

УДК 598.261.6, 591.134.5

## ВЕС ТЕЛА ГЛУХАРЯ *TETRAO UROGALLUS*: ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА ЗАПАДЕ АРЕАЛА

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

<sup>1</sup> Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. Скрябина, Россия

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, НИИ и Музей антропологии им. Д. Н. Анучина, Россия

Пространственная вариация веса тела взрослых глухарей (*Tetrao urogallus*) изучена по литературным источникам в основном из Западной Европы. Данные о весе более 4300 самцов и более 1000 самок сгруппированы соответственно в 45 и 29 средних популяционных оценок. Изложены принципы отбраковки, корректировки и группировки данных. Высокие значения веса самцов ( $\geq 4,2$  кг) находились в полосе от Восточной Франции до Западной Белоруссии и Северной Украины, т. е. в ареале *T. u. major*. К северу и югу от этой полосы их вес снижался до минимальных значений: Финская и Шведская Лапландия – 3,7–3,8 кг, Кантабрия и Пиренеи – 3,3–3,4 кг. Такое размещение поддерживает мнение о несоответствии вариации веса западноевропейского глухаря правилу Бергмана. Однако вес самцов из южных популяций (Кантабрия, Пиренеи, Южные и Восточные Карпаты, Родопы) нарастает с запада на восток в соответствии с этим правилом, подтверждая мнение о его справедливости в отношении монофилетических таксонов. Вес самок в общих чертах повторяет вариацию веса самцов, хотя надежность оценок по этой группе существенно ниже, в том числе из-за малых выборок. В среднем для всего региона вес самок составляет ~ 47,5 % веса самцов, что согласуется с сообщавшимися ранее оценками. Обсуждаются возможные причины искажения средних популяционных значений веса.

Ключевые слова: генетическая линия (клада); межпопуляционная изменчивость; правило Бергмана; подвид; средние популяционные оценки.

### V. G. Borchtchevski, I. A. Khomyakova. THE CAPERCAILLIE (*TETRAO UROGALLUS*) BODY WEIGHT: SPATIAL VARIABILITY IN THE WEST OF THE RANGE

We studied spatial variation of the body weight in adult capercaillie (*Tetrao urogallus*) using materials compiled from the literature, mostly for Western Europe. The data on > 4,300 males and > 1,000 females were grouped, respectively, into 45 and 29 mean population estimates; the principles of rejection, correction and grouping of initial data are presented. High values of male weight ( $\geq 4.2$  kg) were located within the strip of land running from eastern France to western Belarus and northern Ukraine, which covered the range of *T. u. major*. To the north and south of this strip, their weight showed a clinal decrease with minimal values in the north (Swedish and Finnish Lapland: 3.7–3.8 kg) and southwest (Cantabria, Pyrenees: 3.3–3.4 kg). Such a disposition supports the opinion about a discrepancy between prediction by Bergman's rule and observed variation

in the weight of West European capercaillie. However, weight in southern populations (Cantabria, Pyrenees, Eastern and Southern Carpathians, Rhodopes) increases from west to east in accordance with this rule, confirming the opinion on its correctness for monophyletic taxa. In general, the weight of females follows the variation pattern of males, although the reliability of estimates for females is substantially lower, mainly due to smaller samples. For the entire region on average, the weight of females reaches ~ 47.5 % of the weight of males, which is consistent with previously reported estimates. Possible causes for distortions of mean population weight values are discussed.

**Key words:** genetic lineage (clade); interpopulation variability; Bergmann' rule; subspecies; mean population estimates.

## Введение

Вес тела животных является адаптивным признаком [Шмидт-Ниельсен, 1987], использование которого предпочтительно в оценке именно общего облика, т. к. снижение веса может сопровождаться увеличением линейных размеров [Blackburn et al., 1999]. Для птиц вес рассматривается как один из объективных таксономических критериев, который более чувствителен в отношении интегральной размерности тела, чем линейные показатели [Amadon, 1943; см. уточнения Piersma, Davidson, 1991]. Хотя для оценки внутривидовых различий общих размеров тела птиц указывалось на предпочтительное привлечение линейных показателей [Clark, 1979], позднейшими исследованиями выявлено, что при использовании какого-то одного параметра вес отражает различия все же адекватнее, чем большинство линейных признаков [Rising, Somers, 1989]. К тому же у многих видов вес связан с линейными показателями, например, с длиной крыла или плюсны [James, 1970; Clark, 1979; Rising, Somers, 1989; Freeman, Jackson, 1990; см. также Ashton, 2002]. Соотношение паратипической и генетической изменчивости веса птиц обычно остается неизвестным [Gebhardt-Henrich, Richner, 1998], поэтому все вышесказанное позволяет с определенной осторожностью рассматривать внутривидовые вариации веса птиц как межпопуляционную изменчивость общего размера тела, формирующуюся под влиянием всего комплекса наследственных, онтогенетических и экологических факторов.

Глухарь (*Tetrao urogallus*) – неперелетный фитофаг с ярко выраженным половым диморфизмом по размерам тела: самцы примерно вдвое тяжелее самок [Hagen, 1942; Koskimies, 1958; Семенов-Тянь-Шанский, 1960]. Он заселяет разнообразные лесные ландшафты от низменных равнин до верхних ярусов гор [Couturier, Couturier, 1980] и относится к семейству тетеревиных (Tetraonidae), которое не представляет исключения из многих общих

закономерностей, в том числе и по адаптивности веса к среде [Watson, Moss, 2008], а также по связи веса с линейными признаками – для глухаря, например, с длиной крыла [Данилов, 1965].

Уже первые попытки географического анализа веса глухаря показали несоответствие его изменчивости правилу Бергмана: от равнин центральной части Западной Европы его вес не увеличивался, а снижался к северу или по мере нарастания высоты местности [Zedlitz, 1924, 1933; Sokołowski, 1938]. Предполагалось, что на севере или в условиях высокогорий птенцам не хватает времени на полноценное развитие: зима прерывает их рост, и последующее онтогенетическое увеличение веса не компенсирует недоразвитость первого года жизни [E. Lönnberg, цит. по: Hagen, 1942]. Появление надежных данных из южных точек европейского ареала [Castroviejo, 1975; Колев, Ботев, 1980; Couturier, Couturier, 1980] не добавило определенности к этим представлениям. Небольшой вес глухаря из Кантабрии, Пиренеев и Родоп мог отражать как закономерности правила Бергмана, так и короткий летний период в верхних ярусах горных массивов, населенных изученными птицами. Поэтому в качестве одного из объяснений географической вариации веса глухаря указан мезологический фактор [Couturier, Couturier, 1980], проявление которого сегодня больше известно как правило оптимума.

Наиболее полный обзор материалов по весу глухаря в Западной Европе выполнен, по-видимому, французскими специалистами [Couturier, Couturier, 1980]. К сожалению, представленные ими популяционные оценки неоднородны: значения веса единичных птиц, полные или сгруппированные вариационные ряды, средние величины, интервальные показатели, иногда только их минимальные или максимальные значения и т. п. Такая подача материала затрудняет его восприятие, требуя определенной доработки, приведения показателей к некоему однообразию, способному обеспечить их легкую пространственную сопоставимость.

Цель данной работы – систематизировать накопленные к настоящему времени данные по весу тела западных подвидов глухаря, приведя их к состоянию, удобному для визуального анализа и последующего изучения причин пространственного варьирования средних популяционных значений веса. Ниже термин «популяция» используется как синоним понятия «региональное население» или «территориальная группировка».

Не имея возможности проанализировать все первоисточники, использованные нашими предшественниками, мы изучили лишь некоторые из них, что в ряде случаев позволило внести небольшие поправки в конечные оценки (см. ниже). Информационный массив наших предшественников [Couturier, Couturier, 1980] дополнен материалами, появившимися после 1980 г., а также неопубликованными данными, любезно предоставленными коллегами в наше распоряжение.

## Материалы и методы

### Обсуждаемая территория

Указанные в литературе места сбора данных сгруппированы в популяционные арены, примерное расположение их центров помечено на схеме кружками (рис. 1). В отдельных случаях разные публикации характеризовали близкие и даже перекрывающиеся популяционные арены, и мы рассматривали их как единые территории. Например, все указания на Ливонию, Курляндию, Лифляндию, Эстонию, Балтийское побережье и т. п. объединены в регион, охватывающий все три современных прибалтийских государства (ниже именуется Прибалтикой, точка 33 на рис. 1). При указаниях на различные, хотя и перекрывающиеся, пространства, например регионы Южной Норвегии (точки 2 и 3), мы рассматривали их как разные популяции. К Шведской Лапландии ниже отнесена только часть лена Норрботтен, лежащая к северу от полярного круга.

К настоящему времени в населении западных подвидов глухаря выделено большое число гаплотипов, которые объединены в две генетические линии [Duriez et al., 2007; Rodríguez-Muñoz et al., 2007; Duriez, Ménoni, 2008]:

- южная линия охватывает все районы современного обитания вида в Испании, а также французские Пиренеи, часть Карпат и горы Болгарии (рис. 1); ниже по тексту эта популяционная группа именуется южанами;
- бореальная линия (далее – северяне) объединяет все остальные европейские популяции.

Хотя позднейшие исследования показали полное отсутствие южан в выборках из Словении [Vajc et al., 2011] и явное преобладание северяне в выборках из Карпат [Klinga et al., 2015], эти работы вызывают ряд сомнений. К тому же для Карпат указывается весьма мобильная трансформация генетической структуры популяции (измеряемая временем появления зон новейшей активности человека) за счет изменений в переносе генов [Klina, Paule, 2015]. По этим соображениям к группе южных популяций отнесена вся Словения, а также Украинские и все Румынские Карпаты (рис. 1), где сбор материала по весу глухаря проводился в середине 20 века. Такая стратификация региона весьма условна и отражает наш взгляд на Карпаты и структуры Динарской тектонической системы с участками, примыкающими к этим двум районам, как на территории со смешанным составом населения, где возможно (или было возможным в недавнем прошлом) совместное обитание носителей как бореальных, так и южных гаплотипов. Ниже по тексту оба региона со смешанным населением называются Карпатской и Динарской переходными зонами.

Генетика не позволяет четко разграничить население глухаря Западной и Восточной Европы, и для этих целей использована традиционная внутривидовая таксономия. В данной работе к Западной Европе отнесены пространства, охваченные ареалами только семи подвидов глухаря, размещение которых (с небольшими изменениями) взято из: [Potapov, Sale, 2013]. Мы объединили их в три таксономические группы.

Группа I – три фенноскандийских подвида: *T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi* и *T. u. karelikus*. Они населяют Норвегию, Швецию, Финляндию, Кольский полуостров, а также, вероятно, почти всю Карелию [Ивантер, 1974] и крайний запад Архангельской области [Борщевский, 1990]. К фенноскандийской группе в данной работе отнесена и шотландская популяция [см. del Hooy et al., 1994], т. к. ее реинтродукция проведена птицами из Норвегии и/или Швеции [Stevenson, 2007].

Группа II – единственный подвид *T. u. major*, занимающий центральные пространства Западной Европы. В качестве предела его распространения приняты восточные границы Эстонии и Латвии, т. к. соседние территории заняты группировками относительно мелких особей из Ленинградской и Псковской обл. России [Остен-Сакен, 1922; Родионов, 1963; Potapov, Sale, 2013], относящихся, по-видимому, уже к подвиду *T. u. pleskei*. В Белоруссии распространение подвида *T. u. major* ограничивается

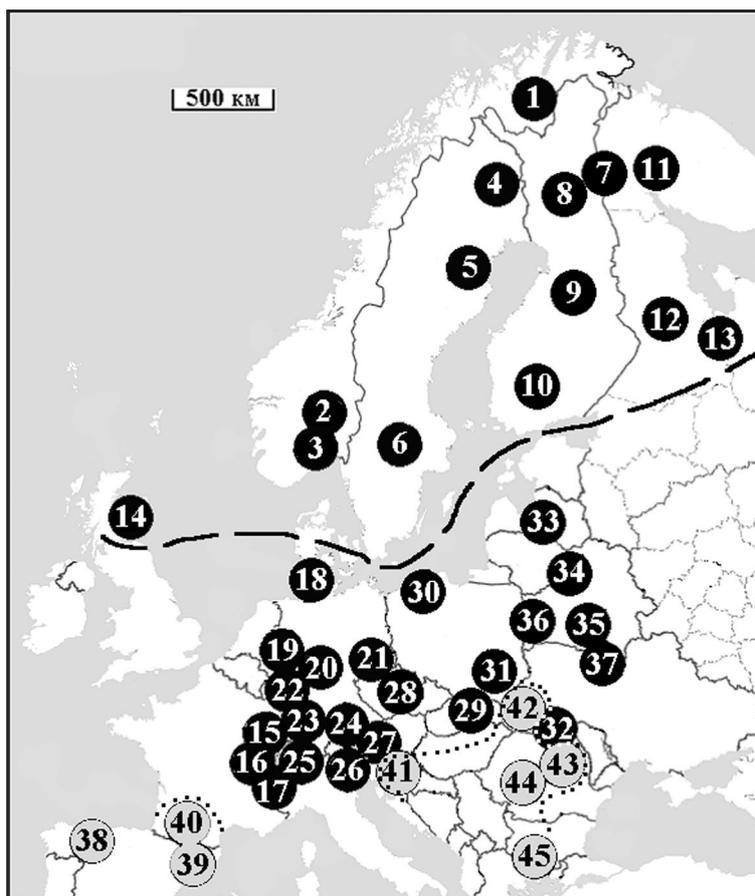


Рис. 1. Примерные места сбора материала по весу тела западных подвидов глухаря. Черные кружки – популяции бореальной генетической линии, серые – группа южных популяций. Принятые в данной работе подвидовые границы: длинный пунктир – между фенноскандийскими подвидами (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*) и *T. u. major*; точечная линия – между *T. u. major* и южными подвидами (*T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*). Цифры в кружках – номера популяций:

**Норвегия:** 1 – Финнмарк, 2 – Бускеруд, Эстфолл, Акерсхус, Оппланд, 3 – Бускеруд, Эстфолл, Эуст-Агдер; **Швеция:** 4 – Лапландия, 5 – Норботтен, Вестерботтен; 6 – центр и юг страны; **Финляндия:** 7 – заповед. Вярриё (Лапландия), 8 – север страны, 9 – центр, 10 – юг; **Россия:** 11 – Лапландский заповед.; 12 – Карелия (вся); 13 – запад Архангельской обл.; 14 – Шотландия (восточ.); **Франция:** 15 – Вогезы; 16 – Юрские горы; 17 – Альпы; **Германия:** 18 – Шлезвиг-Гольштейн; 19 – Сев. Рейн-Вестфалия; 20 – Гессен; 21 – Саксония; 22 – Оденвальд, Шпессарт, Рён; 23 – Баден-Вюртемберг; 24 – Бавария; 25 – Швейцария (только альпийская часть); 26 – Италия (только сев.-вост.); 27 – Австрия (центр); 28 – Чехия (только горные р-ны); 29 – Словакия (Зап. Карпаты) / Польша (Силезские Бескиды); **Польша:** 30 – Померания; 31 – Люблинское, Свентокшистское воеводства; 32 – Украина / Румыния (Буковина); 33 – Прибалтика (Эстония, Латвия, Литва); 34 – Литва / Белоруссия (Вилейский край); **Белоруссия:** 35 – Минская и Гомельская обл.; 36 – Беловежская пушча; 37 – Украина (Полесье); 38 – Испания (Кантабрийские горы); 39 – Испания и Андорра (Пиренеи); 40 – Франция (Пиренеи); 41 – Словения (Блед); 42 – Украина (Карпаты); **Румыния:** 43 – Сев. и Вост. Карпаты; 44 – Южн. Карпаты; 45 – Болгария (Зап. Родопы)

Fig. 1. Approximate location of samplings on the capercaillie body sizes in Western European subspecies. Black circles – populations of boreal genetic line, gray – group of southern populations. The adopted in this paper boundaries between subspecies: dashed line – between the Fennoscandinavian ones (*T. u. urogallus*, *T. u. lonnbergi*, *T. u. karelikus*) and *T. u. major*; dotted line – between *T. u. major* and southern subspecies (*T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*, *T. u. rudolfi*). Figures in circles – index numbers:

**Norway:** 1 – Finnmark, 2 – Buskerud, Ostfold, Akershus, Oppland; 3 – Buskerud, Ostfold, East-Agder; **Sweden:** 4 – Lapland, 5 – Norbotten, Westerbotten; 6 – central and southern part; **Finland:** 7 – Reserve Värriö (Lapland), 8 – northern part, 9 – central, 10 – southern; **Russia:** 11 – Lapland Reserve; 12 – Karelia (whole); 13 – west of Arkhangelsk region; 14 – Scotland (eastern part); **France:** 15 – Vosges, 16 – Jura Mountains, 17 – Alps; **Germany:** 18 – Schleswig-Holstein, 19 – North Rhine-Westphalia, 20 – Hesse, 21 – Saxony, 22 – Odenwald, Spessart, Rien, 23 – Baden-Württemberg, 24 – Bavaria; 25 – Switzerland (Alpine part); 26 – Italy (eastern Alps); 27 – Austria (center); 28 – Czech Republic (only mountain areas); 29 – Slovakia (Eastern Carpathians) / Poland (Silesian Beskydy); **Poland:** 30 – Pomerania; 31 – Lubelskie, Świętokrzyskie regions; 32 – Ukraine / Romania (Bukovina); 33 – Baltic States (Estonia, Latvia, Lithuania); 34 – Lithuania / Belarus (Vileika region); **Belarus:** 35 – Minsk, Gomel regions; 36 – Belovezhskaya Pushcha; 37 – Ukraine: Polessye; 38 – Spain (Cantabrian Mountains); 39 – Spain and Andorra (Pyrenees); 40 – France (Pyrenees); 41 – Slovenia (Bled); 42 – Ukraine (Carpathians); **Romania:** 43 – Northern and Eastern Carpathians, 44 – Southern Carpathians; 45 – Bulgaria (Western Rhodopes)

ее западным сектором, центр страны (также включен в наш анализ) представлен популяциями с переходными признаками к «русским» подвидам, наиболее вероятно, к подвиду *T. u. pleskei* [Павлющик, Черкас, 1999; Гричик, 2005].

Обе эти таксономические группы (4 подвида) формируют в Западной Европе единую линию бореальных гаплотипов (см. выше).

Группа III объединяет все три подвида южной генетической линии. *T. u. cantabricus* распространен на северо-западе Испании, *T. u. aquitanicus* – по испанским и французским склонам Пиренеев, *T. u. rudolfi* – в Карпатах и, по-видимому, в горах Болгарии, хотя подвиговой статус болгарских и карпатских птиц продолжает вызывать вопросы [Колев, Ботев, 1980; Botev et al., 1993; Klinga et al., 2015].

Если территориальное расположение конкретной группировки птиц допускало разные трактовки, а указаний на таксономический статус найти не удавалось, для ее подвиговой идентификации нами использовался критерий веса тела [см. Couturier, Couturier, 1980].

Весь регион охватывает внушительное пространство: расстояние между крайними популяциями глухаря, обсуждаемыми в данной работе, с севера на юг (норвежский Финнмарк – болгарские Родопы) составляет ~ 3170 км, дистанция запад – восток (испанская Кантабрия – запад Архангельской обл. России), измеренная вдоль по параллели 42,5°, оценивается в ~ 3430 км.

#### Средние популяционные оценки веса

При систематизации всего массива данных использованы следующие процедуры. Группы отдельных (единичных) оценок веса птиц с одной и той же территории, которые взяты из одних и тех же или из разных литературных источников, рассматривались как вариационные ряды единых выборок, по которым рассчитаны средние арифметические значения. Оригинальные интервальные оценки пересчитаны в средние:  $(\min. + \max.) / 2$ . Если для какой-то одной территории удавалось найти несколько уже усредненных оценок, по ним рассчитывался единый средний популяционный показатель: среднее взвешенное, если были известны величины всех выборок, или среднее арифметическое, если данные о количестве птиц были недоступны. Ниже под термином «популяционные средние» следует понимать как показатели, рассчитанные по нескольким выборкам из разных источников, так и средние значения единичных выборок, содержащихся в источниках, единственных для той или иной

территории. При отсутствии в первоисточниках специальных уточнений пересчет фунтов в килограммы выполнен по соотношению 1 фунт = 500 г [Zedlitz, 1924; Henrich, 1940]. К анализу не привлекались:

- оценки за 19 век, если их удавалось установить и/или отчленить от материалов за позднейшие времена;
- все отрывочные значения интервальных оценок (максимум без минимума и наоборот);
- обобщающие региональные показатели, если для той же территории найдены иные, более детальные данные, а оценки из обобщающих работ не дополняли региональные и не могли быть привлечены в качестве выборок за другой период по этой же территории;
- данные, географическую локализацию которых в пределах современных государств установить не удалось: для самцов – в основном из Скандинавии, для самок – из разных регионов.

Последнее ограничение продиктовано в основном недоступностью для нас ряда первоисточников (отчеты национальных обществ охотников, некоторые публикации начала XX века и т. д.), которую не смогло компенсировать повышенное внимание к нюансам цитирования в изученных нами публикациях. В то же время именно благодаря доступу к некоторым первоисточникам в настоящей работе удалось исправить допущенные ранее мелкие неточности оценок веса для птиц из Фенноскандии [Борщевский, Гилязов, 2016].

В данной статье использованы значения веса только взрослых особей (старше 12 мес.), которые существенно тяжелее, чем молодые птицы-первогодки [Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Couturier, Couturier, 1980]. Надежно установить возраст глухарей, вес которых обсуждался в конкретных публикациях, иногда не представлялось возможным из-за отсутствия адекватных указаний. Такая ситуация требовала принятия каких-то возрастных критериев веса, их пороговых значений. В качестве такого критерия принято разграничение молодых и взрослых самцов из популяций, позже отнесенных к разным генетическим линиям. Взрослые самцы бореальной линии (группы I и II) весят обычно не меньше 3,5 кг [Couturier, Couturier, 1980]. Однако самцы самого крупного подвида *T. u. major* (из той же линии, группа II) способны уже в конце первого года жизни достигать веса в 4,0, а изредка и 4,2 кг [Гаврин, 1956]. Напротив, нижний предел веса самцов из Северной Норвегии (тоже бореальная линия,

группа I) оценивается всего в 3,0 кг [R. Collett; H. Th. L. Schaanning, цит. по: Hagen, 1942]. Минимальный вес взрослых самцов-южан (группа III) может составлять 2825–2900 г у *T. u. cantabricus* и *T. u. aquitanicus* [Castroviejo, 1975], хотя у *T. u. rudolfi* этот минимум, возможно, выше: 3270 г [Колев, Ботев, 1980]. Похоже, что в большинстве случаев вес взрослых самцов южной линии составляет не меньше 3,2 кг [Couturier, Couturier, 1980]. Таким образом, для удаления из последующего анализа материалов по молодым глухарям в данной работе приняты следующие минимальные пороговые значения веса взрослых особей: все южане – не меньше 3,2 кг; только *T. u. major* – 4,0 кг, только север Фенноскандии – 3,0 кг, все остальные северяне – 3,5 кг. В последующий анализ не включены:

- любые авторские выборки целиком, если в их текстовом сопровождении не нашлось указаний на раздельную обработку данных молодых и взрослых особей, а результаты взвешиваний представляли собой средние оценки с пределами вариации, при этом нижний предел был меньше указанных возрастных порогов;
- единичные оценки веса (ниже пороговых) из конкретных выборок, представленных рядами всех полученных индивидуальных значений, если автор не указывал на использование материалов только по взрослым особям; при наличии такого указания выборка принималась к анализу без изменений.

В соответствии с этим критерием из выборки по Баварии [Krüdener, 1928:  $n = 35$ ], где, по всей видимости, обитает только подвид *T. u. major*, нами удалено 3 экз., весивших < 8 фунтов (< 4,0 кг). Кроме того, нами исключены все самцы с весом < 3,2 кг из следующих авторских выборок по переходным Карпатской и Динарской зонам:

- Польша, Силезия [Czudek, 1931],  $n = 55$  за 1900–1928 гг., удалено 3 экз.;
- Словакия, Восточные Карпаты [A. Štollmann, цит. по: Couturier, Couturier, 1980],  $n = 48$ , удален 1 экз.;
- Румыния, Северные и Восточные Карпаты, Тыгру-Муреш [H. Almășan, цит. по: Couturier, Couturier, 1980],  $n = 68$ , удалено 13 экз.;
- Румыния, Северные и Восточные Карпаты, Калиман-Харгита [Ş. Kohl, цит. по: Couturier, Couturier, 1980],  $n = 47$ , удалено 13 экз.;
- Румыния, Южные Карпаты [Kohl, Štollmann, 1971, расчет по частотному распределению, с. 478, рис. 1а],  $n = 84$ , удалено 20 экз.;
- Австрия [Henrich, 1940],  $n = 250$ , удалено 13 экз. с весом < 3,26 кг.

Исключение сделано лишь для единственной выборки из Словении [Couturier, Couturier, 1980],  $n = 58$ , без корректировки принятой к анализу из-за отсутствия в нашем распоряжении каких бы то ни было иных оценок для всей переходной Динарской области. К тому же нижний предел словенской выборки (3,0 кг) хотя и выходил за принятые пороговые значения для южан (3,2 кг), но был не ниже минимальных оценок, полученных для подвида *T. u. cantabricus* (см. выше).

Вес глухаря меняется не только в возрастном аспекте. Известны межгодовые [E. Lönnberg, цит. по: Hagen, 1942; Koskimies, 1958; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Matuszewski, Morow, 1994], сезонные [Zedlitz, 1924; Wimmer, 1940; Hagen, 1942; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Castroviejo, 1975; Lindén, 1984] и суточные вариации. Последние могут отражать циклическое наполнение кишечного тракта [Krüdener, 1928; Couturier, Couturier, 1980; Borchtchevski, 1994], а также суточные изменения по содержанию влаги и жировых запасов в организме [James, 1970]. К настоящему времени все эти вариации изучены поверхностно. Наиболее существенной из них представляется сезонная изменчивость. Например, превышение весеннего веса самцов осенними показателями для популяций Центральной и Северной Европы оценивается в 300–400 г [Zedlitz, 1924, 1933]. Однако для Северной Финляндии указан противоположный тренд: от октября к апрелю вес самцов увеличивается на > 500 г [Lindén, 1984]. Не исключено, что такие расхождения определяются не только и не столько неполнотой наших представлений, но и реальными различиями в закономерности сезонной вариации веса глухаря [см. Борщевский и др., 2017], и география этих различий неясна даже в общих чертах. Кроме того, изученные нами публикации иногда не содержали указаний на годы и/или сезоны добычи взвешенных птиц, и тем более на время суток. По этим причинам все хронологические изменения веса в данной работе к вниманию не принимались.

Каждую популяцию старались охарактеризовать двумя показателями веса (самцов и самок), которые приводятся с точностью до 0,1 кг. Всего получено 45 средних популяционных оценок для самцов (> 4300 экз.) и 29 для самок (> 1000 экз.) (табл. 1).

Для оценки корректности полученных показателей веса использован метод географического контроля, который применяется для проверки результатов учета охотничьих животных [Назаров, 1986, 1990]. Его суть: географически близкие точки должны находиться в сходных

Таблица 1. Места сборов материала, величина выборок (*n*) и источники, использованные для анализа географической изменчивости веса тела глухаря из западных подвидов

Table 1. Sites of data collections, sample sizes (*n*), and sources used for analysis of geographical variability in body weight among western subspecies of capercaillie

Страна Country	№ <sup>1</sup>	<i>n</i>		Источник Source
		самцы cocks	самки hens	
<b>Группа I (<i>n</i> = 14): фенноскандийские подвиды Group I (<i>n</i> = 14): Fennoscandian subspecies</b>				
Норвегия Norway	1	н. д.	-	Schaanning <sup>H</sup>
	2	15	8	Lund, 1946
	3	32	8	Hagen, 1942
Швеция Sweden	4	> 10	-	(Jägerskiöld; Kolthoff) <sup>H</sup> ; Hagen, 1942; Höglund <sup>J</sup>
	5	> 52	-	Jägerskiöld <sup>CC</sup> ; Olofsson <sup>H</sup>
	6	> 12	-	Zedlitz, 1924; Höglund <sup>J</sup> ; Jägerskiöld <sup>CC</sup>
Финляндия Finland	7	22	3	T. Hietajärvi (за 1978–2005 гг.), личн. сообщ. T. Hietajärvi (for 1978–2005), personal commun.
	8			Olofsson <sup>H</sup> ; Koskimies, 1958
	9	> 857*	729*	Koskimies, 1958
	10			Koskimies, 1958
Россия Russia	11	80	38	Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Борщевский, Гилязов, 2016 Semenov-Tsyan-Shancky, 1960; Borchtchevski, Gilyazov, 2016
	12	46	22	Ивантер, 1974; Анненков, 1995 Ivanter, 1974; Annenkov, 1995
	13	109	88	Борщевский, 1990 Borchtchevski, 1990
Шотландия Scotland	14	27	59	Zwickel, 1966
<b>Группа II (<i>n</i> = 23): подвид <i>T. u. major</i> Group II (<i>n</i> = 23): subspecies <i>T. u. major</i></b>				
Франция France	15	> 294	2	(Kleine; Gradoz; Fayf; Koenig; Conrad; Gridel; Sadoul; Klein; Couturier) <sup>CC</sup>
	16	н. д.	> 40	(Maigne; Paulin; Balivet; Couturier) <sup>CC</sup>
	17	12	3	Couturier, Couturier, 1980
Германия Germany	18	н. д.	-	Zedlitz, 1933
	19	н. д.	-	Krüdener <sup>CC</sup>
	20	30	н. д.	Müller <sup>GI</sup>
	21	н. д.	-	Zedlitz, 1933
	22	н. д.	-	Zedlitz, 1933
	23	н. д.	-	Zedlitz, 1933
	24	> 32	н. д.	Grashey <sup>CC</sup> ; Krüdener, 1928; Zedlitz, 1933
Швейцария Switzerland	25	н. д.	н. д.	(Vaucher; Burg; Fayf; Vernet) <sup>CC</sup>
Италия Italy	26	н. д.	н. д.	(Moltoni; Martolelli; Oddi; Salvini; Couturier) <sup>CC</sup>
Австрия Austria	27	> 278	> 3	Krüdener, 1928; Henrich, 1940; (Wutte; Couturier; Bloch; Boback, Rulf; Krott; Krassnitzer; Zapf) <sup>CC</sup>
Чехия Czech Republic	28	н. д.	н. д.	Zedlitz, 1933; (Dalberg; Komárek) <sup>CC</sup>
Словакия / Польша Slovakia / Poland	29	> 150	1	Czudek, 1931; Sládek, 1964; (Ferianc; Štollmann; Wimmer) <sup>CC</sup>
Польша Poland	30	> 60	-	Zedlitz, 1924; Krüdener, 1928
	31	30	н. д.	Lewicki, 1966; Szymański, Frankiewicz, 1967; Pomarnacki <sup>CC</sup>
Украина / Румыния Ukraine / Romania	32	н. д.	-	Zedlitz, 1924
Прибалтика Baltic States	33	> 1200	н. д.	Krüdener, 1928; (Buchholts; Engelhart; Kügler; Comşia; Schüz) <sup>CC</sup>
Литва / Белоруссия Lithuania / Belarus	34	65	-	Świętorzecki, 1925

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (continued)

Страна Country	№ <sup>1</sup>	n		Источник Source
		самцы cocks	самки hens	
Белоруссия Belarus	35	19	-	Świętorzecki, 1925
	36	33	1	Гаврин, 1956; Павлющик, Черкас, 1999 Gavrin, 1956; Pavlyushchik, Cherkas, 1999
Украина / Ukraine	37	> 5	н. д.	Щербина, 1915; Кістяківський, 1957 Shcherbina, 1915; Kistyakivsky, 1957
<b>Группа III (n = 8): южные подвиды</b> <b>Group III (n = 8): southern subspecies</b>				
Испания Spain	38	> 182	3	Castroviejo, 1975; (Argüelles; "Wild und Hund"; "Der Anblick") <sup>CC</sup>
Испания и Андорра Spain and Andorra	39	9	2	Castroviejo, 1975; (Montané; Couturier) <sup>CC</sup>
Франция France	40	> 230	13	(Verdale; Boyer; Dartigues; Ringeval; Nicolau; Asserquet; Lafréchède; Gay; Bousquet; Candalot; Couturier) <sup>CC</sup> ; E. Ménoni (с 1980-х гг., устн. сообщ./ from the 1980s, personal commun.)
Словения Slovenia	41	58	-	Couturier, Couturier, 1980
Украина Ukraine	42	111	-	Островский, 1974 Ostrovsky, 1974
Румыния Romania	43	> 122	11	(Almășan; Kohl) <sup>CC</sup> ; Fuschlberger <sup>B</sup>
	44	> 70	4	Kohl, Štollmann, 1971; Jacobi <sup>CC</sup> ; Couturier, Couturier, 1980
Болгария Bulgaria	45	29	8	Колев, Ботев, 1980 Kolev, Botev, 1980

*Примечания.* <sup>1</sup>Номер популяции в соответствии с рис. 1. Верхние буквенные индексы после фамилий в источниках: Н – Hagen, 1942; J – Johansen, 1957; Gl – Glutz von Blotzheim et al., 1973; CC – Couturier, Couturier, 1980; B – Botev et al., 1993. Индекс относится ко всем именам, стоящим в скобках. \*Величина выборки указана для всей Финляндии в целом. «н. д.» – нет данных, прочерк – нет замеров.

*Note.* <sup>1</sup>Serial numbers as in Fig. 1. Sources (the upper literal indices after surnames): H – Hagen (1942); J – Johansen (1957); Gl – Glutz von Blotzheim et al. (1973); CC – Couturier, Couturier (1980); B – Botev et al. (1993); indices refer to all surnames located in brackets. \*Sample size is indicated only for all Finland as whole. "н. д." – no data, dashes – no measurements.

условиях среды и показывать сходные оценки зависимых от нее параметров; сильные расхождения соседних оценок признаются корректными лишь при логичной аргументации. Адаптивный характер размеров глухаря (см. Введение) не противоречит такой проверке.

Средние популяционные значения веса обычно рассчитывались не по полным вариационным рядам (во многих случаях они были нам недоступны), а по очень небольшому количеству уже сгруппированных, усредненных показателей: обычно 2–5 шт. для каждой популяции. Поэтому представленные ниже оценки среднего популяционного веса не сопровождаются показателями вариации.

## Результаты

Визуальный анализ значений веса самцов позволяет выделить область максимальных значений ( $\geq 4,5$  кг), которая простирается от юго-востока Итальянских Альп (точка 26 на рис. 2) и Вогезов (15), охватывает Цен-

тральную и Южную Германию (18, 20, 21, 23, 24), Чехию (28), юго-восток Польши (31) и, демонстрируя максимум в Померании (30: 4,9 кг), уходит в Прибалтику (33), Западную Белоруссию (34–36), Буковину (32) и Северную Украину (37). Умеренные значения (4,0–4,4 кг) практически окаймляют предыдущую область показателями Западной Германии (19, 22), Восточной и Юго-Восточной Франции (16, 17), Швейцарии (25) и Словакии (29), а также распространяются на юг, центр и восток Фенноскандии (1, 3, 5, 6, 10, 12, 13). Почти все меньшие оценки ( $\leq 3,9$  кг) ложатся по периферии двух указанных выше областей, достигая минимума на юго-западе (38–40: 3,3–3,4 кг).

Таким образом, похожее на концентрическое расположение оценок веса демонстрирует тенденцию к радиальному, пусть и неравномерному, снижению показателей от некоего центра (или центральной полосы) к периферии. Такое размещение в целом удовлетворяет требованиям географического контроля данных, но противоречит предсказаниям правила Берг-

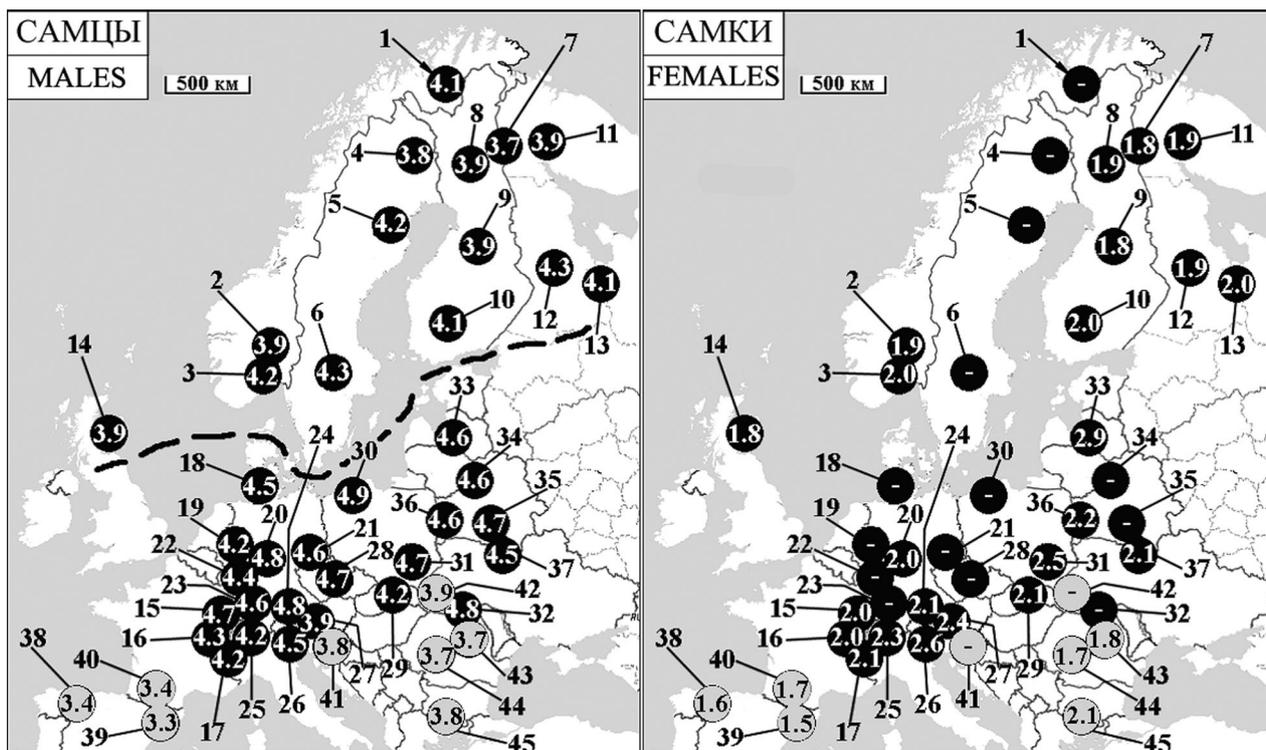


Рис. 2. Средние популяционные оценки веса тела (кг) западных подвидов глухаря. Белые цифры в черных кругах – популяции бореальной генетической линии, черные в серых – южные подвиды. Прочерки в кругах – нет данных. Черные цифры вне кругов – номера популяций (см. рис. 1).

Figure 2. Mean population estimates (kg) of capercaillie body weight in Western European subspecies. White figures inside black circles show the populations of Boreal genetic line, black figures within the gray ones – southern subspecies. Dashes inside the circles – no data, black figures outside circles – serial numbers of populations as in Fig. 1.

мана, больше свидетельствуя в пользу правила оптимума. Целостность этой картины серьезно нарушают три точки. Первая – высокая оценка для Буковины (32), которая вклинивается в ряд низких карпатских показателей (42–44), и две низкие – Австрия (27) и Словения (41), лежащие рядом с высокими альпийскими показателями (24, 26). Не лучшим образом смотрится и высокая оценка из Финнмарка (1: 4,1 кг) среди окружающих ее низких показателей из других районов Шведской, Финской и Русской Лапландии.

Вес самок в самых общих чертах повторяет вариацию веса самцов: максимальные показатели ( $\geq 2,3$  кг) располагаются в Альпах и на юго-востоке Польши (25–27, 31), достигая нереально высокого значения в Прибалтике (33: 2,9 кг!). Большинство остальных районов представлено умеренными оценками (1,8–2,2 кг). Минимальные значения (1,5–1,7 кг) располагаются на юго-западе (38–40) и в Южных Карпатах (44).

Представление веса самцов и самок в координатных осях (рис. 3) позволяет уточнить общий тренд изменчивости половых соотношений и в самом первом приближении оценить

корректность показателей веса самок, поскольку значения именно для этой половой группы представляются наименее надежными из-за ограниченных выборок (табл. 1). Большинство парных значений (самцы/самки), включая некоторые максимальные (точка 31) и все минимальные величины (38–40), представляются вполне пропорциональными и не выходят за 95%-й интервал (рис. 3). Относительно самцов значения веса самок выглядят завышенными по: Швейцарии (точка 25), Италии (26), Австрии (27), Болгарии (45), но особенно существенным завышение представляется для всей (в целом) территории Германии (точка С), Прибалтики (33) и Польши (точка Е). Наиболее вероятно, что для трех последних точек средний вес самок не должен превышать 2,3–2,6 кг. Не исключено также, что вес глухарок может быть занижен, например, в Карелии (12), Французской Юре (16), Украинском Полесье (37) и всей в целом территории Швеции (точка В). Еще более существенное занижение веса самок весьма вероятно по Вогезам (15), Гессену (20) и Баварии (24). Возможно, некоторые оценки по самкам заметно искажены, и для дальнейшего анализа следует использовать откорректированные

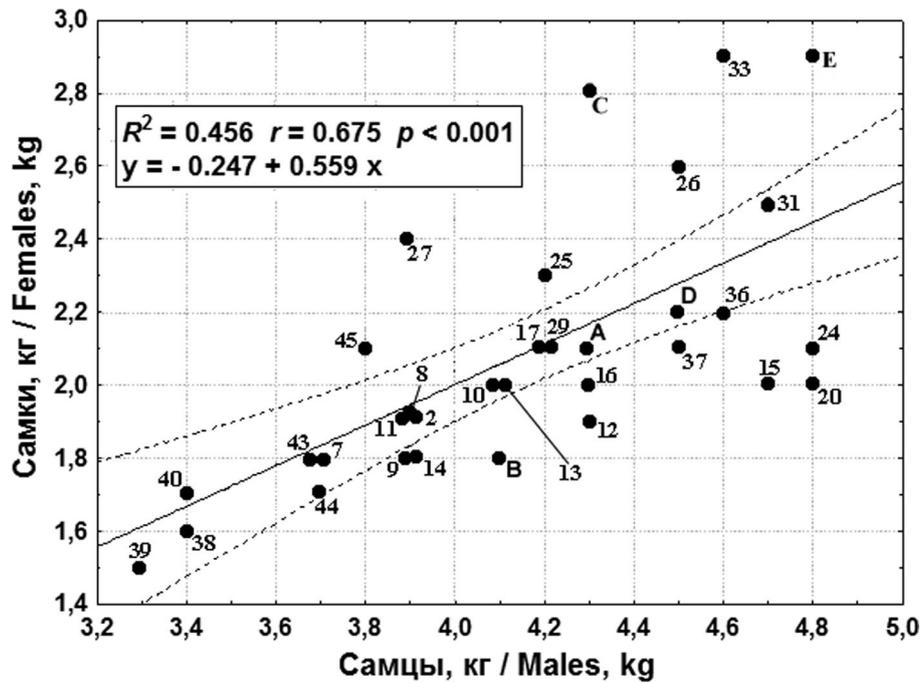


Рис. 3. Связь между весом тела самцов и самок из западных подвидов глухаря ( $n = 34$ ). Пунктирная линия – 95%-й доверительный интервал. Цифры возле точек – номера популяций (см. рис. 1), буквенные символы рядом с точками – дополнительные оценки, привлеченные для характеристики всей территории (в целом): А – Норвегии ([Hagen, 1942]; A. Omstedts<sup>CC</sup>), В – Швеции (Lönnberg; Nicus; Nilson)<sup>CC</sup>, С – Германии ([Boback, 1952; Glutz von Blotzheim et al., 1973]; Grashey<sup>CC</sup>; Knotek<sup>CC</sup>; Krüdener<sup>CC</sup>; Popp<sup>CC</sup>), D – Чехословакии ([Balát et al., 1977]; Hormas<sup>CC</sup>), E – Польши (Krüdener<sup>CC</sup>). Символ <sup>CC</sup> указывает на цитирование по: [Couturier, Couturier, 1980]

Figure 3. Connection between weights of capercaillie males and females in western subspecies ( $n = 34$ ). Dashed line – 95 % confident limits. Figures next to points – serial numbers as in Fig. 1. Literal indices next to points – additional estimates attracted to characterize all country as a whole: A – Norway ([Hagen, 1942]; A. Omstedts<sup>CC</sup>), B – Swedeen (Lönnberg; Nicus; Nilson)<sup>CC</sup>, C – Germany ([Boback, 1952; Glutz von Blotzheim et al., 1973]; Grashey<sup>CC</sup>; Knotek<sup>CC</sup>; Krüdener<sup>CC</sup>; Popp<sup>CC</sup>), D – Czechoslovakia ([Balát et al., 1977]; Hormas<sup>CC</sup>), E – Poland (Krüdener<sup>CC</sup>). Upper literal indices <sup>CC</sup> show the citation after [Couturier, Couturier, 1980]

значения пяти наиболее смещенных показателей веса глухарок: Вогезы – корректная оценка 2,1 кг, Гессен – 2,1, Австрия – 2,1, Бавария – 2,2 и Прибалтика – 2,5 кг.

Для всей Западной Европы в целом вес самок составляет 47,6 % веса самцов (табл. 2), что неплохо соотносится с ранее приводившимися оценками для Фенноскандии: 46,9 % [Hagen, 1942], 48,0 % [Koskimies, 1958; Семенов-Тянь-Шанский, 1960]. Масштабы общерегиональной вариации веса самок, вероятно, несколько выше, чем самцов, скорее всего, из-за различий по величине выборок.

Таким образом, максимальный вес (и самцов, и самок) показывают популяции центральной части ареала (группа II) – от Восточной Франции до Прибалтики, Западной Белоруссии и Северной Украины, – представленные един-

ственным подвидом *T. u. major* (табл. 2). От этой центральной полосы вес снижается и к северу, населенному фенноскандийскими популяциями (группа I), и к югу, занятому южными подвидами (группа III). Средние оценки веса показывают достоверные межгрупповые различия и для самцов, и для самок ( $p = 0,041 - < 0,001$ ).

Очень маленькая выборка удерживает от дифференциации популяций внутри группы III. Тем не менее ее явная пространственная неоднородность (рис. 1 и 2) отражается и на показателях веса. При удалении из расчетов оценки по Словении с проблемным генезисом птиц в выборке остается семь точек. В ее западном секторе нами показано три популяции – кантабрийская (точка 38 на рис. 2) и две пиренейские (39, 40) – со средним весом 3,4 кг. Восточный сектор представлен четырь-

Таблица 2. Групповые статистики веса (кг) западных подвидов глухаря:  $n$  – количество популяционных оценок,  $M$  – среднее,  $SE$  – стандартная ошибка,  $Cv$  (%) – коэффициент вариации

Table 2. Group statistics of weights (kg) in capercaillie of western subspecies:  $n$  – number of population estimates,  $M$  – mean,  $SE$  – standard error,  $Cv$  (%) – coefficient of variation

Группы Groups	Самцы Males					Самки <sup>1</sup> Females <sup>1</sup>					M: самки / самцы, % M: females / males, %
	$n$	$M \pm SE$	$Cv$	Min.	Max.	$n$	$M \pm SE$	$Cv$	Min.	Max.	
I (Фенноскандия / Fennoscandia)	14	4,0 ± 0,1	4,7	3,7	4,3	10	1,9 ± 0,03	4,3	1,8	2,0	47,5
II ( <i>T. u. major</i> )	23	4,5 ± 0,1	5,6	3,9	4,9	13	2,2 ± 0,06	9,0	2,0	2,6	48,9
III (южане / southerners)	8	3,6 ± 0,1	6,2	3,3	3,9	6	1,7 ± 0,08	11,9	1,5	2,1	47,2
Весь регион Total area	45	4,2 ± 0,1	9,9	3,3	4,9	29	2,0 ± 0,05	12,9	1,5	2,6	47,6

Примечание. <sup>1</sup>Значения для пяти популяций группы II откорректированы (см. текст).

Note. <sup>1</sup>Estimates for five populations of group II were corrected (see the text).

мя группировками – болгарской (45) и тремя карпатскими (42–44); средний вес самцов в этом секторе (3,8 кг) достоверно больше, чем в западном:  $Z = -2,160$ ,  $p = 0,031$  ( $U$ -тест Mann-Whitney). Значимых межсекторных различий по весу самок ( $n = 6$ ) не прослежено.

## Обсуждение

### Возможные искажения показателей веса

Затруднения в оценках географической изменчивости веса на фоне его сезонной вариации характерны для многих орнитологических исследований [Clark, 1979], и данная работа не исключение. Использование в ней материалов по несовпадающим хронологическим периодам, в основном за разные сезоны, представляется наиболее вероятным источником ошибок (лишь предполагаемых). Если считать, что вес фенноскандийских самцов, которые представлены преимущественно материалами осенне-зимних сезонов [Hagen, 1942; Koskimies, 1958; Couturier, Couturier, 1980], действительно снижается в течение зимы (см. методики), то некоторые оценки по группе I могут быть завышены относительно показателей подвида *T. u. major*, представленных в основном значениями весеннего веса (охота на токах). Но если вес фенноскандийских самцов от осени к весне не снижается, а нарастает (см. методики), то следует констатировать недооценку их веса сравнительно с показателями из центральных регионов Европы. Оценить направленность (завышение или занижение) и масштабы таких искажений, если они действительно присутствуют в нашей работе, в подавляющем большинстве случаев невозможно. Например, данные из Северной Финляндии, показавшие увеличение веса самцов от осени к весне, по-

лучены по наблюдениям за вольерными птицами: они подкармливались зерном, были укрыты от дождей, хотя и не имели возможности ночевать в снегу [Lindén, 1984]. По всей видимости, такое содержание не повлияло (или повлияло несущественно) на общий сезонный тренд веса, но могло сместить конкретные оценки веса относительно реальных (естественных) значений. Нам также не удалось найти никаких данных о межсезонных изменениях веса в популяциях южной линии (группа III), за исключением указаний на снижение веса самцов весной [Castroviejo, 1975], характерное для разных регионов [Couturier, Couturier, 1980]. Хотя такое снижение может отражать в том числе и изменение возрастного состава взрослых самцов в процессе токования, что не имеет отношения к сезонной изменчивости их веса [см. Борщевский и др., 2017]. Как бы то ни было, даже эти лишь предполагаемые смещения оценок веса самцов не способны нарушить выявленного нами общего тренда к снижению его значений от центральных районов Западной Европы к ее северной и особенно южной периферии.

Исключение из некоторых выборок единичных, наиболее вероятно, молодых особей по «возрастному порогу» веса (см. методики), т. е. по формальному признаку, представляется вполне оправданным. Однако такого «фильтра» могло быть недостаточно для переходных зон, включавших и тяжелых птиц *T. u. major* из бореальной генетической линии, и мелких глухарей подвида *T. u. rudolfi* из южной линии. Для этих зон такое исключение отсекало молодых птиц *T. u. rudolfi*, но «пропускало» в выборки молодых особей *T. u. major*. По этой причине оценки из карпатской переходной зоны могут быть занижены, масштабы такого занижения (лишь предполагаемого) оценить невозможно. Некоторые смещения средних оценок веса из-за

удаления мелких экземпляров могли также возникнуть благодаря миграционным эффектам в переходных зонах, населенных в основном особями *T. u. major*: мы могли удалить легких, но взрослых иммигрантов подвида *T. u. rudolfi* и тем самым зависить среднюю региональную оценку. Низкая миграционная активность западноевропейского глухаря, особенно из центральной части Западной Европы [Storch, 1993], предполагает весьма скромные масштабы такого завышения.

В двух источниках найдены указания на удаление из авторских расчетов, направленных на оценку средних значений веса, отдельных индивидуальных показателей, полученных от очень легких самцов, которые без пояснений называются больными («krank» [Hagen, 1942, с. 94], «chore» [Lewicki, 1966, с. 6]). Такое исключение вряд ли корректно. Оно завышает средние оценки веса и норвежской (3, табл. 1, рис. 2), и польской (31) популяций на ~ 0,1 кг. Возможно, что о подобной выбраковке аномально мелких птиц из выборок по каким-то иным регионам авторы могли просто не сообщать. К сожалению, вопросы вызывает и включение таких особей в выборки без каких-либо пояснений. Например, в одной из норвежских выборок (2) к взрослым отнесен февральский самец весом в 2950 г [Lund, 1946]; нами вся выборка принята к анализу без корректировки. Не исключено, что столь низкая оценка вполне реальна и может отражать сезонное падение веса к концу зимы (при исключении этой особи средний вес самцов из точки 2 оценивается в 4,0 кг). Но отсутствие авторских комментариев все же оставляет сомнения.

Возникновение некоторых ошибок возможно также из-за принятого нами соотношения фунт/килограмм (см. методики). Не исключено, что по сравнению с данной работой в некоторых источниках [Krüdener, 1928; Couturier, Couturier, 1980] использован более «тяжелый» австрийский фунт (560 г), и показатели для Альпийского региона, а также для Померании (рис. 2) в данной работе несколько занижены.

Нельзя полностью исключить и искажений, которые могли быть индуцированы привлечением интервальных показателей веса, допуская лишь приблизительные оценки средних:  $(\min. + \max.) / 2$  (см. методики). Частотные распределения вариационных рядов, служившие базой для интервальных оценок, могли быть как нормальными, так и с право- или левосторонней асимметрией. Географическая локализация разных форм распределений веса глухарей не изучена даже в общих чертах [см. Борщевский, Гилязов, 2016; Борщевский и др., 2017].

Включение таких оценок в ряды, использованные для получения средних популяционных значений, могло сместить показатели веса самцов из Швеции (точки 4–6 на рис. 2), Вогезов (15), Швейцарии (25), Прибалтики (32) и Украины (37, 42), самок – из Швеции (5, 6), Юры (16), Италии (26) и Пиренеев (40). Величины всех этих смещений, по-видимому, очень малы, но и их направленность неизвестна. Показатель для Померании (30) рассчитан только по интервальным оценкам, величина и направленность его возможной смещенности не поддается оценке.

Некоторые искажения представленных выше оценок веса могли возникнуть в связи с различным наполнением желудков птиц гастролитами. Не исключено, что по этой причине показатели веса несколько завышены по горным районам относительно равнинных пространств. На равнинах снежный покров способен ограничивать доступность галечников, особенно весной, в период токования [Krüdener, 1928], когда добыто большинство измеренных самцов. Вероятность таких искажений контролируется непостоянным характером весенней обстановки конкретных лет, а их величина, несмотря на впечатляющие крайние значения [Couturier, Couturier, 1980], в среднем составляет ~ 50 г [Krüdener, 1928] и не выходит за пределы точности оценок веса 0,1 кг (~ 2,5 % веса самцов и ~ 5,0 % – самок), принятых в данной работе.

Какие-то недооценки веса первоисточниками возможны также по причине дегидратации тушек добытых особей из-за хранения в погребах и холодильниках до момента взвешивания: чем дольше хранение, тем больше снижение веса [Wimmer, 1940; Henrich, 1940; Couturier, Couturier, 1980]. Тела крупных особей содержат больше воды [Stillwell, 2010] и, соответственно, могут терять ее в большем количестве, но потеря влаги тушками мелких птиц происходит быстрее, чем крупными [J. M. Linstdale, цит. по: Hagen, 1942]. Эти факты не позволяют уверенно указать на вероятность большей недооценки веса самок из-за дегидратации тушек.

Вероятность каких-то смещений средних оценок веса из-за количественного преобладания взрослых особей разного возраста в конкретных территориальных группировках глухаря [см. Борщевский, Гилязов, 2016] представляется маловероятной, т. к. существенные пространственно-возрастные различия по структуре населения этого вида известны только для Восточной Европы [Борщевский, 2011; Vorchtchevski, Moss, 2014; Борщевский, неопубл. данные], но не для Западной.

Несмотря на все причины возможных ошибок, общая картина географической измен-

чивости веса глухаря (рис. 2) представляется адекватной. В пользу этого мнения свидетельствует в том числе и такой факт: удаление из некоторых авторских выборок 5–10 индивидуальных значений (см. методику) в большинстве случаев не влияло на оценки среднего популяционного веса самцов. Общая картина по самкам (рис. 2) вызывает меньше доверия: данные об их весе редки и часто базируются на выборках всего по 1–8 экз. (табл. 1). К тому же смещения оценок по самкам могут быть заметнее, чем по самцам, из-за меньшей точности взвешивания глухарок: ошибки на одну и ту же величину при взвешивании крупных и мелких особей должны приводить к более заметным искажениям веса мелких [Борщевский, Гилязов, 2016].

#### Пространственная согласованность оценок

Некоторые из популяционных оценок веса требуют пояснений, т. к. не лучшим образом вписываются в общую картину пространственной изменчивости (рис. 2). В группе самцов оценка из Буковины (4,8 кг, точка 32) выглядит несоразмерно высокой на фоне других карпатских показателей. Это противоречие удастся снять отнесением данной популяции к группе бореальных гаплотипов (рис. 1 и 2; табл. 2). То есть не считать популяцию из Буковины одной из горных карпатских группировок *T. u. rudolfi*, а рассматривать ее как некий рудимент равнинно-низкогорной популяции подвида *T. u. major*, которая раньше, по-видимому, составляла часть единой группировки, охватывавшей северо-восточные подножья Карпат, юго-восток Польской равнины и Украинское Полесье более или менее монолитным ареалом. Оценка по Буковине получена еще до 1930 г., что в какой-то мере оправдывает такой взгляд, хотя уже к этому времени равнинная польская популяция представляла собой лишь изолированные фрагменты [Domaniewski, 1933].

Единая оценка для Словакии и польской Силезии (4,2 кг, точка 29) выделяется на фоне и высоких соседних показателей подвида *T. u. major* (4,7 кг для ближайших точек 28, 31), и низких оценок для *T. u. rudolfi* (3,7–3,9 кг, 42–44). Такое расхождение, вероятно, определяется смешанным населением карпатской переходной зоны. Ограниченный обмен особями между Восточными (от Украины) и Западными Карпатами, до Моравии и Бескидов включительно, а также примыкающими к ним с севера окраинами равнин существовал в недавнем прошлом и, по-видимому, сохраняется до наших дней [Klinga et al., 2015; Rutkowski et al., 2017]. И такой обмен наверняка был мощнее

в начале и середине 20 века, когда получены оценки веса из этого региона.

Соседство двух низких оценок веса самцов из Австрии (точка 27 на рис. 2) и Словении (41) с высокими показателями баварской (24), итальянской (26) и чешской (28) популяций определяется, вероятно, разными причинами. Выявленная нами общая схема изменчивости веса (рис. 2) поддерживает взгляд на его популяционные значения как на таксономические индикаторы [Couturier, Couturier, 1980] и позволяет с большой вероятностью относить крупных особей ( $\geq 4,3$  кг, рис. 2) к *T. u. major*, а более легких – ко всем остальным подвидам. По этому критерию к южной группе подвигов следует отнести и словенскую популяцию, хотя в настоящее время в ее составе найдены носители только бореальной линии (см. район работ). Напомним, однако, три взаимодополняющих обстоятельства [из: Vajc et al., 2011]. Первое: мощная экспансия альпийских популяций на Балканы в недавнем прошлом, которая не могла обойти территорию современной Словении. Второе: современные носители южных гаплотипов в Динарах – не иммигранты из болгарских популяций, а аборигенные особи. Третье: сбор данных в Динарах для молекулярных (генетических) анализов проведен в основном в 2008–2010 гг. Оценки веса относятся к 1962–1966 гг. [Couturier, Couturier, 1980]. Мы предположили, что за 40 лет до сбора молекулярных образцов (~ 10 поколений самцов) в Словении еще обитали носители не только бореальных, но и южных гаплотипов, причем последних было немало – возможно, большинство. Именно на основании этого предположения словенская популяция отнесена к южной группе подвигов (рис. 1 и 2), что позволяет признать корректность ее средней оценки веса.

Альтернативной причиной низкой оценки веса словенских самцов может быть негативное воздействие на их ювенильное развитие со стороны высокогорного климата (см. Введение). Однако эта причина представляется менее существенной для Словении, чем для соседней Австрии (3,9 кг, точка 27 на рис. 2). Низкий вес горных центральноальпийских и конкретно австрийских глухарей неоднократно отмечался в литературе [Wimmer, 1940; Couturier, Couturier, 1980 и др.], и именно ингибиторное влияние жесткого климата высокогорий на развитие самцов из Австрии указывалось при обсуждении низких показателей их веса [Zedlitz, 1924, 1933; Henrich, 1940; Couturier, Couturier, 1980]. И хотя оценки веса австрийских птиц получены в основном в первой поло-

вине 20 века, существенное присутствие в австрийских выборках особей с южными гаплотипами даже для тех времен представляется хотя и возможным, но маловероятным.

Таким образом, на территории Карпат и Северных Балкан в самом недавнем прошлом имело место тесное соседство птиц разных подвидов (*T. u. rudolfi* и *T. u. major*), принадлежащих разным генетическим линиям, которое местами, по-видимому, сохранилось до настоящего времени. И это соседство могло в нашем материале проявиться в завышении оценок веса самцов из Динарской и особенно Карпатской переходной зоны. Напротив, географическая изоляция крайних западных подвидов южан (*T. u. cantabricus*, *T. u. aquitanicus*) от ближайших популяций *T. u. major* из Юго-Западных Альп началась ~ 800 лет назад и завершилась, по-видимому, в конце Средневековья [Regnaut et al., 2004]. В наши дни расстояние между пиренейской и южноальпийскими группировками глухаря составляет ~ 500 км и ~ 300 км между пиренейской и североальпийскими популяциями [Duriez, Ménoni, 2008]. Генетика и таксономия аборигенных глухарей из Северных Альп, вымерших ~ 300 лет назад, неизвестны; реинтродуцированные в Северных Альпах (1978–1994 гг.) особи показали повышенную миграционную активность с максимальным отлетом от мест выпуска на 140 км [Nappée, Douheret, 2004], что составляет около половины расстояния между Северными Альпами и Пиренеями. Следовательно, гибридизация глухаря из западного сектора южной генетической линии с подвидом *T. u. major* на протяжении всего 20 века нереальна [Duriez, Ménoni, 2008], во всяком случае, ее влияние на оценки веса представляется пренебрежимо низким. Поэтому предельно низкие оценки веса кантабрийского и пиренейского глухаря по сравнению с весом родственных особей из Карпат (рис. 2) могут отражать различия в географической изоляции: на востоке гибридизация (*T. u. rudolfi* × *T. u. major*) и/или замещение одного подвида другим могли происходить длительное время, на западе такой возможности не было несколько последних столетий. Эти обстоятельства позволяют трактовать вариацию веса самцов из группы южных подвидов в пользу правила Бергмана лишь с очень большой осторожностью.

Таким образом, почти все заметные расхождения отдельных значений веса самцов с показателями из соседних популяций удается объяснить филогенией и/или климатическим фактором. Невозможно этого сделать в отношении единственной оценки – из Финмарка (точка 1 на рис. 2), которую мы склонны рассматривать

как завышенную или как результат сильного диссонанса сезонных оценок веса (см. выше).

Как уже отмечено, в группе с а м о к некоторые средние популяционные значения выглядят нереально высокими, особенно для Италии и Прибалтики (2,6–2,9 кг, рис. 2). Даже если каждая использованная для этих оценок особь имела сильно увеличенные фолликулы, полностью сформированное яйцо в нижней части яйцевода и наполненный зоб, все это вряд ли могло увеличить ее средний вес более чем на 140–200 г. Вычитание этих величин из оценок по Италии и Прибалтике снижает средние показатели до 2,4–2,7 кг. Однако средний вес в 2,7 кг даже для весенних самок представляется завышенным. Напомним, их вес, достигающий 1/3 веса самцов, – исключительная редкость [Hagen, 1942]. По всем этим соображениям, наша корректировка пяти эмпирических показателей веса глухарок (см. Результаты) видится вполне оправданной. Впрочем, увеличение веса вольерных глухарок в начале репродуктивного периода на 20 % [Lindén, 1984] позволяет считать, что литературные оценки веса самок из Италии и Прибалтики, если они получены в начале весны, могут быть реальными, но вряд ли они превышают величины в 2,0–2,2 кг для остальных сезонов. Напомним также о вариации внутрорегиональных морфологических признаков глухаря, индуцированной иммиграционными процессами [Höglund, 1954; Seiskari, Koskimies, 1955], а также о повышенной пространственной подвижности глухарок по сравнению с самцами [Couturier, Couturier, 1980; Watson, Moss, 2008]. Не исключено, что по этим причинам привнесение заметных отклонений от видовой нормы полового диморфизма более вероятно оценками веса самок, чем самцов. Однако вряд ли возможно полностью объяснить миграцией все отмеченные половые диспропорции веса (рис. 3), особенно для районов, удаленных от Динарской и Карпатской переходных зон, – например, для Прибалтики, Баварии, Гессена, Вогезов или Болгарии. Во всех этих регионах такие половые диспропорции, по-видимому, имеют субъективные причины, связанные, скорее всего, со спецификой организации выборки.

### Общая картина

Результаты данной работы подтверждают заключения наших предшественников (см. Введение): вариация веса самцов в Западной Европе не соответствует правилу Бергмана. Высокие значения располагаются в центре западноевропейского ареала, низкие оценки лежат

и на южных, и на северных окраинах (рис. 2). Однако в группе южан прослеживается увеличение веса самцов с запада на восток, что свидетельствует в пользу этого правила.

Заметим, что все различия популяционных оценок веса, и по градиенту север – центр – юг для вида в целом, и запад – восток для группы южан, отмечены на фоне неоднородности по наследственным признакам. Разница веса между центром (группа II) и югом (группа III) отражает гетерогенность населения западноевропейского глухаря, представленного разными генетическими линиями – бореальной и южной соответственно. Разница между центром (группа II) и севером (группа I) выявляется уже в рамках единой бореальной генетической линии, т. е. только на подвидовом уровне. Также на подвидовом уровне прослеживаются и различия внутри южной линии между западным и восточным секторами. В этой связи напомним о существенном уточнении правила Бергмана [Blackburn et al., 1999]: оно справедливо в основном для монофилетических таксонов. И чем сильнее сходство исторического развития изучаемой группы, т. е. чем ниже таксон, тем, по-видимому, четче должны проявляться климатогеографические тренды размерной вариации [Cruz et al., 2005]. Авторы указанной работы показали, например, что четкая закономерность такой вариации в явно монофилетической группе становилась менее очевидной при включении в ее состав сестринского вида, издавна обитавшего в отличных условиях среды. Напомним, однако, что хорошее соответствие правилу Бергмана вариации веса самцов из южной группы подвидов может в какой-то мере определяться автохтонным составом Кантабрийско-Пиренейских популяций при смешанном населении Карпатской переходной зоны (см. выше). Тем не менее взгляд на вес глухаря как на подвидовой индикатор [Couturier, Couturier, 1980] и соответствие климатогеографических трендов размерной вариации животных их филогении [Blackburn et al., 1999; Cruz et al., 2005 и др.] позволяют рассматривать популяции из Словении, из Украинских и Восточных (Румынских) Карпат (точки 41–43) в числе представителей южной группы вопреки заключениям молекулярных исследований [Bajc et al., 2011; Klinga et al., 2015]. Такое расхождение взглядов на внутривидовую таксономию глухаря не является редкостью [Потапова, 2013]. Напомним также, что географические закономерности по изменчивости веса глухаря в Северной Евразии выявлены только после принятия во внимание его таксономической неоднородности [Борщевский, Гилязов, 2016].

Таким образом, вариация веса глухарей из южной группы подвидов в соответствии с правилом Бергмана и противоречие ему в бореальной линии согласуются с заключениями о несовпадающей истории северян и южан [Duriez et al., 2007; Rodríguez-Muñoz et al., 2007], эволюция которых как минимум последние 27–19 тыс. лет протекала в разных условиях [Duriez et al., 2007]. Очевидно, что это заключение требует тщательного анализа трендов вариации веса, включая каждую из выделенных в нашей работе групп.

*Авторы выражают искреннюю признательность А. К. Гичу, Т. Е. Павлющик, А. П. Савельеву, J. Castroviejo, B. Leclercq, E. Ménoni, R. Moss, L. Paule, T. K. Spidsø за помощь в библиографических исследованиях, а также Т. Hietajärvi и E. Ménoni за предоставленные ими неопубликованные материалы по весу птиц. Мы также благодарим двух рецензентов за конструктивную критику рукописи.*

## Литература

- 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. Возрастной состав населения глухаря в освоенных рубками ландшафтах Русского Севера // Русский орнитол. журн. 2011. Т. 20. 667 с.
- Борщевский В. Г., Буслаев С. В., Ососков В. В., Кикин П. П. Масса тела глухаря *Tetrao urogallus* в Ивановской и Нижегородской областях // Русский орнитол. журнал. 2017. Т. 26. С. 669–685.
- Борщевский В. Г., Гилязов А. С. Вес тела глухаря *Tetrao urogallus*: пространственная изменчивость в Северной Евразии // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 3. С. 52–66. doi: 10.17076/bg232
- Гаврин В. Ф. Экология тетеревиных птиц Беловежской пуши: Дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1956. 352 с.
- Гричик В. В. Географическая изменчивость птиц Беларуси: таксономический анализ. Минск: БГУ, 2005. 170 с.
- 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.
- Назаров А. А. Методы научного контроля учетных данных и анализ результатов учета лесных тетеревиных птиц в РСФСР // Вопросы учета охотничьих животных / Ред. А. А. Назаров. М., 1986. С. 35–54.
- Назаров А. А. Географический анализ результатов учета выдры и норки в РСФСР за 1975–1979 гг. // Биологические основы учета численности охотни-

чных животных / Ред. А. А. Назаров. М.: ЦНИЛ Глав-охоты РСФСР, 1990. С. 69–85.

Остен-Сакен К. Л. Несколько слов о глухариных токах // Ежегодник Всероссийского союза охотников. М.: ЦК ВСО, 1922. С. 74–80.

Островский А. И. Некоторые особенности карпатской популяции глухарей // Материалы 6-й Всесоюзной орнитологической конф. М.: МГУ, 1974. Ч. 2. С. 96–97.

Павлющук Т. Е., Черкас Н. Д. Некоторые морфологические характеристики двух подвидов глухаря в Беларуси // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси: Тез. докл. 8-й зоол. науч. конф. Минск: Право и экономика, 1999. С. 136–138.

Потапова Е. Г. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения) // Тр. Зоологического ин-та РАН. 2013. Прил. № 2. С. 55–67.

Родионов М. А. Материалы по биологии глухаря (*Tetrao urogallus* L.) в Ленинградской области // Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена. 1963. Т. 230, вып. 9. С. 103–137.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1960. Вып. 5. 318 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Щербина М. Л. Заметки о глухарях. Волынская губерния, Овручский уезд // Императорское Русское общество акклиматизации животных и растений. Отд. биологии. 1915. № 74. С. 1–11.

Кістяківський О. Б. Фауна України. Т. 4. Птахи. Київ: АН УРСР, 1957. 431 с.

Колев И., Ботев Н. Проучвания върху размерите и телго на глухари (*Tetrao urogallus* L.) // Научни трудове Висш Лесотехнически институт. 1980. Т. 21. Серия Горско Стопанство. София. С. 145–153.

Amadon D. Birds weights as aid in taxonomy // Wilson Bulletin. 1943. Vol. 5. P. 164–177.

Ashton K. G. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule // Global Ecology and Biogeography. 2002. Vol. 11. P. 505–523.

Bajc M., Čas M., Ballian D., Kunovac S., Zubić G., Grubešić M., Paule L., Grebenc T., Kraigher H. Genetic differentiation of the Western Capercaillie highlights the importance of South-Eastern Europe for understanding the species phylogeography // PLoS ONE. 2011. 6(8): e23602. doi: 10.1371/journal.pone.0023602

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.

Blackburn T. M., Gaston K. J., Loder N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule // Diversity and Distributions. 1999. Vol. 5. P. 165–174.

Boback A. W. Das Auerhuhn / Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest and Portig K. – G. 1952. 55 p.

Borchtchevski V. G. Alimentation journalière du grand tétras (*Tetrao urogallus*) au printemps dans

l'ouest de la taïga russe // Gibier Faune Sauvage, Game Wild. 1994. Vol. 11. P. 219–233.

Borchtchevski V., Moss R. Age structure of Capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis // Ornithologica. 1994. Vol. 91. P. 14–28.

Botev N., Kolev I., Ninov N. Basic morphologic signs, feeding and reproduction of the capercaillie *Tetrao urogallus* L. in Bulgaria // Proceedings 21<sup>st</sup> IUGB-Congress. Halifax, 1993. P. 144–147.

Castroviejo J. El urogallo *Tetrao urogallus* L. en España // Monografias de la Estacion Biologica de Donana. Madrid, 1975. 547 p.

Clark G. A. Body weights of birds: a review // Condor. 1979. Vol. 81. P. 193–202.

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

Cruz F. B., Fitzgerald L. A., Espinoza R. E., Schulte J. A. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards // J. Evol. Biol. 2005. Vol. 18. P. 1559–1574.

Czudek A. Głuszc ( *Tetrao urogallus urogallus* L.) w lasach śląskich. Przyczynek do znajomości fauny województwa Śląskiego. Katowice: Biblioteka narodowa. Wydawnictwo Muzeum Śląskiego w Katowicach. MCMXXXI. 1931. Dział 3, № 5. 51 p.

del Hoyo J., Elliott A., Christie D. Handbook of the birds of the World. Barcelona: Lynx Ed., 1994. Vol. 2. P. 638.

Domaniewski J. Materiały do rozieszczenia głuszc ( *Tetrao urogallus*) w Polsce // Acta Ornithologica Musei Zoologici Polonici. 1933. Vol. 4, no. 1. P. 83–121.

Duriez O., Ménoni E. Le grand tétras *Tetrao urogallus* en France: biologie, écologie et systématique // Ornithos. 2008. Vol. 15. P. 233–244.

Duriez O., Sachet J.-M., Ménoni E., Pidancier N., Miquel Ch., Taberlet P. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts? // Conservation Genetics. 2007. Vol. 8. P. 513–526.

Freeman S., Jackson W. M. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size // Auk. 1990. Vol. 107. P. 69–74.

Gebhardt-Henrich S., Richner H. Causes of growth variation and its consequences for fitness // Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum. Eds. Starck J. M. and Ricklefs R. E. New York: Oxford Univ. Press, 1998. P. 324–339.

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) // Archive für Naturgeschichte. Zeitschrift für systematische Zoologie. Leipzig, 1942. Bd. 11. Heft 1. S. 1–132.

Henrich J. Gewicht des Auer- und Spielhahns // Der deutsche Jäger (München: verl. Mayer F. C.). 1940. Bd. 61, no. 50–51. S. 596.

Höglund N. Om tjäderns rasbildning // Svensk Jakt. 1954. No. 92. S. 160–169.

James F. C. Geographic variation in birds and its relationship to climate // Ecology. 1970. Vol. 51. P. 365–390.

Johansen H. Rassen und Populationen des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) // Viltrevy. Jaktbiologisk Tidsskrift. 1957. Bd. 1. S. 233–266.

Klinga P., Mikolás M., Zhelev P., Höglund J., Paule L. Genetic differentiation of western capercaillie in the Carpathian Mountains: the importance of post glacial expansions and habitat connectivity // Biol. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 116. P. 156–168.

Klinga P., Paule L. Genetic differentiation of capercaillie populations in the Western Carpathians based on non-invasive samples // Bięträge zur Jagd- und Wildforschung. 2015. Bd. 40. S. 223–234.

Kohl Ş., Štollmann A. Über die taxonomische Stellung des Karpatischen Auerhuhnes (*Tetrao urogallus*) // Lucrările Stațiunii de Cercetări Biologice, Geologice și Geografice “Stejarul” (București). 1971. Vol. 4. P. 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. P. 1–18.

Krüdener A. Auerwild. Naturgeschichte und Jagd / Neudamm: Verl. J. Neumann, 1928. 160 p.

Lewicki S. Lubelskie gęszec // Łowiek polski. Warszawa, 1966. No. 12. P. 5–6

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

Lund Hj. M.-K. Entoparasites in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) // Skandinavisk Veterinärtidskrift. 1946. Vol. 36. P. 641–662.

Matuszewski G., Morow K. Kuraki leśne. Warszawa: Wydawnictwo Świat, 1994. 71 p.

Nappée Ch., Douheret G. Development of the reintroduced capercaillie population in the Parc National des Cévennes // Grouse News. 2004. No. 28. P. 9–11.

Piersma T., Davidson C. Confusions of mass and size // Auk. 1991. Vol. 108. P. 441–444.

Potapov R., Sale R. Grouse of the world. London, Cape Town, Sydney, Auckland: New Holland Publ., 2013. 408 p.

Regnaut S., Ménoni E., Fumagalli L. Effects of bottleneck and disturbance on capercaillie (*Tetrao urogallus*) populations genetics in the Pyrenees Mountains // In: Regnaut S. Population genetics of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Jura and the Pyrenees: a non-invasive approach to avian conservation genetics. Thèse. Université de Lausanne. 2004. P. 111–131.

Rising J. D., Somers K. M. The measurement of overall body size in birds // Auk. 1989. Vol. 106. P. 666–674.

Rodríguez-Muñoz R., Mirol P. M., Segelbacher G., Fernández A., Tregenza T. Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the Southern edge of the species range // Conservation Genetics. 2007. Vol. 8. P. 659–670.

Rutkowski R., Zawadzka D., Suchecka E., Merta D. Conservation genetics of the capercaillie in Poland – Delineation of conservation units // PLoS ONE. 2017. 12(4): e0174901. doi: 10.1371/journal.pone.0174901

Seiskari P., Koskimies J. Ecological evidence of racial divergence in the capercaillie, *Tetrao urogallus* L., in Finland // Papers Game Research. 1955. Vol. 16. P. 1–11.

Sládek J. Variabilität der quantitativen Merkmale der Auerhähne (*Tetrao urogallus* L.) in den Westkarpaten und Bemerkungen zu deren taxonomischen Bewertung // Biológia (Bratislava). 1964. Vol. 17. P. 504–521.

Sokołowski J. Ptaki ziem Polskich, Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1938. Vol. 2. 569 p.

Stevenson G. B. An historical account of the social and ecological causes of capercaillie *Tetrao urogallus* extinction and reintroduction in Scotland: Thesis. Univer. of Stirling. 2007.

Stillwell R. C. Are latitudinal clines in body size adaptive? // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 1387–1390.

Storch I. Habitat use and spacing of capercaillie in relation to forest fragmentation patterns: Dissertation. Ludwig-Maximilian University of Munich. 1993. 97 p.

Świętorzecki B. Gęszec. Monografia // Biblioteka Myśliwska. Przeglądu myśliwskiego i łowiectwa polskiego. Warszawa: Nakładem Myśliwskiej Spółki Wydawniczej, 1925. Vol. 2. 84 p.

Szymański S., Frankiewicz E. Gęszce w Zamojszczyźnie dawniej i dziś // Łowiec Polski. 1967. No. 7. P. 8–9.

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

Wimmer A. Gewichts feststellungen bei Auerhähner // Der deutsche Jäger (München: verl. Mayer F. C.). 1940. Bd. 62. No. 3–4. 25 s.

Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* // Journal für Ornithologie. 1924. Bd. 72. No. 2. S. 244–252.

Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* (II. Teil) // Berichte des Vereins Schlesischer Ornithologen (Breslau). 1933. Jahr. 18. Heft 1. S. 7–14.

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

Поступила в редакцию 28.02.2018

## References

Annenkov V. G. Teterewinye ptitsy Karelii (biologiya, dinamika populyatsii, perspektivy ispol'zovaniya) [Grouse of Karelia (biology, dynamics of population, perspectives of use)]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 1995. 200 p.

Borshchevskii V. G. Sezonnnye osobennosti struktury naseleniya glukharya (na primere Arkhangel'skogo Zaonezh'ya) [Seasonal features of the population struc-

ture of capercaillie (case study of the Arkhangelsk Zaonezh'ye)]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1990. 223 p.

Borshchevskii V. G. Vozrastnoi sostav naseleniya glukharya v osvoennykh rubkami landshaftakh Russkogo Severa [The age composition of the capercaillie *Tetrao urogallus* population in logged areas of north-western Russia]. *Russ. ornitol. zhurn.* [The Russ. J. of Ornitol.]. 2011. Vol. 20. 667 p.

Borshchevskii V. G., Buslaev S. V., Ososkov V. V., Kikin P. P. Massa tela glukharya *Tetrao urogallus* v Ivanovskoi i Nizhegorodskoi oblastiakh [The body mass of the capercaillie *Tetrao urogallus* in the Ivanovo and Nizhny Novgorod regions]. *Russ. ornitol. zhurn.* [The Russ. J. of Ornitol.]. 2017. Vol. 26. P. 669–685.

Borshchevskii V. G., Gilyazov A. S. Ves tela glukharya *Tetrao urogallus*: prostranstvennaya izmenchivost' v Severnoi Evrazii [The body weight of the capercaillie *Tetrao urogallus*: spatial variability in Northern Eurasia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 3. P. 52–66. doi: 10.17076/bg232

Danilov N. N. Geograficheskaya izmenchivost' glukharya [Geographical variability of capercaillie]. *Ornitologiya* [Ornithology]. 1965. Iss. 7. P. 440–445.

Gavrin V. F. Ekologiya teterevinykh ptits Belovezhskoi pushchi [Ecology of grouse in the Białowieża Forest]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Alma-Ata, 1956. 352 p.

Grichik V. V. Geograficheskaya izmenchivost' ptits Belarusi: taksonomicheskii analiz [Geographical variability of birds in Belarus: taxonomic analysis]. Minsk: BGU, 2005. 170 p.

Ivanter E. V. Glukhar' i belaya kuropatka v Karelii [Capercaillie and willow ptarmigan in Karelia]. *Ornitologiya* [Ornithology]. 1974. Iss. 2. P. 206–226.

Nazarov A. A. Metody nauchnogo kontrolya uchetykh dannyykh i analiz rezul'tatov ucheta lesnykh teterevinykh ptits v RSFSR [Methods for scientific control of census data and analysis of forest grouse census in the RSFSR]. Moscow, 1986. P. 35–54.

Nazarov A. A. Geograficheskii analiz rezul'tatov ucheta vydry i norok v RSFSR za 1975–1979 gg. [Geographical analysis of the otter and mink census in the RSFSR in 1975–1979]. Moscow, 1990. P. 69–85.

Osten-Saken K. L. Neskol'ko slov o glukharinykh tokakh [A word on capercaillie courtship]. *Ezhegodnik Vseross. soyuza okhotnikov* [Annual Bull. of the All-Russ. Union of Hunters]. Moscow, 1922. P. 74–80.

Ostrovskii A. I. Nekotorye osobennosti karpatskoi populyatsii glukharei [Some features of capercaillie population in the Carpathian Mountains]. *Mat. 6-i Vsesoyuznoi ornitol. konf.* [Proceed. 6<sup>th</sup> All-Union Ornitol. Conf.]. Moscow, 1974. Pt. 2. P. 96–97.

Pavlyushchik T. E., Cherkas N. D. Nekotorye morfologicheskie kharakteristiki dvukh podvidov glukharya v Belarusi [Some morphological characteristics of two subspecies of the capercaillie in Belarus]. *Strukturno-funktsional'noe sostoyanie biol. raznoobraziya zhitvotnogo mira Belarusi*: Tez. dokl. 8-i zool. nauch. konf. [Structural and functional state of biol. diversity of the animal kingdom of Belarus: abs. 8<sup>th</sup> zool. conf.]. Minsk: Pravo i ekonomika, 1999. P. 136–138.

Potapova E. G. Morfo-biologicheskii podkhod v filogenetike (vozmozhnosti i ogranicheniya) [Morpho-biological approach in phylogeny (scope and limitations)]. *Tr. Zool. in-ta RAN* [Proceed. Zool. Inst. RAS]. 2013. App. no. 2. P. 55–67.

Rodionov M. A. Materialy po biologii glukharya (*Tetrao urogallus* L.) v Leningradskoi oblasti [Materials on the capercaillie biology (*Tetrao urogallus* L.) in the Leningrad region]. *Uchenye zapiski LGPU im. A. I. Gertsena* [Proceed. LSPU named after A. I. Gertsen]. 1963. Vol. 230, iss. 9. P. 103–137.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Ekologiya teterevinykh ptits [Ecology of grouse]. *Tr. Laplandskogo gos. zapoved. [Proceed. Lapland St. Nat. Reserve]*. Moscow, 1960. Iss. 5. 318 p.

Shcherbina M. L. Zametki o glukharyakh. Volynskaya guberniya, Ovruchskii uезд [Notes on capercaillie. Volynskaya Province, Ovruchsky district]. *Imperatorskoe Russ. obshch. akklimatizatsii zhivotnykh i rastenii. Otd. biol.* [Imp. Russ. Society Animals and Plants Acclimat. Biol. Dep.]. 1915. No. 74. P. 1–11.

Shmidt-Niel'sen K. Razmery zhivotnykh: pochemu oni tak vazhny? [Animals dimensions: why are they so important?]. Moscow: Mir, 1987. 259 p.

Amadon D. Birds weights as aid in taxonomy. *Wilson Bulletin*. 1943. Vol. 5. P. 164–177

Ashton K. G. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography*. 2002. Vol. 11. P. 505–523.

Bajc M., Čas M., Ballian D., Kunovac S., Zubić G., Grubešić M., Paule L., Grebenc T., Kraigher H. Genetic differentiation of the Western Capercaillie highlights the importance of South-Eastern Europe for understanding the species phylogeography. *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6(8): e23602. doi: 10.1371/journal.pone.0023602

Balát F., Černý V., Černý W., Ferienc O., Fok 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 [Fauna of the Czech RSSR]. Vol. 21. Birds – Aves. Part. 2. Praha: Academia, 1977. 896 p. (in Czech).

Blackburn T. M., Gaston K. J., Loder N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*. 1999. Vol. 5. P. 165–174.

Boback A. W. Das Auerhuhn [The capercaillie]. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest and Portig K.-G, 1952. 55 p. (in German).

Borchchevskii V. G. Alimentation journalière du grand tétras (*Tetrao urogallus*) au printemps dans l'ouest de la taïga russe [Daily feeding of the big capercaillie (*Tetrao urogallus*) in summer in the western taiga of Russia]. *Gibier Faune Sauvage, Game Wild*. 1994. Vol. 11. P. 219–233 (in French).

Borchchevskii V., Moss R. Age structure of Capercaillie males (*Tetrao urogallus*) in NW Russia may reflect two-way movements – a hypothesis. *Ornis Fennica*. 1994. Vol. 91. P. 14–28.

Botev N., Kolev I., Ninov N. Basic morphologic signs, feeding and reproduction of the capercaillie *Tetrao urogallus* L. in Bulgaria. *Proceedings 21<sup>st</sup> IUGB-Congress*. Halifax, 1993. P. 144–147.

Castroviejo J. El urogallo *Tetrao urogallus* L. en España [The capercaillie *Tetrao urogallus* L. in Spain]. *Monografias de la Estacion Biologica de Donana* [A monograph of the Donana biological station]. Madrid, 1975. 547 p. (in Spanish).

Clark G. A. Body weights of birds: a review. *Condor*. 1979. Vol. 81. P. 193–202.

Couturier M., Couturier A. Les coqs de bruyère. Le grand coq de bruyère *Tetrao urogallus urogallus* L. [The black grouse. The capercaillie *Tetrao urogallus urogallus* L.]. 1980. Vol. 1. 656 p. (in French).

Cruz F. B., Fitzgerald L. A., Espinoza R. E., Schulte J. A. The importance of phylogenetic scale in tests

of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *J. Evol. Biol.* 2005. Vol. 18. P. 1559–1574.

Czudek A. Głuszec (*Tetrao urogallus urogallus* L.) w lasach śląskich. Przyczynek do znajomości fauny województwa Śląskiego [The capercaillie (*Tetrao urogallus urogallus* L.) in Silesian forests. Contribution to the study of fauna of Silesian Voivodeship]. Katowice: Biblioteka narodowa. Wydawnictwo Muzeum Śląskiego w Katowicach, MCMXXXI. 1931. Dep. 3, no. 5. 51 p. (in Polish).

del Hoyo J., Elliott A., Christie D. Handbook of the birds of the World. 1994. Vol. 2. 638 p.

Domaniewski J. Materiały do rozieszczenia głuszca (*Tetrao urogallus*) w Polsce [Materials on the capercaillie (*Tetrao urogallus*) distribution in Poland]. *Acta Ornithologica Musei Zoologici Polonici*. 1933. Vol. 4, no. 1. P. 83–121 (in Polish).

Duriez O., Ménoni E. Le grand tétras *Tetrao urogallus* en France: biologie, écologie et systématique [The capercaillie *Tetrao urogallus* in France: biology, ecology, and systematics]. *Ornithos*. 2008. Vol. 15. P. 233–244 (in French).

Duriez O., Sachet J.-M., Ménoni E., Pidancier N., Miquel Ch., Taberlet P. Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mountains? *Conservation Genetics*. 2007. Vol. 8. P. 513–526.

Freeman S., Jackson W. M. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk*. 1990. Vol. 107. P. 69–74.

Gebhardt-Henrich S., Richner H. Causes of growth variation and its consequences for fitness. *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial*. 1998. P. 324–339.

Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M., Bezzel E. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Galliformes und Gruiformes [Guide to birds of Central Europe. Galliformes and Gruiformes]. Frankfurt/Main: Akademische Verlagsgesellschaft, 1973. Vol. 5. 699 p. (in German).

Hagen Y. Totalgewichte-Studien bei norwegischen Vogelarten. (Unter besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse bei Raubvögeln, Eulen und Waldhühnern) [General study of Norwegian bird species weight. (With special attention to the biological conditions of predacious birds, owls and wood residue)]. *Archive für Naturgeschichte. Zeitschrift für systematische Zoologie* [The Archive of Nat. History. J. Syst. Zool.]. Leipzig, 1942. Vol. 11(1). P. 1–132 (in German).

Henrich J. Gewicht des Auer- und Spielhahns. *Der deutsche Jäger (München: verl. Mayer F. C.)*. 1940. Vol. 61, no. 50–51. P. 596.

Höglund N. Om tjäderns rasbildning. *Svensk Jakt*. 1954. No. 92. P. 160–169 (in Swedish).

James F. C. Geographic variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*. 1970. Vol. 51. P. 365–390.

Johansen H. Rassen und Populationen des Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) [Species and population of the capercaillie (*Tetrao urogallus*)]. *Viltrevy. Jaktbiologisk Tidskrift*. 1957. Vol. 1. P. 233–266 (in German).

Kistyakiv'skii O. B. Fauna Ukraini. Ptahii [Fauna of Ukraine. Birds]. Kii: AN URSSR, 1957. Vol. 4. 431 p. (in Ukrainian).

Klinga P., Mikolás M., Zhelev P., Höglund J., Paule L. Genetic differentiation of western capercaillie in the Car-

pathian Mountains: the importance of post glacial expansions and habitat connectivity. *Biol. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 116. P. 156–168.

Klina P., Paule L. Genetic differentiation of capercaillie populations in the Western Carpathians based on non-invasive samples. *Bieträge zur Jagd- und Wildforschung*. 2015. Vol. 40. P. 223–234.

Kohl Ş., Štollmann A. Über die taxonomische Stellung des Karpatischen Auerhuhnes (*Tetrao urogallus*) [On the taxonomic position of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) of the Carpathian Mountains]. *Lucrările Stațiunii de Cercetări Biologice, Geologice și Geografice "Stejarul"* [Proceed. Stejarul Biol., Geol.-Geogr. Scientific Station]. București, 1971. Vol. 4. P. 465–493 (in German).

Kolev I., Botev N. Prouchvaniya v' rhu razmerite i teglo na glukhari (*Tetrao urogallus* L.) [Study of sizes and weight of the capercaillie (*Tetrao urogallus* L.)]. *Nauchni trudove Vissh Lesotekhnicheski institut. Seriya Gorsko Stopanstvo* [Trans. Higher Inst. Forestry. Ser. Forestry]. Sofiya, 1980. Vol. 21. P. 145–153 (in Bulgarian).

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. P. 1–18.

Krüdener A. Auerwild. Naturgeschichte und Jagd [The capercaillie. Natural history and hunting]. Neudamm: Verl. J. Neumann, 1928. 160 p. (in German).

Lewicki S. Lubelskie głuszec [Lyubel capercaillie]. *Łowiek polski* [A Polish Man]. Warszawa, 1966. No. 12. P. 5–6 (in Polish).

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

Lund Hj. M.-K. Entoparasites in the capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Skandinavisk Veterinärtidskrift* [Scandinavian Vet. J.]. 1946. Vol. 36. P. 641–662.

Matuszewski G., Morow K. Kuraki leśne [Forest chickens]. Warszawa: Wydawnictwo Świat, 1994. 71 p. (in Polish).

Nappée Ch., Douheret G. Development of the reintroduced capercaillie population in the Parc National des Cévennes. *Grouse News*. 2004. No. 28. P. 9–11.

Piersma T., Davidson C. Confusions of mass and size. *Auk*. 1991. Vol. 108. P. 441–444.

Potapov R., Sale R. Grouse of the world. London, Cape Town, Sydney, Auckland: New Holland Publ., 2013. 408 p.

Regnaut S., Ménoni E., Fumagalli L. Effects of bottleneck and disturbance on capercaillie (*Tetrao urogallus*) populations genetics in the Pyrenees Mountains. In: Regnaut S. Population genetics of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Jura and the Pyrenees: a non-invasive approach to avian conservation genetics. Thèse. Université de Lausanne. 2004. P. 111–131.

Rising J. D., Somers K. M. The measurement of overall body size in birds. *Auk*. 1989. Vol. 106. P. 666–674.

Rodríguez-Muñoz R., Mirol P. M., Segelbacher G., Fernández A., Tregenza T. Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the Southern edge of the species range. *Conservation Genetics*. 2007. Vol. 8. P. 659–670.

Rutkowski R., Zawadzka D., Suchecka E., Merta D. Conservation genetics of the capercaillie in Poland – Delineation of conservation units. *PLoS ONE*. 2017. 12(4): e0174901. doi: 10.1371/journal.pone.0174901

Seiskari P., Koskimies J. Ecological evidence of racial divergence in the capercaillie, *Tetrao urogallus* L., in Finland. *Papers Game Research*. 1955. Vol. 16. P. 1–11.

Sládek J. Variabilität der quantitativen Merkmale der Auerhähne (*Tetrao urogallus* L.) in den Westkarpaten und Bemerkungen zu deren taxonomischen Bewertung [Variability in numerical data of the capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) in Western Carpathian Mountains and comments to their taxonomic assessment]. *Biológia (Bratislava)*. 1964. Vol. 17. P. 504–521 (in German).

Sokołowski J. Ptaki ziem Polskich [Birds of Poland]. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1938. Vol. 2. 569 p. (in Polish).

Stevenson G. B. An historical account of the social and ecological causes of capercaillie *Tetrao urogallus* extinction and reintroduction in Scotland: Thesis. Univer. of Stirling. 2007.

Stillwell R. C. Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 1387–1390.

Storch I. Habitat use and spacing of capercaillie in relation to forest fragmentation patterns: Dissertation. Ludwig-Maximilian University of Munich. 1993. 97 p.

Świątorzecki B. Głuszc. Monografia. Biblioteka Myśliwska. Przeglądu myśliwskiego i łowiectwa polskiego

[The capercaillie. A monograph. A hunting library. A review]. Warszawa: Nakładem Myśliwskiej Spółki Wydawniczej, 1925. Vol. 2. 84 p. (in Polish).

Szymański S., Frankiewicz E. Głuszcze w Zamojszczyźnie dawniej i dziś [Capercaillie in the former Zamosc region and today]. *Łowiec Polski* [A Hunter of Poland]. 1967. No. 7. P. 8–9 (in Polish).

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

Wimmer A. Gewichts feststellungen bei Auerhähner [Weight determination in Auerhähner]. *Der deutsche Jäger* [A German Hunter]. München: verl. Mayer F. C., 1940. Bd. 62, no. 3–4. 25 p. (in German).

Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* [Weight as a characteristic feature of *Tetrao urogallus*]. *Journal für Ornithologie* [J. Ornitol.]. 1924. Bd. 72, no. 2. P. 244–252 (in German).

Zedlitz O. Das Gewichts als Rassenmerkmal bei *Tetrao urogallus* (II. Teil) [Weight as a characteristic feature of *Tetrao urogallus* (Part II)]. *Berichte des Vereins Schlesischer Ornithologen (Breslau)* [Reports of the Association of Silesian ornithologists (Breslau)]. 1933. Jahr. 18. Vol. 1. P. 7–14 (in German).

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

Received February 28, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Борщевский Владимир Георгиевич

доцент, к. б. н.  
Московская государственная академия ветеринарной  
медицины и биотехнологии им. К. И. Скрябина  
ул. Академика Скрябина, 23, Москва, Россия, 109472  
эл. почта: megra@mail.ru  
тел.: (495) 377 7093

### Хомякова Ирина Анатольевна

ведущий научный сотрудник, доцент, к. б. н.  
Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова, НИИ и Музей антропологии  
им. Д. Н. Анучина  
ул. Моховая, 11, Москва, Россия, 125000  
эл. почта: irina-khomyakova@yandex.ru  
тел.: (495) 6297040

## CONTRIBUTORS:

### Borchtchevski, Vladimir

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

### Khomyakova, Irina

D. N. Anuchin Institute and Museum of Anthropology,  
Moscow State University  
11 Mokhovaya St., 125000 Moscow, Russia  
e-mail: irina-khomyakova@yandex.ru  
tel.: (495) 6297040