

УДК 591.4, 591.5

ВЕС ТЕЛА ГЛУХАРЯ *TETRAO UROGALLUS*: ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

В. Г. Борщевский¹, А. С. Гилязов²

¹ Государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К. И. Скрябина

² Лапландский государственный заповедник

Анализируются литературные материалы по весу тела глухаря (*Tetrao urogallus*) из региона, лежащего в основном севернее 60° с. ш. Их дополнение новыми оценками из нескольких точек видового ареала показало, что регион заселен почти исключительно особями с крупными размерами тела (самцы $\geq 4,0$ кг, самки $\geq 2,0$ кг). Для всей совокупности принятых к анализу популяций вес птиц меняется независимо от географической широты и долготы местности. Основным источником пространственной изменчивости веса, по-видимому, является таксономическая неоднородность видового населения региона. При снятии фактора «таксономия», т. е. при удалении из анализа популяций, представленных особями преимущественно мелких размеров, вес самцов показывает достоверную прямую зависимость от долготы и широты местности; вес самок демонстрирует прямую слабую связь только с географической широтой. Эти зависимости позволяют трактовать пространственную изменчивость веса в соответствии с правилом Бергмана (оба пола) и/или с правилом оптимума (только самцы). Характер межпопуляционных изменений в асимметрии частотных распределений веса самцов показывает направленность результирующего воздействия векторов естественного отбора в соответствии с этими же правилами.

Ключевые слова: вес тела; глухарь (*Tetrao urogallus*); Евразия; коэффициент асимметрии; правило Бергмана; правило оптимума.

V. G. Borchtchevski, A. S. Gilyazov. THE BODY WEIGHT OF CAPERCAILLIE, *TETRAO UROGALLUS*: SPATIAL VARIABILITY IN NORTHERN EURASIA

Published data on the body weight of capercaillie, *Tetrao urogallus*, from the region mostly situated north of 60° latitude were analyzed. With the addition of new estimates from some points in the species range one can see that the study area is almost exclusively populated by large individuals (cocks ≥ 4.0 kg, hens ≥ 2.0 kg). Taking all the populations included in the analysis as a whole, the body weight of birds changed independently of the geographic latitude and longitude. Apparently, the intra-species taxonomic heterogeneity in the study area was the main source of the spatial variability of body weight. If we remove the influence of the «taxonomy» factor by excluding the populations chiefly represented by small-size birds, the weight of males demonstrates a significant direct dependence on longitude and latitude, the one of females shows a slight direct correlation with geographical latitude only. These correlations allow interpreting the spatial variability of body weight in accordance with Bergmann's rule (for both sexes) and/or the rule of optimum (for males only). The nature of inter-population changes in the asymmetry of the frequency distributions of male body weight indicates the direction of the resul-

tant effect of all (multidirectional) vectors of natural selection in accordance with these rules.

Key words: body weight; capercaillie; *Tetrao urogallus*; Eurasia, asymmetry (skewness) of the frequency distribution; Bergmann's rule; rule of optimum.

Глухарь (*Tetrao urogallus*) – евразийский вид, обитающий в разнообразных лесных ландшафтах и демонстрирующий ярко выраженный половой диморфизм по окраске и размерам: в ноябре–декабре вес взрослых самок составляет лишь 47 % от веса взрослых самцов [Y. Hagen, цит. по: Couturier, Couturier, 1980]. Его морфометрия изучена основательно [Кирпичев, 1960, 1961; Данилов, 1965; Kohl, Štollmann, 1971; Couturier, Couturier, 1980; Потапов, 1985; и др.], хотя многие вопросы требуют дополнительного исследования. В частности, остаются неясными характер и причины варьирования веса этих птиц в северных частях ареала. Так, вес глухаря из Лапландского заповедника заметно ниже, чем во многих других точках его распространения [Семенов-Тянь-Шанский, 1960]. Этот автор объясняет данный феномен экологическими обстоятельствами: короткое северное лето предлагает лишь непродолжительный период питания молодых, растущих птиц энергетически ценными (летними) кормами; с переходом на зимний рацион их рост прерывается.

Такое мнение предполагает повсеместное увеличение веса глухаря с севера на юг, что вроде бы поддерживается эмпирикой: его масса тела нарастает от северной Финляндии к южной, хотя и с «провалом» в ее центре [Koskimies, 1958]. В пользу экологических причин варьирования веса глухаря можно рассматривать межгодовые различия роста птенцов, особенно самцов: в теплые и сухие годы их вес может достигать больших величин, чем в холодные и влажные [Lindén et al., 1984]. Кроме того, вес молодых особей может, по-видимому, быть выше в годы с благоприятной кормовой обстановкой [Телепнев, 1988]. Однако для самцов с северо-востока Русской равнины никаких достоверных межгодовых различий не прослежено [Романов, 1979, 1988]. Напомним также, что в Северной Евразии температура воздуха и продолжительность летнего периода снижаются не только с севера на юг, но и с запада на восток [Алисов, Полтараус, 1974]. Следовательно, в соответствии с логикой экологической гипотезы, вес глухаря должен уменьшаться еще и по градиенту запад – восток. И на это есть прямое указание: вес самцов глухаря постепенно снижается от западноуральских районов к Тюмени и далее к Красноярску

(соответственно 3965-3970–3810–3785 г [Насимович, 1936]). К сожалению, этим автором не определялся возраст изученных им птиц. В процессе онтогенеза вес глухаря, по-видимому, перманентно (или почти перманентно) нарастает. После стремительного увеличения массы тела птенцов в период от рождения до распада выводков [Семенов-Тянь-Шанский, 1960] последующие возрастные увеличения веса оказываются гораздо умереннее [Кириков, 1952; Романов, 1979; Борщевский, 1990]. Такое варьирование требует при изучении веса глухаря различать как минимум две возрастные группы: молодых (младше 12 мес.) и взрослых особей в возрасте старше одного года. По этим причинам тренду, выявленному Насимовичем [1936], можно предложить альтернативную трактовку: не географическая изменчивость видового показателя веса птиц, а пространственные различия по успешности их размножения. То есть в год проведения исследований этим автором доля молодых, более легких особей на востоке ареала могла быть существенно выше, чем на Урале и в Западной Сибири. В таком случае в его выборки из западных регионов должно было попасть мало молодых птиц и много в выборки из восточных регионов.

Взглядам на экологические ограничения роста противоречат эмпирические оценки из европейской части России. В Республике Коми и Кировской области вес взрослых глухарей не увеличивается, а снижается по градиенту северная – средняя – южная тайга [Романов, 1974, 1988], т. е. варьирует в соответствии с правилом Бергмана. К сожалению, с трактовкой этих фактов также не все в порядке: в Республике Коми распространен, по-видимому, подвид *T. u. obsoletes*, в то время как в Кировской области, вероятно, преобладает *T. u. volgensis* [Потапов, 1985]. Региональные различия веса птиц могут отражать их таксономическую неоднородность [см. Данилов, 1965; Cramp, Simmons, 1980; Потапов, 1985; Watson, Moss, 2008; и мн. др.]. И именно такой неоднородностью, возможно, объясняется как отмеченное выше снижение веса от северных районов Республики Коми к Кировской области, так и скачкообразное, не соответствующее правилу Бергмана варьирование веса глухаря в Финляндии [Koskimies, 1958]. Любопытно,

что этот же автор для той же территории констатирует постепенное нарастание веса тетерева (в Финляндии представлен единственным подвидом: *Lyrurus tetrix tetrix*) именно с юга на север, т. е. в соответствии с правилом Бергмана. Севернее 60-й параллели выделяется до 6–7 подвидов обыкновенного глухаря, но на колоссальных пространствах от р. Сев. Двины до среднего течения р. Лены распространен, по-видимому, единственный – *T. u. obsoletus* [Потапов, 1985], что позволяет рассматривать большую часть этой территории в качестве «зоны стабилизации (неизменяемости)» для ряда внешних признаков, включая вес [Данилов, 1965. С. 444], или хотя бы для таксономической компоненты этих признаков.

Напомним также, что в Северной Евразии параллельно со снижением температур воздуха по градиенту запад – восток происходит нарастание сухости климата [Алисов, Полтавский, 1974], которая, по-видимому, позитивно влияет на развитие и выживание глухаря, особенно птенцов [Lindén et al., 1984; Ménoni, 1991; Watson, Moss, 2008]. В этой связи меридиональную изменчивость веса птиц (если она действительно существует) можно рассматривать в том числе и как проявление правила оптимума: максимальное развитие должно достигаться в наиболее благоприятных условиях, т. е. в восточных группировках.

Хорошо известны и сезонные изменения веса одновозрастных глухарей, хотя их общая схема (без деталей) разными источниками представляется неодинаковой. Одни показывают максимальные значения для начала зимы с небольшим «провалом» в ее середине и в финале, после чего следует второй пик в начале весны [Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Zwickel, 1966; Couturier, Couturier, 1980; Потапов, 1985]. Судя по другим источникам, зимнего снижения веса не происходит, он постепенно нарастает от осени к началу или к середине весны и лишь позже снижается [Петункин, 1978; Lindén, 1984; Телепнев, 1988; Watson, Moss, 2008]. Осенние значения веса ложатся между минимальными летними и максимальными зимними показателями.

Следует отметить и возможные «демографические» причины варьирования веса глухаря. Первая: по сравнению со взрослыми глухарками молодые самки обычно откладывают более мелкие яйца [Lindén, 1983]. Потомство, по-видимому, именно из таких кладок в случае выживания демонстрирует мелкие размеры тела даже в сентябре [Телепнев, 1988]. К сожалению, остается неясной ни способность таких особей к компенсаторному развитию на

последующих этапах онтогенеза, ни сама вероятность их выживания хотя бы до возраста 13–20 месяцев. Судя по тому, что преобладание молодых самок в популяции глухаря приводит к снижению ее численности уже в следующем году [Lindén, 1989], вероятность этого выживания низкая. Следовательно, данный фактор вряд ли способен существенно повлиять на средние оценки веса взрослых глухарей.

Вторая: хотя после первого года жизни вес глухаря в процессе взросления нарастает небольшими темпами (см. выше), преобладание на конкретной территории относительно молодых или более старых особей может, вероятно, существенно повлиять на среднюю оценку веса, особенно для самцов. Для северо-западной России показано, что в труднодоступных для человека крупных по площади слабо трансформированных лесных и болотно-лесных массивах явно преобладают средневозрастные и старые самцы (3 года и старше), более молодые (возраст до 36 мес.) сосредоточены преимущественно на территориях, освоенных рубками [Borchtchevski, Moss, 2014]. Эти же авторы указали, что такая неоднородность должна наблюдаться в периоды высокой численности птиц. Следовательно, сопоставление средних оценок веса глухаря из разных регионов может осложняться качеством территорий, преобладающих в сравниваемых регионах, а также уровнем численности птиц, в том числе и под воздействием охоты и беспокойства людьми.

Кроме того, реальные оценки веса тела могут искажаться дегидратацией тушек добытых птиц при длительном хранении в холодильниках, а также весом содержимого желудочно-кишечных трактов [Couturier, Couturier, 1980]. Все отмеченные выше причины вариации оценок веса и источники их вероятных искажений затрудняют систематизацию накопленного к настоящему времени обширного материала.

Цель данной работы – уточнить характер изменений веса глухаря на севере Евразии, в основном в северной и средней тайге (севернее ~60° с.ш.). Показатели для южной тайги и неморальных лесов не привлекались, за исключением оценок из Западной Фенноскандии. Для полноты общей картины компилятивные материалы дополнены нашими собственными данными.

Игнорировать воздействие естественного отбора на такой чувствительный к проявлениям среды признак, как вес тела, при изучении географической изменчивости этого признака было бы по меньшей мере неосмотрительно. Поэтому ниже мы попытались в самых общих

Таблица 1. Места сбора материала, величины выборок (n) и источники, использованные для анализа географической изменчивости веса глухаря в Северной Евразии

№ точки	Место	n		Источник
		самцы	самки	
Западная Европа				
1	Южная Норвегия	>14	>7	М.-К. Lund, A. Omstedts, цит. по: Couturier, Couturier, 1980
2	Юг центральной Норвегии	32	31	Y. Hagen, цит. по: Cramp, Simmons, 1980
3	Швеция, лен Эльфсборгс	9	0	Couturier, Couturier, 1980
4	Швеция, место не указано	>26	12	O. Olofsson, P. Nicus, анонимные авторы, цит. по: Couturier, Couturier, 1980
5	Швеция, лен Вестерботтен	2	0	Couturier, Couturier, 1980
6	Шведская Лапландия	н. д.	0	Couturier, Couturier, 1980
7	Северная Финляндия			
8	Центральная Финляндия	857*	729*	Koskimies, 1958
9	Южная Финляндия			
Россия				
10	Респ. Карелия в целом	18	14	Ивантер, 1974
		28	8	Анненков, 1995
11	Бассейн р. Илекса ¹	109	88	Борщевский, 1990
12	Лапландский з-к ²	66	26	Семенов-Тянь-Шанский, 1960
		14	12	Данная работа
13	Беломорский п-ов ³	96	56	Данная работа
14	Север Респ. Коми ⁴	95	48	Романов, 1979
		н. д.	н. д.	Воронин, Бешкарев, 1995
15	Обско-Тазовский водораздел ⁵	9	12	Данная работа
16	Красноярский кр., Туруханский р-н	14	8	Марунин, 1977
17		>560	>258	Петункин, 1978
18	Юг Респ. Коми ⁶	87	18	Романов, 1979
19	Печоро-Ильчский з-к ⁷	57	18	Семенов-Тянь-Шанский, 1960
20	Север Свердловской обл. (без уточнений)	0	4	Данилов, 1965
21	Кондо-Сосьвинский з-к ⁸	н. д.	н. д.	Тарунин, 1959
22	Юг Свердловской обл. (без уточнений)	7	4	Данилов, 1965
23	Бассейн р. Лисица ⁹	20	14	Телепнев, 1988
24	Бассейн р. Сым ¹⁰	16	16	Савченко, 2005
25	Бассейн р. Курейка ¹¹	~40	0	Бутурлин, 1927

Примечания. *Источник характеризует величину выборки лишь для всей Финляндии в целом, хотя средние оценки веса даны по каждому из трех указанных регионов; н. д. – нет данных.

¹Архангельская обл.: Онежский р-н; ²Мурманская обл.: Мончегорский, Ковдорский р-ны; ³Архангельская обл.: Приморский, Пинежский, Мезенский р-ны; ⁴Усть-Цилемский, Усинский, Печорский р-ны [по схеме из: Романов, 1979. С. 6], Тиманский кряж: верховья р. Вымь [из: Воронин, Бешкарев, 1995]; ⁵Ямало-Ненецкий АО: Шурышкарский, Приуральский, Надымский, Пуровский р-ны; ⁶Сыктывдинский / Корткеросский р-ны [по схеме из: Романов, 1979. С. 6]; ⁷Республика Коми: Троицко-Печорский р-н; ⁸Ханты-Мансийский АО: Березовский р-н; ⁹Томская обл.: Верхнекетский р-н; ¹⁰Красноярский кр.: Енисейский р-н; ¹¹Красноярский кр.: Туруханский, Илимпейский р-ны, адм. р-н г. Дудинка.

чертах оценить направленность такого воздействия. С этой целью нами изучены частотные распределения веса глухаря из некоторых точек видового ареала. При этом основное внимание концентрировалось на характере и величинах асимметрии этих распределений, поскольку именно они представляются наиболее информативными при изучении микроэволюционных процессов с помощью морфологических исследований внешних признаков животных [Рожков, Проняев, 1994].

Материалы и методики

При систематизации литературных данных использованы следующие процедуры и ограничения.

Если для одной и той же территории имелись показатели из разных источников, по ним рассчитывались средние значения. Ниже под термином «популяционные оценки (или показатели) веса» следует понимать как осредненные значения из нескольких выборок,

содержащихся в разных источниках, но характеризующих примерно одну и ту же территорию, так и средние значения из единичных выборок по отдельным источникам. Последних оценок оказалось явно больше.

Для межпопуляционных сравнений приняты данные о среднем весе только взрослых птиц (старше 12 мес.). Нами исключены все крайние оценки веса, сообщаемые авторами первоисточников, но не принятые ими к обработке.

Средние показатели веса для некоторых регионов Норвегии, Швеции, Респ. Коми, а также для одной из работ по Туруханскому району Красноярского края (табл. 1) рассчитаны по опубликованным сериям измерений веса или по интервальным оценкам из таких серий: среднее = (min. + max.) / 2.

При наличии нескольких оценок веса примерно для одной и той же территории использованы средние из этих оценок: средние арифметические – если осредняемые показатели характеризовали разные отрезки времени (Карелия, север Коми), или средние взвешенные – если оценки представляли разные участки за один и тот же временной интервал (Туруханский р-н [Марунин, 1977]), или интервал не был указан (некоторые регионы Швеции). При расчетах средних взвешенных величин в качестве «веса» использованы данные о количестве изученных особей.

Для севера Енисейской равнины (бассейн р. Сым, см. табл. 1) привлечены данные о весе птиц из разных возрастных групп [Савченко, 2005]: при расчете средней взвешенной оценки в качестве «веса» использовано количество особей из каждой возрастной группы (2+, 3+, 4+); молодые особи (возраст 1+) из выборок исключены.

Различия между средними месячными оценками веса взрослых самок, судя по материалам из Туруханского района [Петункин, 1978], могут превышать 25 %; для Финляндии и запада Архангельской области эти различия гораздо скромнее: 3–12 % [Koskimies, 1958; Борщевский, 1990]. Аналогичные различия для взрослых самцов, судя по этим же трем источникам, достигают всего 1–3 %. В этой связи сезонные вариации веса во внимание не принимались.

В осенне-зимний период суточная вариация веса глухаря, связанная с наполнением и опустошением желудочно-кишечного тракта, оценивается в 5–10 % [Koskimies, 1958]. Пренебрежение такой ошибкой позволило нам привлечь к анализу данные от живых птиц, отловленных для индивидуального мечения в Респ. Коми [Романов, 1979], в Томской области [Теле-

пнев, 1988] и на Беломорском полуострове (см. ниже).

Наши собственные данные характеризуют три региона: участки, прилегающие с юга и запада к Лапландскому заповеднику (сборы 1980–1991 гг.), Беломорский полуостров (1990–2006 гг.), а также Обско-Тазовское междуречье (1983–2000 гг.). Широкая известность первой точки, например [Семенов-Тянь-Шанский, 1960], не требует ее подробной характеристики. Напомним лишь, что прямое расстояние от центра заповедника до границы равнинных лесотундровых и тундровых сообществ составляет ~120–150 км. Горные тундры на возвышенностях заповедника начинаются с высот ~300–400 метров, кратчайший путь к ним по склонам сопок от подножий не превышает одного километра.

Беломорский полуостров (его центр: 65°16'N, 42°08'E) почти целиком занят болотно-лесными ландшафтами, за исключением северо-восточной части, где развиты тундровые сообщества; зона лесотундры почти не выражена. Леса юго-востока полуострова (Пинежский заповедник) географически относятся к северо-таежному, однако богатство почв придает им облик средней тайги [Пучнина, 2000]. Тем не менее небольшие изолированные участки южных (кустарниковых) тундр в лесной части полуострова встречаются уже в верховьях р. Мегра и даже р. Лака, т. е. на широтах 65°25'–40'N.

Обско-Тазовское междуречье включает в себя длинную узкую полосу от правого берега р. Оби до среднего течения р. Бол. Хадырьяха; координаты крайних точек: 63°31'–66°05'N, 65°58'–79°11'E. Растительность ее наиболее южной точки (р. Куноват) представлена мозаикой северотаежных лесов и верховых болот. На севере (реки Собтыеган, Лев. Хетта, Сев. Тьдзотта) массивы крайней северной тайги по водоразделам замещаются участками лесотундры и даже фрагментами южных тундр. Более подробные описания беломорской и западно-сибирской территорий, охваченных нашими выборками, представлены ранее [Борщевский, Сивков, 2009, 2010; Борщевский, Куприянов, 2010а, б].

Все три региона характеризуются сходными условиями: они расположены в подзоне северной тайги неподалеку от лесотундровых и/или тундровых формаций.

Взвешивание глухарей проводилось в течение нескольких ближайших часов после их добычи (все три региона) или сразу после отлова живых птиц (~1/4 изученных особей с Беломорского п-ова) с точностью до ~50 г. Их общее количество 316 экз.: 188 самцов и 128 самок

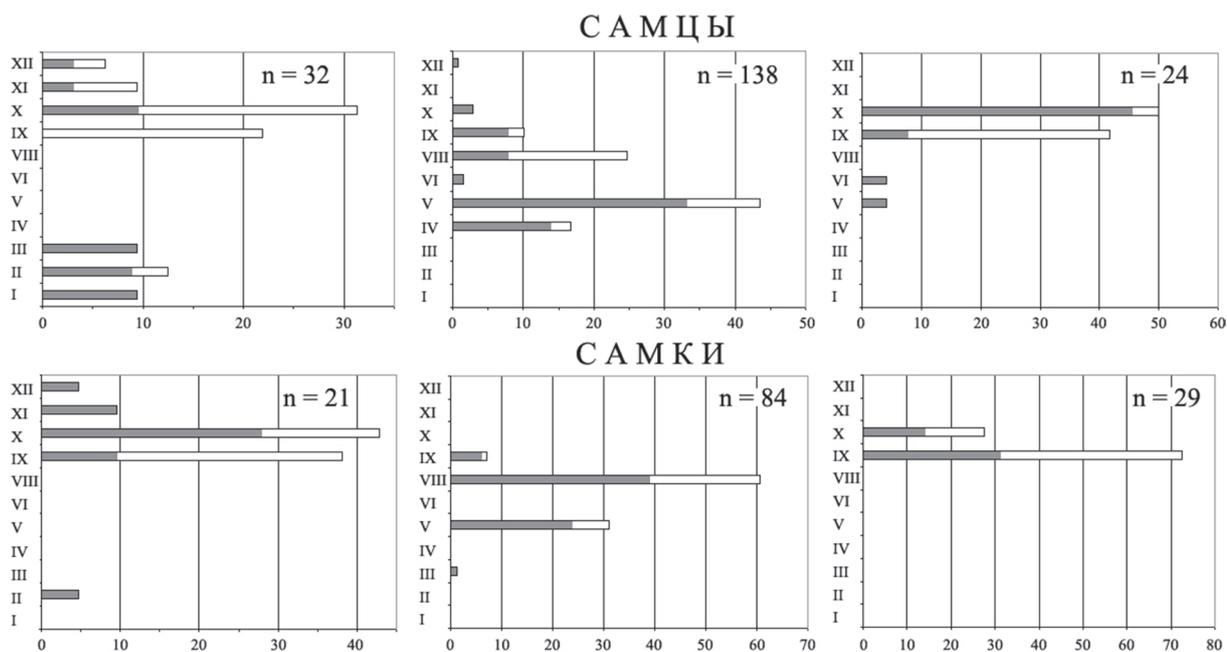


Рис. 1. Распределение количества глухарей (%), добытых в разные месяцы. Слева направо: Лапландский заповедник, Беломорский полуостров, Обско-Тазовское междуречье. Темная заливка – взрослые птицы (старше 12 мес.), без заливки – молодые

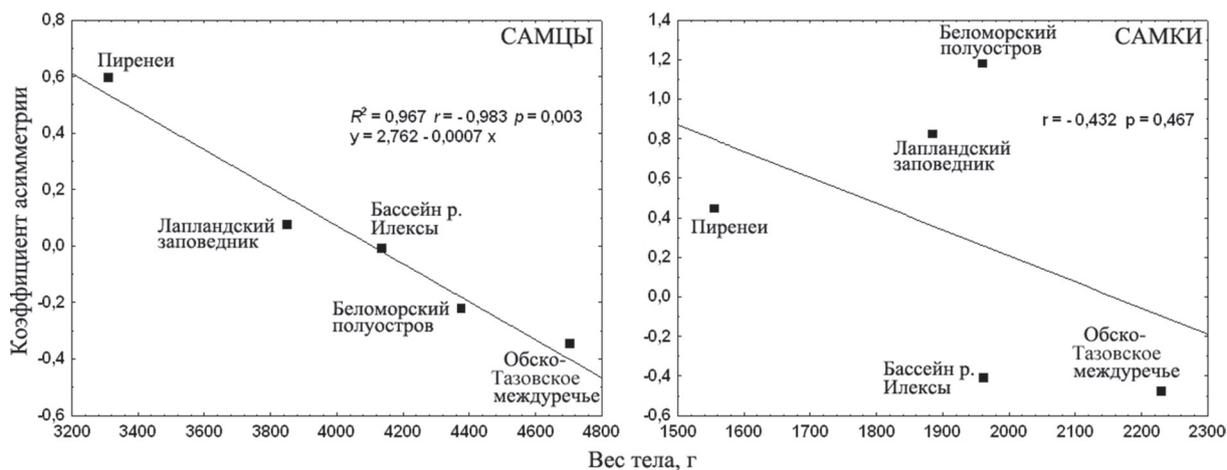


Рис. 2. Соотношения показателей среднего веса тела и их коэффициентов асимметрии для некоторых точек видового ареала глухаря

(рис. 1). Ниже показатели средних оценок веса сопровождаются значениями стандартных ошибок ($\pm SE$), значения коэффициентов вариации характеризуются общепринятой аббревиатурой: *Сv*. Для сравнения рядов эмпирических оценок веса птиц использован *t*-критерий Стьюдента, если частотные распределения достоверно не отличались от нормального, в обратной ситуации – *Z*-критерий Манна–Уитни.

Для сравнения частотных распределений веса взрослых птиц из разных мест видового ареала привлечены данные еще из двух точек: 1) запад Архангельской области (бассейн р. Илексы: 101 самец и 68 самок), за

1981–1991 гг., этот материал почти полностью представлен ранее [Борщевский, 1990]; 2) центр и восток французских Пиренеев (97 самцов и 13 самок), за 1982–2014 гг., данные для нашего анализа любезно предоставил Е. Мёнопи.

Все птицы добыты в соответствии с охотничьим законодательством или по специальным разрешениям. Их возраст определялся по оперению [Helminen, 1963], позже большинство этих оценок уточнялось по краниологическим признакам [Мёнопи, Nova, 1988; Борщевский, 1990; Мёнопи, 1991; Борщевский, Куприянов, 2010б; Борщевский, Сивков, 2010].

Таблица 2. Вес (г) глухарей (предположительно подвиды *T. u. lönnbergi* и *T. u. odsoletus*) в некоторых регионах Северной Евразии

Возраст	Самцы				Самки			
	n	Среднее ± SE	Пределы	Cv, %	n	Среднее ± SE	Пределы	Cv, %
Лапландский заповедник								
Взрослые	14	3851 ± 47	3500–4160	4,6	12	1885 ± 37	1740–2100	6,8
Молодые	18	2401 ± 136	1400–3220	24,1	9	1518 ± 29	1400–1700	5,6
Всего	32	3035 ± 151	1400–4160	28,4	21	1728 ± 47	1400–2100	12,5
Беломорский полуостров								
Взрослые	96	4375 ± 28	3500–5150	6,3	56	1959 ± 24	1670–2600	9,2
Молодые	43	2551 ± 125	1260–3800	32,2	24	1617 ± 45	1300–2135	13,6
Всего	115	4211 ± 44	2200–5150	11,1	62	1955 ± 23	1670–2600	9,1
Обско-Тазовское междуречье								
Взрослые	9	4702 ± 101	4270–5000	6,4	12	2230 ± 39	1950–2400	6,0
Молодые	8	3428 ± 39	3270–3600	3,2	15	1943 ± 42	1650–2230	8,3
Всего	17	4102 ± 168	3270–5000	16,9	27	2070 ± 40	1650–2400	10,0

Примечание. Взрослые – старше 12 мес.; молодые – все особи младше года, включая птиц из августовских выводков; всего – все особи, добытые после достижения возраста самостоятельной жизни (т. е. после 1 сентября).

Таблица 3. Достоверность различий веса взрослых глухарей из трех северных регионов Евразии

Регион	Самцы			Самки	
	t	Z	p	Z	p
Лапландский з-к / Беломорский п-ов	-6,903	-	< 0,001	-1,515	0,130
Лапландский з-к / Обско-Таз. междур.	-	-3,822	< 0,001	-3,887	< 0,001
Беломорский п-ов / Обско-Таз. междур.	-	2,567	0,010	-4,187	< 0,001

Примечание. t – оценки критерия Стьюдента, Z – критерия Манна–Уитни.

Для проверки правила Бергмана в отношении оценок веса глухаря необходимо привлечение данных о температуре воздуха. К сожалению, эти данные труднодоступны. К тому же расположение метеостанций на крупных по площади (обычно сотни м²) открытых пространствах должно существенно и слабопредсказуемым образом смещать оценки температур относительно тех реалий, в которых живут глухари. По этим соображениям для выявления географических трендов изменения веса птиц (литературные + наши оценки) привлечены данные о широте и долготе местности, взятые из литературы или «считанные» с изображений программы Google Earth. Как отмечалось выше, температурный режим Северной Евразии жестко связан как с широтой, так и с долготой местности (см. Введение). Эти две переменные для принятых к работе выборок веса оказались ортогональными ($r = 0,030$; $p = 0,897$ по самцам и $r = 0,002$; $p = 0,994$ по самкам). Кроме того, частотное распределение популяционных оценок веса самцов достоверно не отличалось от нормального: $p = 0,328$; для самок отмечено достоверное, но небольшое различие: $p = 0,047$ (в обоих тестах использован критерий Shapiro–Wilk). Все эти факты позволили для изучения географической изменчивости веса применить множественный линейный регрессионный анализ напрямую, не прибегая к поправкам

лямбда, т. е. без сомнительных (в данном случае) процедур корректировки осей и выравнивания распределений веса. Из-за небольшого количества объясняющих переменных (только широта и долгота) использован стандартный анализ без пошаговых процедур. Для уточнения силы воздействия этих факторов в ряде случаев мы воспользовались простыми линейными регрессиями.

Результаты

Лапландия – Беломорский полуостров – север Западной Сибири

Наши оценки для взрослых особей из Лапландского заповедника (табл. 2) оказались лишь слегка ниже приводившихся ранее (3,93 кг для самцов и 1,89 кг для самок [Семенов-Тянь-Шанский, 1960]). Но эта небольшая разница исчезает при округлении до десятых долей килограмма.

Результаты наших измерений позволяют считать, что вес всех птиц после начала их самостоятельной жизни (с 1 сентября) постепенно увеличивается от Лапландии к северу Западной Сибири (см. табл. 2), хотя для самцов данное утверждение представляется неочевидным. Однако указанный тренд четко прослеживается по результатам сравнения только взрослых особей. Их вес постепенно нарастает

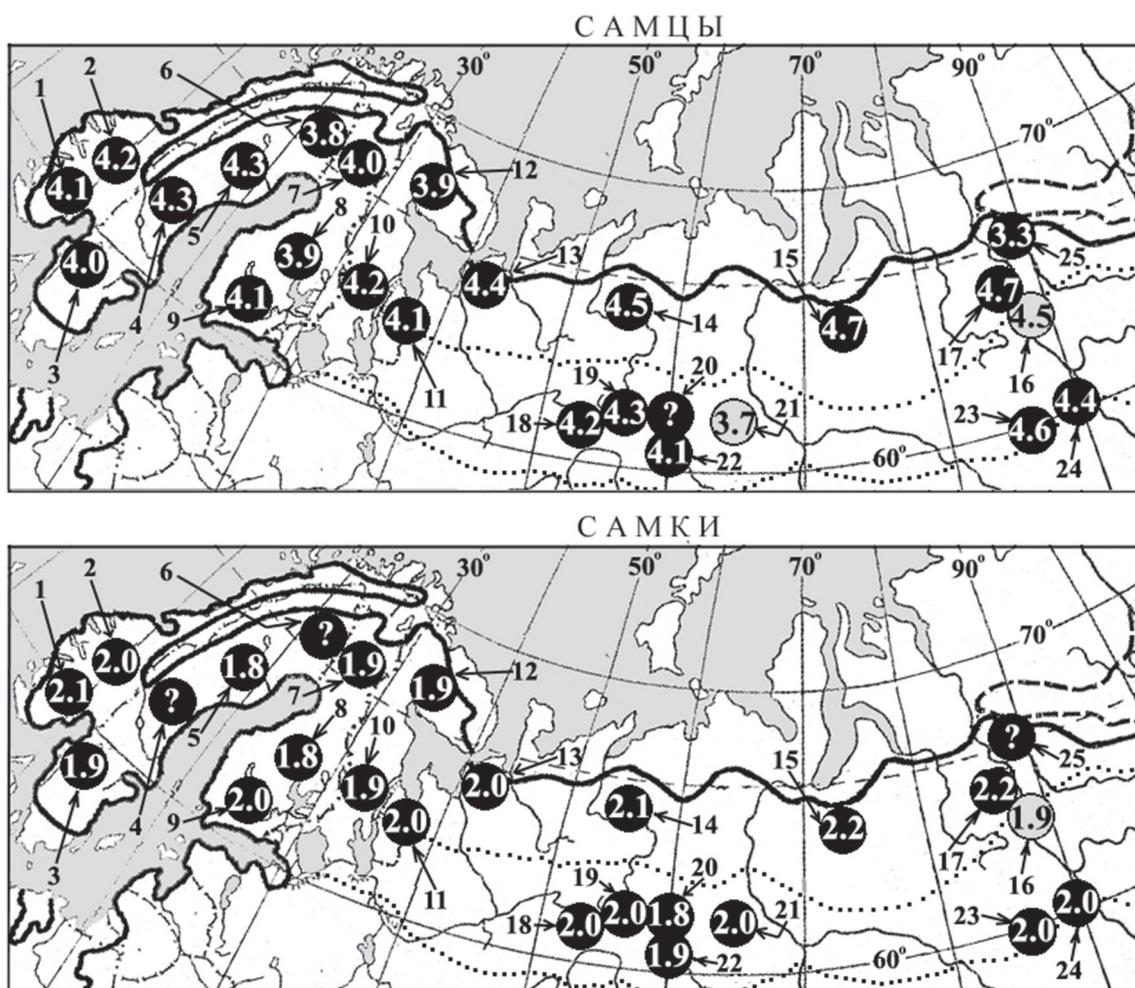


Рис. 3. Примерное расположение мест сбора материала и оценки веса (черные круги с белыми цифрами, кг) взрослых глухарей в Северной Евразии; серые круги с черными цифрами – в выборки, возможно, включены молодые особи. Знак «?» показывает отсутствие оценок. Цифры у основания стрелок – порядковые номера литературных источников (см. табл. 1). Сплошная черная линия – ареал обыкновенного, прерывистая – каменного глухаря (*Tetrao parvirostris*) [по: Потапов, 1985]. Точечный пунктир – примерные южные границы северной и средней тайги

с запада на восток и у самцов (3,9–4,4–4,7 кг), и у самок (1,9–2,0–2,2 кг). Для взрослых самцов все межрегиональные различия значимы (табл. 3). По самкам достоверных различий между Лапландским заповедником и Беломорским полуостровом не прослежено, однако они выявлены в двух остальных парных сравнениях.

Сопоставление на корреляционных графиках средних (популяционных) оценок веса с их коэффициентами асимметрии (рис. 2) демонстрирует достоверную обратную связь этих показателей для самцов. При увеличении их веса сверх 4,1 кг (когда асимметрия примерно равна нулю) нарастает отрицательная (правосторонняя) асимметрия: в группировках реже встречаются мелкие (относительно популяционной средней) особи и чаще крупные, в частности на Беломорском полуострове и Обско-Тазовском водоразделе. При снижении веса

ниже 4,1 кг нарастает положительная (левосторонняя) асимметрия: крупные экземпляры (относительно средней) начинают встречаться все реже и реже, но чаще регистрируются мелкие: Лапландский заповедник, Пиренеи. Похоже, что на западе, в условиях более теплого и влажного климата естественный отбор элиминирует преимущественно крупных самцов, на востоке (более холодный и сухой климат) он работает на подавление в основном мелких особей. Для самок связь между этими параметрами не прослеживается.

Север ареала в целом

Привлечение наших оценок к анализу географической изменчивости массы тела взрослых птиц дополняет общую картину (рис. 3). Она показывает, что при исключении всех сомнительных случаев (точки 16 и 21 для самцов,

16 для самок) в пределах Северной Евразии вес взрослых самцов (3,8–4,7 кг, $Cv = 6,0\%$, $n = 21$) варьирует почти так же, как вес самок (1,8–2,2 кг, $Cv = 5,8\%$, $n = 20$). Этот результат противоречит представлениям, полученным по изучению выборок с менее обширных пространств [Koskimies, 1958; Данилов, 1965; и др.]. Весьма вероятно, что отмеченные нашими предшественниками половые расхождения в варьировании веса тела определяются бóльшим размахом вариации веса самцов по сравнению с самками, т. е. большей «свободой» самцов в демонстрации отмеченного варьирования. Похоже, что эта свобода исчезает (или минимизируется) при переходе от внутрипопуляционного на межпопуляционный уровень. Так, размах межпопуляционной вариации веса самцов примерно вдвое больше размаха вариации у самок (по данным рис. 3: 0,9 против 0,4 кг). Аналогичное расхождение для внутрипопуляционной вариации может превышать шестикратную величину (1,45 против 0,22 кг [см. Данилов, 1965]).

Следует напомнить, что оценка веса самцов для лена Вестерботтен (точка 5 на рис. 3) получена всего по двум особям, а точка 4 дана без привязки к местности, и ее включение в общую схему следует рассматривать лишь как демонстрацию варьирования самих величин, но не их размещения в пределах Швеции. Нет полной уверенности и в корректном расположении обеих точек на норвежской территории. Точки 16 и 17 характеризуют примерно одну и ту же территорию (Туруханский р-н) почти за один и тот же период времени: 1971–1975 гг. [Марунин, 1977] и 1971–1978 гг. [Петункин, 1978]. Но если второй из этих авторов уточняет, что в его работе характеризуется вес взрослых птиц, то в работе первого такое уточнение отсутствует. Не исключено, что на оценки Марунина [1977] могло повлиять привлечение к расчетам молодых птиц; кроме того, его выборки несопоставимо меньше по величине (см. табл. 1), и ими можно было бы пренебречь. Однако от этого удерживают следующие соображения. В начале прошлого века в нижнем течении р. Курейки (которое частично расположено на северо-востоке именно Туруханского района: точка 25 на рис. 3) были обнаружены и добыты глухари со специфическими внешними признаками, включая размерные: средний вес взрослых самцов составлял всего 3,29 кг [Бутурлин, 1927]. Сообщений о встречах этих птиц, отнесенных к подвиду *T. u. kureikensis*, больше не поступало. Весьма вероятно, что особи этой группировки (или подвида) к настоящему времени полностью вымерли. Не исключено, однако,

что потомки этих особей все же могли попасть в выборку из Туруханского района и снизить оценку среднего веса всей туруханской популяции, например, в работе Марунина [1977] (точка 16).

Для изучения связей между популяционными показателями веса и их географическим положением к расчетам приняты только те оценки, которые не вызывали сомнений: для самцов $n = 21$ (без точки 4, т. к. ее географическое положение неизвестно, а также 16, 20 и 21 на рис. 3), для самок $n = 20$ (без точек 4–6, 16 и 25).

Множественная регрессия показала независимое изменение веса самцов от географических координат: $R^2_{adj.} = 0,033$; $F = 1,341$; $df = 2,18$; $p = 0,287$. Однако при исключении из расчетов всех популяций, в которых вес самцов был меньше 4,0 кг (точки 6, 8, 12, 25 на рис. 3), совместное влияние широты и долготы на вес самцов оказалось достоверным: $R^2_{adj.} = 0,637$; $F = 15,009$; $df = 2,14$; $p = 0,0003$. Простые линейные регрессии показали значимое влияние географической долготы ($R^2 = 0,569$; $r = 0,754$, $p = 0,0005$), влияние широты оказалось недостоверным ($r = 0,380$; $p = 0,132$). Следовательно, при рассмотрении всех популяций Северной Евразии, для которых известен средний вес самцов ($n = 21$), этот вес не зависит ни от географической широты, ни от долготы. Однако пространственное варьирование веса самцов из популяций, представленных крупными особями ($\geq 4,0$ кг; $n = 17$), на 64 % зависит от их географического положения. При этом основной детерминантой, безусловно, является долгота (чем восточнее, тем крупнее птицы); прямое воздействие фактора «широта» (чем севернее, тем больше вес), по всей видимости, гораздо слабее и может быть недостоверным.

Изучение всех популяций с известным весом взрослых самок ($n = 20$) с помощью множественной регрессии показывает на отсутствие зависимости их веса от географического положения: $R^2_{adj.} = -0,065$; $F = 1,665$; $df = 2,17$; $p = 0,219$. Исключение из анализа популяций с мелкими самками (вес которых $< 2,0$ кг), т. е. точек 3–8, 10, 12, 16, 20 и 23 (см. рис. 3), также не показало достоверной связи: $R^2_{adj.} = 0,212$; $F = 2,618$; $df = 2,10$; $p = 0,121$. Однако после этого исключения с помощью простой регрессии обнаруживается достоверная прямая зависимость веса от широты: $r = 0,572$; $p = 0,041$, хотя и невысокая ($R^2 = 0,327$); достоверной связи с долготой не прослеживается. Таким образом, пространственная изменчивость веса самок во всех изученных группировках в целом не зависит от их географического

положения. Но вес глухарок в популяциях, представленных в основном крупными особями ($\geq 2,0$ кг), показывает достоверную, хотя и не сильную связь с широтой: вес увеличивается по мере продвижения с юга на север.

Обсуждение результатов

Из всех причин, которые могли повлиять на корректность сравнения популяционных оценок в нашей работе, наиболее вероятными представляются воздействия: 1) сезонной вариации веса и 2) пространственно-временной неоднородности сборов, способной сместить выборки в пользу обследования птиц отдельных возрастных групп (см. Введение). Оценить влияние первого фактора практически невозможно, т. к. почти все оценки веса, принятые нами к анализу, опубликованы без указания на распределение изученных особей по месяцам или сезонам. Влияние второго фактора сложно оценить даже для наших собственных выборок. В частности, основной материал для Беломорского полуострова получен с территорий, освоенных рубками леса, на которых велась охота и где преобладали особи в возрасте 12–35 месяцев [Борщевский, Сивков, 2010]. Не исключено, что при более равномерном охвате нашими сборами этой территории средние оценки веса и самцов, и самок могли бы оказаться несколько выше и тем самым слегка изменить общий тренд. То есть нарастание веса по градиенту запад – восток может быть не постепенным, а скачкообразным, с резким увеличением уже на северо-восточном берегу Белого моря, и почти не меняться далее к востоку.

Кроме того, не совсем ясно, что стоит за расхождением оценок из соседних регионов (например, для самцов точки 23 и 24 на рис. 3) или за равенством показателей из удаленных (например, точки 1 и 11). И то, и другое может отражать как реальную ситуацию (корректно оценить достоверность различий без частых распределений невозможно), так и некие искажения выборочных исследований. В этой связи любопытны результаты сопоставления веса шести взрослых самцов из Финской Лапландии (заповедник Вярийё: сев. Салле и Савукоски, Т. Nietajärvi, лич. сообщ.) с нашим материалом из Лапландского заповедника (точка 12 на рис. 3). Различий ни по средним ($p = 0,708$), ни по дисперсии ($p = 0,301$) не прослежено: птицы взяты из одной генеральной совокупности. Хотя выборки из обеих точек очень маленькие ($n = 6$ против 14, см. табл. 1), результаты их сравнения все же позволяют предположить, что широтное варьирование веса глухаря

в Северной Фенноскандии (см. рис. 3) – по-видимому, не более чем артефакт, и вся Лапландия (Русская, Финская, Шведская и, возможно, Норвежская) или ее большая часть заселена особями со сходным весом. Тем не менее общая картина представляется вполне определенной: в Северной Евразии явно преобладают популяции с крупными птицами. Группировки мелких особей отмечены лишь в Фенноскандии, в основном на ее севере, а также в бассейне р. Курейки; не исключено и присутствие большого количества мелких особей среди птиц из среднего Зауралья (точка 21 на рис. 3).

Просматривается и общий тренд географической изменчивости веса глухаря. Хотя масса тела самок меняется независимо от долготы и слабо связана с широтой, однако для самцов из популяций с крупными особями явно прослеживается достоверное увеличение веса по мере движения на восток, что соответствует правилу Бергмана (запад → восток = тепло → холод ~ малый → большой вес). Напомним, однако, о нарастании аридности климата, которое в Евразии идет параллельно снижению температур воздуха и которое, по-видимому, благоприятно для глухаря (см. Введение). В этой связи выявленный тренд географической изменчивости веса самцов возможно рассматривать и как проявление правила оптимума: максимальное развитие достигается в наиболее благоприятных условиях (запад → восток = субоптимум → оптимум ~ малый → большой вес).

В доступной литературе по тетеревиным птицам мы не нашли сообщений о половых различиях в реакции птиц на столь масштабные изменения географических условий среды. Причины таких расхождений могут быть разнообразными. Например, существенные морфофизиологические различия особей разного пола, разница в миграционной активности самцов и самок [Cramp, Simmons, 1980; Телепнев, 1988] или по продолжительности их жизни [Борщевский, 1993; Борщевский, Куприянов, 2010б]. Возможны и претензии к качеству выборок: их небольшие величины, недостаточная точность взвешивания самок и др. К сожалению, аргументированно обсуждать эти предположения невозможно из-за отсутствия материала.

Напомним, что мелкие размеры самцов глухаря из некоторых регионов, по всей видимости, отражают специфику их таксономического статуса (см. Введение). В изученном нами регионе наиболее яркие отличия по весу тела демонстрировали особи из Фенноскандии и из бассейна р. Курейки. Их исключение из анализа географической изменчивости веса

существенно снижает влияние «таксономической компоненты» этой изменчивости. Именно снижает (но не снимает его полностью), т. к. группировки из Норвегии, Швеции и Восточной Фенноскандии (точки 10, 11 на рис. 3), а также популяции с Урала (точки 18–22) к анализу нами все же приняты, хотя таксономический статус как минимум некоторых из этих группировок не идентичен тем, что населяют большую часть пространства от Сев. Двины до Енисея [см. Потапов, 1985]. Тем не менее, несколько упрощая ситуацию, можно констатировать, что удаление из расчетов самых низких оценок веса самцов существенно снижает воздействие фактора «таксономия», оставляя для анализа в основном географический фактор изменчивости.

Следовательно, если вес хотя бы самцов варьирует в соответствии с правилом Бергмана, то в теплой части ареала, т. е. в западном секторе, должны получать селективное преимущество и накапливаться мелкие самцы, в холодной части (восток) – крупные. Того же требует и правило оптимума: если неблагоприятные (гумидные) условия господствуют на западе, а благоприятные (аридные) на востоке, то именно на востоке должно встречаться больше максимально развитых, крупных особей и меньше на западе. Эмпирические показатели асимметрии не противоречат этим закономерностям (см. рис. 2): более крупные (по сравнению с популяционной средней) самцы чаще выживают на востоке, что дает отрицательную асимметрию, а мелкие (опять-таки относительно популяционной средней) – на западе, для которого характерна положительная асимметрия.

Соответствие географической изменчивости веса самцов глухаря и правилу Бергмана, и правилу оптимума позволяет выделить из всей совокупности условий среды именно климатический фактор (термика, влажность) в качестве основной детерминанты веса (точнее, соответствие/несоответствие этому фактору возможностей терморегуляции отдельных особей). Реальные ситуации, однако, могут быть самыми разнообразными, т. к. на любой признак живых существ воздействует множество векторов естественного отбора, в том числе и с противоположной направленностью [Шмальгаузен, 1983; Рожков, Проняев, 1994; Северцов, 2008]. В частности, крупные размеры самцов глухаря могут быть весьма полезными для них, например, повышая конкурентоспособность в период размножения [Moss, 1980], а также позволяя выживать на сравнительно грубых кормах [Sedinger, 1997]. Однако

другая группа векторов отбора может работать в противоположном направлении. Например, хищничество: элиминация слишком крупных особей, не способных (при видовых рамках строения и функционирования организма) снизить собственную уязвимость за счет увеличения скоростей на взлете, маневренности или скрытности при использовании пространства и т. д. В этой связи следует напомнить о склонности пиренейских группировок к использованию весьма открытых биотопов: в этом регионе глухарь занимает не только свою экологическую нишу, но и нишу тетерева [Ménoni et al., 2005]. По-видимому, результирующая всех этих (и других) векторов отбора в Пиренеях все же направлена на преимущественную элиминацию крупных особей (см. рис. 2).

Как бы то ни было, но достоверная связь между географической долготой и весом самцов глухаря исчезает при включении в анализ популяций с мелкими особями, а для самок связи между долготой и весом вообще не отмечено. По-видимому, таксономический статус конкретных группировок, т. е. их генетика, является наиболее мощным фактором, определяющим географическую изменчивость веса глухаря. Похоже, что на этом фоне в обширном регионе даже с относительно однородной таксономической структурой населения недавние и современные экологические условия сформировали заметные географические тренды по весу тела лишь для самцов, т. е. для особей, демонстрирующих наибольший размах вариации данного признака.

Представления об экологических причинах мелких размеров глухаря из Лапландского заповедника (см. Введение) уже подвергались критике [Данилов, 1965]. Наши результаты также не поддерживают этих представлений. Если короткое северное лето в Лапландии является главной причиной мелких размеров глухаря, то по мере движения к востоку на тех же широтах (Лапландия – Беломорский п-ов – север Западной Сибири) его вес должен снижаться. Этого требует феномен нарастания продолжительности зимнего периода по градиенту запад – восток [Алисов, Полтараус, 1974]. Однако результаты данной работы показывают противоположные тенденции: вес птиц либо не зависит от долготы (самки), либо нарастает к востоку (самцы из популяций с крупными особями). Поэтому наиболее вероятной причиной мелких размеров глухаря из Лапландского заповедника является их таксономический статус, т. е. наследственность. В этой связи напомним, что вес тела глухаря Кольского полуострова обычно характеризуется оценками

только из одной точки – из Лапландского заповедника. Нам представляется весьма вероятным, что этот полуостров заселяют не только мелкие глухари, но и особи более крупной морфы. Очевидно, однако, что этот вопрос нуждается в специальном исследовании.

Авторы выражают искреннюю признательность А. В. Артемьеву и В. А. Остапенко за конструктивную критику первых вариантов рукописи, а также В. Leclercq и В. Г. Телепневу за помощь в библиографических исследованиях. Отдельные благодарности Е. Ménoni, представившему для анализа крупный массив неопубликованных данных, и Т. Hietajärvi за вес шести птиц из Финской Лапландии.

Литература

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: МГУ, 1974. 299 с.
- Анненков В. Г. Тетеревиные птицы Карелии (биология, динамика популяций, перспективы использования): дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 200 с.
- Борщевский В. Г. Сезонные особенности структуры населения глухаря (на примере Архангельского Заонежья): дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 223 с.
- Борщевский В. Г. Популяционная биология глухаря. Принципы структурной организации. М.: ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1993. 268 с.
- Борщевский В. Г., Куприянов А. Г. Осенне-зимнее питание глухаря *Tetrao urogallus* на севере Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2010а. Т. 19, экспресс-вып. 557. С. 478–486.
- Борщевский В. Г., Куприянов А. Г. Возрастной состав населения глухаря (*Tetrao urogallus*, Tetraonidae, Galliformes) на севере Западной Сибири // Зоологический журнал. 2010б. Т. 89, № 5. С. 609–619.
- Борщевский В. Г., Сивков А. В. Зависит ли величина кладки глухаря (*Tetrao urogallus*) от весенней плотности населения? // Вестник охотоведения. 2009. Т. 6, № 2. С. 119–131.
- Борщевский В. Г., Сивков А. В. Возрастной состав населения глухаря (*Tetrao urogallus*) на севере Архангельской области // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7, № 1. С. 82–97.
- Бутурлин С. А. Курейский светлоклювый глухарь *Tetrao urogallus kureikensis* // Uragus. 1927. Кн. 3. № 2. С. 1–2.
- Воронин Р. Н., Бешкарев А. Б. Род *Tetrao*, глухари // Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. СПб.: Наука, 1995. Т. 1, ч. 1. С. 146–156.
- Данилов Н. Н. Географическая изменчивость глухаря // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 440–445.
- Ивантер Э. В. Глухарь и белая куропатка в Карелии // Орнитология. 1974. Вып. 2. С. 206–226.
- Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: АН СССР, 1952. 441 с.
- 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 глухаря // Труды Баргузинского государственного заповедника. М., 1961. Вып. 3. С. 127–153.
- Марунин В. Г. Основные черты экологии глухаря в Туруханском районе // Экология и использование охотничьих животных Красноярского края. Красноярск, 1977. С. 20–23.
- Насимович А. А. Изменение веса птиц семейства Tetraonidae в разных географических районах // Сборник трудов Государственного Зоологического музея (при МГУ). 1936. Т. 3. С. 197–198.
- Петункин Н. И. Экология, распространение и хозяйственное значение глухаря (*Tetrao urogallus* L.) Енисейского Севера: дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 197 с.
- Потапов Р. А. Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. Ч. 2. 638 с.
- Пучнина Л. В. Флора сосудистых растений // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразие и георазнообразие в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 66–71.
- Рожков Ю. И., Проняев А. В. Микроэволюционный процесс. М.: ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1994. 364 с.
- Романов А. Н. Обыкновенный глухарь. М.: Наука, 1979. 143 с.
- Романов А. Н. Глухарь. М.: Агропромиздат, 1988. 192 с.
- Савченко И. А. Ресурсы тетеревиных птиц (Tetraonidae) Енисейской равнины и прилегающих территорий: современное состояние и лимитирующие факторы: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2005. 196 с.
- Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК. Авторская Академия, 2008. 176 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландского государственного заповедника. М., 1960. Вып. 5. 318 с.
- Тарунин М. П. Птицы реки Малой Сосьвы // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 124–138.
- Телепнев В. Г. Экологические особенности глухаря в равнинной тайге Западной Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 168 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Borchtshevski V., Moss R. Age structure of capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis // *Ornis Fennica*. 2014. Vol. 91. P. 14–28.
- Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le grand coq de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L. / Ed. F. Dubusc. Boulogne. 1980. Vol. 1. P. 1–656.
- Cramp S., Simmons K. E. L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of

the western Palearctic: Hawks to Bustards. Oxford, London, New York. 1980. Vol. 2. 695 p.

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 // *Papers on Game Research*. 1963. Vol. 23. P. 3–124.

Kohl Š., Štollmann A. Über die taxonomischen Stellung des Karpatischen Auerhuhnes (*Tetrao urogallus* L.) // *Řízení stanice Stejarul. Pîngărați*. 1971. Bd. 4. S. 465–493.

Koskimies J. Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and blackgame (*Lyrurus tetrix*) in Finland // *Ornis Fennica*. 1958. Vol. 35, no. 1. P. 1–18.

Lindén H. Metson ja teeren muna- ja pesyekoon vaihtelusta // *Suomen Riista*. 1983. Vol. 30. P. 44–50.

Lindén H. Annual pattern in the ecological energetics of the capercaillie *Tetrao urogallus* in captivity // *Finish Game Research*. 1984. Vol. 42. P. 19–27.

Lindén H. Characteristics of tetraonid cycles in Finland // *Finnish Game Research*. 1989. Vol. 46. P. 34–42.

Lindén H., Milonoff M., Wikman M. Sexual differences in growth strategies of capercaillie, *Tetrao urogallus* // *Finish Game Research*. 1984. Vol. 42. P. 29–35.

Ménoni E. Écologie et dynamique des populations du grand tétras dans les Pyrénées, avec des références

spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules – quelques applications à sa conservation. Thèse. Université Paul Sabatier de Toulouse. 1991.

Ménoni E., Apollinaire J., Crampe M. The Pyrenean capercaillie is occupying also the ecological niche of the black grouse // 10th Internat. Grouse Symp. Luchon. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. 2005. 42 p.

Ménoni E., Novoa C. Apport de l'analyse des tableaux de chasse dans la connaissance des populations de grand tétras (*Tetrao urogallus* L.) // *Gibier Faune Sauvage*. 1988. Vol. 5. P. 255–272.

Moss R. Why are capercaillie cocks so big? // *British Birds*. 1980. Vol. 73. P. 440–447.

Sedinger J. S. Adaptation to and consequences of an herbivorous diet in grouse and waterfowl // *Condor*. 1997. Vol. 99. P. 314–326.

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

Zwicker F. C. Winter food habits of capercaillie in north-east Scotland // *British Birds*. 1966. Vol. 59. P. 325–336.

Поступила в редакцию 21.08.2015

References

Alisov B. P., Poltarau B. V. Klimatologija [Climatology]. Moscow: MGU, 1974. 299 p.

Annenkov V. G. Teterevine pticy Karelii (biologija, dinamika populacij, perspektivy ispol'zovanija) [Grouse of Karelia (biology, population dynamics, prospects of use)]: PhD Diss. (Biol.). Petrozavodsk, 1995. 200 p.

Borchtchevski V. G. Sezonnnye osobennosti struktury naselenija gluharja (na primere Arhangel'skogo Zaonezh'ja) [Seasonal features of the population structure of capercaillie (case study of the Arkhangelsk Zaonezhje)]: PhD Diss. (Biol.). Moscow, 1990. 223 p.

Borchtchevski V. G. Populjacionnaja biologija gluharja. Principy strukturoj organizacii [Population biology of capercaillie. Principles of the structural organisation]. Moscow: CNIL ohotnich'ego hozjajstva i zapovednikov, 1993. 268 p.

Borchtchevski V. G., Kuprijanov A. G. Osennezimnee pitanie gluharja Tetrao urogallus na severe Zapadnoj Sibiri [Autumn-winter diet of capercaillie *Tetrao urogallus* in the north of Western Siberia]. *Russkij ornitologičeskij žurnal [Russian Journal of Ornithology]*. 2010a. Vol. 19, iss. 557. P. 478–486.

Borchtchevski V. G., Kuprijanov A. G. Vozrastnoj sostav naselenija gluharja (*Tetrao urogallus*, Tetraonidae, Galliformes) na severe Zapadnoj Sibiri [The age composition of the capercaillie (*Tetrao urogallus*, Tetraonidae, Galliformes) population in the north of Western Siberia]. *Zoologičeskij žurnal [Zoological Journal]*. 2010b. Vol. 89, no. 5. P. 609–619.

Borchtchevski V. G., Sivkov A. V. Zavisit li veličina kladki gluharja (*Tetrao urogallus*) ot vesennej plotnosti naselenija? [Does the capercaillie (*Tetrao urogallus*) clutch size is density dependent?]. *Vestnik*

ohotovedenija [Herald of Game Management]. 2009. Vol. 6, no. 2. P. 119–131.

Borchtchevski V. G., Sivkov A. V. Vozrastnoj sostav naselenija gluharja (*Tetrao urogallus*) na severe Arhangel'skoj oblasti [The age structure of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) population in the north of the Arkhangelsk region]. *Vestnik ohotovedenija [Herald of Game Management]*. 2010. Vol. 7, no. 1. P. 82–97.

Buturlin S. A. Kurejskij svetlokljuvyj gluhar' *Tetrao urogallus kureikensis* [The bright-beak capercaillie *Tetrao urogallus kureikensis* of the Kureika river]. *Uragus*. 1927. B. 3, no. 2. P. 1–2.

Voronin R. N., Beshkarev A. B. Rod Tetrao, gluhari [Genus Tetrao, grouse]. Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Pticy [Fauna of the European North-East of Russia. Birds]. St. Petersburg: Nauka, 1995. Vol. 1, part 1. P. 146–156.

Danilov N. N. 1965. Geograficheskaia izmenčivost' gluharja [Geographical variability of capercaillie]. *Ornitologija [Ornithology]*. 1965. Iss. 7. P. 440–445.

Ivanter Je. V. Gluhar' i belaja kuropatka v Karelii [Capercaillie and willow ptarmigan in Karelia]. *Ornitologija [Ornithology]*. 1974. Iss. 2. P. 206–226.

Kirikov S. V. Pticy i mlekopitajushhie v uslovijah landshaftov južnoj okonečnosti Urala [Birds and mammals in landscapes of the southern extremity of the Urals]. Moscow: AN SSSR, 1952. 441 p.

Kirpichev S. P. Ob izmenčivosti veličiny i složenija gluharej [On variability in body size and shape of capercaillies]. *Ornitologija [Ornithology]*. 1960. Iss. 3. P. 38–47.

Kirpichev S. P. Materialy po vozrastnoj izmenčivosti složenija, veličiny i operenija gluharja [Data on age

variability of shape, size and plumage of capercaillie]. *Trudy Barguzinskogo gosudarstvennogo zapovednika [Proceedings of the Barguzinsky State Nature Reserve]*. Moscow, 1961. Iss. 3. P. 127–153.

Marunin V. G. Osnovnye cherty jekologii gluharja v Turuhanskom rajone [Main features of the capercaillie ecology in the Turukhansk district]. *Jekologija i ispol'zovanie ohotnich'ih zhivotnyh Krasnojarskogo kraja [Ecology and use of game animals of the Krasnoyarsk region]*. Krasnojarsk, 1977. P. 20–23.

Nasimovich A. A. Izmenenie vesa ptic semejstva Tetraonidae v raznyh geograficheskikh rajonah [Changes in body weight of birds of the family Tetraonidae in different geographical areas]. *Sbornik trudov Gosudarstvennogo Zoologicheskogo muzeja (pri MGU)*. 1936. Vol. 3. P. 197–198.

Petunkin N. I. Jekologija, rasprostranenie i hozhajstvennoe znachenie gluharja (*Tetrao urogallus* L.) Enisejskogo severa [Ecology, distribution and economic importance of capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) in the North Yenisei area]: PhD Diss. (Biol.). Moscow, 1978. 197 p.

Potapov R. A. Otrjad kuroobraznye (Galliformes). Ch. 2. Semejstvo teterevinye (Tetraonidae) [Order Galliformes. Part 2. Family Tetraonidae]. Leningrad: Nauka, 1985. 638 p.

Puchnina L. V. Flora sosudistyh rastenij [Flora of vascular plants]. Struktura i dinamika prirodnyh komponentov Pinezhskogo zapovednika (severnaja tajga ETR, Arhangel'skaja oblast')]. *Bioraznoobrazie i georaznoobrazie v karstovyh oblastjakh*. Arhangel'sk, 2000. P. 66–71.

Rozhkov Ju. I., Pronjaev A. V. Mikroevoljucionnyj process [Microevolutionary process]. Moscow: CNIL ohotnich'ego hozhajstva i zapovednikov, 1994. 364 p.

Romanov A. N. Obyknovennyj gluhar' [The common capercaillie]. Moscow: Nauka, 1979. 143 p.

Romanov A. N. Gluhar' [Capercaillie]. Moscow: Agropromizdat, 1988. 192 p.

Savchenko I. A. Resursy teterevinyh ptic (Tetraonidae) Enisejskoj ravniny i prilozhashhih territorij: sovremennoe sostojanie i limitirujushhie factory [Resources of grouse (Tetraonidae) in the Yenisei plain and adjacent areas: current status and limiting factors]: PhD Diss. (Biol.). Krasnojarsk, 2005. 196 p.

Severcov A. S. Jevoljucionnyj stazis i mikroevoljucija [The evolutionary stasis and microevolution]. Moscow: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK. Avtorskaja Akademija, 2008. 176 p.

Semenov-Tjan-Shanskij O. I. Jekologija teterevinyh ptic [Ecology of grouse]. *Tr. Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika [Proc. Lapland State Nature Biosphere Reserve]*. Moscow, 1960. Iss. 5. 318 p.

Tarunin M. P. Pticy reki Maloj Sos'vy [Birds of the Little Sosva River]. *Ezhegodnik Tjumenskogo oblastnogo kraevedcheskogo muzeja [Yearbook of Tyumen Regional Museum of Local Lore]*. Tjumen', 1959. Iss. 1. P. 124–138.

Telepnev V. G. Jekologicheskie osobennosti gluharja v ravninnoj tajge Zapadnoj Sibiri [Ecological features of grouse in the flatlands of West Siberia]: PhD Diss. (Biol.). Novosibirsk, 1988. 168 p.

Shmal'gauzen I. I. Puti i zakonomernosti jevoljucionnogo processa. Izbrannye trudy [Ways and

regularities of the evolutionary process. Selected Works]. Moscow: Nauka, 1983. 360 p.

Borchtchevski V., Moss R. Age structure of capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis. *Ornis Fennica*. 2014. Vol. 91. P. 14–28.

Couturie M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le grand coq de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L. Ed. F. Dubusc. Boulogne. 1980. Vol. 1. P. 1–656.

Cramp S., Simmons K. E. L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic: Hawks to Bustards. Oxford, London, New York, 1980. Vol. 2. 695 p.

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. *Papers on Game Research*. 1963. Vol. 23. P. 3–124.

Kohl Ş., Štollmann A. Über die taxonomischen Stellung des Karpatischen Auerhuhnes (*Tetrao urogallus* L.). *Řízení stanice Stejarul. Pîngărați*. 1971. Bd. 4. P. 465–493.

Koskemies J. Seasonal, geographical and yearly trends in the weight of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and blackgame (*Lyrurus tetrix*) in Finland. *Ornis Fennica*. 1958. Vol. 35, no. 1. P. 1–18.

Lindén H. Metson ja teeren muna- ja pesyekoon vaihtelusta. *Suomen Riista*. 1983. Vol. 30. P. 44–50.

Lindén H. Annual pattern in the ecological energetics of the capercaillie *Tetrao urogallus* in captivity. *Finish Game Research*. 1984. Vol. 42. P. 19–27.

Lindén H. Characteristics of tetraonid cycles in Finland. *Finnish Game Research*. 1989. Vol. 46. P. 34–42.

Lindén H., Milonoff M., Wikman M. Sexual differences in growth strategies of capercaillie, *Tetrao urogallus*. *Finish Game Research*. 1984. Vol. 42. P. 29–35.

Ménoni E. Ecologie et dynamique des populations du grand tétras dans les Pyrénées, avec des références spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules – quelques applications à sa conservations. Thèse. Université Paul Sabatier de Toulouse. 1991.

Ménoni E., Apollinaire J., Crampe M. The Pyrenean capercaillie is occupying also the ecological niche of the black grouse. 10th Internat. Grouse Symp. Luchon. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. 2005. 42 p.

Ménoni E., Novoa C. Apport de l'analyse des tableaux de chasse dans la connaissance des populations de grand tétras (*Tetrao urogallus* L.). *Gibier Faune Sauvage*. 1988. Vol. 5. P. 255–272.

Moss R. Why are capercaillie cocks so big. *British Birds*. 1980. Vol. 73. P. 440–447.

Sedinger J. S. Adaptation to and consequences of an herbivorous diet in grouse and waterfowl. *Condor*. 1997. Vol. 99. P. 314–326.

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

Zwicker F. C. Winter food habits of capercaillie in north-east Scotland. *British Birds*. 1966. Vol. 59. P. 325–336.

Received August 21, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Борщевский Владимир Георгиевич

доцент, к. б. н.
Государственная академия ветеринарной медицины
и биотехнологии им. К. И. Скрябина
ул. Академика Скрябина, 23, Москва, Россия, 109472
эл. почта: megra@mail.ru
тел.: (495) 3777093

Гилязов Алекс Сабирович

старший научный сотрудник
Лapplandский государственный природный биосферный
заповедник
Зеленый пер., 8, Мончегорск, Мончегорский городской
округ, Мурманская область, Россия, 184506
эл. почта: Alex@laplandzap.ru
тел.: +79211798285

CONTRIBUTORS:

Borchtchevski, Vladimir

State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology –
MVA by K. I. Skryabin
23 Acad. Skryabin St., 109472 Moscow, Russia
e-mail: megra@mail.ru
tel.: (495) 3777093

Gilyazov, Alex

Lapland State Biosphere Reserve
8 Zelyonyi per., 184506 Monchegorsk, Murmansk Region,
Russia
e-mail: Alex@laplandzap.ru
tel.: +79211798285