative number of significant and strong connections of each of the five measurements with all others, expressed as percentage of the number of all possible connections

Возрастно-половые когорты птиц Age-sexual cohorts of birds	Характер связей Nature of connections	Тетерев / Black grouse					Рябчик / Hazel grouse				
		Крыло Wing	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Вес Weight	Крыло Wing	Хвост Tail	Цевка Tarsus	Клюв Beak	Вес Weight
Однородная Homogenous (n = 4 группы / groups)	Достоверные Significant	38	31	0	38	50	44	50	6	63	75
	из них сильные of them are strong	25	6	0	0	19	13	13	0	0	0
Разнородная Heterogeneous (n = 5 групп / groups)	Достоверные Significant	95	90	65	85	85	55	35	15	35	70
	из них сильные of them are strong	35	30	0	5	40	10	10	0	0	0
Сумма / Sum	Достоверные Significant	133	121	65	123	135	99	85	21	98	145
	из них сильные of them are strong	60	36	0	5	59	23	23	0	0	0

но по числу сильных связей ближе к длине цевки, т. е. к наиболее независимому признаку.

У рябчика минимальное количество связей при отсутствии сильных также показывает длина цевки, это наиболее независимый признак. Крыло, хвост и клюв дают сходное число достоверных связей, но сильные корреляции отмечены только между длиной крыла и хвоста, для других парных сравнений таких связей не выявлено (табл. 7, 8). Похоже, пропорциональность между этими органами (крыло – хвост) совсем не безразлична для вида, особенно для молодых особей (судя по табл. 7). С наибольшим числом других признаков коррелирует вес тела (табл. 8), но все эти связи невысокие ( $r$  или  $r_s = 0,16-0,56$ , табл. 7). Отрицательная связь отмечена только в группе молодых самок между размерами хвоста и клюва; трактовать это трудно из-за сильной вариации обоих признаков в данной группе (табл. 6).

**Межвидовые сравнения** показывают, что линейные промеры у тетерева взаимосвязаны парными зависимостями чаще и сильнее, чем у рябчика (табл. 7). Кроме того, у рябчика отмечена единственная пара признаков с сильными связями: крыло и хвост; в то время как у некоторых групп тетерева оба этих признака показывают сильные связи еще и с весом тела, а для вида в целом отмечена также и связь веса с длиной клюва. Эта связь (вес – клюв) ярче выражена у тетерева, но хорошо просматривается и для рябчика.

Главным межвидовым сходством является малозависимое от других признаков варьирование цевки.

## Обсуждение

### Сопоставления с оценками предшественников

Очевидно, что результат во многом зависит от применявшихся методик. И благодаря методическим установкам наши оценки могут отличаться от западноевропейских по длине хвоста и клюва (вероятно, не более чем на 3–5 мм), но не по размерам крыла и цевки [см. Eck et al., 2011]. Методические расхождения наших замеров с данными отечественных специалистов представляются вероятными лишь по длине клюва. Сравним.

Для самцов тетерева наши оценки крыла, цевки и веса тела укладываются в интервал вариации североευропейских средних значений (табл. 9). Но два показателя из Пинежской тайги – длины хвоста и клюва – выходят за нижнюю границу этого интервала. Отклонение нашей оценки по длине хвоста возникает лишь при использовании данных от молодых особей, что нетрудно объяснить процессом роста птиц. Но нижний предел региональной вариации длины клюва на 5–7 мм выше наших оценок, в том числе и по взрослым особям (23 мм против 18, табл. 9).

По самкам тетерева наши оценки крыла и хвоста также не выходят за пределы регионального интервала. Превышение наших показателей длины цевки над средними североευропейскими составляет всего 1–2 мм, что вряд ли следует принимать во внимание. Вполне объясним и выход нашей оценки веса тетерок

Таблица 9. Средние значения промеров тела тетерева из Северной Европы

Table 9. Average body measurements of black grouse from Northern Europe

Регион, подзона тайги Site, subzones of taiga		Годы Years	Возраст Age	n	Длина, мм Length, mm				Вес, г Weight, g	Источник Source
					крыло wing	хвост tail	цевка tarsus	клюв beak		
Самцы / Males										
Норвегия (в основном центр и юг) Norway (mostly center and south)		1930–1952	-	58	257	184	-	-	1183	Kaasa, 1959 <sup>1</sup>
Юго-Восточная Норвегия South East Norway		до 1954	-	34	258	-	-	-	1134	M. Kolstad et al., цит. по: Niewold, Nijland, 1987
Центральная / Южная Швеция Central / Southern Sweden		-	-	66	260	-	58	-	1154	P. Angelstam, цит. по: Niewold, Nijand, 1987 <sup>2</sup>
Центральная Швеция и Центральная Финляндия Central Sweden and Central Finland		1991	-	19	269	222	59	-	1279	Höglund et al., 1994 <sup>3</sup>
		2002–2013	-	164	-	223	59	-	1272	Kervinen et al., 2015
Мурманская обл., северная тайга Murmansk Region, northern taiga		1930–1990	ad	-	272	216	-	-	1426	Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991
			juv	-	268	174	-	-	1242	Semenov-Tyan-Shansky, Gilyazov, 1991
Карелия, все подзоны тайги Karelia, all subzones of taiga		1958–1961	ad	23	279	175	52	27	1290	Ивантер, 1963 <sup>5</sup>
			juv	-	-	-	-	-	1010	Ivanter, 1963 <sup>5</sup>
		1970–1994	ad	75	264	193	58	24	1304	Анненков, 1995
			juv	37	253	178	52	24	1095	Annenkov, 1995
Респ. Коми	Тиманский кряж, сев. тайга Timan Ridge, northern taiga	-	-	20	259	221	54	23	1309	Воронин, 1995 Voronin, 1995
Рер. Коми	П.-Ильчский з-к, средн. тайга P.-Ilychsky Reserve, middle taiga	1938–1949	-	42	262	189	51	-	1270	Теплова, 1957 Teplova, 1957
<b>Границы региональной вариации средних оценок Ranges of regional variation of averages</b>		<b>Минимальная Minimal</b>		>	253	174	51	23	1010	-
		<b>Максимальная Maximal</b>		438	279	223	59	27	1426	-
Архангельская обл., северная и средняя тайга <sup>6</sup> Arkhangelsk Region, northern and middle taiga <sup>6</sup>		1990–2006	ad	35	265	192	58	18	1332	Данная работа This work
			juv	32	249	149	60	16	1097	
			a+j	67	257	171	59	17	1213	
Самки / Females										
Норвегия (в основном центр и юг) Norway (mostly center and south)		1909–1951	-	40	231	129	-	-	918	Kaasa, 1959 <sup>1</sup>
Юго-Восточная Норвегия South East Norway		до 1954	-	24	229	-	-	-	900	M. Kolstad et al., цит. по: Niewold, Nijland, 1987
Центральная / Южная Швеция Central / Southern Sweden		-	-	37	234	-	52	-	900	P. Angelstam, цит. по: Niewold, Nijand, 1987 <sup>2</sup>
Центральная / Южная Швеция Central / Southern Sweden		1984–1987	ad	35	239	-	-	-	946	Willebrand, 1992
			juv	14	236	-	-	-	880	
Центральная Финляндия Central Finland		1989–1993	ad	112	238	-	-	-	921	Marjakangas, Törmälä, 1997 <sup>4</sup>
			juv	79	235	-	-	-	873	
Мурманская обл., северная тайга Murmansk Region, northern taiga		1930–1990	-	-	240	126	-	-	968	Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991 Semenov-Tyan-Shansky, Gilyazov, 1991
Карелия, все подзоны тайги Karelia, all subzones of taiga		1958–1961	ad	14	241	139	46	23	988	Ивантер, 1963 <sup>5</sup>
			juv	-	-	-	-	-	851	
		1970–1994	ad	32	226	126	52	22	945	Анненков, 1995
			juv	44	220	110	50	23	704	

Окончание табл. 9  
Table 9 (continued)

Регион, подзона тайги Site, subzones of taiga		Годы Years	Возраст Age	n	Длина, мм Length, mm				Вес, г Weight, g	Источник Source
					крыло wing	хвост tail	цевка tarsus	клюв beak		
Респ. Коми	Тиманский кряж, сев. тайга Timan Ridge, northern taiga	-	-	30	233	135	48	22	970	Воронин, 1995 Voronin, 1995
Респ. Коми	П.-Ильчский з-к, средн. тайга P.-Ilychsky Reserve, middle taiga	1938–1949	-	41	235	125	51	-	970	Теплова, 1957 Teplova, 1957
<b>Границы региональной вариации средних оценок</b> <b>Ranges of regional variation of averages</b>		<b>Минимальная</b> <b>Minimal</b>		>	220	110	48	22	704	-
		<b>Максимальная</b> <b>Maximal</b>		441	241	139	52	23	988	-
Архангельская обл., северная и средняя тайга <sup>6</sup> Arkhangelsk Region, northern and middle taiga <sup>6</sup>		1990–2006	ad	30	234	125	53	16	1041	Данная работа This work
			juv	42	225	117	54	15	842	
			a+j	72	229	121	54	15	926	

*Примечание.* <sup>1</sup> Из всего необработанного авторского массива данных нами исключены первогодки (20 самцов и 12 самок), добытые с 29.VI до 05.IX; <sup>2</sup> только дикие особи; <sup>3</sup> среднее взвешенное (по числу птиц) из двух изученных группировок; <sup>4</sup> среднее взвешенное (по числу птиц) из разных отрезков лет; <sup>5</sup> молодые на 4-м месяце жизни; <sup>6</sup> группировка материала по типу I (см. текст). Прочерк – нет данных.

*Note.* <sup>1</sup> We are excluded the first-year-old birds (20 males and 12 females hunted from 29.VI to 05.IX) of the entire data array unprocessed by author; <sup>2</sup> only wild individuals; <sup>3</sup> weighted mean (by number of birds) of the two studied groups; <sup>4</sup> weighted mean (by number of birds) from the different groups of years; <sup>5</sup> young in the 4<sup>th</sup> month of life; here and in Table 10: <sup>6</sup> grouping of material according to type I (see text). Dash – no data.

за верхний предел региональных значений: включение в выборки добытых весной самок с увеличенными генеративными органами. Однако наши показатели длины клюва не достигают нижнего предела североевропейского регионального интервала (15–16 мм против 22). Наиболее вероятная причина столь явных отклонений наших оценок средней длины клюва для взрослых тетеревов, и самцов, и самок (они ниже регионального минимума на 5–7 мм), – различия в методических установках при взятии

размеров. Похоже, что нашими предшественниками этот промер брался на всю длину неоперенной части надклювья независимо от времени года (см. рис. 2).

Для рябчика выхода наших оценок за пределы региональной вариации не отмечено ни для одного из пяти признаков ни в одной из половых групп (табл. 10). Любопытно, что нет таких отклонений и по длине клюва, который измерялся нами и, видимо, нашими предшественниками точно так же, как и у тетерева.

Таблица 10. Средние значения промеров тела рябчика из Северной Европы

Table 10. Average body measurements of hazel grouse from northern Europe

Регион, подзона тайги Site, subzones of taiga	Годы Years	Возраст Age	n	Длина, мм Length, mm				Вес, г Weight, g	Источник Source
				крыло wing	хвост tail	цевка tarsus	клюв beak		
Самцы / Males									
Центральная / Южная Швеция Central / Southern Sweden	1988–1990	-	15	-	-	-	-	355	Swenson, 1991*
Мурманская обл., северная тайга Murmansk Region, northern taiga	1930–1990	-	36	167	123	-	-	398	Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991 Semenov-Tyan-Shansky, Gilyazov, 1991
Карелия, средняя и южная тайга Karelia, middle and southern taiga	1957–1966	ad	104	161	120	37	16	349	Ивантер, 1973 Ivanter, 1973
Карелия, все подзоны тайги Karelia, all subzones of taiga	1970–1994	ad	67	164	122	41	15	368	Анненков, 1995 Annenkov, 1995
		juv	51	153	103	38	16	296	

Окончание табл. 10  
Table 10 (continued)

Регион, подзона тайги Site, subzones of taiga	Годы Years	Возраст Age	n	Длина, мм Length, mm				Вес, г Weight, g	Источник Source	
				крыло wing	хвост tail	цевка tarsus	клюв beak			
Респ. Коми Rep. Komi	р. Мезень, северная тайга Mezen river, northern taiga	1973	-	32	163	121	39	14	440	Воронин, 1995 Voronin, 1995
	р. Вашка, средняя тайга Vashka river, middle taiga	1987	-	22	168	122	41	12	402	
	Крайняя северная тайга Extreme northern taiga	1953	-	48	159	118	45	23	412	А. Н. Романов, цит. по: Гайдар, 1974 A. N. Romanov, after: Gaidar, 1974
	Северная тайга Northern taiga	1955–1957	-	12	163	127	45	23	383	
	Средняя тайга Middle taiga	1954	-	67	163	134	45	22	377	
П.-Ильчский з-к, средняя тайга P.-Ilychsky Reserve, middle taiga	1937–1939	ad	148	165	125	37	-	382	Донауров, 1947 Donaurov, 1947	
Вятская южная тайга Vyatka southern taiga	1964–1973	-	201	163	125	43	20	378	Гайдар, 1974 Gaidar, 1974	
<b>Границы региональной вариации средних оценок</b> <b>Ranges of regional variation of averages</b>			803		153	103	37	12	296	-
					168	134	45	23	440	-
Архангельская обл., северная и средняя тайга <sup>6</sup> Arkhangelsk Region, northern and middle taiga <sup>6</sup>	1990–2006	ad	170	167	123	44	12	367	Данная работа This work	
		juv	54	161	114	43	13	347		
		a+j	224	165	124	43	12	362		
Самки / Females										
Центральная / Южная Швеция Central / Southern Sweden	1988–1990	-	9	-	-	-	-	-	387	Swenson, 1991*
Мурманская обл., северная тайга Murmansk Region, northern taiga	1930–1990	-	42	165	116	-	-	-	398	Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991 Semenov-Tyan-Shansky, Gilyazov, 1991
Карелия, средняя и южная тайга Karelia, middle and southern taiga	1957–1966	ad	95	158	116	38	16	350	Ивантер, 1973 Ivanter, 1973	
Карелия, все подзоны тайги Karelia, all subzones of taiga	1970–1994	ad	46	167	118	41	16	374	Анненков, 1995 Annenkov, 1995	
		juv	54	156	107	37	14	311		
Соловецкие о-ва, северная тайга Solovetsky Islands, northern taiga	1984–1985	-	3	163	-	43	15	-	Черенков и др., 2014 Cherenkov et al., 2014	
Респ. Коми Rep. Komi	р. Мезень, северная тайга Mezen river, northern taiga	1973	-	24	161	113	40	13	419	Воронин, 1995 Voronin, 1995
	р. Вашка, средняя тайга Vashka river, middle taiga	1987	-	10	165	111	39	11	395	
	Крайняя северная тайга Extreme northern taiga	1953	-	58	155	111	45	22	398	А. Н. Романов, цит. по: Гайдар, 1974 A. N. Romanov, after: Gaidar, 1974
	Северная тайга Northern taiga	1955–1957	-	100	162	121	44	22	382	
	Средняя тайга Middle taiga	1954	-	53	162	130	44	22	385	
П.-Ильчский з-к, средняя тайга P.-Ilychsky Reserve, middle taiga	1937–1939	ad	93	163	118	37	-	386	Донауров, 1947 Donaurov, 1947	
Вятская южная тайга Vyatka southern taiga	1964–1973	-	130	163	119	42	19	381	Гайдар, 1974 Gaidar, 1974	
<b>Границы региональной вариации средних оценок</b> <b>Ranges of regional variation of averages</b>			717		155	107	37	11	311	-
					167	130	45	22	419	-
Архангельская обл., северная и средняя тайга <sup>6</sup> Arkhangelsk Region, northern and middle taiga <sup>6</sup>	1990–2006	ad	34	163	110	43	12	388	Данная работа This work	
		juv	60	157	100	43	13	328		
		a+j	94	160	103	43	13	350		

Примечание. \*Оценки считаны нами с авторского графика на стр. 32 (весна: за 1–36 дней до откладки первого яйца).  
Note. \*Estimates were taken from the author's graph on p. 32 (spring: 1–36 days before the laying of the first egg).

Представленные результаты показывают на одновременное завершение линейного роста разных частей тела у молодых тетеревиных и рябчиков, что отмечалось в литературе по тетеревиным птицам [например, Алексеев, 2013]. Так, в среднем для всей изученной нами популяции тетерева рост цевки и самцов, и самок завершается на 2–3-й месяц жизни птиц, клюва – на 3–4-й, хвоста и крыла – на 4–5-й месяц. У рябчика эти процессы, видимо, более скоротечны: в размерном плане цевка и клюв выглядят полностью сформированными уже на 2-м месяце жизни, что совпадает с данными В. Н. Алексеева [2013], крыло и хвост – на 3–4-м месяце. Мы не оценивали межвидовые различия по скорости развития этих частей тела, но их нетрудно допустить, исходя из общих представлений о более быстром росте мелких птиц по сравнению с крупными [Мина, Клевезаль, 1976; Ricklefs, Starck, 1998].

Наиболее раннее завершение линейного развития цевки, видимо, определяется более активным ростом задних конечностей (по сравнению с передними) еще в эмбриональном состоянии птиц [Мина, Клевезаль, 1976]. Очевидно, что эволюция размножения семейства тетеревиных продолжала путь адаптации птенцов к раннему и быстрому самостоятельному передвижению именно пешком. Напомним, что для новорожденных птенцов тетерева отмечалось навязчивое стремление постоянно перемещаться, они все время стремились куда-то идти [Ларин, 1941]. И уже на третий день жизни тетеревиных птенцов суточная дальность перемещения их выводков может превышать 900 м [Robel, 1969]. Необходимость в таких перемещениях возникает далеко не всегда, но возможность для их реализации существует с первых дней жизни птенцов. Быстрый и маневренный полет, который обеспечивают крыло и хвост, появляется у обсуждаемых птиц гораздо позже, не ранее 2–3-месячного возраста. Таким образом, наши результаты поддерживают мнение об опережающем развитии тех частей тела, которые в онтогенезе используются раньше, по сравнению с органами, функциональная работа которых начинается позднее [W. Prayer, цит. по: Рольник, 1968]. Не исключено также, что запаздывающее завершение роста крыла и хвоста по сравнению с цевкой отражает происхождение птиц от динозавров, среди которых некоторые формы, например бегающие и скачущие ящеротазые, имели сходное с птицами строение задних конечностей, включая цевку, т. е. сросшиеся

плюсну и предплюсну [Шмальгаузен, 1947]. Изменения ног в ходе эволюции курообразных и их дивергенции на тетеревиных и фазановых коснулись, видимо, лишь размерных характеристик [см. Drovetski et al., 2006] без принципиальных модификаций древнейших структур. Напомним, что быстрый и маневренный полет – это явно позднейшая адаптация, связанная в том числе с развитием сложного защитного поведения [Штегман, 1950a].

#### *Возрастные различия*

Синтез данных с разной организацией выборок (типы I и II) позволяет считать, что различия по длине крыла, хвоста, цевки и клюва между молодыми и взрослыми особями уже осенью (сентябрь–октябрь) становятся незначимыми либо близкими к возможной погрешности наших измерений. И это заключение справедливо для каждой половой группы и тетерева, и рябчика. Такой вывод вполне согласуется с указанием на достижение молодыми рябчиками размеров взрослых особей в возрасте 60 дней (для нашего региона это ~ 20–30 августа) и существенные проблемы в определении их возраста уже в первой декаде сентября [Донауров, 1947]. Для других районов эти трудности возникают лишь с октября [Семенов-Тянь-Шанский, 1960] или в возрасте 100 дней [Алексеев, 2013]. У птенцов тетерева интенсивный рост частей тела завершается в возрасте 90 дней [В. С. Иванова, Н. Н. Трошкина, цит. по: Алексеев, 2013], т. е. применительно к нашим данным – в конце сентября – начале октября.

Вряд ли наш вывод о недостоверных возрастных различиях линейных признаков уже в осенний сезон следует рассматривать как противоречащий материалам:

– из Мурманской области (табл. 9) и Карелии [Анненков, 1995, табл. 9, 10], которые показывают заметную разницу как минимум по длине крыла и хвоста, хотя эти различия не измерялись;

– из Швеции [Willebrand, 1992] и Финляндии, где для тетерок выявлены достоверные различия по длине крыла и весу тела (табл. 9).

Наиболее вероятно, что средние оценки для молодых особей из этих регионов получены по выборкам, включавшим большое число птиц с незавершенным ростом; распределение сборов по месяцам в источниках не приводится. Нет упоминаний о достоверности различий по длине крайних (лировидных) перьев хвоста между молодыми и взрослыми самцами тетерева и в публикации по Финляндии, хотя

ее авторы отмечают, что лиры у молодых самцов короче, чем у взрослых, примерно на 17 % [Rintamäki et al., 2001]. Это значение (17 %) практически совпадает со средней разницей длины хвоста молодых и взрослых самцов, рассчитанной по оценкам из трех регионов России (табл. 9): Мурманской области, Карелии [Анненков, 1995] и Мезенско-Северодвинского водораздела.

Достоверные возрастные различия по весу тела выявлены для самцов тетерева в материалах с любым типом группировки данных, хотя расхождение средних оценок по майским выборкам (тип II:  $\Delta = 104$  г) не столь заметно, как в выборках типа I ( $\Delta = 235$  г): ко времени токования возрастная разница по весу, видимо, становится минимальной. Заметим, что наша оценка возрастных различий совпадает с разницей веса молодых и взрослых самцов тетерева в период токования, полученной для Финляндии: 100 г [Kervinen et al., 2015].

Неравномерное распределение наших данных (рис. 3) ограничивает возможности сравнений, поэтому достоверно меньший вес взрослых тетерок в мае по сравнению с молодыми ( $\Delta = 40$  г) представляется результатом случайной игры чисел по неравномерным выборкам: четыре молодые особи против 20 взрослых. Привлекать для объяснения этой разницы иную аргументацию – возрастные различия по датам спаривания и гнездования тетерок [Marjakangas, Törmälä, 1997; Lebigre et al., 2007] или миграционные эффекты [Marjakangas et al., 1991] – представляется излишним. Оценки из Финляндии, для которых использованы данные только за октябрь–март [Valkeajärvi, Ijää, 1989], показывают, что даже в условиях искусственной подкормки тетерева (при которой зимнего снижения веса птиц не отмечается) масса тела молодых самок примерно на 500 г меньше, чем взрослых. Наиболее вероятно, что причиной смещенности нашей весенней оценки по молодым самкам были ошибочные определения возраста. Именно к весне относятся оба случая их затрудненной идентификации (см. Сбор данных).

У самцов и самок рябчика значимые возрастные различия по весу выявлены только для осеннего сезона (сентябрь–октябрь): молодые особи ожидаемо легче взрослых, хотя разница невелика – около 30 г для птиц обеих половых групп, а максимальные значения веса молодых и взрослых особей обоих полов практически совпадают. Для весны возрастных различий по весу самцов не выявлено; аналогичное сравнение для самок по нашим данным провести, к сожалению, невозможно.

### Половой диморфизм

У тетерева он четко просматривается при любой организации выборок, что вполне согласуется с литературными данными (см. Введение). Самцы крупнее самок по весу тела ( $\Delta \sim 255\text{--}290$  г), длине хвоста ( $\Delta = 67\text{--}80$  мм), а также, видимо, по длине цевки ( $\Delta = 5$  мм) и клюва ( $\Delta = 2$  мм), хотя расхождение наших средних оценок в 2 мм вряд ли стоит принимать во внимание. Заметим, что диморфизм по весу выявляется в том числе и по весенним сборам, т. е. даже тогда, когда вес тетерок заметно возрастает: в апреле-мае самцы весят на 250 г больше самок.

Половой диморфизм по длине хвоста, видимо, увеличивается по мере взросления птиц. Судя по нашим оценкам, в мае хвост у молодых самцов длиннее, чем у самок, на 46 %, у взрослых – на 62 % (оценки рассчитаны по табл. 3 от размеров самок). Эти расхождения не достигают значений, указанных для Центральной Финляндии: 79 % [Rintamäki et al., 2001]. Близкие различия – 71 % – получены только для Мурманской области, но для Карелии и Коми эти расхождения колеблются в пределах 26–64 % (расчеты по данным табл. 9), и наши оценки вполне укладываются в такой интервал. Возможно, половой диморфизм тетерева по длине хвоста действительно нарастает с востока на запад. Хотя не исключено, что этот тренд сформирован случайным набором разновозрастных взрослых птиц: например, на востоке в выборках преобладали 2–3-летние самцы, на западе – 5–6-летние.

Вместе с тем ни для молодых, ни для взрослых тетеревов половых различий по длине крыла ( $\Delta = 27\text{--}32$  мм) нами не выявлено ни в одном из типов группировки данных. Хотя некоторые парные сравнения дают достоверные различия между средними значениями (*t*-тест), сравнения их дисперсий однозначно показывают на принадлежность выборок к единым генеральным совокупностям. Возможно, такое заключение – лишь результат случайной игры чисел в наших выборках, однако оно акцентирует внимание не только на количестве исходных данных, но и на методах тестирования различий.

Для рябчика оба типа группировки материала не выявили достоверных половых различий по цевке и клюву или показали расхождения средних оценок, близкие к ошибке измерений. У взрослых особей половые различия по длине крыла и хвоста получены только для выборок типа I, но в мае эти различия незначимы, возможно, реальная разница балансирует на грани появления/исчезновения.

Различий между взрослыми самцами и самками рябчика по весу тела нами тоже не выявлено ни для осени, ни для осенне-зимнего сезона, что совпадает с оценками из Вятской тайги [Гайдар, 1974]. И если такие различия действительно существуют, как это указано для Верхней Печоры [Донауров, 1947], то, видимо, очень небольшие. Трудно уловить эти различия и по данным из Лапландии [Семенов-Тян-Шанский, 1960]. Следовательно, половой диморфизм по весу тела у рябчика выражен очень слабо и в наших данных улавливается лишь по осенне-зимним выборкам.

Оценки из Пинежской тайги показывают также на реальное падение веса рябчиков в зимний период и последующий рост весной, что хорошо согласуется с данными из Северной Европы [Siivonen, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Swenson, 1991]. По нашим выборкам зимнее снижение веса прослеживается для особей всех возрастных и половых групп, у самцов оно составляет ~ 70 г, у самок ~ 55 г. Сроки выхода их веса из зимней депрессии для Пинежской тайги можно установить лишь приблизительно. У самок вес достигает наивысших значений, видимо, еще в апреле, когда у самцов отмечается годовой минимум. Но уже в мае вес самок, похоже, снижается, в то время как у самцов его увеличение лишь намечается (рис. 4). В отношении самцов наши оценки хорошо согласуются с данными из Лапландии и Карелии [Семенов-Тян-Шанский, 1960; Ивантер, 1973], но противоречат результатам из Алтайского и Печоро-Ильчского заповедников, показавшим на апрель как на начало весенней депрессии веса самцов рябчика [Фолитарек, Дементьев, 1938; Донауров, 1947].

#### *Вариация и взаимосвязи признаков*

Из пяти изученных признаков обоих видов птиц наибольшую внутри- и межгрупповую вариацию показали длина хвоста, клюва и веса тела (табл. 5). Среди них длина клюва видится противоречивым показателем: она демонстрирует большое число достоверных связей с другими промерами, но все они (рябчик) или почти все (тетерев) слабые ( $r$  или  $r_s < 0,68$ , табл. 7, 8). Не исключено, что такие свойства длины клюва – артефакт, отражающий проблемные места нашей методики измерения (см. выше). Вероятно, более адекватным был бы замер клюва от его кончика до переднего края ноздри. Такой показатель, вместе с промером от конца клюва до края рамфотеки, успешно использован для подвидовой диффе-

ренциации самцов глухаря (*Tetrao urogallus* L.) из Белоруссии [Павлющик, Черкас, 1999].

Мы не ставили задачу оценить пригодность нашего промера клюва для подобных целей из-за таксономической однородности изученных группировок тетерева и рябчика (см. Район работ). Заметим, однако, что пригодность размеров клюва для подвидовой дифференциации в отношении тетерева и особенно рябчика представляется сомнительной по следующим соображениям. Различия оценок изученных нами признаков на 83–92 % ( $p < 0,001$ ) контролируются значениями самих признаков: меньше значения – меньше разница. Поэтому уловить расхождение по длине клюва, т. е. по признаку с минимальным размером, да еще и выявить по нему достоверные различия – совсем не просто. Особенно учитывая кратно меньшие размеры тетерева и рябчика по сравнению с глухарем. Хотя, судя по данным табл. 9 и 10, размах внутри региональной (Карелия – Коми) вариации длины клюва рябчика (самцы: 12–23 мм, самки: 11–22 мм, т. е. 11 мм) оказывается почти на порядок выше, чем у более крупного тетерева (самцы: 23–27 мм, самки: 22–23 мм, т. е. 1–4 мм).

В отношении рябчика сообщалось, что для подвидовой диагностики промеры клюва в одномерных сравнениях малоинформативны, но полезны в многомерных анализах. Например, главных компонент, когда измерения клюва используются как самостоятельный фактор наравне с другими морфологическими признаками (в частности, длиной крыла и характеристиками оперения), также взятыми в качестве независимых переменных [Schreiber, 2021].

Наши промеры крыла и цевки показали повышенную размерную стабильность, включая возрастную. Постоянство в возрастном плане размеров цевки у самцов тетерева отмечалось и для Финляндии [Kervinen et al., 2015], что, по мнению этих же авторов, объясняется минимальным давлением полового отбора и на крыло, и на цевку. Эти же части тела отвечают за скоростные характеристики движения птиц соответственно в воздухе и по земле, а крыло еще и за быстрый взлет (см. Введение). Но требуется ли при этом стабильность других изученных нами признаков?

Судя по нашим данным, и у тетерева, и у рябчика цевка – наиболее независимый из всех пяти изученных промеров. Она только в каждом третьем случае (36 % из возможных) и лишь слабо ( $r$  или  $r_s < 0,64$ ) связана с величиной четырех других промеров. Значит, передвижение по земле допустимо при любых или почти любых величинах крыла, хвоста, клюва и массы

тела, вписывающихся в общий видовой габитус. Похоже, что у обоих видов проблемы с поддержанием тела над субстратом и передвижением по земле возникают редко, и их решение не требует от функций цевки постоянных или хотя бы частых взаимодействий с величиной крыла, хвоста, клюва и веса тела.

Совсем иное дело наш промер крыла, определяющий летные возможности птицы. Этот промер тоже характеризуется высокой стабильностью у обоих видов, но в отличие от цевки он демонстрирует максимальное количество связей с другими признаками, и многие связи сильные:  $r$  или  $r_s = 0,71-0,89$ . И неслучайно: полет – более сложное явление, чем поддержание тела над субстратом или перемещение пешком, и его характеристики требуют увязки с рядом других конструктивных элементов летающего объекта [Гладков, 1937; Дементьев, 1940; Штегман, 1950а, б; Юдин, 1950].

В целом наши результаты позволяют считать наиболее сопряженными между собой три параметра из пяти: крыло, хвост и вес тела. По всей видимости, размерная динамика этих трех признаков, и онтогенетическая, и сезонная, включая линьку, подчинена некой синхронности, большинство особей с их существенной диспропорцией должно быстро ее исправлять или гибнуть. У тетерева длина крыла чаще и сильнее связана с весом тела и длиной хвоста, у рябчика – только с длиной хвоста (табл. 7). Похоже, что у первого скорость полета в основном контролируется возможностями как быстрого взлета и безопасной посадки (что во многом зависит от массы всего «летательного аппарата»), так и возможностями маневра (связь с длиной хвоста), у второго – только маневренностью. Общеизвестные различия мест обитания – полуоткрытых для тетерева и густых для рябчика – вполне согласуются с такими результатами. Открытые биотопы допускают скоростной и слабоманевренный полет (при котором длина хвоста – величина второстепенная [Штегман, 1950а; Юдин, 1950]), но не снимают требований к его увязке с резкостью взлета и беспроблемностью посадки, которые должны обеспечиваться в том числе адекватной массой тела и длиной хвоста [Гладков, 1937]. Напротив, в густых лесах запрос на маневренность полета должен быть приоритетным. И он реализуется в первую очередь скоррелированностью длины крыла и хвоста рябчика, жесткостью связей крыла с весом тела (чего требует характер взлета и безопасность посадки) необязательна, возможно, из-за меньшей скорости полета рябчика и небольшой массы тела (в 2,5–3,5 раза меньшей, чем у тетерева).

Интересно, что зарегистрированная стабильность длины крыла при повышенной изменчивости размера хвоста и веса тела отмечена нами на фоне взаимосвязей этих трех параметров. Такие результаты показывают на несоответствие (в той или иной мере) реальных летных качеств отдельных особей (или большинства из них в определенные периоды жизни) оптимальным видовым характеристикам и, следовательно, на некую уязвимость конкретных (многих?) экземпляров. Прежде всего – перед лицом хищников. Например, в период откладки яиц самки тетерева и рябчика уязвимы для ястреба (*Accipiter gentiles* L.) [Angelstam, 1984; Widen, 1987; Swenson, 1991]. Оценки коэффициентов вариации – низкие для крыла, но высокие для хвоста и веса (табл. 5) – показывают, что такая уязвимость птиц в меньшей мере определяется размерами крыла, но главным образом – качеством рулевого оперения и/или весом тела. Например, из-за незавершенной линьки или увеличенных генеративных органов. Похоже, что общеизвестная повышенная гибель от хищников молодых тетеревиных птиц в выводковый сезон определяется не столько неразумностью молодняка, но в первую очередь его физической уязвимостью: судя по нашим данным – недоразвитостью крыла и хвоста. Это заключение соответствует указанию финских специалистов на уязвимость молодых глухарей из-за диспропорций роста разных частей тела [Milonoff, Lindén, 1989].

Межвидовые сравнения позволяют заметить большее количество и достоверных, и сильных связей для линейных промеров у тетерева (табл. 7, 8), что предполагает большую «свободу в соблюдении» пропорций тела у рябчика. Возможно, его небольшой вес выдвигает меньше требований к пропорциональности частей тела, связанных с полетом. Интересно также, что только у тетерева все признаки, включая цевку, показывают максимальное число взаимосвязей именно в разнородных группах, в пределах которых вариация всех признаков должна быть максимальной: чем многочисленнее и разнообразнее группа, тем отчетливее тенденция к сохранению неких общих пропорций. Для рябчика этого не наблюдается. Почему? Меньше размеры? Иная среда обитания? Меньшая удаленность от исходной формы на филогенетическом древе тетеревиных птиц (обособление рода «рябчики» произошло раньше, чем общего предка глухаря и тетерева [Drovetski, 2003]). Или простая случайность в игре полученных оценок? Ответов на эти вопросы пока нет.

Наши результаты показали совсем не безоговорочную пригодность размерных значений одних признаков для точной оценки таких же значений других. Да, достоверные связи есть, но не во всех внутривидовых группах птиц, и многие связи слабые, особенно у рябчика (табл. 7). К тому же не все достоверные связи имеют положительный знак. Возможно, большие выборки по фенологически однородным коротким отрезкам времени улучшат результат, но лишь частично. Внутривидовой полиморфизм по срокам размножения и линьки должен снижать четкость связей, возможные миграционные эффекты будут привносить дополнительный «шум». Кроме того, размерные зависимости между разными признаками неодинаковы и к тому же меняются от вида к виду: у тетерева наиболее взаимосвязаны крыло, хвост и вес тела, у рябчика – только крыло и хвост. Таким образом, вероятность корректно предсказать среднее значение (для данной популяции) одной части тела птицы по промерам какой-то другой (или по весу тела) пока представляется невысокой. Эмпирика выглядит предпочтительнее.

#### *Миграционные эффекты*

В замкнутых популяциях вариация любого признака должна снижаться по мере взросления животных (см. Введение). В отношении молодых особей обоих видов наши результаты вполне согласуются с этой моделью: изменчивость всех признаков, кроме цевки, у молодняка, видимо, выше, чем у взрослых (табл. 5). Месячные выборки (табл. 6) позволяют указать и на снижение этой вариации в группе молодых особей по мере их взросления: от августа (2-й месяц жизни) к маю-июню (11–12-й месяцы). Следовательно, ощутимой иммиграции птиц-первогодков с иным габитусом в изученный нами район с августа по май-июнь, по всей видимости, не происходит.

Однако у взрослых птиц сохраняется заметная внутригодовая изменчивость, которая близка к хаотичной (табл. 6). Такой результат объясним двумя причинами. Первая, наиболее вероятная: в наших выборках взрослых птиц каждый месяц представлен оригинальной возрастной структурой, что и приводит к хаотичной вариации большинства признаков у птиц обоих видов. К тому же по мере увеличения возраста размерные признаки взрослых особей не всегда изменяются в сторону их большей экспрессивности, на каких-то этапах жизни птиц (в течение года и, видимо, более) эта выраженность может уменьшаться [см. Киселев, 1971; Kervinen et al., 2015].

Вторая причина: какая-то часть изменчивости у взрослых птиц привносится иммигрантами.

В пользу миграционных процессов в группировке тетерева можно трактовать и другие результаты данной работы. Так, цевка молодых самцов и самок тетерева оказывается длиннее на 1–2 мм, чем у взрослых, что невозможно объяснить процессами роста. Эти различия близки к ошибкам измерений и не всегда достоверны, но они навязчиво вылезают в целом ряде анализов: молодые особи «длинноногие», взрослые – «коротконогие». Реальность такой тенденции поддерживается и другим результатом. Так, для одной из смешанных групп – все самцы тетерева – именно цевка показывает слабые отрицательные связи: чем она короче, тем длиннее крыло или хвост (табл. 7). Очевидно, что такую связь следует отнести на счет длинноногости молодых самцов. Объяснить уменьшение цевки (если оно действительно имеет место) по мере взросления молодняка можно только элиминацией длинноногой молодежи, включая ее возможную эмиграцию, или иммиграцией коротконогих взрослых тетеревов.

Странно также, что для взрослых самцов тетерева не получено ни одной достоверной связи между пятью изученными признаками (табл. 7). Откуда у них берется такая «свобода к диспропорциям» при весьма скоррелированных размерах тела молодых особей? Логика возрастных изменений при стабилизирующем отборе противоречит такой тенденции. Иной тип отбора? Движущий? Дизруптивный? Возможно, но в данном случае это лишь фантазии. Не совпадающая по возрасту выраженность размерных признаков у разных особей из группы взрослых самцов? Но признаков, находящихся под давлением полового отбора, у нас только два: длина хвоста и вес тела, а связи отсутствуют между всеми пятью. Нет, все же миграционная гипотеза выглядит реалистичней. Ясность в эти вопросы могут внести лишь дальнейшие исследования.

*Конструктивная критика рукописи получена от С. Ю. Рыковой и анонимного рецензента серии «Биогеография». Существенную помощь в организации и/или проведении сборов оказали сотрудники Пинежского заповедника: [Андрей В. Сивков], О. С. Дурныкин, В. Ю. Мысов, С. Ю. и А. М. Рыковы, С. А. Амосов, [П. И. Кузнецов], В. А. Мазурок, а также Е. Н. Борщевский, А. С. Голубцов, А. И. Костюкович, А. Г. Куприянов, А. В. Мокроусов, В. К. Пацевич, Александр В. Сивков, В. Я. Слодкович, А. В. Тиунов, Ю. А. Черников, М. Е. Черняховский, С. В. Чукальский, [А. Н. Шкрябин],*

R. Desbrosses, O. Hjeljord, B. и M. Leclercq, R. Moss, N. Picozzi, J. Roché, P. Wegge. Часть материала получена от местных охотников, имена которых остались нам неизвестными. Благодаря R. Desbrosses и N. Bernard в наше распоряжение попали чуткие пружинные весы, упростившие взвешивания птиц. Помощь в библиографических исследованиях оказали Т. Е. Павлющик, С. Ю. Рыкова, В. Н. Алексеев, В. Г. Анненков, Э. В. Ивантер, А. В. Проняев, А. С. Северцов, В. Ю. Семашко, А. Е. Черенков, O. Hjeljord, R. Moss, E. Rossi. Всем перечисленным наш низкий поклон.

## Литература

- Алексеев В. Н. Экология тетеревиных птиц Южного Урала. М.: ИНФРА-М, 2013. 232 с.
- Анненков В. Г. Тетеревиные птицы Карелии (биология, динамика популяций, перспективы использования): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 200 с.
- Белопольский Л. О. Птицы Судзужинского заповедника // Тр. Зоологического ин-та АН СССР. 1955. Т. 17. С. 224–265.
- Борщевский В. Г., Хомякова И. А. Вес тела глухаря *Tetrao urogallus*: пространственная изменчивость на западе ареала // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 1. С. 55–74. doi: 10.17076/bg796
- Воронин Р. Н. Отряд Galliformes, курообразные // Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. 1. Ч. 1. Неворобьиные. СПб.: Наука, 1995. С. 115–169.
- Гайдар А. А. Эколого-морфологическая характеристика рябчика Вятской тайги: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1974. 143 с.
- Гайдар А. А., Житков Б. М. К методике определения возраста рябчика // Экология. 1974. № 3. С. 102–103.
- Гладков Н. А. О значении для полета птицы длины ее крыла // Сб. трудов Гос. зоол. музея (при МГУ). Т. 4. М.-Л.: Гос. изд. биол. и мед. литературы, 1937. С. 37–43.
- Данилов Н. Н. Географическая изменчивость обыкновенного глухаря // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 440–445.
- Данилов Н. Н. Урал и Зауралье // Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1975. С. 59–83.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Позвоночные. Птицы. Т. 6. М.-Л.: АН СССР, 1940. 856 с.
- Донауров С. С. Рябчик в Печоро-Ильчском заповеднике // Труды Печоро-Ильчского заповедника. 1947. Вып. 4. Ч. 1. С. 77–122.
- Ефремов П. Г. Материалы по экологии и промыслу лесных куриных птиц Марийской АССР: Дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1949. 173 с.
- Ивантер Э. В. Тетерев в Карелии // Орнитология. 1963. Вып. 6. С. 68–80.
- Ивантер Э. В. Материалы по экологии рябчика // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 2. Петрозаводск, 1973. С. 126–147.
- Капитонов В. И., Махмутов С. М. Экология тетерева в горах Ерментау (Казахское нагорье) // Биология птиц в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1978. С. 159–163.
- Кирпичев С. П. Об изменчивости величины и сложения глухарей // Орнитология. 1960. Вып. 3. С. 38–47.
- Кирпичев С. П. Материалы по возрастной изменчивости сложения, величины и оперения глухарей // Труды Баргузинского заповедника. 1961. Вып. 3. С. 127–153.
- Киселев Ю. Н. Мечение и отлов глухарей как метод изучения их биологии // Труды Окского заповедника. М.: Лесн. пром-ть, 1971. Вып. 8. С. 133–178.
- Кузьмина М. А. Тетеревиные и фазановые СССР. Эколого-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1977. 295 с.
- Ларин С. А. Выращивание глухарей и тетеревов в искусственных условиях // Труды Московского зоотех. ин-та. Т. 1. М.: Междунар. книга, 1941. С. 166–181.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Павлющик Т. Е., Черкас Н. Д. Некоторые морфологические характеристики двух подвидов глухаря в Беларуси // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск: Право и экономика, 1999. С. 136–138.
- Перфильев В. И. Якутия // Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1975. С. 113–136.
- Потапов Р. Л. Отряд Курообразные (Galliformes). Семейство Тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с. (Фауна СССР; Н.С., № 133; Птицы; Т. 3; Вып. 1; Ч. 2).
- Родионов М. А. Размножение диких куриных птиц и рост их птенцов // Биологические науки. 1961. № 3. С. 51–56.
- Родионов М. А. К биологии рябчика (*Tetrastes bonasia* L.) в Ленинградской области // Уч. зап. Ленинградского гос. пед. ин-та. 1963. Т. 230, вып. 9. С. 139–165.
- Рожков Ю. И., Проняев А. В. Микроэволюционный процесс. М.: Изд-во ЦНИЛ, 1994. 364 с.
- Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц. Л.: Наука, 1968. 367 с.
- Рыкова С. Ю. Птицы Беломоро-Кулойского плато. Архангельск, 2013. 186 с.
- Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2001. 606 с.
- Сабанеев Л. П. Глухой тетерев: Охотничья монография. М.: Тип. В. В. Исленьева, 1876. 58 с.
- Савченко И. А. Ресурсы тетеревиных птиц (Tetraonidae) Енисейской равнины и прилежащих территорий: современное состояние и лимитирующие факторы: Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2005. С. 1–196.
- Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 176 с.
- Северцов А. С. Эволюционная экология позвоночных животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. 347 с.

- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц // Труды Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 5. С. 5–319.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Теплова Е. Н. Птицы района Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 6. Сыктывкар, 1957. С. 5–115.
- Терентьев П. В. Характер изменчивости размеров птиц // Труды Ин-та биол. Ур. отд. АН СССР. 1966. Вып. 51. С. 35–55.
- Федюшин А. В., Долбик М. С. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1967. 520 с.
- Фолитарек С. С., Дементьев Г. П. Птицы Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайского гос. заповедника. Вып. 1. М., 1938. С. 7–91.
- Черенков А. Е., Семашко В. Ю., Тертицкий Г. М. Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря: материалы и исследования (1983–2013 гг.). Архангельск, 2014. 384 с.
- Шинкин Н. А. Куриные юго-восточной части Западной Сибири: Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1967. 303 с.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. М.: Советская наука, 1947. 540 с.
- Штегман Б. К. Исследования о полете птиц // Памяти академика П. П. Сушкина: Сб. статей. М.-Л.: АН СССР, 1950а. С. 237–265.
- Штегман Б. К. Функциональное значение особенностей строения грудины у куриных птиц // Памяти академика П. П. Сушкина: Сб. статей. М.-Л.: АН СССР, 1950б. С. 129–134.
- Штегман Б. К. Особенности летательных качеств серой и каменной куропаток // Зоологический журнал. 1953. Т. 32(4). С. 677–683.
- Удин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики // Памяти академика П. П. Сушкина: Сб. статей. М.-Л.: АН СССР, 1950. С. 136–208.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
- Angelstam P. Sexual and seasonal differences in mortality of black grouse *Tetrao tetrix* // Ornithologica Scandinavica. 1984. Vol. 15(2). P. 123–134.
- Balát F., Černý V., Černý W., Ferianc O., Folk Č., Fomátinek J., Hachler E., Hájek V., Havlín J., Hudec K., Klůz Z., Kožená I., Kux Z., Matoušek B., Mošanský A., Ryšavý B., Sládek J., Svoboda S., Toufar J. Fauna ČSSR. Svazek 21. Ptáci – Aves. Díl. 2. Praha: Academia, 1977. 896 p.
- Castroviejo J. El urogallo "*Tetrao urogallus* L." en España. Madrid, 1975. 547 p.
- Clark G. A. Body weights of birds: a review // Condor. 1979. Vol. 81(2). P. 193–202.
- Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le petit coq de bruyère *Lyrurus tetrix tetrix* (L.) / Ed. F. Dubusc. Boulogne, 1980. Т. 2. P. 660–1529.
- Dial K. P. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development and the origin of flapping flight // Auk. 2003. Vol. 120(4). P. 941–952. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[0941:EOALCO]2.0.CO;2
- Drovetski S. V. Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30(8). P. 1173–1181. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00920.x
- Drovetski S. V., Rohwer S., Mode N. F. Role of sexual and natural selection in evolution of body size and shape: a phylogenetic study of morphological radiation in grouse // J. Evolut. Biol. 2006. Vol. 19(4). P. 1083–1091. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01097.x
- Eck S., Fiebig J., Fiedler W., Heynen I., Nicolai B., Töpfer T., van den Elzen R., Winkler R., Woog F. Measuring birds – Vögel vermessen. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. Wilhelmshaven. 2011. 118 p.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M., Bezzel E. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Galliformes und Gruiformes. Frankfurt/Main. Akademische Verlagsgesellschaft. 1973. Vol. 5. 699 s.
- Hagen Y. Totalgewichte-Studien bei norwegischen Vogelarten (Unter besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse bei Raubvögeln, Eulen und Waldhühnern) // Archive für Naturgeschichte. Zeitschrift für systematische Zoologie (Leipzig). 1942. Bd. 11. Heft 1. S. 1–132.
- Helminen M. Composition of the Finnish populations of capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Lyrurus tetrix*, in the autumns of 1952–1961, as revealed by a study of wings // Paper on Game Research. 1963. Vol. 23. P. 1–124.
- Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A., Rätti O. Context-dependent effects of tail-ornament damage on mating success in black grouse // Behav. Ecol. 1994. Vol. 5(2). P. 182–187.
- James F. C. Geographic variation in birds and its relationship to climate // Ecology. 1970. Vol. 51(3). P. 365–390.
- Jönsson K. I., Angelstam P. K., Swenson J. E. Patterns of life-history and habitat in Palearctic and Nearctic forest grouse // Ornithologica Scandinavica. 1991. Vol. 22(3). P. 275–281.
- Kaasa J. En undersøkelse over næringen hos orrfuglen (*Lyrurus tetrix* (L.)) i Norge // Meedelelser fra Statens Viltundersøkelser. Serie 2. 1959. Nr. 4. 112 s.
- Kervinen M., Lebigre Ch., Alatalo R. V., Siitari H., Soulsbury C. D. Life-history differences in age-dependent expressions of multiple ornaments and behaviors in a lekking bird // Am. Nat. 2015. Vol. 185(1). P. 13–27. doi: 10.1086/679012
- Koskimies J. Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and black grouse (*Lyrurus tetrix*) in Finland // Ornithologica Fennica. 1958. Vol. 35. P. 1–18.
- Lebigre C., Alatalo R. V., Siitari H., Parri S. Restrictive mating by females on black grouse leks // Molecular Ecology. 2007. Vol. 16(20). P. 4380–4389. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03502.x
- Ludwig G. X., Alatalo R. V., Helle P., Siitari H. Individual and environmental determinants of early brood survival in black grouse *Tetrao tetrix* // Wildlife Biology. 2010. Vol. 16. P. 367–378. doi: 10.2981/10-013
- Marjakangas A., Aspegren H., Kyllonen M. Spring dispersal and subsequent movements of yearling female

black grouse *Tetrao tetrix* in eastern central Finland // Transactions of the 20<sup>th</sup> Congress of International Union of Game Biologists / Eds. S. Csanyi, J. Emhaft. Gödöllő (Hungary). 1991. P. 297–301.

Marjakangas A., Törmälä L. Female age and breeding performance in a cyclic population of black grouse *Tetrao tetrix* // Wildlife Biology. 1997. Vol. 3(3/4). P. 195–203. doi: 10.2981/wlb.1997.024

Marti Ch., Pauli H. R. Wintergewicht, Masse und Altersbestimmung in einer alpinen Population des Birkhuhns *Tetrao tetrix* // Der Ornithologische Beobachter. 1985. Bd. 82(4). S. 231–241.

Milonoff M., Lindén H. Sexual size dimorphism of body components in capercaillie chicks // Ornithologica Scandinavica. 1989. Vol. 20(1). P. 29–35.

Niewold F. J. J., Nijland H. Die Chancen des westeuropäischen Moor- und Heidebirkhuhns // Zeitschrift für Jagdwissenschaft. 1987. Bd. 33(4). S. 227–241.

Osti F. Indagine sull'alimentazione del fagiano di monte (*Lyrurus tetrix* L.) nel Trentino occidentale (Aves: Tetraonidae) // Studi Trentini di Scienze Naturali. Acta Biologica. 1984. Vol. 61. P. 301–320.

Ricklefs R. E., Starck J. M. Embryonic growth and development // Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum / Eds. J. M. Starck, R. E. Ricklefs. New York: Oxford University Press, 1998. P. 31–58.

Rintamäki P. T., Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A. Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks // Annales Zoologici Fennici. 2001. Vol. 38(2). P. 99–109.

Robel R. J. Nesting activities and brood movements of black grouse in Scotland // Ibis. 1969. Vol. 111(3). P. 395–399.

Schreiber A. Identification taxonomique de la gélinotte des bois *Tetrastes bonasia* dans le nord-est de la France // Aves. 2021. Vol. 58(1). P. 25–49.

Siivonen L. The problem of short-term fluctuation in numbers of tetraonids in Europe // Paper on Game Research. 1957. Vol. 19. P. 1–44.

Sæther B.-E., Andersen R. Ecological consequences of body size in grouse *Tetraonidae* // Fauna norv. Ser. C. Cinclus. 1988. Vol. 11. P. 19–26.

Starck J. M., Ricklefs R. E. Patterns of development: the altricial-precocial spectrum // Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum / Eds. J. M. Starck, R. E. Ricklefs. New York: Oxford University Press, 1998. P. 3–30.

Stenman O., Helminen M. Pyyn ikäluokan määritys siiven perusteella // Suomen Riista. 1974. Vol. 25. P. 90–96.

Swenson J. E. Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it: Thesis. Edmonton, 1991. 185 p.

Trouvilliez J., Gaillard J. M., Allaine D., Pontier D. Strategies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux: particularités des Galliformes // Gibier Faune Sauvage. 1988. Vol. 5 (mars). P. 27–41.

Valkeajärvi P., Ijäs L. Ruokitun teeriparven elintavoista ja talviruokinnan vaikutuksista // Suomen Riista. 1989. Vol. 35. P. 43–60.

Watson A., Moss R. Grouse. The natural history of British and Irish species. London, 2008. 529 p.

Widen P. Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden // Holarctic Ecology. 1987. Vol. 10(2). P. 104–109.

Willebrand T. Breeding and age in female black grouse *Tetrao tetrix* // Ornithologica Scandinavica. 1992. Vol. 23(1). P. 29–32.

## References

Alekseev V. N. Ecology of grouse of the Southern Urals. Moscow: INFRA-M; 2013. 232 p. (In Russ.)

Angelstam P. Sexual and seasonal differences in mortality of black grouse *Tetrao tetrix*. *Ornithologica Scandinavica*. 1984;15(2):123–134.

Annenkov V. G. Grouse of Karelia (biology, dynamics of population, perspectives of use): PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1995. 200 p. (In Russ.)

Balát F., Černý V., Černý W., Ferienc O., Folk Č., Fomátinec J., Hachler E., Hájek V., Havlín J., Hudec K., Klúz Z., Kožená I., Kux Z., Matoušek B., Mošanský A., Ryšavý B., Sládek J., Svoboda S., Toufar J. Fauna ČSSR. Svazek 21. Ptáci – Aves. Díl. 2. Praha: Academia; 1977. 896 p.

Belopol'skii L. O. Birds of the Sudzkhinsky Reserve. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR = Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*. 1955;17:224–265. (In Russ.)

Borchtchevski V. G., Khomyakova I. A. The capercaillie (*Tetrao urogallus*) body weight: spatial variability in the west of the range. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2019;1:55–74. doi: 10.17076/bg796 (In Russ.)

Castroviejo J. El urogallo "*Tetrao urogallus* L." en España. Madrid; 1975. 547 p.

Cherenkov A. E., Semashko V. Yu., Tertitskii G. M. Birds of the Solovetsky Islands and the Onega Bay of the White Sea: materials and research (1983–2013). Arkhangel'sk; 2014. 384 p. (In Russ.)

Clark G. A. Body weights of birds: a review. *Condor*. 1979;81(2):193–202.

Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le petit coq de bruyère *Lyrurus tetrix tetrix* (L.). Ed. F. Dubusc. Boulogne; 1980. Vol. 2. P. 660–1529.

Danilov N. N. Geographical variability of the western capercaillie. *Ornitologiya = Ornithology*. 1965;7:440–445. (In Russ.)

Danilov N. N. The Urals and Trans-Urals. *Teterevinye ptitsy. Razmeshchenie zapasov, ekologiya, ispol'zovanie i okhrana = Grouse. Allocation of resources, ecology, use, and protection*. Moscow: Nauka; 1975. P. 59–83. (In Russ.)

Dement'ev G. P. Guide to zoology. Vertebrates. Birds. Vol. 6. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1940. 856 p. (In Russ.)

Dial K. P. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development and the origin of flapping flight. *Auk*. 2003;120(4):941–952. doi: 10.1642/0004-8038(2003)120[0941:EOALCO]2.0.CO;2

Donaurov S. S. Hazel grouse in the Pechoro-Ilychsky Reserve. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapoved-*

nika = *Proceedings of the Pechoro-Ilychsky Reserve*. 1947;4(1):77–122. (In Russ.)

Drovetski S. V. Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily. *J. Biogeogr.* 2003;30(8):1173–1181. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00920.x

Drovetski S. V., Rohwer S., Mode N. F. Role of sexual and natural selection in evolution of body size and shape: a phylogenetic study of morphological radiation in grouse. *J. Evolut. Biol.* 2006;19(4):1083–1091. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01097.x

Eck S., Fiebig J., Fiedler W., Heynen I., Nicolai B., Töpfer T., van den Elzen R., Winkler R., Woog F. Measuring birds – Vögel vermessen. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. Wilhelmshaven. 2011. 118 p.

Efremov P. G. Materials on ecology and hunting of forest gallinaceous birds in the Mari ASSR: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Ioshkar-Ola; 1949. 173 p. (In Russ.)

Fedyushin A. V., Dolbik M. S. Birds of Belarus. Minsk: Nauka i tekhnika; 1967. 520 p. (In Russ.)

Folitarek S. S., Dement'ev G. P. Birds of the Altai State Reserve. *Tr. Altaiskogo gos. zapovednika = Proceedings of the Altai State Reserve* 1938;1:7–91. (In Russ.)

Gaidar A. A. Ecological and morphological characteristics of the hazel grouse of the Vyatka taiga: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Kirov; 1974. 143 p. (In Russ.)

Gaidar A. A., Zhitkov B. M. To the method of determining the age of hazel grouse. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 1974;3:102–103. (In Russ.)

Gladkov N. A. On the importance of a bird wing length for the flight. *Sb. trudov Gos. zool. muzeya (pri MGU) = Proceedings of the State Zoological Museum (at Moscow State University)*. Vol. 4. Moscow-Leningrad: Gos. izd. biol. i med. Literaturny; 1937. P. 37–43. (In Russ.)

Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M., Bezzel E. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Galliformes und Gruiformes. Frankfurt/Main. Akademische Verlagsgesellschaft. 1973. Vol. 5. 699 p.

Hagen Y. Totalgewichte-Studien bei norwegischen Vogelarten (Unter besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse bei Raubvögeln, Eulen und Waldhühnern). *Archiv für Naturgeschichte. Zeitschrift für systematische Zoologie (Leipzig)*. 1942;11(1):1–132.

Helminen M. Composition of the Finnish populations of capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Lyrurus tetrix*, in the autumn of 1952–1961, as revealed by a study of wings. *Paper on Game Research*. 1963;23:1–124.

Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A., Rätti O. Context-dependent effects of tail-ornament damage on mating success in black grouse. *Behav. Ecol.* 1994;5(2):182–187.

Ivanter E. V. Materials on the ecology of the hazel grouse. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kivach» = Proceedings of the Kivach State Nature Reserve*. Iss. 2. Petrozavodsk; 1973. P. 126–147. (In Russ.)

Ivanter E. V. Black grouse in Karelia. *Ornitologiya = Ornithology*. 1963;6:68–80. (In Russ.)

James F. C. Geographic variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*. 1970;51(3):365–390.

Jönsson K. I., Angelstam P. K., Swenson J. E. Patterns of life-history and habitat in Palearctic and Nearctic forest grouse. *Ornis Scandinavica*. 1991;22(3):275–281.

Kaasa J. En undersøkelse over næringen hos orrfuglen (*Lyrurus tetrix* (L.)) in Norge. *Meedelelser fra Statens Viltundersøkelser*. Serie 2. 1959;4:112.

Kapitonov V. I., Makhmutov S. M. Ecology of black grouse in the Ermentau mountains (Kazakh highlands). *Biologiya ptits v Kazakhstane = Biology of birds in Kazakhstan*. Alma-Ata: Nauka; 1978. P. 159–163. (In Russ.)

Kervinen M., Lebigre Ch., Alatalo R. V., Siitari H., Soulsbury C. D. Life-history differences in age-dependent expressions of multiple ornaments and behaviors in a lekking bird. *Am. Nat.* 2015;185(1):13–27. doi: 10.1086/679012

Kirpichev S. P. On the variability of the size and body build of capercaillie. *Ornitologiya = Ornithology*. 1960;3:38–47. (In Russ.)

Kirpichev S. P. Materials on the age-related variability of body build, size and plumage of capercaillie. *Trudy Barguzinskogo zapovednika = Proceedings of the Barguzinsky Reserve*. 1961;3:127–153. (In Russ.)

Kiselev Yu. N. Marking and trapping of capercaillies as a method for studying their biology. *Trudy Okskogo zapovednika = Proceedings of the Oksky Reserve*. Moscow: Lesn. prom-t'; 1971. Iss. 8. P. 133–178. (In Russ.)

Koskimies J. Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and black grouse (*Lyrurus tetrix*) in Finland. *Ornis Fennica*. 1958;35:1–18.

Kuz'mina M. A. Grouse and pheasant of the USSR. Ecological and morphological description. Alma-Ata: Nauka Kazakhskoi SSR; 1977. 295 p. (In Russ.)

Larin S. A. Rearing of capercaillie and black grouse in artificial conditions. *Trudy Moskovskogo zootekh. in-ta = Proceedings of the Moscow Zootechnical Institute*. Vol. 1. Moscow: Mezhdunarodnaya kniga; 1941. P. 166–181. (In Russ.)

Lebigre C., Alatalo R. V., Siitari H., Parri S. Restrictive mating by females on black grouse leks. *Molecular Ecology*. 2007;16(20):4380–4389. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03502.x

Ludwig G. X., Alatalo R. V., Helle P., Siitari H. Individual and environmental determinants of early brood survival in black grouse *Tetrao tetrix*. *Wildlife Biology*. 2010;16:367–378. doi: 10.2981/10-013

Marjakangas A., Aspegren H., Kyllonen M. Spring dispersal and subsequent movements of yearling female black grouse *Tetrao tetrix* in eastern central Finland. *Transactions of the 20<sup>th</sup> Congress of International Union of Game Biologists*. Eds. S. Csanyi, J. Emhaft. Gödöllő (Hungary). 1991:297–301.

Marjakangas A., Törmälä L. Female age and breeding performance in a cyclic population of black grouse *Tetrao tetrix*. *Wildlife Biology*. 1997;3(3/4):195–203. doi: 10.2981/wlb.1997.024

Marti Ch., Pauli H. R. Wintergewicht, Masse und Altersbestimmung in einer alpinen Population des Birkhuhns *Tetrao tetrix*. *Der Ornithologische Beobachter*. 1985;82(4):231–241.

Milonoff M., Lindén H. Sexual size dimorphism of body components in capercaillie chicks. *Ornis Scandinavica*. 1989;20(1):29–35.

Mina M. V., Klevezal' G. A. Animal growth. Analysis at the organism level. Moscow: Nauka; 1976. 291 p. (In Russ.)

Niewold F. J. J., Nijland H. Die Chancen des westeuropäischen Moor- und Heidebirkhuhns. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*. 1987;33(4):227–241.

Osti F. Indagine sull'alimentazione del fagiano di monte (*Lyrurus tetrix* L.) nel Trentino occidentale (Aves: Tetraonidae). *Studi Trentini di Scienze Naturali. Acta Biologica*. 1984;61:301–320.

Pavlyushchik T. E., Cherkas N. D. Some morphological characteristics of two subspecies of capercaillie in Belarus. *Strukturno-funktsional'noe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya zhyvotnogo mira Belarusi = Structural and functional state of the biological diversity of the fauna of Belarus*. Minsk: Pravo i ekonomika; 1999. P. 136–138. (In Russ.)

Perfil'ev V. I. Yakutia. *Teterevinye ptitsy. Razmeshchenie zapasov, ekologiya, ispol'zovanie i okhrana = Grouse. Allocation of resources, ecology, use, and protection*. Moscow: Nauka; 1975. P. 113–136. (In Russ.)

Potapov R. L. Order Galliformes (*Galliformes*). Family Grouse (*Tetraonidae*). Leningrad: Nauka; 1985. 638 p. (Fauna SSSR; N.S., No. 133; Ptitsy; Vol. 3; Iss. 1; Pt. 2). (In Russ.)

Ricklefs R. E., Starck J. M. Embryonic growth and development. *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Eds. J. M. Starck, R. E. Ricklefs. New York: Oxford University Press; 1998. P. 31–58.

Rintamäki P. T., Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A. Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks. *Annales Zoollogici Fennici*. 2001;38(2):99–109.

Robel R. J. Nesting activities and brood movements of black grouse in Scotland. *Ibis*. 1969;111(3):395–399.

Rodionov M. A. Reproduction of the wild gallinaceous birds and growth of their chicks. *Biologicheskije nauki = Biological Sciences*. 1961;3:51–56. (In Russ.)

Rodionov M. A. To the biology of the hazel grouse (*Tetrastes bonasia* L.) in the Leningrad Region. *Uch. zap. Leningradskogo gos. ped. in-ta = Proceedings of the Leningrad State Pedagogical Institute*. 1963;230(9):139–165. (In Russ.)

Rol'nik V. V. Biology of the bird embryonic development. Leningrad: Nauka; 1968. 367 p. (In Russ.)

Rozhkov Yu. I., Pronyaev A. V. Microevolutionary process. Moscow: Izd-vo TsNIL; 1994. 364 p. (In Russ.)

Rykova S. Yu. Birds of the Belomoro-Kuloi Plateau. Arkhangel'sk; 2013. 186 p. (In Russ.)

Ryabitshev V. K. Birds of the Urals, the Sub-Urals, and Western Siberia. Handbook-identification guide. Ekaterinburg: Izd-vo Ural'sk. un-ta; 2001. 606 p. (In Russ.)

Sabaneev L. P. Black grouse: Hunting monograph. Moscow: Tip. V. V. Islen'eva; 1876. 58 p. (In Russ.)

Savchenko I. A. Resources of grouse (*Tetraonidae*) of the Yenisei Plain and adjacent areas: current state and limiting factors: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Krasnoyarsk; 2005. P. 1–196. (In Russ.)

Schreiber A. Identification taxonomique de la gélinotte des bois *Tetrastes bonasia* dans le nord-est de la France. *Aves*. 2021;58(1):25–49.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Ecology of grouse. *Trudy Laplandskogo gos. zapovednika = Proceedings of the Lapland State Reserve*. 1960;5:5–319. (In Russ.)

Semenov-Tyan-Shanskii O. I., Gilyazov A. S. Birds of Lapland. Moscow: Nauka; 1991. 288 p. (In Russ.)

Severtsov A. S. Evolutionary stasis and microevolution. Moscow: KMK; 2008. 176 p. (In Russ.)

Severtsov A. S. Evolutionary ecology of vertebrates. Moscow: KMK; 2013. 347 p. (In Russ.)

Shinkin N. A. Gallinaceous birds of the southeastern part of Western Siberia: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk; 1967. 303 p. (In Russ.)

Shmal'gauzen I. I. Fundamentals of the vertebrate comparative anatomy. 4<sup>th</sup> ed. Moscow: Sovetskaya nauka; 1947. 540 p. (In Russ.)

Shtegman B. K. Research on the bird flight. *Pamyati akademika P. P. Sushkina: Sb. statei = In memory of Academician P. P. Sushkin: Digest of Articles*. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1950. P. 237–265. (In Russ.)

Shtegman B. K. Functional significance of structural features of the sternum in gallinaceous birds. *Pamyati akademika P. P. Sushkina: Sb. statei = In memory of Academician P. P. Sushkin: Digest of Articles*. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1950. P. 129–134. (In Russ.)

Shtegman B. K. Features of the flying qualities of gray partridge and rock partridge. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological Journal*. 1953;32(4):677–683. (In Russ.)

Siivonen L. The problem of short-term fluctuation in numbers of tetraonids in Europe. *Paper on Game Research*. 1957;19:1–44.

Sæther B.-E., Andersen R. Ecological consequences of body size in grouse *Tetraonidae*. *Fauna norv. Ser. C. Cinclus*. 1988;11:19–26.

Starck J. M., Ricklefs R. E. Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Eds. J. M. Starck, R. E. Ricklefs. New York: Oxford University Press; 1998. P. 3–30.

Stenman O., Helminen M. Pyy ikäluokan määrittäminen perusteella. *Suomen Riista*. 1974;25:90–96.

Swenson J. E. Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it: Thesis. Edmonton; 1991. 185 p.

Teplova E. N. Birds of the Pechoro-Ilychsky Reserve. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika = Proceedings of the Pechoro-Ilychsky Reserve*. 1957;6:5–115. (In Russ.)

Terent'ev P. V. The nature of variability in the sizes of birds. *Trudy In-ta biol. Ur. otd. AN SSSR = Proceedings of the Institute of Biology, the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences*. 1966;51:35–55. (In Russ.)

Trouvilliez J., Gaillard J. M., Allaine D., Pontier D. Strategies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux: particularités des Galliformes. *Gibier Faune Sauvage*. 1988;5:27–41.

Voronin R. N. Order Galliformes, gallinaceous. *Fauna Evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Ptitsy. T. 1. Ch. 1*.

*Nevorob'inye = Fauna of the European North-East of Russia. Non-passerines.* St. Petersburg: Nauka; 1995. P. 115–169. (In Russ.)

*Valkeajärvi P., Ijäs L.* Ruokitun teeriparven elintavoista ja talviruokinnan vaikutuksista. *Suomen Riista.* 1989;35:43–60.

*Watson A., Moss R.* Grouse. The natural history of British and Irish species. London; 2008. 529 p.

*Willebrand T.* Breeding and age in female black grouse *Tetrao tetrix*. *Ornis Scandinavica.* 1992;23(1):29–32.

*Widen P.* Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden. *Holarctic Ecology.* 1987;10(2):104–109.

*Yablokov A. V.* Mammalian variability. Moscow: Nauka; 1966. 363 p. (In Russ.)

*Yudin K. A.* Morphological adaptations of the fam. *Falconidae* in connection with questions of taxonomy. *Pamyati akademika P. P. Sushkina: Sb. statei = In memory of Academician P. P. Sushkin: Digest of Articles.* Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1950. P. 136–208. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 05.07.2022; принята к публикации / accepted: 08.11.2022.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

**Борщевский Владимир Георгиевич**

канд. биол. наук, доцент

*e-mail: megra@mail.ru*

**Хомякова Ирина Анатольевна**

канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник

*e-mail: irina-khomyakova@yandex.ru*

#### **CONTRIBUTORS:**

**Borchtchevski, Vladimir**

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor

**Khomyakova, Irina**

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher