

28.693.35

Б17

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
«БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОСВОЕНИЯ,
РЕКОНСТРУКЦИИ И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО МИРА»
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Д. Х. БАЗИЕВ

УЛАРЫ КАВКАЗА
ЭКОЛОГИЯ
МОРФОЛОГИЯ
ЭВОЛЮЦИЯ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НАУКА

УДК 589.716(243.9)

Улары Кавказа. Экология, морфология, эволюция. Базиев Д. Х. Л., «Наука», 1978. 127 с.

В книге приводится характеристика уларов (горных индеек), обитающих в высокогорьях Кавказа и Закавказья. Рассматривается внешнее и внутреннее строение уларов, их распространение, численность и образ жизни. Высказывается предположение о происхождении уларов и родстве кавказских уларов с уларами Средней и Центральной Азии. Лит. — 140 назв., ил. — 27, табл. — 24.

Ответственный редактор

А. А. Стрелков

Б $\frac{21008-576}{055(02)-78}$ 543-78

© Издательство «Наука», 1978 г.

ВВЕДЕНИЕ

Альпийский высотный пояс, прерывистой цепью раскинувшийся по высокогорьям всех горных систем земного шара, характеризуется очень самобытным комплексом физико-климатических условий. Некоторые считают условия альпийского пояса гор очень близкими к таковым арктических областей, что ничем не оправдано, и аналогию между ними нельзя проводить. Теперь это настолько очевидно, что не требует специальной аргументации.

Несмотря на то что участки альпийского пояса разбросаны по всем континентам и географически разобщены между собой, в общем они составляют единое целое с точки зрения физико-географических и климатических условий. Тем не менее альпийский пояс каждой горной системы в зависимости от широты расположения последней несет свои характерные черты и свой режим климатообразующих элементов, в чем мы убедимся ниже. В нашу задачу не входит здесь рассмотрение и сравнение климатических условий всех высокогорий. Нас интересуют высокогорные области юга Палеарктики и прежде всего альпийский пояс Большого Кавказа и Закавказского нагорья.

Высокогорья Палеарктики имеют хотя и небогатую, но самобытную фауну. Однако на сегодня мы еще не можем сказать, какое влияние оказали суровые условия гор на формирование этой фауны, какие морфофизиологические адаптации приобретены этими животными в процессе эволюции. В этом плане еще сделано очень немного и наука располагает ограниченным количеством фактов. Работами С. С. Шварца (1949) показано, что у особей горных популяций птиц индекс печени и сердца выше, а количество эритроцитов крови меньше, чем у особей равнинных популяций. Однако в данном случае речь идет не о настоящих высокогорных видах птиц (*Anthus trivialis*, *Motacilla alba*), на которых влияние условий высокогорья отразилось не в полной мере. Работа проводилась на уральских популяциях указанных видов, живущих от 150 до 1100 м над ур. м.

Несомненно, с эволюционной и общебиологической точек зрения всестороннее изучение высокогорной фауны Палеарктики



Фот. 1. Кавказский улар.

представляет большой интерес. Работа в этом направлении может приблизить нас к более глубокому пониманию путей видообразования и их связей с конкретными историческими условиями обитания животных.

Если не самой интересной, то очень интересной группой высокогорной фауны Палеарктики является группа уларов (род *Tetraogallus*), которая может быть превосходным объектом исследования в указанном аспекте. Это крупные птицы из отряда куриных (*Galliformes*), узко специализированные к жизни в условиях высокогорий от Малой Азии и Кавказа до Саяно-Алтая и Тибета (фот. 1).

Они — ценный объект исследований, так как группа уларов имеет возраст, равный возрасту высокогорий Палеарктики, т. е. эволюция уларов протекала одновременно с развитием гор и становлением самого альпийского пояса. А раз так, то мы должны ожидать наиболее полного выражения в их организации всех приспособлений, которые должны были выработаться у животных альпийской фауны под влиянием специфических условий высокогорий.

С другой стороны, улары, имеющие крупные размеры (средний вес особи у разных видов 1700—3000 г), при сравнительно

высокой их численности представляют не только теоретический, но и практический интерес. Известно, что для куриных вообще характерна сравнительно легкая межвидовая и даже межродовая гибридизация. Можно надеяться, что в будущем удастся уларов использовать для выведения новых пород домашних птиц. В этом отношении заслуживают внимания такие качества уларов, как быстрый рост и развитие молодняка, стойкость цыплят к неблагоприятным условиям, неприхотливость к пище, способность к накоплению больших количеств подкожного и внутреннего жира (например, кавказский улар при общем весе в 2000 г может накапливать до 260 г жира). Пищевые качества мяса уларов еще надлежит исследовать. В частности, есть основания предполагать, что жир их содержит значительное количество витамина Д.

Все эти соображения и побудили нас приняться за комплексное изучение группы уларов. Нам представляется, что тот скромный труд, который вложен нами в изучение уларов, оправдывает себя и подтвердит целесообразность выполненной работы.

Данная работа посвящена исследованию экологии и некоторых вопросов функциональной морфологии кавказского и каспийского уларов. Кроме того, делается попытка обосновать пути эволюции уларов как группы действительно высокогорных птиц Палеарктики.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ БИОЛОГИИ КАВКАЗКОГО И КАСПИЙСКОГО УЛАРОВ

Впервые о существовании каспийского улара стало известно науке в 1784 г., когда Гмелином этот вид был описан под названием *Tetrao caspius*. Спустя 27 лет, в 1811 г., академик Паллас, со слов известного исследователя флоры Кавказа Маршалла Биберштейна, впервые дает описание кавказского улара под названием *Tetrao caucasicus*. Только в 1839 г. первый экземпляр кавказского улара попал в руки зоолога В. И. Мочульского, который, обобщив все имеющиеся скудные данные по уларам в трудах Палласа, Гоулда и Брее, предложил назвать кавказского улара *Chourтка alpina* в отличие от более общего названия, данного ему Палласом.

В дальнейшем целый ряд исследователей фауны Кавказа обращали свое внимание на уларов и касались тех или иных сторон их образа жизни (Брандт, 1843; Kolenati, 1845; Богданов, 1879; Радде, 1884; Logenz, 1887, и др.). Однако данные всех этих авторов носили характер кратковременных, почти случайных наблюдений и не содержали сколько-нибудь обстоятельных сведений. Поэтому вплоть до конца XIX столетия улары оставались загадочными обитателями заоблачных высот Кавказа. Все, что было сделано зоологами за этот значительный промежуток времени на пути раскрытия биологии обоих видов уларов, можно выразить словами Модеста Богданова (1879): «Сводить существующий литературный материал и пытаться извлечь что-нибудь путное о жизни горной индейки — дело безнадежное».

В 1896 г. М. Носка (Noska) опубликовал статью о кавказском уларе, которая явилась результатом хотя и не систематических, но частных наблюдений в верховьях Лабы (З. Кавказ). Автор приводит целый ряд новых сведений об образе жизни улара, но вместе с тем в работе встречается немало ошибочных суждений, что снижает ее ценность. Из других работ дореволюционного периода следует отметить систематический обзор видов рода улар,

сделанный В. Л. Бианки (1898), наблюдения Цветкова в Цейском ущелье, опубликованные М. А. Мензбиром (1902); скажем при этом, что эти наблюдения единственные из всех дореволюционных работ, заслуживающие полного доверия. Далее очень интересны и содержательны статьи П. В. Нестерова (1911) о распространении каспийского улара и Н. П. Бобринского (1915, 1916).

Из исследователей советского периода следует отметить Л. Б. Бёме (1925, 1926) — крупного знатока авифауны Кавказа, много сделавшего для ее изучения. Однако специально уларом он не занимался и его данные по этому виду носят характер путных наблюдений. Несколько интересных статей по кавказскому улару было опубликовано А. А. Насимовичем (1947), П. Ф. Левицким (1956) и В. А. Котовым (1959) в результате проведенных ими наблюдений в Кавказском заповеднике. С. К. Даль в ряде своих работ касается распространения каспийского улара (1948, 1949, 1951). И наконец, книга Р. Г. Жордания (1962) по орнитофауне Малого Кавказа, где он приводит сведения о современном распространении каспийского улара на территории Грузинской ССР. Довольно обширная статья по экологии кавказского улара опубликована С. П. Чунихиным (1960).

Несмотря на то что общее количество работ, посвященных уларам Кавказа, достаточно велико, исходя из них, мы не можем составить цельного представления ни по одному вопросу экологии уларов Кавказа, поскольку никто из указанных авторов специально этими видами никогда не занимался.

МЕТОДИКА РАБОТЫ И МАТЕРИАЛ

Кавказский улар исследовался нами с мая 1959 по март 1965 г. в самой высокой части Большого Кавказа, в районе, заключенном между горами Эльбрус (на западе) и Гюльча (на востоке). Это западная половина Центрального Кавказа, административно составляющая часть Кабардино-Балкарской АССР. Именно в этой части расположены крупнейшие ледники Кавказа и все высочайшие вершины, превосходящие 5000 м, за исключением лишь Казбека. Работа велась систематическими выездами из Нальчика в высокогорные области Скалистого, Бокового и северных отрогов Водораздельного хребтов. Промежуточными базами служили горные селения Эльбрус, Булунгу, Безинги и Верхняя Балкария, расположенные в верховьях Баксанского, Чегемского, Безингийского и Черекского ущелий, на высотах от 1200 до 1800 м над ур. м.

В весенне-летний период работа частично велась стационарно и полустационарно. При этом продолжительность непрерывного пребывания в высокогорье составляла в зависимости от преследуемой цели 3—15 сут. Изучались динамика численности уларов, характер размещения популяций, размножение, питание и линька и зависимость этих явлений от конкретных климатических условий местообитания каждой популяции. Для исследования интерьера, а равно питания и линьки нами отстреливались птицы в нужное время и в необходимом количестве. Всего добыто 107 птиц (♂ 34, ♀ 35, птенцов и молодых — 38) и найдено 7 кладок, по двум из которых определен период эмбрионального развития птенцов, собраны данные о 82 выводках.

Каспийский улар изучался нами в 1963—1964 гг. в Закавказском нагорье. В 1963 г. с конца мая до середины октября работа велась стационарно в Зангезурском хребте, в районе высочайшей вершины Армянского нагорья горы Капутджух (3906 м). Палатка была установлена на высоте 3200 м в верховье р. Охчи, километрах в 15 от г. Каджарана. Отсюда совершались выезды и в соседние Мегринский и Баргушатский хребты. За этот период была изучена экология каспийского улара и был собран материал по его интерьеру. Всего добыто 23 птицы (♂ 15, ♀ 7, птенцов — 1) и найдена одна кладка.

Лето 1964 г. было посвящено исследованию численности и современного распространения каспийского улара в Закавказье. С этой целью нами были обследованы все хребты и горные массивы Закавказского нагорья, за исключением Аджаро-Имеретинского и Триалетского хребтов и массива горы Далидаг.

Просмотрены коллекционные материалы по уларам, имеющиеся в Зоологическом музее Московского университета и Зоологическом институте АН СССР (ЗИН АН СССР).

Определение растений по их фрагментам, извлекаемым из зобов кавказского улара, производил известный знаток флоры Кавказа кандидат биологических наук ныне покойный Ю. И. Кос.

Сухопутные моллюски, обнаруженные в зобу одной самки кавказского улара, были определены профессором Кабардино-Балкарского университета Н. И. Нефедовым.

Определение растений по их фрагментам, извлекаемым из зобов каспийского улара, производилось нами с последующей проверкой и уточнением к. б. н. А. И. Галушко, доцентом кафедры ботаники Кабардино-Балкарского университета. Ряд ценных сведений по распространению кавказского улара в Восточном Кавказе любезно сообщил нам проф. Н. К. Верещагин. Полезные советы и помощь в работе оказали проф. А. И. Иванов и Б. К. Штегман, а также сотрудник орнитологической лаборатории Московского университета к. б. н. Р. Л. Бёме, сотрудник Института зоологии АН АрмССР Б. О. Гейликман, сотрудники кафедр зоологии позвоночных и гистологии биолого-почвенного факультета Московского университета к. б. н. М. Д. Мартынова и

Е. А. Шубникова, сотрудник кафедры неорганической химии Кабардино-Балкарского университета к. х. н. З. Г. Каров. Общее руководство работой осуществлял проф. Г. П. Дементьев, чье постоянное внимание облегчило наш труд.

Всем указанным лицам автор выражает свою искреннюю и глубокую благодарность.

УЛАРЫ И МЕСТА ИХ ОБИТАНИЯ

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УЛАРОВ

Род улар (*Tetraogallus*) объединяет 5 видов: кавказский (*T. caucasicus* Pall.), каспийский (*T. caspius* Gm.), гималайский (*T. himalayensis* Gray), тибетский (*T. tibetanus* Gould) и алтайский (*T. altaicus* Gebler).

Кавказский улар не подразделяется на более мелкие таксономические группы. Однако вполне вероятно, что существуют две географические расы этого вида: западная и дагестанская. Но пока вопрос остается открытым ввиду отсутствия фактического материала из восточных популяций. Населяет кавказский улар альпийский высотный пояс всего Большого Кавказа и не выходит за его пределы. Это узкоэндемичный вид.

Каспийский улар существует в двух географических расах, четко различающихся между собой степенью пигментации оперения. В Малой Азии, Северной Турции и в Закавказском нагорье живет более пигментированная форма (преобладают серые и темно-серые тона) — *T. c. tauricus*. В восточной, более засушливой части ареала, в Иранском нагорье и Копетдаге, живет *T. c. caspius*, в окраске которого доминируют охристо-рыжие тона.

Гималайский улар, судя по богатому коллекционному материалу ЗИН, совершенно четко подразделяется на три географические расы: *T. h. himalayensis* — обитает в северной части ареала (Тянь-Шань, Памиро-Алай и Гиндукуш), *T. h. koslowi* — населяет северные районы Тибета и систему Наньшаня; *T. h. gromb-czewskii* — населяет Куньлунь и прилегающие внутренние районы центральноазиатской горной системы. Оперение первой из трех форм отличается наибольшей меланизацией, а третьей — наименьшей; вторая форма переходная между ними. Описан четвертый подвид из северо-западного Афганистана (Koelz, 1951) — *T. h. bendi*, который по степени меланизации оперения представляет среднее между *T. h. himalayensis* и *T. h. koslowi*.

Алтайский улар еще в 1926 г. академиком П. П. Сушкиным был разбит на две географические расы: *T. a. altaicus* и *T. a. orientalis*. Вторая форма населяет восточные районы Монгольского

Алтая, она более светлая. Первая, более темная, населяет западную часть Монгольского Алтая, Большой Алтай и Саяны. Авторы монографии «Птицы Советского Союза» (т. 4, 1952), исходя из материалов Зоологического музея МГУ (11 экз.), усомнились в правильности выделения двух географических форм алтайского улара. Однако более богатые материалы ЗИН АН СССР (43 экз.) не оставляют сомнений в существовании этих форм и наличия географического изоморфизма у алтайского улара.

Тибетский улар населяет весь Тибет, Кашгарию, Ладакх, Сычуань и Центральные Гималаи. В СССР живет в Восточном Памире. Вопрос о географической вариации этого вида еще не решен и требует разработки. Описанные 6 подвидов необходимо пересмотреть на более широком фактическом материале. Мы полагаем, что реально существуют только 3—4 географические расы.

Все уллары населяют исключительно альпийский пояс гор, нижняя граница которого в различных горных системах проходит на разной высоте. На Кавказе она идет примерно по высоте 2500—2600 м. В некоторых случаях и в определенные сезоны года уллары спускаются до высоты 1800 м. Вообще же они живут оседло выше 2400 м, и верхней границей их вертикального распространения служат вечные снега и ледники. Наиболее высоко поднимается тибетский улар (около 6000 м).

Предпочитают участки высокогорий со сложным рельефом, образованным крутыми склонами, выходами скал, глубокими ущельями и осыпями, между которыми раскинуты альпийские ковровые луга. Ровные склоны гор, без выходов скал и осыпей, они по возможности избегают, по крайней мере кавказский и каспийский уллары. Условия, в которых живут уллары, чрезвычайно самобытны и очень суровы, пожалуй, более суровы, чем условия полярных областей Евразии.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И КЛИМАТ ВЫСОКОГОРИЙ БОЛЬШОГО КАВКАЗА И ЗАКАВКАЗСКОГО НАГОРЬЯ

Климат. По характеру циркуляции атмосферы, температурному режиму и увлажнению Б. П. Алисов (1956) выделяет следующие пять климатических областей на Кавказе: Северный Кавказ, Высокогорная область Кавказа, Западное Закавказье, Восточное Закавказье и Закавказское нагорье. Высокогорная область начинается с абсолютной высоты 2000 м.

Надо сказать, что Кавказ, как и всякая горная страна, отличается значительной пестротой климатических условий, поскольку его сложное орографическое строение создает большое разно-



Фот. 2. Участок северного склона Водораздельного хребта в Центральном Кавказе, покрытый вечными снегами.

образии климатообразующих факторов. Высокогорные области Б. Кавказа делятся на два климатических района: Западный (сюда входят Центральный и Западный Кавказ) и Восточный Кавказ (к востоку от Дарьяльского ущелья). Закавказское нагорье делится на три климатических района: Армянское нагорье, с более континентальным климатом; Восточный Малый Кавказ; Западный Малый Кавказ, который наиболее увлажнен.

Н. Н. Иванов (по: Борисов, 1948) на Б. Кавказе выделяет шесть высотных климатических поясов: субтропический, умеренно теплый, умеренно холодный, холодный, пояс альпийских лугов и пояс вечного холода (фот. 2), из которых нас интересуют два предпоследних.

Холодный пояс простирается от верхней границы лиственных лесов (около 2000 м) до начала пояса альпийских лугов (2500—2600 м). Температура самого холодного месяца здесь не падает ниже -38° , а самого теплого — не поднимается выше 17° ($0-17^{\circ}$). В общем почти 4 мес температура держится выше 10° . В В. Кавказе холодный пояс, мы бы сказали субальпийский, опускается несколько ниже (1600—2500 м).

Климат пояса альпийских лугов более суров. В З. Кавказе в общем он охватывает высоты 2600—3500, в Восточном — 2500—

4000 м. Продолжительность устойчивых морозов на высоте около 3000 м составляет 8 мес в году, а средняя температура января -10° (Занина, 1961). Средняя температура самого теплого месяца — (августа) около 8° . Среднегодовая температура в альпийском поясе всюду ниже 0° : у метеостанции Казбеги (3656 м), на Ц. Кавказе, она -5.1° ; на станции Сулак (2923 м), в В. Кавказе, она -0.9° . В целом температурный режим альпийского пояса В. Кавказа более или менее одинаков во всех частях, хотя В. Кавказ отличается несколько более континентальным климатом.

По характеру распределения осадков В. Кавказ резко отличается от Центрального и тем более Западного. Наибольшее количество их выпадает в З. Кавказе, в районе хребта Ачишхо — годовая сумма 2617 мм (Занина, 1961). Здесь, как это справедливо заметил Н. А. Гвоздецкий (1954), а не близ Батуми выпадает наибольшее количество осадков в Советском Союзе. По мере продвижения к востоку количество осадков постепенно уменьшается, и в районе станции Кырыз (АзССР) их годовая сумма лишь 490 мм — более чем в 5 раз меньше, чем в З. Кавказе. В Ц. Кавказе на высотах 2200—3600 м выпадает 1371—1074 мм осадков, в высокогорьях Внутреннего Дагестана — около 700—800 мм.

Толщина снежного покрова зимой в З. Кавказе достигает 3—4 м, в Центральном — 1.5—2 м. В В. Кавказе значительный снежный покров образуется редко и держится недолго. Благодаря постоянным ветрам и частым метелям снег в альпийском поясе никогда не ложится на склоны ровным покровом (фот. 3). Он сдувается с наветренных участков в подветренные, где его толщина нередко достигает многометровой мощности. С поднятием вверх количество выпадаемых осадков увеличивается и на высоте 3000 м достигает максимума; выше — уменьшается (Гвоздецкий, 1954).

В В. Кавказе в силу значительной сухости и относительно небольшого количества выпадающих осадков снеговая линия проходит примерно на 600 м выше, чем в Западном. Невелика здесь по сравнению с Ц. Кавказом и площадь оледенения. В З. Кавказе она значительно больше, но наибольших масштабов ледники и фирновые поля достигают в Ц. Кавказе, между Эльбрусом и Казбеком. В З. Кавказе снеговая линия опускается наиболее низко и в общем проходит на высоте 2800—3200 м, в восточной части В. Кавказа она поднимается до 3800—3900 м, а в центральной части проходит на высоте 3500—3600 м (Калесник, 1963).

Климатические условия высокогорий Закавказского нагорья довольно четко отличаются от таковых В. Кавказа в сторону континентальности. Платообразный характер наряду со значительной абсолютной высотой способствует здесь развитию сурового климата. На хребтах В. Кавказа на тех же высотах значи-



Ф о т. 3. Верховье ущелья Донгуз-Орун в середине октября. В глубине ущелья правильной линией очерчена боковая морена древнего ледника.

тельно теплее. Так, если на Б. Кавказе на высоте 2000 м средне-январская температура -7° , то на Ахалкалакском плоскогорье (Самсарский и Джавахетский хребты) на той же высоте до -12.5° , с абсолютным минимумом -40° С. Если январская изотерма -10° на Б. Кавказе проходит на высоте 2700 м, то в центральных частях Армянского нагорья она опускается до до 2400, а в северных — до 2000 м (Занина, 1961). В то же время летние температуры в Закавказском нагорье выше, чем на Б. Кавказе. Так, на высоте 2000 м среднеиюльская температура в первом из указанных районов составляет 18° , во втором — 14° .

Таким образом, климат Закавказского нагорья значительно континентальнее климата Б. Кавказа.

По количеству выпадающих осадков четко выделяется западный район нагорья, открытый к черноморскому бассейну. Так, на станции Бахмаро (1913 м) выпадает 1406, а в Бакуриани (1703 м) — 788 мм осадков в год. Но уже в центральных и восточных районах количество осадков резко сокращается: в Шурабаде (2027 м) их выпадает 533, а в Ленинакане — 465 мм. В общем по количеству осадков Закавказское нагорье (без западных

районов) приближается к В. Кавказу, но отличается еще более сухим и континентальным климатом.

Ледников в Закавказье нет вообще, за исключением небольшого ледничка на горе Арагац, что связано с сухостью климата, но особенно со своеобразием орографии. Здесь нет обширных массивов, поднятых за снеговую линию. Ее достигают лишь отдельные вершины, такие как Арагац (4095 м) или Капутджух (3906 м).

По количеству выпадающих осадков З. Кавказ относится к зоне избыточной влажности, Ц. Кавказ и западная часть Закавказского нагорья — к влажной зоне, западная часть В. Кавказа — к зоне умеренной влажности, а восточная его часть и все Закавказское нагорье (без западного района) — к зоне недостаточного увлажнения.

Ледники и фирновые поля оказывают большое влияние на температурный режим прилежащих районов. Наблюдения показывают, что на одной и той же высоте и при одинаковой экспозиции склонов температура воздуха тем выше, чем дальше удален район от крупных ледниково-фирновых полей. Особенно отчетливо это выступает в весенне-летний период. Так, в Ц. Кавказе, на одной и той же высоте 3000—3200 м, на склонах Скалистого хребта, наиболее удаленного от ледников северного склона Водораздельного хребта, снег стаивает и начинается вегетация флоры примерно на 15—20 дней раньше, чем на Боковом хребте, и примерно на 45 дней раньше, чем на отрогах самого Водораздельного хребта. И такое различие наблюдается на расстоянии всего около 40 км, в пределах одного и того же ущелья. Причиной этого явления служит тот факт, что весной и летом колоссальные количества атмосферного тепла расходуются на таяние ледников и фирновых снегов. Это ведет к интенсивному забору тепла и охлаждению воздуха не только над самими ледниками, но и в прилежащих к ним частях высокогорий. В итоге величина и характер расположения ледников В. Кавказа, через разные сроки наступления благоприятных условий (оттаивание снега и начало вегетации растительности) в различных частях высокогорий, влияют на ход и сроки циклических явлений в жизни высокогорных животных. Наблюдается большая пестрота климатических условий и связанная с этим значительная вариация сроков размножения, линьки и других циклических явлений в разных популяциях альпийских животных.

Погодные условия в альпийском поясе неустойчивы, особенно весной и летом, в самый ответственный для животных период. В течение суток погода может меняться много раз, но господствующими в этот период остаются пасмурные дни. В мае—июне нередко случаи, когда в течение 7—10 сут солнечный луч не проникает сквозь густую низкую облачность, склоны и скалы окутаны сырым холодным мраком, дуют порывистые, холодные ветры, почти непрерывно сыплется снежная крупа или идет мокрый

снег с дождем. За ночь склоны покрываются снегом толщиной в 5—10 см, а днем постепенно оттаивают. Температура в такую погоду днем держится около 3—5°, опускаясь ночью до —2°. В то же время в межгорных котловинах и ущельях нет ни тумана, ни осадков, светит солнце и достаточно тепло. Обычна картина для высокогорий летом, когда ясный, солнечный день вдруг сменяется низкой густой облачностью, становится холодно и начинает сыпать снежная крупа, бросаемая порывами ветра то в одну, то в другую сторону. Лишь поздняя осень и зима в альпийском поясе отличаются устойчивой ясной погодой, но ветры почти постоянны и нередки метели.

Таковы вкратце основные элементы климата альпийского пояса Кавказа. Климат поистине суровый, но тем примечательнее, что, несмотря на это, здесь живет и развивается самобытная фауна.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА КАВКАЗА

Основной тип альпийской растительности (по: Гроссгейм, 1948) — луг на мелкоземистых и слабо щебенистых горнолуговых почвах. Кроме того, здесь большое развитие получают скалы, осыпи и россыпи и т. п. местообитания, лишенные мелкозема. В некоторых случаях они доминируют над территориями, покрытыми почвой, и заняты совершенно своеобразной скальной и осыпной растительностью.

В зависимости от характера дерна в альпийском поясе отличаются два вида растительности: 1) собственно плотнoderновые луга со злаковыми или осоковыми компонентами, распространенные в нижней половине пояса, и 2) альпийские ковры, где задернение почвы производится элементами разнотравья, а злаки и осоки играют второстепенную роль; распространены в верхней половине пояса.

Среди обычных дерновых лугов встречаются как чистые типы с преобладанием одного какого-нибудь компонента, так и смешанные. Например, в альпийском поясе Абхазии зональным типом является типчаково-осоковый луг, образованный *Festuca supina* и *Carex Meinshauseniana*. Среди дерна, образованного этими компонентами, находят себе приют овсец (*Avenastrum asiaticum* = *Helictotrichon asiaticus*), пахучий колосок (*Anthoxanthum odoratum*), клевер (*Trifolium ambiguum*), скабиоза (*Scabiosa caucasica*) и др., до 20—30 видов на отдельных участках. Такие же типчаково-осоковые луга характерны и типичны и для западного Закавказья. Далее на восток в Центральном и Малом Кавказе осока *C. Meinshauseniana* исчезает и заменяется близким видом *C. tristis*. Большое развитие получают чистые луга-осочники с доминированием этого вида. В таких осочниках присут-

ствуют костер пестрый (*Bromus variegatus* = *Zerna variegata*) в низкорослой альпийской форме, потом манжетка (*Alchimilla caucasica*), тонконог (*Koeleria caucasica*), клевер закавказский (*T. canescens*), чебрец (*Thymus caucasicus*) и ряд других.

Меньшее распространение имеют в центральной и восточной половине Б. Кавказа смешанные осоково-типчаковые луга с таким же богатым флористическим составом. На южных склонах нередко образуются своеобразные варианты осоково-манжетковых лугов, составляющие переходную ассоциацию от лугов к коврам. В западных и центральных частях М. Кавказа плотнодернистые альпийские луга в основном представлены теми же типами, что и в центральных и восточных районах Б. Кавказа. Но в восточных и южных районах М. Кавказа явное преобладание над осоково-типчаковыми получают осоковые луга. В Карабахском хребте развиты осоковые луга с участием костра пестрого, полевицы, типчака, клеверов, овсеца азиатского и ряда других растений. В Курдистане и Зангезуре отмечены особые варианты, образованные костром пестрым с примесью мятлика (*Poa alpina*), тонконога, сеслерии (*Sesleria phleoides*), типца (*Festuca supina*) и многочисленных элементов разнотравья. В некоторых случаях тонконог начинает вытеснять другие злаки, образуя почти чистые заросли.

Альпийские ковры по сравнению с плотнодерновыми лугами более разнообразны и представлены многочисленными ассоциациями. Очень обычна повсюду, например, ассоциация, где доминирует высокогорный одуванчик (*Taraxacum Stevenii*) в сообществе с лапчаткой (*Potentilla Crantrii*), осокой (*C. micropodioides*) и видами манжеток. Еще более распространенной группой ассоциаций является колокольчиковое мелкотравье, в котором особенное значение приобретают альпийские колокольчики *Campanula tridens*, *C. tridentata*, широко распространенные по всем высокогорьям Кавказа и местами определяющие лицо альпийских ковров. На Б. Кавказе местным доминантом колокольчиковых ковров является *C. ciliata*, в южном Закавказье более ксерофильный *C. Aucheri*. В некоторых случаях, как на Б. Кавказе, так и в южном Закавказье, встречаются ковры, образованные своеобразной сильно дернистой минуарцией (*Minuartia aizoides*) в сопровождении манжеток, одуванчика, вероники (*Veronica gentianoides*) и др. Громадным распространением пользуются манжетковые ковры, образованные главным образом двумя видами: *Alchimilla caucasica* по всему краю и *A. erythropoda* — в Закавказье.

Характерны также ковры, в составе которых крупную роль играет широко распространенная альпийская вероника, а также ковры с пышным развитием альпийской незабудки (*Myosotis alpestris*). Часто оба вида растут совместно на склонах с более глубокой почвой и лучшими условиями увлажнения. Следующим чрезвычайно характерным типом ковров являются трехзубчат-

ники, образованные *Sibbaldia parviflora* и *S. semiglabra*. Эти виды образуют обычно самые низкие и наиболее мелкотравные варианты ковров и развиваются на склонах, достаточно сухих и с тощей почвой. Очень обычны почти чистые трехзубчатники, с очень небольшой примесью других растений. Трехзубчатники свойственны главным образом самым верхним частям альпийского пояса, но довольно обычны и в нижних его частях.

Непосредственно вокруг снежников или у края ледников развивается особый тип ковровых ассоциаций, для которых особенно характерно обилие альпийских лютиков (*Ranunculus trivestilis*, *R. oreophilus*), к которым обычно примешаны первоцвет (*Primula algida*), подорожник (*Plantago saxatilis*) и другие растения.

По всему поясу в условиях среднего увлажнения местами развиваются клеверные, а также астрагало-острокильницевые ковры, образованные *Astragalus Lewieri*, *A. alpinus*, *Oxytropis Owerinii*, *O. cyanea*.

Описанные типы альпийской растительности Кавказа отражают только основные, но не все группировки растений. Помимо них, существует масса переходных и смешанных типов ассоциаций. Но для нас важно знать, что растительность альпийского пояса, несмотря на суровость условий, достаточно богата и разнообразна.

КАВКАЗСКИЙ УЛАР

АРЕАЛ

О деталях распространения кавказского улара в литературе мало сведений, хотя и принято говорить, что он населяет высокогорные районы всего Большого Кавказа. Данные о южной границе ареала отсутствуют совершенно. Имеются указания о северном, западном и восточном пределе его распространения (Радде, 1884; Верещагин, 1947; Левицкий, 1956; Бёме, 1958; Базиев, 1962а).

О некоторых деталях распространения улара внутри ареала имеются сведения по Западному и Центральному Кавказу (Сушкин, 1914; Аверин, Насимович, 1938; Насимович, 1947; Котов, 1959). Приводимые нами границы ареала кавказского улара (см. карту) даются на основе детального изучения физических, геоботанических и ботанико-географических карт Б. Кавказа (картограф. материал см. в списке лит.). При этом мы исходим из достоверно установленного факта строгой приуроченности распространения улара к альпийскому поясу. Мы допускаем, что в ряде районов приводимые нами границы могут иметь некоторые отклонения от действительно существующих, ибо не представляется возможным учесть в деталях всю сложность оро-

графии Б. Кавказа по одним только картам, какими бы совершенными они ни были.

Крайними западными точками распространения улара являются вершины Оштен (2808 м) и Фишт (2852 м), расположенные на Главном Кавказском хребте. Ю. В. Аверин и А. А. Насимович (1938) указывают, что улары отсутствуют на вершинах Оштен и Фишт. Однако И. И. Пузанов (по: Птицы Советского Союза, т. 4) полагает, что улары населяют указанные вершины. В пользу этого положения говорят и данные П. Ф. Левицкого (1956), который в сентябре 1949 г. наблюдал на горе Фишт группу из трех уларов.

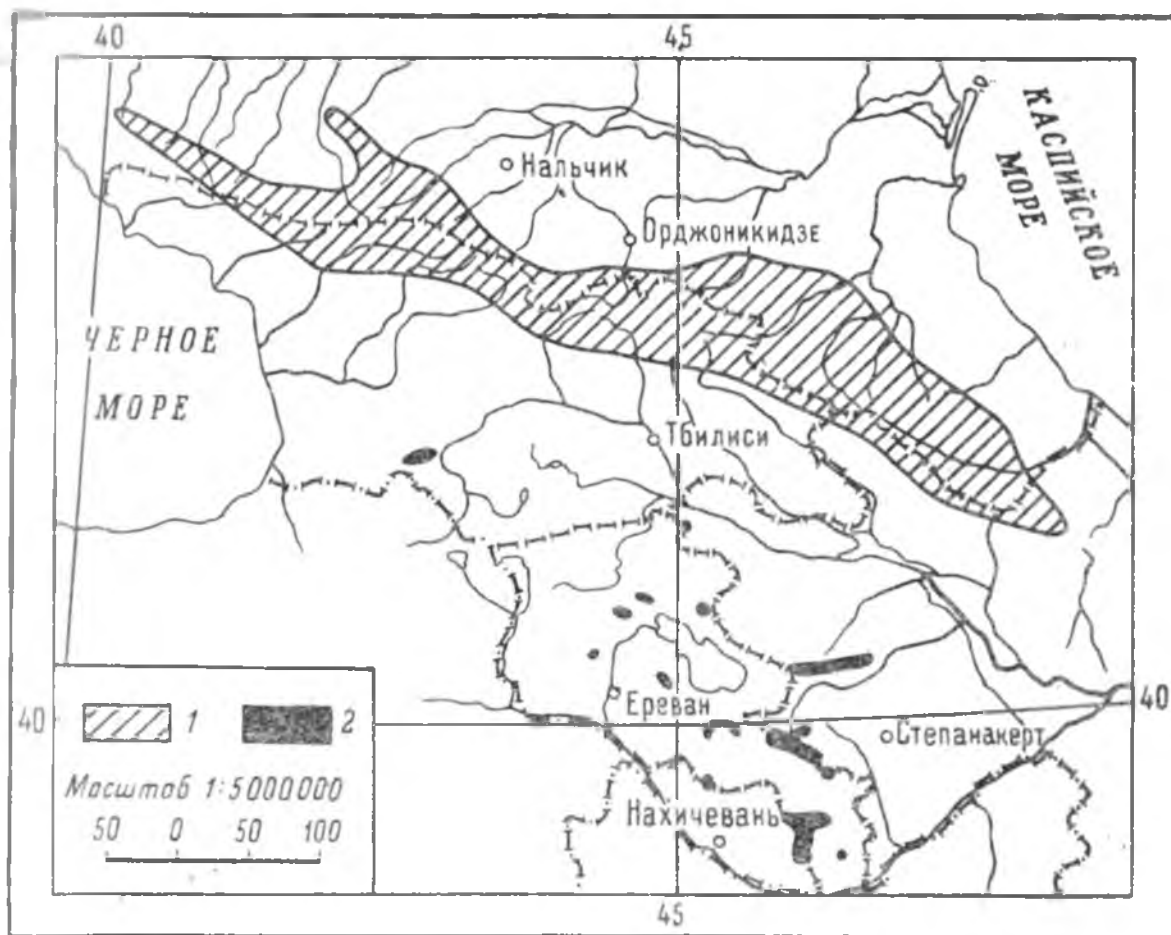
На запад от Оштен и Фишт хребты Б. Кавказа резко идут на понижение и до самого гребня покрыты лесами. Поэтому распространение улара в этой части Кавказа ограничивается отсутствием подходящих природных условий его обитания.

Восточная граница распространения проходит несколько восточнее вершины Бабадаг (3632 м). Г. Радде (1884) указывает на наличие уларов на вершинах Базардюзю (4480 м) и Бабадаг. По неопубликованным данным Н. К. Верещагина, улар населяет весь массив восточной оконечности Б. Кавказа Базардюзю—Шагдаг (4250 м)—Бабадаг, заходя несколько восточнее последней вершины.

Северная граница ареала тянется на восток от горы Оштен вдоль Бокового хребта, захватывает южную часть Кавказского заповедника, верховья рек Лабы, Б. и М. Зеленчука, северо-западные и северные отроги Эльбруса и переходит на Скалистый хребет, где улар отмечен в верховьях р. Подкумка (Левицкий, 1956). Далее граница идет по северному склону, а местами по гребню Скалистого хребта до восточной его оконечности, на пересечении его с р. Аргуном (южнее с. Советского, ЧИ АССР). Отсюда она тянется вдоль северного склона Бокового хребта, целиком захватывает высокий Богосский хребет, все хребты Внутреннего Дагестана, Самурский хребет, южнее населенных пунктов Хунзах—Вачи—Тпиг, огибает массив Базардюзю—Шагдаг с северо-востока и подходит к вершине Бабадаг.

Южная граница ареала идет от горы Фишт на восток, вдоль южного склона Главного хребта, проходит севернее пос. Красная Поляна, захватывает верховья рек Мзымты и Бзыбы, северную половину Кодорского хребта, целиком Сванетский и Лечхумский хребты, верховье р. Риони и ее притоков, проходит севернее стыка хребтов Рачинского и Сурамского, захватывает верховья левых притоков Куры и верховья Арагви и тянется севернее Кавказского и Карталинского хребтов на восток, вдоль южного склона Главного хребта, до вершины Бабадаг.

Линия, очерчивающая ареал кавказского улара, совпадает с нижней границей альпийской высотной зоны и проходит в общем на всем Кавказе по высоте 2500—2600 м. Внутри указанного ареала распространение улара мозаично в силу сложной орогра-



Р и с. 1. Распространение кавказского (1) и каспийского (2) уларов.

фии Б. Кавказа. Популяции уларов, населяющие Скалистый хребет, изолированы друг от друга глубокими и широкими ущельями, образованными руслами основных рек Северного Кавказа. От популяций Бокового хребта они отделены широкой продольной впадиной, лежащей между этими двумя хребтами. Известно, что Боковой хребет не представляет собой цельной орографической единицы (Щукин, 1926) и состоит из цепи отдельных горных массивов общекавказского направления (ЗСЗ—ВЮВ). Эти массивы в Центральном и Западном Кавказе короткими перемычками непосредственно соединены с Водораздельным хребтом, но не имеют связи между собой. Вся горная система изрезана густой сетью речных долин меридионального направления как к северу, так и к югу от Водораздельного хребта, в силу чего имеется огромное количество больших и малых водоразделов на обоих склонах Б. Кавказа. Альпийский пояс каждого такого водораздела и представляет собой местообитание отдельной популяции уларов.

Поскольку кавказский улар питается исключительно растениями (см. ниже), которые в виде ковров альпийского разнотравья равномерно распределены по всему Б. Кавказу, что свидетельствует о большой близости физико-географических условий во всех частях альпийского высотного пояса, и поскольку характерные

станции обитания уларов также распределены равномерно, исключая лишь Скалистый хребет, то и нет оснований в общем допускать неравномерное распределение уларов внутри указанного ареала. Нет естественно-природных предпосылок для более густого населения уларом одних горных массивов и менее густого других, за исключением некоторых краевых отрогов хребтов.

БИОТОПЫ

Неискушенному наблюдателю кажется, что в каком бы районе Кавказа он ни поднялся в альпийский пояс, всюду одно и то же единообразие ландшафта: те же крутые склоны, неприступные скалы и ледники, та же величественная суровость панорамы зубчатых кряжей. Однако при ближайшем знакомстве выявляется, что альпийский пояс разнообразен по экологическим и биотопическим условиям. Здесь можно встретить ровные склоны, покрытые изумрудно-зеленым ковром альпийского луга, обширные склоны, от самых гребней заваленные крупнообломочными осыпями, и склоны, где неприступные скалы и каменные стены встают одна над другой, образуя бездонные пропасти и тесные ущелья, и наконец, склоны, где скалы выступают из синих толщ вековых льдов, холодное дыхание коих прижимает к жалким клочкам высокогорной почвы альпийские растения.

Излюбленные станции уларов — склоны с обилием скал и скальных стен, нагромождениями крупнообломочных осыпей, разбросанными среди участков альпийских лугов. Ровные склоны, без скал и осыпей, улары явно избегают, и на них они никогда не гнездятся и даже кормятся редко. Наличие снежников и ледников, как справедливо указывает Р. Л. Бёме (1958), не обязательно, однако присутствие их благоприятствует птицам в летний период, поскольку улары в полуденные часы страдают от жары из-за своего необычайно богатого оперения. Летом в жаркие часы дня улары скрываются в затененных нишах и на карнизах скал, как правило избегая склоны южной экспозиции. Во многих районах в июле—августе они всей популяцией покидают южный склон и перебираются на северный, обычно затененный и покрытый ледниками. Например, популяция ущелья Донгуз-Орун, южнее Эльбруса, к середине июля поднимается по южному склону до гребня хребта, а затем переходит на северный, сильно затененный и оледенелый склон, где и проводят остальную часть лета. Такая же картина наблюдается у целого ряда популяций Чегемского и Баксанского ущелий.

Характер пребывания. Улар — оседлая птица. Каждая популяция населяет определенный участок хребта или горный массив, где и проводит ее жизнь в течение круглого года. Однако встречаются отдельные популяции, у которых районы гнездования и зи-

мощки разделены географически и они совершают регулярные горизонтальные миграции между ними. Характерны для уларов и вертикальные миграции, причем они совершаются дважды в течение года.

Весенняя миграция происходит ранней весной, когда в верхней части субальпийского пояса полностью стаивает снег и начинается вегетация растений, в то время как в альпийском поясе, особенно в верхней его половине, еще очень много снега, холодно и растения не в состоянии трогаться в рост. Это происходит, во-первых, в силу существующей закономерности в горах — с подъемом на каждые 100 м температура воздуха понижается на $0,6^{\circ}\text{C}$. Во-вторых, теплые воздушные течения, восходящие от дна долины, свое тепло в первую очередь отдают нижним частям склонов, поэтому таяние снегов и вегетация растительности начинаются раньше всего на дне ущелий и лишь постепенно продвигаются по склонам все выше и выше. Благодаря этому ранней весной у верхней границы субальпийского пояса образуется полоса из молодых сочных побегов растений, к которым и устремляются улары, как к наиболее калорийному и полноценному корму. Таким образом, в марте улары спускаются наиболее низко — до 2300—2400 м. По мере продвижения весны в вертикальном направлении, к концу апреля—началу мая, улары поднимаются до высот своих гнездований. Это явление в жизни уларов впервые было отмечено еще Е. В. Цветковым для Цейского ущелья (Мензбир, 1902).

К середине лета птицы поднимаются в самые верхние части хребтов, до высот 3500—4000 м.

Зимняя миграция начинается после первых снегопадов. На высотах 3500 м и выше улары начинают выводками и группами покидать верхние части альпийского пояса и в первой половине октября спускаются до высот своих гнездовий — в средние и нижние части альпийского пояса, где и живут небольшими стаями до наступления весны.

Следует подчеркнуть, что вертикальные перемещения уларов, какую бы часть Б. Кавказа мы ни брали, происходят между снеговой линией, там, где она выражена, и верхней границей субальпийского пояса. На тех же хребтах и горных массивах, где снеговая линия не выражена, а их большинство, верхним пределом кочевки служат гребни хребтов и вершины гор. Вертикальные кочевки уларов на З. Кавказе происходят между высотами 2200—3000 м, на отдельных хребтах до 3500 м, в Центральном — 2400—3800 м, в Восточном — 2500—4000 м. Специфические условия местообитания каждой популяции обуславливают пределы миграций. Например, популяция Бокового хребта в районе Эльбруса совершает вертикальные миграции между высотами 2800—3800 м, некоторые популяции в Чегемском ущелье — 2400—3500 и 2600—3200 м.

ЧИСЛЕННОСТЬ

Среди других видов птиц, живущих в альпийском поясе, кавказский улар по своей численности уступает лишь альпийской завирушке (*Prunella collaris* Scopoli). Он настолько характерен здесь, что невозможно себе представить высокогорья Кавказа без него, без его звонких, мелодичных посвистов, оживляющих немую суровость гор, так же, как нельзя себе представить Кавказ без его сверкающих ледников и бурных рек.

Собранные факты показывают, что минимальное число особей в популяциях наблюдается весной, а максимальное — летом, когда завершается вылупление птенцов во всех гнездах. Однако в связи с очень скрытным образом жизни выводков в течение всего лета значительная часть их остается вне поля зрения исследователя. Лишь в августе—сентябре, когда птенцы уларов почти достигают размеров взрослых, выводки поддаются учету.

Около 40% приплода ежегодно гибнет, не дожив до 3-месячного возраста (см. гл. «Размножение»). В течение осени и зимы от хищников гибнет другая часть стаи, примерно соответствующая по численности особей числу птенцов, доживших до взрослого состояния. Таким образом, к началу размножения численность каждой популяции возвращается в общем к исходному числу особей, обновив только свой качественный состав за счет притока молодых птиц и гибели части старых.

В табл. 1 сведены наши материалы по учету численности уларов на Ц. Кавказе. Наиболее полны сведения по району Лисингира за конец 1959—1960 г. Данные же за последующие годы менее систематичны и в общем повторяют изменение численности стаи в 1960 г. Поэтому и, чтобы не затенить динамику численности популяции Лисингира за календарный год, мы их не включаем в таблицу. Популяции Лисингира и Донгуз-Оруна не являются оседлыми (в отличие от других), поэтому у них своя, особая ритмика колебания численности в течение года.

Основными показателями таблицы являются последние две графы. Но чтобы ясно представить их смысл, необходимо дать краткое пояснение к характеру обитания уларов на альпийских склонах гор. Дело в том, что улары на Ц. Кавказе в общем населяют склоны от 2500 до 3500 м, что составляет полосу в 1000 м по вертикали. Истинная же ширина альпийского пояса при одних и тех же вертикальных границах зависит от крутизны склонов и колеблется в пределах 1500—3000 м. Средняя ширина альпийского пояса на Ц. Кавказе, таким образом, составляет около 2200 м. В масштабах же всего Кавказа она должна быть меньше, поскольку средняя абсолютная высота как Западного, так и Восточного Кавказа значительно ниже Центрального, в связи с чем альпийский пояс там простирается более узкой полосой.

Для уларов характерно то, что они никогда не населяют все части альпийского пояса одновременно. Весной они занимают

Таблица 1
Учет численности кавказского улара
в некоторых популяциях Центрального
Кавказа

Дата	Учено птиц (абс.)				Выводков (птенцов в них)	Маршрут, км	Площадь учета, км ²	Число птиц на 1 км ²	
	всего	♂	♀	пол?				полюсы учета	альпийского пояса
Чогаемское ущелье									
26 IX 1959	41	—	—	41	—	2.0	1.3	30.7	12.3
18 X	14	—	3	—	3 (2, 4, 5)	2.5	1.7	8.4	3.4
15 XI	5	2	—	3	—	2.5	1.7	3.0	1.2
10 XII	4	2	2	—	—	2.5	1.7	2.4	1.0
5 I 1960	6	2	1	3	—	3.0	2.0	3.0	1.2
15 II	7	4	3	—	—	3.0	2.0	3.5	1.4
27 II	15	6	4	5	—	3.0	2.0	7.5	3.0
13 III	19	6	3	10	—	2.5	1.7	11.4	4.5
27 III	63	33	30	—	—	3.0	2.0	31.5	12.6
24 IV	24	11	11	2	—	1.5	0.7	32.0	12.8
8 V	45	23	18	4	—	3.0	2.0	22.5	9.0
26 V	22	19	—	3	—	2.0	1.3	16.4	6.5
19 VI	33	9	4	—	4 (4, 4, 5, 7)	3.0	2.0	16.5	6.6
9 VII	38	12	5	—	5 (2, 4, 4, 5, 6)	3.0	2.0	19.0	7.6
27 VIII	68	23	7	—	7 (4, 4, 5, 6, 6, 6, 7)	4.0	2.8	24.3	9.7
4 IX	49	29	4	—	4 (2, 4, 5, 5)	2.5	1.7	29.5	11.8
18 IX	67	27	7	5	7 (3, 3, 4, 4, 4, 5, 5)	2.5	1.7	40.2	16.0
17 X	20	6	3	—	3 (3, 4, 4)	2.0	1.3	14.9	6.0
31 X	9	—	3	—	3 (1, 1, 4)	2.0	1.3	6.7	2.3
12 XI	7	3	2	2	—	3.0	2.0	3.5	1.4
20 XII	5	3	2	—	—	2.0	1.3	4.5	1.8
Донгуз-Орун									
29 V 1959	18	9	9	—	—	1.5	0.9	20.0	8.0
22 V 1960	14	7	7	—	—	1.0	0.7	21.0	8.4
12 VIII 1961	29	9	4	—	4 (3, 4, 4, 5)	1.5	0.9	32.2	12.8
2 X 1960	9	—	2	—	2 (3, 4)	2.0	1.3	6.7	2.3
18 X	14	—	3	—	3 (3, 4, 4)	3.0	2.0	7.0	2.8
9 XI 1961	5	—	—	5	—	3	2.0	2.5	1.0
20 XII	5	—	—	5	—	3	2.0	2.5	1.0
3 II 1962	3	2	1	—	—	3	2.0	1.5	0.6
29 III	11	4	3	4	—	1.5	0.9	12.2	5.0
25 IV 1964	20	10	10	—	—	1.5	0.9	22.2	8.8
Баксанское ущелье									
23 V 1960	39	21	18	—	—	3.0	2.0	19.5	9.0
15 V 1961	42	19	19	4	—	3.0	2.0	21.0	8.4
3 X 1960	59	14	9	3	9 (2, 2, 3, 3, 3, 4, 4, 5, 6)	3.0	1.5	39.3	15.7
30 X	65	16	8	11	8 (2, 3, 3, 3, 4, 4, 5, 6)	3.0	1.5	43.3	17.2
18 XI 1961	71	13	0	58	—	3.0	1.5	47.3	18.9
15 XII 1959	64	5	0	59	—	2.0	1.3	47.9	19.1

Таблица 1 (продолжение)

Дата	Учтено птиц (абс.)					Маршрут, км	Полоса учета, км ²	Число птиц на 1 км ²	
	всего	♂	♀	пол?	выводков (птенов в них)			полоса учета	альпийского пояса
К е с т а н т ы т а у									
19 VIII 1960	51	30	3	4	3 (3, 5, 6)	2.0	1.3	38.2	15.3
26 IX 1961	46	25	4	—	4 (3, 4, 5, 5)	2.0	1.3	34.5	13.8
Б е з е н г и									
31 V 1961	21	12	9	—	—	2.0	1.0	21.0	8.4
4 VI	10	7	3	2	—	1.0	0.5	20.0	8.0
К а р а - К а я									
17 IV 1961	15	7	7	1	—	2.0	1.0	15.0	6.0
9 V 1964	12	6	6	—	—	2.0	1.0	12.0	4.8
17 II 1960	3	1	—	2	—	3.0	2.0	1.5	0.6
В е р х н я я Б а л к а р и я, С к а л и с т ы й х р.									
11 I 1961	9	—	—	9	—	3.0	2.0	4.5	1.8
В е р х н я я Б а л к а р и я, Б о к о в о й х р.									
15 IV 1962	29	15	14	—	—	3.0	1.5	19.3	7.7
19 V	25	11	11	3	—	2.0	1.3	18.7	7.4

нижнюю часть альпийского пояса полосой в 500—700 м. К началу лета поднимаются в среднюю часть, а к середине лета основная масса птиц занимает самую верхнюю полосу альпийского пояса, шириной около 600 м. В зимний период полоса, обитаемая уларами, сокращается до 300 м. В сущности здесь речь идет о сезонных вертикальных миграциях уларов, но в данном случае наше внимание должно быть направлено на тот факт, что улары в каждый определенный период года занимают только часть альпийского пояса и что эта полоса (около 700 м) постоянно перемещается по вертикали в зависимости от сезона года. В связи с этой особенностью жизни уларов в табл. 1 пришлось ввести графы, отражающие плотность популяций птиц в полосе распространения и на всей площади альпийского пояса, занимаемой данной популяцией в течение года. Последняя обычно в 2—3 раза превышает действительную площадь, занимаемую уларами в каждый сезон.

Разумеется, из сказанного не следует, что если улары весной занимают нижнюю часть альпийского пояса, то совершенно не

Т а б л и ц а 2

Плотность популяций уларов для всей площади альпийского пояса на Центральном Кавказе весной и осенью

Район наблюдений	Число птиц на 1 км ²	
	апрель—май	октябрь
Лисингир	8.8	13.4
Донгуз-Орун	8.4	12.8
Боковой хребет	8.0	15.7
Безенги	8.2	—
Верхняя Балкария	7.6	—
Средняя плотность	8.2	13.9
Среднегодовая плотность	11.0	

встречаются в средней полосе. Они могут встречаться даже в самой верхней части альпийского пояса, но это, как правило, отдельные особи или отдельные редкие пары.

Из таблицы видно, что в апреле—мае, когда птицы полностью разместились по своим гнездовым станциям, плотность их популяций во всех районах наблюдения очень близка (19—22 птиц/км полосы учета или 8—9 птиц/км² площади альпийского пояса, занитой популяцией). Исключением является лишь Скалистый хребет в районе Кара-Кая, где популяция более разрежена (12—15 или 5—6 соответственно). Плотность населения птиц осенью, в сентябре—октябре, также близка во всех районах (в Лисингиро — 33.4 или 13.7, Донгуз-Оруне — 32.2 или 12.8, Боковом хребте — 39.3 или 19.6 соответственно). Характерно, что зимой число особей в стае Бокового хребта и плотность их населения заметно увеличиваются. Происходит это за счет притока сюда уларов из смежного ущелья Терскол, где зимние условия более неблагоприятны и суровы.

Средняя плотность населения уларов по всем популяциям, исключая Кара-Кая, весной составляет 20.5 птицы/км полосы учета или 8.2 птицы/км² всей площади альпийского пояса, осенью их соответственно 34.9 или 13.9; разность между этими числами — 14.4 или 5.7 — показатель роста численности популяции к осени за счет приплода и составляет 69.5% от числа родительских особей, приступивших весной к размножению.

Внутри ареала улар распространен равномерно, т. е. на всех горных массивах Водораздельного и Бокового хребтов его численность практически можно считать одинаковой, что дает нам право плотность популяций улара, выявленную на Ц. Кавказе, рас-

пространить на весь ареал. Правомочность такой интерпретации подтверждают и данные В. В. Червонного (устное сообщение) из З. Кавказа, который в Тебердинском заповеднике на 1 км² приводит 20—31 птицу.

В этой связи представляет большой интерес выявление общего количества особей кавказского улара на всей территории его распространения, исходя из общей площади альпийского пояса Б. Кавказа и средней плотности популяций уларов. В табл. 2 показано колебание плотности уларов в течение года.

Исходя из анализа картографических материалов и их математической интерпретации, мы можем с некоторой степенью приближения допустить, что общая площадь альпийских лугов Б. Кавказа составляет 20 000 км². Тогда, стало быть, средняя численность поголовья кавказского улара 220 000 особей (от 164 000 весной, перед началом размножения, до 278 000 особей осенью, в октябре).

РАЗМНОЖЕНИЕ

Прежде чем приступить к изложению основного материала, необходимо остановиться на влиянии конкретных климатических условий местообитания той или иной популяции уларов на сроки их размножения. В литературе укрепилось мнение (Птицы..., 1952), будто сроки их размножения растянуты. Это мнение в общем верно, если говорить о размножении улара вообще. Однако как о размножении улара, так и о размножении остальных видов птиц и зверей альпийского пояса следует говорить только конкретно, т. е. необходимо рассматривать всякую отдельную популяцию вместе с конкретными физико-географическими и экологическими условиями места ее обитания (абсолютные вертикальные границы, экспозиция склонов, близость крупных ледников). Само по себе это не ново, но высокогорные ландшафты, как никакие другие, богаты разнообразием эколого-климатических условий, сконцентрированных географически на сравнительно небольших территориях, а поэтому в этом отношении требуют самого пристального к себе внимания.

Рассмотрим в этом плане северный склон Б. Кавказа в самой высокой и широкой его части, расположенной между вершинами Эльбрус и Гюльча. Наиболее удобно начать с Чегемского ущелья, в верховьях которого живет ряд популяций, из коих мы выделим следующие три: первая — живет на северных отрогах Главного хребта, на абсолютной высоте 3000—3800 м; вторая — на массиве Бокового хребта, стоящего севернее Главного на 18—25 км, и занимает пояс 2600—3500 м; и, наконец, третья популяция населяет южные склоны Скалистого хребта, расположенного севернее Главного на 35—40 км, с границами вертикального распространения 2400—3200 м.

Северные склоны Главного хребта и его отрогов в исследуемом районе покрыты мощным ледниковым панцирем и обширными фирновыми полями (фот. 2), которые с трех сторон вплотную подступают к популяции, населяющей юго-восточный склон горы. Примерно в такой же близости от ледников и на такой же абсолютной высоте живут популяции Донгуз-Оруна (фот. 3), Безенги (в районе Дыхтау, 5198 м), Бокового хребта (в массиве Эльбруса) и Верхней Балкарии (в массиве Коштантау, 5145 м). В массиве Бокового хребта, где живет вторая популяция, ледников нет совсем, а снежники почти полностью стаивают к концу мая. На южном склоне Скалистого хребта нет не только ледников, но и снежный покров неустойчив и сходит очень рано.

Во всех этих трех районах Чегемского ущелья весна наступает не одновременно, что выражается в разновременном сходе снежного покрова и начале вегетации альпийских растений. В разные сроки приступают к размножению и улары этих районов:

Хребты	Начало вегетации	Начало насиживания
1. Скалистый	25.II—5.III	12—20.IV
2. Боковой	20—25.III	1—10.V
3. Главный	15—20.IV	25.V—5.VI

Как видно из таблицы, благоприятные условия для возобновления роста растений в различных районах наступают с разницей в 2—3 нед. В той же последовательности приступает к размножению и каждая из популяций уларов, населяющих эти районы. Сроки начала вегетации растений и начала размножения уларов в популяциях Донгуз-Оруна, Безенги, массивов Эльбруса и Коштантау полностью совпадают с таковыми северных отрогов Главного хребта в Чегемском ущелье.

Существенно колебание сроков размножения уларов по годам, что стоит в прямой зависимости от погодных условий года. Так, например, весна 1961 г. пришла в высокогорье Ц. Кавказа с запозданием примерно на три недели в связи с затянувшимися весенними снегопадами (снег выпадал от 1500 м и выше в следующих числах: 16, 23 и 30—31. III, 8 и 14. IV). И популяция уларов Бокового хребта в Чегемском ущелье приступила к насиживанию кладок 23—30 мая, тогда как обычно это происходит 1—10 мая. Затянувшаяся весна оказывает меньшее влияние на сроки размножения птиц в наиболее суровых районах (отроги Главного хребта, Донгуз-Орун, Безенги, массивы Эльбруса и Коштантау). Наиболее резко она сказывается на сроках размножения популяций Скалистого хребта. Так, весна 1964 г. была холодной, затяжной и запаздывала примерно на 25 дней против обычных сроков. Однако улары Донгуз-Оруна и массива Эльбруса приступили

к насиживанию своих кладок, как всегда, в последних числах мая. В то же время птицы Бокового хребта Чегемского ущелья приступили к насиживанию 23—30 мая, с опозданием против обычных сроков на три недели. Улары Скалистого хребта — 15—25 мая, с опозданием на пять недель.

Таким образом, улары всех трех популяций против обыкновения в 1964 г. приступили к размножению одновременно. Здесь мы сталкиваемся с неблагоприятными условиями погоды как с фактором, выравнивающим разность климатических условий в различных частях горной системы, обусловленную спецификой их рельефа и орографии, степенью близости крупных ледников и абсолютными высотами. Эта разность отчетливо выступает в годы с нормальной фенологической картиной.

Преимущественное влияние затяжных, неблагоприятных погодных условий на сроки размножения популяций, живущих на меньших абсолютных высотах с более мягкими климатическими условиями (Скалистый хребет), можно объяснить только тем, что в районах с большими абсолютными высотами и окруженных ледниками (северные отроги Главного хребта, Донгуз-Орун и др.), весна обычно приходит поздно, в первой половине мая. А потому поздние мартовские и апрельские снегопады не оказывают почти никакого влияния на ход весны в этих районах, в то время как в местах, где ранневесенние условия обычно наступают в марте или начале апреля, поздние снегопады и непогода не могут не сказываться и сказываются на ходе наступления весны.

Таким образом, наблюдается следующее правило: чем дальше удалено местообитание популяции уларов от Главного хребта с его мощным ледниковым панцирем, дышащим холодом, и чем ниже его абсолютная высота, тем раньше наступает там весна и тем раньше улары там приступают к размножению; наоборот, чем ближе местообитание популяции к Главному хребту и чем выше его абсолютная высота, тем дольше там задерживается снег, тем позже наступает весна и тем позже приступают там улары к размножению и линьке.

Из изложенного совершенно очевидно, что ритм циклических явлений в жизни уларов теснейшим образом связан с динамикой температурных и кормовых условий. На фоне этого трудно согласиться с мнением В. Ф. Ларионова (1945), по крайней мере в отношении альпийских видов птиц, что свет является если не единственным, то важнейшим фактором внешней среды, определяющим календарные сроки размножения птиц. Для уларов наиболее важным из всех факторов окружающей среды, могущих служить толчком к началу размножения, является повышение температуры среды до определенного уровня, которое влечет за собой изменение всей картины окружающей обстановки и в первую очередь обуславливает появление молодой, сочной растительности (единственного корма уларов) на смену зимней, сухой и малопитательной растительности.

У популяций Чегемского ущелья разница в сроках наступания к размножению равна 40—50 дням. Если учесть, что Ц. Кавказ представляет собой наиболее высоко поднятую и широкую часть всего Б. Кавказа, то нетрудно понять, что разнообразие климатических и экологических условий именно здесь должно достигать максимума. А раз так, то и наибольшая вариация сроков размножения между популяциями уларов должна наблюдаться на Ц. Кавказе. Таким образом, можно утверждать, что сроки размножения улара в масштабе всего ареала варьируют в пределах сроков Ц. Кавказа, т. е. крайними датами наступания уларов к насиживанию по всему Б. Кавказу будут 10.IV и 5. VI, без учета особенностей года. Верность этого положения подтверждают и данные П. Ф. Левицкого (1956) и Носки (Noska, 1896) для З. Кавказа.

Внутри каждой популяции особи приступают к размножению в сжатые сроки и, за редким исключением, в течение 5—10 дней все самки уже приступают к насиживанию. Самки же, запаздывающие с насиживанием на 20—25 сут от сроков всей популяции, встречаются очень редко. За весь период работы отмечены только две такие самки: в 1960 г. (Главный хребет) и в 1961 г. (Боковой хребет); причины запоздания непонятны.

В последующем изложении материала в целях экономии места мы будем приводить даты наступления тех или иных явлений в жизни уларов только по одной популяции, населяющей массив Бокового хребта в Чегемском ущелье. Это удобно и оправдано тем, что данная популяция по срокам наступления циклических явлений занимает среднее положение среди всех других, да и материал по ней наиболее полон.

Зимой улары живут смешанными стаями, состоящими из молодых и взрослых птиц обоего пола. Крупные стаи до 30 птиц редки, обычны группы из 5—15 птиц. В двадцатых числах марта происходит разбивка на пары, что совпадает с началом вегетации растений у нижней границы альпийского пояса.

У уларов нет токования, сопровождающегося определенными позами и песнями, присущими только для брачного периода. Нет, следовательно, и специально облюбованных участков склона, где бы проходили токи. Во всех литературных источниках наблюдается тенденция отождествления токования кавказского и других уларов с формой токования тетеревиных, что совершенно недопустимо. К сожалению, ошибочное представление о характере токования кавказского улара, данное М. Ноской, вошло в монографию «Птицы Советского Союза» (1952). Носка описывает это буквально так: «Разбивка на пары происходит в определенное время и в определенных местах. Это происходит с самого утра до позднего вечера на скалах, островоподобно выступающих среди альпийских лужаек. Петух неутомимо преследует самку с горы на гору. Происходит интенсивный хоровод. Самка стара-

ется уйти, перелетая с места на место. При этом обе птицы часто издают звуки „*tju, tiu*“.

В данном случае этот автор заблуждается, приняв двух дерущихся самцов за самку и самца, причем он наблюдал их, когда, уже после ожесточенного боя, один из соперников был обращен в бегство и пытался уйти от преследующего соперника. За период работы нам приходилось наблюдать подобные бои между самцами более десятка раз. Надо сказать, что при встрече достойных соперников схватка приобретает очень острый характер и напоминает перепелиные или петушиные бои. Птицы яростно набегают друг на друга, сталкиваясь в воздухе ногами и нанося друг другу удары клювами. Отскочив и сев на землю, они некоторое время стоят неподвижно, друг против друга, опустив головы, в напряженном ожидании нападения противника. В случае, когда один из противников более агрессивен и настойчив, другой, не выдержав натиска, обращается в бегство. При этом чаще всего обе птицы непрерывно улюлюкают. В случае, когда соперник обращается в бегство уже в состоянии изнеможения, преследование происходит молча. Слышны только хлопанье крыльев и шум падающих камней. 9 мая 1960 г. нами был добыт улар, преследуемый другим, который оказался взрослым самцом, со свежими кровоподтеками на горле и верхней части шеи.

Предбрачное возбуждение уларов проявляется очень бурно. Пение и посвисты самцов в средних числах марта резко возрастают. Голоса доносятся непрерывно со всех склонов в течение всего дня, несколько ослабевая в полуденные часы. В популяции царит общее оживление, наблюдаются частые перелеты птиц с места на место.

У уларов, как это впервые заметил Носка, существует половое различие в голосе. Самки никогда не издают посвистов, которые характерны только для самцов. Посвисты самцов можно передать приблизительно как громкий, очень мелодичный, с флейтовым тембром звук, состоящий из двух колен и длящийся две секунды: «Уууй-Йиу!». Иногда посвисты бывают четырехколенные: «Уууй-Йиу-ууй-Йуу». Третий вид звуков, издаваемых самцами, — это настоящая брачная песня, полная задора и огня. Она состоит из двух частей, включающих четыре колена, и длится шесть секунд. Наиболее часто она раздается в брачный период, но изредка можно слышать ее и в осенне-зимний период.

Для самок характерны свои звуки — это тревожное квохтанье, издаваемое ими только при приближении опасности к их выводкам: «кок-кок-кок-кок!». И второй звук — «Чуи-чу-чу!», который подается исключительно при созыве разбитого выводка или в ответ на голос отбившегося цыпленка. Позыв цыпленка звучит так же, как и самки, более высоко. Характерно, что молодые самцы, достигшие трехмесячного возраста, уже способны издавать все звуки, присущие взрослым самцам.

При взлете все особи, независимо от пола и возраста, издают одинаковые звуки, воспринимаемые человеческим ухом как улюлюканье: «Уиль, уиль, уиль!».

Улары строгие моногамы, но тем не менее роль самца в размножении сводится только к покрытию самки. Ни в насиживании кладки, ни в уходе за потомством самец не принимает участия. Вовлеченное отношение самца к своему потомству впервые было подмечено Е. В. Цветковым (Мензбир, 1902), который писал: «По моим наблюдениям, эти последние (т. е. самцы, — Д. Б.) почти никакого участия не принимают в охране и воспитании птенцов. Наоборот, несколько самцов сбиваются иногда вместе и ходят, так сказать, холостую жизнь». Затем Л. Б. Бёме (1926) писал, что во время вывода птенцов самцы держатся отдельно от самок по несколько штук вместе. М. Носка же приводит пространное описание самца, как «предводителя и охранителя» своего выводка. Однако приводимые им же самим факты свидетельствуют о его заблуждении. Так, автором была убита самка от птенцов в пуховом возрасте, чтобы пронаблюдать за остающимся без самки выводком. О результате этого эксперимента он пишет: «Через четыре дня я обнаружил их (птенцов, — Д. Б.) в этом же районе и легко нашёл, изнуренных голодом. Петух, который отсутствовал накануне, не взял осиротевших птенцов к себе».

За период работы нами зафиксированы 82 выводка самых различных возрастов, от пуховичков 2—3 дневного возраста до почти взрослых, 3—4-месячных птенцов. Но не было ни одного случая встречи двух взрослых птиц при одном выводке, а добытые взрослые птицы от восьми выводков все оказались самками с незаросшими наседными пятнами.

Разбивка на пары у уларов происходит очень скрытно для глаз наблюдателя. В массиве Бокового хребта в Чегемском ущелье 15—17 марта улары держатся еще группами в 3—9 птиц, но уже 25—30 марта вся стая держится только парами, за исключением редких, одиночных самцов. Можно предположить, что улары образуют постоянные пары, хотя и нет пока прямых фактов, говорящих в пользу этого.

Соотношение полов в популяциях уларов, как показывает учет, проведенный после разбивки птиц на пары, близко 1:1 с небольшим преобладанием самцов (табл. 3).

Во второй половине февраля начинается рост гонад у самцов, и в средних числах апреля гонады достигают максимальных размеров (рис. 2). В этот же период происходит спаривание.

Кладка начинается в двадцатых числах апреля, спустя месяц после разбивки на пары. Каждая самка на кладку яиц тратит от 9 до 15 дней в зависимости от величины кладки, поскольку каждое очередное яйцо сносится через день, а иногда даже через два. Интересно, что насиживание начинается за 5—7 ч до откладки последнего яйца. Так, гнездо № 6 было найдено 28 мая 1964 г. с пятью яйцами. 29 мая самка села на гнездо в 14 ч и сошла с него

Таблица 3

Соотношение полов в популяции уларов

Дата	Район наблюдений	Всего	Из них		
			♂	♀	холостых ♂
29 V 1959	Донгуз-Орун	18	9	9	—
27 III 1960	Боковой хребет, Чегемское ущелье	63	30	30	3
6 IV 1960	То же	48	23	23	2
2 IV 1961	» »	55	26	26	3
15 IV 1962	Верхняя Балкария	29	14	14	1
23 V 1960	Баксанское ущелье	39	18	18	3

в 15 ч 35 мин, отложив шестое яйцо. После этого она вновь села на гнездо только 31 мая в 8 ч и уже больше не сходила, т. е. началась инкубация. Лишь между 13 и 15 ч, в этот же день, было снесено последнее, седьмое яйцо (фот. 4).

Гнездо № 7 найдено 29 мая 1964 г. с тремя яйцами. Четвертое яйцо было отложено 30 мая между 15 и 17 ч. 2 июня в 7 ч самка приступила к инкубации четырех яиц. Между 14 и 16 ч этого же дня она снесла последнее, пятое яйцо (фот. 5).

Строение гнезд уларов типично для куриных (Иванов, Базиев, 1961). В выбранном месте под гнездо копаются широкая лунка глубиной от 4 до 8 см, которая затем выстилается сухими листьями злаковых растений, иногда с примесью зеленого мха. Из этих же материалов строятся борта лотка (фот. 5). На дне лотка всегда имеется то или иное количество перьев самки. Материал для строения гнезда определяется конкретными возможностями местоположениями гнезда. Самыми доступными являются сухие листья и стебли альпийских злаков, распространенных на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций. Шесть гнезд из

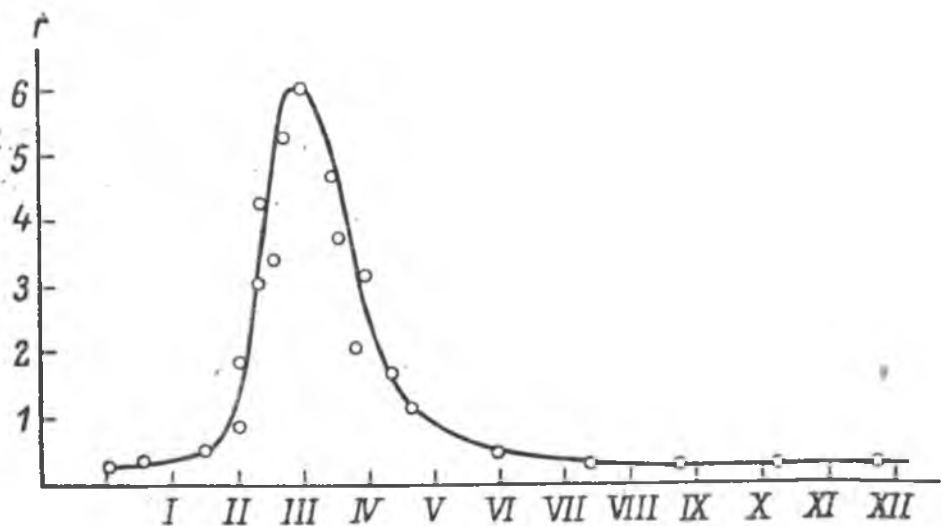


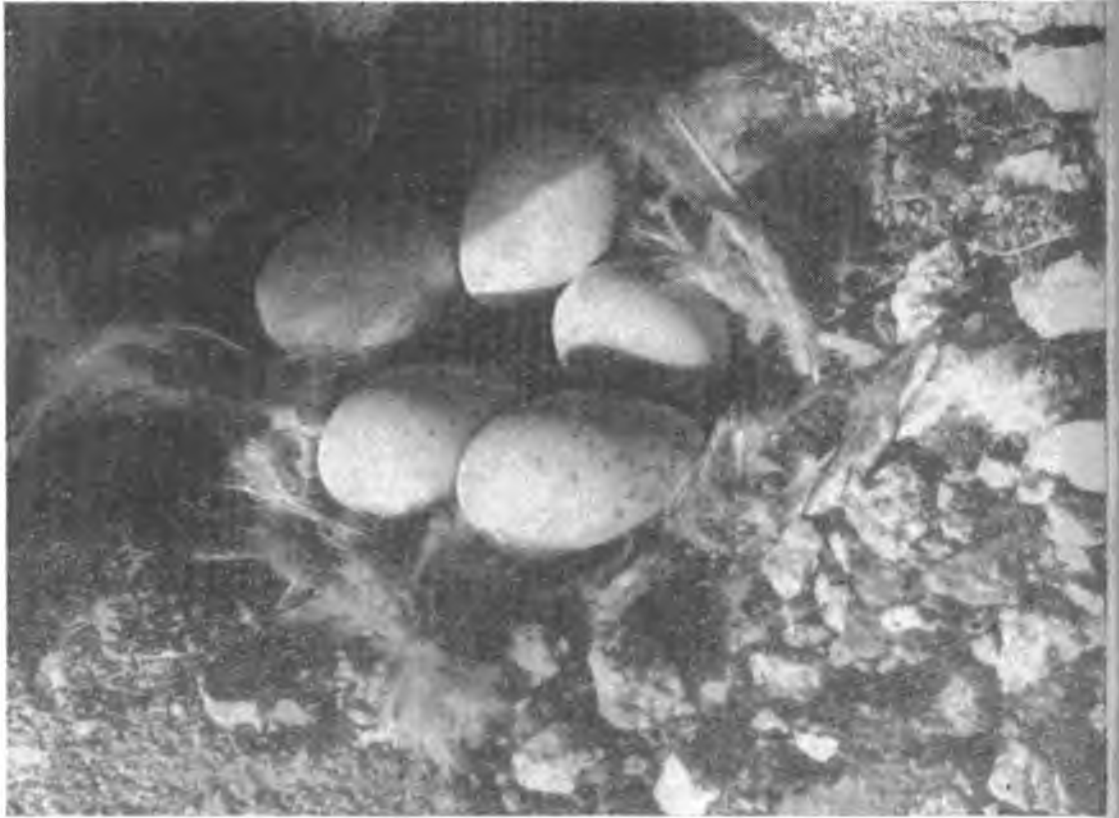
Рис. 2. Изменение веса левого семенника кавказского улара в течение года.



Ф о т. 4. Полная кладка кавказского улара (гнездо № 6).



Ф о т. 5. Кладка кавказского улара. Гнездо (№ 7) построено из травы под многолетней кочкой типчака.



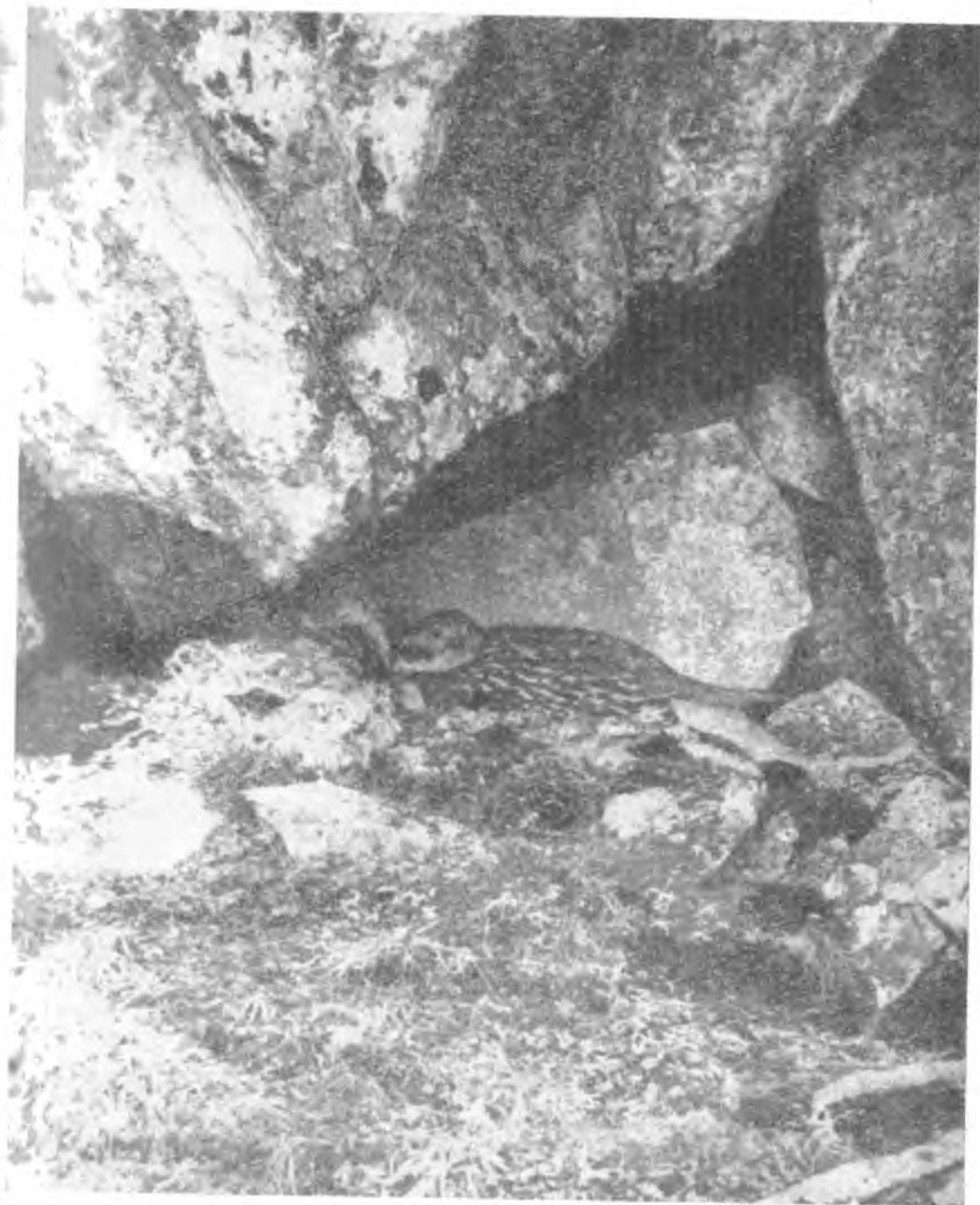
Ф о т. 6. Полная кладка кавказского улара. Гнездо (№ 5) целиком построено из перьев самки.

восьми (в том числе одно старое), найденные на склонах указанных экспозиций, были построены из злаков. Одно старое гнездо найдено на склоне северо-восточной экспозиции, где нет злаков, но много мха, было построено исключительно из мха. В случае же отсутствия естественного материала для гнезда самка целиком выстилает его своим пером. Таковы гнездо № 3 из Донгуз Оруна, расположенное в нише скалы, со всех сторон окруженной крупным снежником, и гнездо № 5 (найденно К. Айунцем) и Безенги, расположенное в скальной части склона, в значительном удалении от ближайших растительных ассоциаций (фот. 6). Подобный факт у других куриных не отмечен и свидетельствует о высокой приспособленности улара к суровым условиям высокогорья.

Гнездо всегда располагается в каком-нибудь укрытии: в нише скалы, под нависающим камнем, под прикрытием многолетней кочки типчака или в середине самой кочки (фот. 7).

Внутренний диаметр лотка 17—24,5, глубина — 4—8 см. Каждый год самка вьет гнездо на новом месте.

Число яиц в кладках определено нами как по найденным новым кладкам, так и по самкам, добытым в период откладки яиц (табл. 4). Указание Радде (1884) о якобы 20 яйцах в кладке уларов основано на опросных данных и весьма сомнительно. Он пишет, что получил две посылки с кладками улара, в первой



Ф о т. 7. Самка на гнезде (№ 5), построенном в нише скалы.

Таблица 4

Число яиц в кладках по найденным гнездам и по фолликулам самок, добытых в период откладки яиц

Дата	Район наблюдений	Объект изучения	Число фолликул		Полная кладка
			пустых	развивающихся	
28 V 1959	Район Эльбруса	Гнездо	—	—	5
29 V 1959	Донгуз-Орун	»	—	—	7
20 VI 1959	»	»	—	—	5
28 V 1964	»	»	—	—	7
29 V 1964	»	»	—	—	5
6 V 1960	Чегем	»	—	—	8
31 V 1961	Безенги	»	—	—	5
23 V 1960	Район Эльбруса	Самка	3	5	8
8 V 1960	Чегем	»	4	3	7
21 V 1961	»	»	6	1	7
13 IV 1962	»	»	—	7	7
12 V 1964	»	»	2	5	7
14 IV 1961	Кара-Кая	»	4	2	6
9 V 1964	»	»	1	7	8
17 V 1962	Верхняя Балкария	»	2	4	6
19 V 1962	То же	»	3	5	8
13 V 1950	Западный Кавказ (по: Левицкий, 1956)	Гнездо	—	—	6
Июнь	Казбек (по: Радде, 1884)	»	—	—	6
Июнь	То же	»	—	—	7

из коих было 6, во второй 7 сильно насиженных яиц. Однако тут же, буквально через несколько строчек, он без всяких оснований утверждает, что в первой из этих кладок было 10, во второй 13 яиц. Очевидно, тут какое-то недоразумение.

Из табл. 4 явствует, что число яиц в кладках варьирует в пределах 5—8, составляя в среднем на одну кладку 6.5.

Средние размеры яиц (в мм) в каждой из семи кладок, имеющих в нашем распоряжении, следующие:

1-я — 67.64×46.94	4-я — 66.42×45.82
2-я — 67.70×46.20	5-я — 67.04×44.66
3-я — 67.15×45.7	6-я — 68.55×46.37
7-я — 65.40×42.88	

Средние размеры яиц из семи кладок (42 яйца) равны 67.12×45.71 мм. Самое крупное яйцо 68.9×47.8; самое мелкое — 63.5×42.2, а их вес в свежем состоянии соответственно 84.2 и 60.4 г. Средний вес (42 яйца) — 77.62 г. Яйца первых шести кладок очень близки между собой как по размерам, так и по форме. Яйца седьмой кладки отличаются более мелкими размерами, более узки и остроконечны. Возраст самки, снесшей эту кладку, нам неизвестен.

Т а б л и ц а 5

Числo взрослых самок глухаря и улара в период с октября по май и размеры их яиц

Вид	Число особей	Вес птиц (W)	Средние размеры яиц, мм	Вес яиц (w)	w/W, %
Глухарь	44	1700—2210 (1946)	57.5×42.0	49.4—60.4 (53.2)	2.81
Улар	15	1505—2160 (1849.7)	67.12×45.71	60.4—84.2 (77.62)	4.19

Примечание. Данные по глухарю из Семенова-Тян-Шанского, 1960.

Общий тон яиц серо-зеленовато-голубоватый неизменен во всех кладках. Коричневые точки и крапинки на яйцах из одних кладок распределены равномерно, из других сконцентрированы на тупом конце.

Обращают на себя внимание большие размеры и вес яиц улара. В этой связи интересно сопоставить их с яйцами других куриных, в частности глухаря, являющегося самым крупным представителем отряда. Такое сравнение правомочно, поскольку вес взрослых самок улара и глухаря почти равен, с небольшим превышением среднего веса глухарок (табл. 5).

Из таблицы видно, что, несмотря на более крупный вес глухарок, вес и размеры их яиц значительно уступают таковым улара. Случайно ли это? Чтобы ответить на этот вопрос, сравним условия, в которых протекает начальная стадия постэмбрионального развития птенцов обоих видов.

В среднем вылупление птенцов глухаря в таежной зоне падает на вторую половину июня, когда уже устанавливается устойчивость, теплая погода, растительность достигает высокого расцвета и, что имеет первостепенное значение, появляются насекомые. Как показал О. И. Семенов-Тян-Шанский (1960), у птенцов глухаря, даже достигших уже 1—2-месячного возраста, животные корма встречаются приблизительно в 4 раза чаще, чем у взрослых, и в 10 раз больше по количеству. Совершенно очевидно, что у птенцов меньшего возраста и пуховиков эти цифры должны быть еще более разительными. Таким образом, непреложным фактом является преимущественное питание птенцов глухаря на ранних стадиях постэмбрионального развития животными кормами, как более ценными и высококалорийными. И если теперь бросить беглый взгляд на минувшие эпохи, то очевидно, что и в процессе эволюции, из поколения в поколение, значительную роль в питании птенцов глухаря играли и продолжают играть насекомые. Это неотъемлемый признак биологии глухаря как вида.

Вылупление птенцов улара в среднем падает на первую декаду июня, когда в высокогорьях Кавказа погодные условия отличаются крайней неустойчивостью. Нередко склоны в альпий-



Ф о т. 8. Пуховые птенцы в гнезде № 4 в первый день после вылупления, 5 июня 1960 г. Вокруг гнезда лежит снег.

ском поясе бывают окутаны густым туманом и 5—10 сут солнечный луч не в состоянии пробиться сквозь его серую мглу. В течение 7—10 сут с перебойми идет мокрый снег с дождем и мелким градом. Выпадающий за ночь снег сплошь покрывает склоны и скалы, а днем медленно тает и все становится мокрым. Температура воздуха в течение суток колеблется от -2 до 5° С. В общем царит холод и сырость (табл. 6). В таких именно условиях чаще всего и появляются на свет птенцы кавказского улара (фот. 8).

Ко времени вылупления птенцов улара растительность альпийского пояса представляет собой сплошной зеленый ковер, значительная часть растений цветет. А насекомые? А насекомых в альпийском поясе Б. Кавказа как по количеству видов, так и по числу особей ничтожно мало, а в этот период их почти нет.

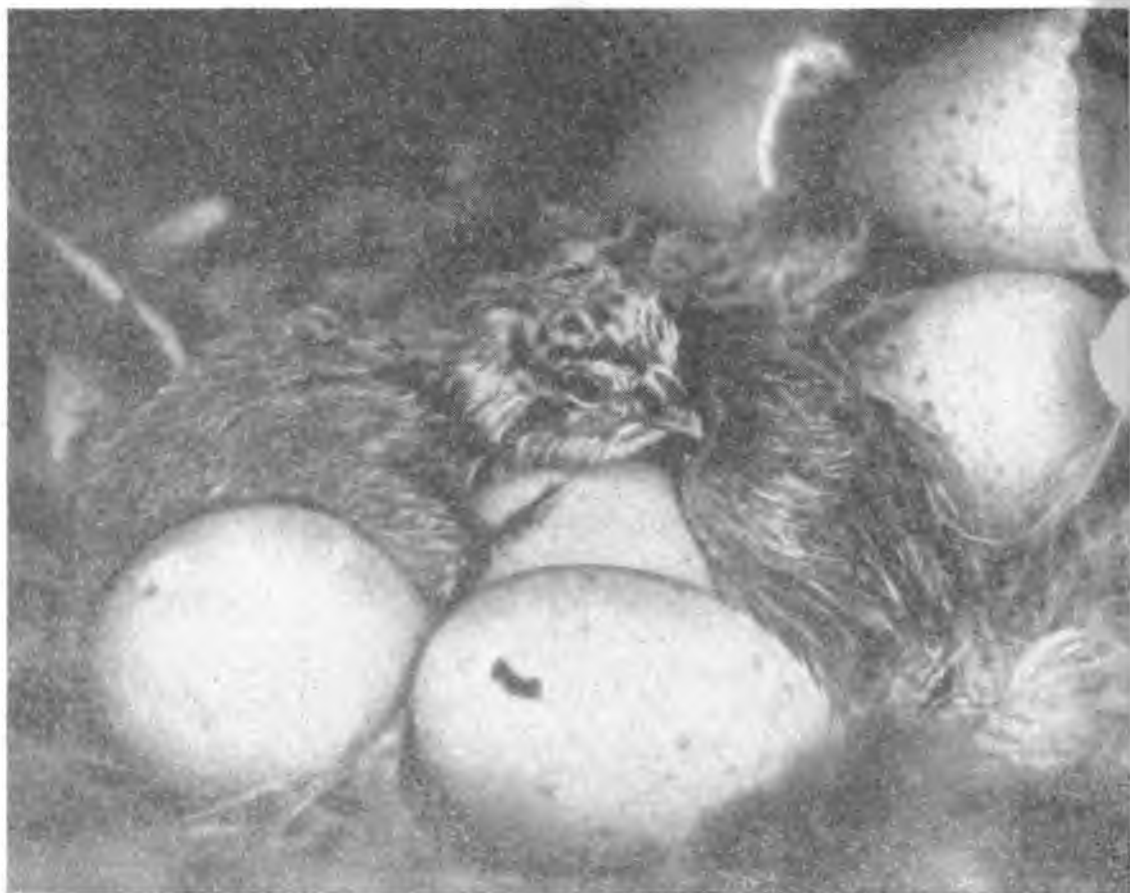
Пуховики улара, появляющиеся на свет в условиях снегопадов, не способны сразу следовать за матерью и начать активно кормиться растениями. Они вынуждены 2—3 сут после вылупления, а иногда больше, пока не улучшатся погодные условия, сидеть в гнезде под защитой материнского тепла. И за это время птенцы не только не гибнут от голода, а, наоборот, успевают

Таблица 6

Суточный цикл насиживающей самки кавказского уларя
(с 4 до 20 ч) и состояние погоды, 1960 г.

Дата	Состояние погоды и температура воздуха в 4 (T ₁), в 13 (T ₂) и в 20 ч (T ₃)	Время кормежки	Частота переворачивания яиц
		часы и минуты	
27 V	Ясная, безоблачная. T ₁ =7°; T ₂ =18.2°; T ₃ =9.4°	Не кормилась	1 — 13 ²⁰ ; 2 — 14 ²⁰ ; 3 — 15 ³⁰ ; 4 — 16 ³⁵
28 V	Ясная, безоблачная. T ₁ =7.6°; T ₂ =17.7°; T ₃ =8.9°	Не кормилась	1 — 13 ⁵ ; 2 — 15 ⁵⁰ ; 3 — 16 ¹⁰ ; 4 — 17 ²⁰ ; 5 — 17 ⁴² ; 6 — 18 ²²
29 V	Облачная с прояснениями. T ₁ =6.4°; T ₂ =14.8°; T ₃ =7.6°	С 5 ³⁰ до 5 ⁵⁰	1 — 11 ¹⁵ ; 2 — 13 ¹⁰ ; 3 — 14 ⁴⁰
1 VI	Низкая густая облачность. С 4 до 15 ²⁰ с перерывами шел мокрый снег с дождем. T ₁ =1.2°; T ₂ =8.3°; T ₃ =2.2°	С 4 ⁵⁰ до 5 ⁰⁵	1 — 6 ⁰⁰ ; 2 — 7 ⁵⁵ ; 3 — 14 ³⁵ ; 4 — 15 ¹⁰ ; 5 — 18 ²⁵
2—3 VI	Погодные условия близки к таковым 1.VI	С 4 ¹⁵ до 4 ³⁰ и с 7 ⁴⁵ до 8 ⁰⁵	2.VI переворачивала яйца 4 раза, а 3.VI 5 раз
4 VI	Густой туман. С 4 ч до 7 ⁵⁰ — моросящий дождь. 14 ²⁰ —14 ⁵⁵ — мелкий град; 14 ⁵⁵ —16 ⁰⁰ — дождь; 16 — 18, 10 — снег. Снежный покров — 65 мм. T ₁ =-1.2°; T ₂ =9.1°; T ₃ =3.4°	С 11 ³⁰ до 11 ⁵⁵	Гнездо сквозь туман просматривалось изредка
5 VI	Выше гнезда густая низкая облачность. С перерывами шел мокрый снег. T ₁ =-1.5°; T ₂ =9.1°; T ₃ =4.6°	Не кормилась	Между 3 и 7 часами вылупились птенцы
6—7 VI	Низкая облачность, в разные часы суток шел снег и густой туман окутывал район гнезда. T от -1 до 4.5°	Не оставляла птенцов и не кормилась	Сидела на гнезде, собрав под себя птенцов

аметно укрепнуть. Так, птенцы в гнезде № 4 вылупились ранним утром 5 июня 1960 г. в очень сложных метеорологических условиях (табл. 6). В последующие два дня погода не улучшалась, и выводок, несмотря на частые (три раза в день) посещения его нами, не покинул гнезда ни 5, ни 6 июня. Лишь 7 июня к полудню самка с выводком оставила гнездо и расположилась в 9—10 м от гнезда. Однако птенцы не кормились, а сидели, сгрудившись, под брюхом самки, намокали и, когда оставались без матери, дрожали от холода.



Фот. 9. Вылупление птенцов кавказского улара в гнезде № 6.

В гнезде № 6 птенцы вылупились утром 28 июня 1964 г. в условиях густого тумана и небольших осадков в виде снежной крупы (фот. 9, 10). В этот день выводок не покинул гнезда. На следующий день погода с утра выдалась ясной и сухой, и, придя к гнезду в 9 ч, мы уже не застали там выводка. Таким образом, в первом случае, когда сохранялись неблагоприятные условия, выводок в гнезде находился более двух суток. Во втором случае — одни сутки, только до наступления благоприятных погодных условий.

Один из птенцов гнезда № 4, внешне совершенно нормально развитый и ничем не отличающийся от остальных, был вскрыт нами в возрасте 30 ч. Обнаружилось, что он, во-первых, обладает некоторым количеством подкожного и внутреннего жира, во-вторых, значительным запасом остаточного желтка в брюшной полости.

Из гнезда № 6 также был взят один птенец, внешне не отличающийся от остальных, и вскрыт в возрасте 7 ч. Вес птенца 58.3 г, а вес остаточного желтка в полости брюшка 11.5 г, что составляет 19.7% от веса самого птенца. Подкожного и внутреннего жира не оказалось совсем.

Усвоение остаточного желтка происходит только через слепые отростки кишечника. Желток по «желтокопроводу», если



Ф о т. 10. Пуховой птенец кавказского улара.

можно так назвать этот временно функционирующий орган, поднимет в кишечник на стыке соединения прямой, тонкой и слепых кишок, а оттуда распределяется в оба слепых отростка поровну. У первого цыпленка слепые кишки были наполнены наполовину частично переваренным желтком зеленовато-бурого цвета. У второго цыпленка желток только начал поступать в слепые отростки и количество его в них было незначительным.

Хотя фактический материал более чем скромный, тем не менее мы склонны рассматривать значительный запас остаточного желтка у пуховиков улара не как случайное явление или патологическое отклонение в эмбриональном развитии, а как результат направленного действия естественного отбора в сторону усиления сопротивляемости улара неблагоприятным условиям среды. Это одно из важных звеньев в цепи адаптаций улара как вида к условиям альпийского пояса. Надо думать, что именно благодаря этим запасам питательных веществ, заложенных в самом организме цыплят в виде резервного желтка, они способны не только переждать неблагоприятные условия высокогорья в первые дни после вылупления, но и заметно окрепнуть, а значит и выжить. Если допустить, что количество запасных питательных веществ в организме птенцов к моменту вылупления находится в прямой

зависимости от веса яиц, что вполне естественно, то становится понятной биологическая целесообразность более крупных яиц. Таким образом, надо полагать, что увеличение веса яиц уларов явилось результатом естественного отбора и было вызвано к жизни необходимостью передать потомству более высокую жизнеспособность в суровых условиях высокогорья. Его прогрессивное значение для сохранения вида трудно переоценить.

Другое, чрезвычайно важное направление, по которому шел естественный отбор крупных яиц уларов, осуществлялось в силу действия закона Бергманна. Этот закон гласит, что при увеличении размеров тела животного поверхность его тела увеличивается в квадрате, а объем возрастает в кубе. При этом соотношение между количеством тепла, излучаемым через поверхность в атмосферу, и количеством тепла, вырабатываемым при внутриклеточных окислительных процессах, изменяется в сторону возрастания последнего. Иными словами, чем больше размеры тела животного, тем более положителен тепловой баланс при терморегуляции.

Исходя из этого положения легко понять, что увеличение размеров птенцов улара должно иметь громадное адаптивное значение в борьбе с низкотемпературным режимом высокогорья. А размеры птенцов, как известно, находятся в прямой зависимости от размеров яиц. Поэтому любая мутация у самок улара, ведущая к увеличению размеров яиц, немедленно давала существенное преимущество птенцам в борьбе с низкими температурами высокогорья на первых же стадиях их постэмбрионального развития. В процессе филогенетического развития выживали преимущественно птенцы, развивающиеся из крупных яиц, а птенцы, развивающиеся из мелких яиц, должны были подвергаться массовой элиминации действием низкой температуры в сочетании с осадками.

Таким образом, малейшее отклонение в сторону увеличения размеров яиц у уларов немедленно подхватывалось отбором и усиливалось из поколения в поколение, закрепляясь генотипически. В конечном итоге отбор привел уларов к необычайно крупным размерам яиц, несвойственным для равнинных видов куриных, что мы наблюдаем сегодня.

Важное биологическое значение крупных яиц отмечено и М. А. Кузьминой (1960, с. 133—141) при изучении ею гималайского улара.

За гнездом № 4 (фот. 11) велось нами круглосуточное визуальное наблюдение с 23 мая по 7 июня 1960 г. из палатки, установленной примерно в 40 м от гнезда. Данные наблюдений приводятся в табл. 6. Из табл. 6 видно, что инкубация яиц улара и вылупление птенцов могут происходить в очень неблагоприятных условиях. Самка обычно кормится один раз в сутки и при этом кладку оставляет не более чем на 20 мин. Переворачивание яиц производится сравнительно редко, 4—6 раз за 16 светлых



Фот. 11. Самка на гнезде в условиях ясной погоды, 23 мая 1960 г.

чисов суток. Птенцов, вылупившихся в сложных метеорологических условиях, самка не покидает и не кормится. Аналогичные же данные по суточному режиму самки были получены нами при более кратковременных наблюдениях за гнездами № 3 и № 6.

Насиживание кладки от 6 мая 1960 г. (гнездо № 4) началось 8 мая в 7 ч. Птенцы вылупились между 3 и 7 ч 5 июня.

Насиживание кладки от 28 мая 1964 г. (гнездо № 6) началось 31 мая в 8 ч. Птенцы вылупились 28 июня между 5 и 10 ч. Таким образом, в обоих случаях эмбриональное развитие продолжалось полных 28 сут.

Об общих ежегодных потерях в потомстве уларов включая сюда число неоплодотворенных яиц, эмбриональную смертность птенцов и гибель птенцов в постэмбриональный период, до 2—3-месячного возраста, можно судить по соотношению среднего числа яиц в кладках и среднего числа птенцов на один выводок в августе—октябре (табл. 7).

Из таблицы видно, что больше всего выводков, где содержится 4 и 5 птенцов. Выводки с 8 птенцами не встречены совсем, а с 7 птен-

Таблица 7

Число птенцов в выводках в августе—октябре и встречаемость выводков с соответствующим числом птенцов

Число птенцов в выводке	1	2	3	4	5	6	7	8
Число выводков	6	6	14	24	20	10	2	0

цами встречены только дважды. Среднее число птенцов в одном выводке — 4.0. Выше мы видели (табл. 4), что среднее число яиц в кладках равно 6.5. Таким образом, в общем в каждой кладке гибнет 2.5 яйца, что составляет 38.5%.

О величине эмбриональной смертности птенцов трудно судить, ибо нет необходимого количества данных, но можно указать, что в гнезде № 3 из 5 яиц нормально развились 4 эмбриона, одно яйцо оказалось неоплодотворенным; в гнезде № 4 из 8 яиц одно оказалось неоплодотворенным и одно было взято нами; в гнезде № 6 все 7 яиц развились нормально.

В. А. Котов (1959) полагает, что постэмбриональная смертность птенцов уларя обуславливается большими снегопадами, приводящими к глубокому снежному покрову. Несомненно, в условиях Западного Кавказа это имеет место в отдельные годы. В Центральном, а тем более в Восточном Кавказе в конце мая—июне не выпадает глубоких снегов и не образуется устойчивого снежного покрова. Поэтому здесь значение этого фактора практически очень невелико. Основную роль в постэмбриональной гибели птенцов, по нашему мнению, играют хищники (см. гл. «Враги»), неблагоприятные метеорологические условия (в основном З. Кавказ) и всякого рода несчастные случаи.

Коротко отметим поведение самца в период инкубации яиц и его отношение к гнезду и самке. В первые две недели самцы придерживаются района своего гнезда и потому не соединяются в группы. Нередко они встречаются со своими самками, сошедшими на кормежку, а затем сопровождают их к гнезду. Так, при посещении нами гнезда № 4 9 и 10 мая, оба раза самец оказывался сидящим на скале в 10—12 м от гнезда. Он часто посвистывал и пел. 26 мая самка, слетевшая на кормежку (в 6 ч 10 мин), прилетела назад через 18 мин вместе с самцом и сразу же села на яйца. Самец же поднялся на упомянутую выше скалу и в течение 26 мин издавал то обычные свои посвисты, то страстно пел с возбуждением, расхаживая взад и вперед. Аналогично вели себя самцы у гнезд № 6 и № 7 на первых порах после начала насиживания. Как правило, самцы за 10—15 дней до появления выводков объединяются в небольшие группы из 3—7 птиц и начинают вести стайный образ жизни. В июле—августе, как это отмечают



Фот. 12. Самки уларов на своих кладках сидят чрезвычайно плотно.

М. Б. Бёме (1926) и А. А. Насимович (1947), они придерживаются самых высоких и трудно доступных участков склона, нередко образуя стаи до 20—25 птиц. Они продолжают жить обособленно от выводков до первых устойчивых снегопадов, после которых обычно образуются смешанные стаи из самцов и выводков с самками.

Насиживающая самка сидит очень плотно. В ясную погоду, под прямыми лучами солнца она явно страдает от жары. Сидит на яйцах, распутив оперение, приспустив крылья и часто дышит широко открытым ртом. В пасмурную погоду, под дождем и снегом, она, наоборот, как бы срастается со своим гнездом. И даже, когда по листьям свисающих растений дождевые капли и снег стекают на ее спину, она не покидает кладки. Приблизившегося человека подпускает вплотную (фот. 12), а слетев, непременно старается отвести от гнезда. До тех пор, пока человек находится у гнезда, она тревожно квохчет (кок-кок-кок), держа гнездо в поле зрения. После ухода человека, через 15—20 мин она возвращается на гнездо. Интересно отметить, что при нашем постоянном пребывании у гнезда № 4 в течение двух недель самка привыкла до некоторой степени к нам. Если в первые дни она позволяла фотографировать себя с расстояния до 1 м, но при осторожном, резком движении слетала с гнезда, то через 6—

Т а б л и ц а 8

Постэмбриональное развитие птенцов кавказского уларя
(размеры в мм)

Возраст в сутках	Пол	Вес, г	Длина почек		Длина тела	Длина крыла	Размах крыльев	Длина ценона	
			лев.	прав.					
0.4	♀+♂	58.3	36	36	135	28	132	28	
1		65.4	37	38	140	30	146	29	
15		175	37	38	235	108	358	35	
30		360	53	56	355	160	550	41	
30		390	52	49	360	168	552	42	
45		675	59	61	450	205	702	46	
60		760	65	65	460	217	710	50	
60		820	67	67	475	231	770	52	
60		930	71	71	492	239	800	52	
75		1340	80	79	556	252	821	52	
75		1620	79	79	590	269	895	58	
90—100		1470	81	80	575	254	834	63	
90—100		1900	80	80	596	265	892	68	
125—130		1550	75	76	567	248	842	70	
125—130		1600	78	79	584	262	869	71	
Взрослые		♀, n=9	1575	76	77	593	261	835	65
		♂, n=11	1840	76	76	659	286	894	75

7 дней позволяла трогать себя рукой и осторожно гладить свое серебристое оперение. Для того чтобы согнать ее с кладки, теперь приходилось применять силу. А в день вылупления птенцов она позволяла вытаскивать из-под себя пустые скорлупы яиц. Однако уже на следующий день самка стала заметно осторожней, что характерно, слетев от птенцов, она не старалась более отводить. Птенцы же сразу бросались в разные стороны, норовя забиться в ближайšie щели. Аналогичная же картина наблюдалась с птенцами гнезда № 6.

Несмотря на то что со всех трех гнезд мы часто стогняли самок, ни одна из них не бросила кладку. Очевидно, высокая степень привязанности к гнезду вообще характерна для самок уларя.

Наблюдения над каспийским уларем показали, что самки, потерявшие кладку после 3—5 дней насиживания, не могут отложить вторую в силу инволюции яичника (самые крупные фолликулы достигают 1.5 мм в диаметре). Две самки кавказского уларя, у которых кладки были взяты нами на вторые сутки насиживания (гнезда № 1 и № 5), к повторной кладке не приступили. Таким образом, можно полагать, что повторных кладок у уларя не бывает.

Самка с выводком ведет очень скрытный образ жизни и отыскать выводок, особенно до 1.5—2-месячного возраста, удается с большим трудом. При опасности самка улетает без попыток отводить, птенцы же молниеносно скрываются в щелях среди об-

ломков скал, а после минования опасности она возвращается к птенцам и сзывает их голосом.

Летные птенцы при появлении опасности нередко взлетают вместе с самкой, а более взрослые (старше одного месяца) почти всегда улетаю́т с самкой.

Рост и развитие птенцов происходит очень интенсивно (табл. 8) в силу изобилия корма, состоящего исключительно из надземных частей альпийских растений.

Из таблицы видно, что молодые птицы уже к 2.5—3 месяцам жизни достигают размеров взрослых, уступая им лишь в весе. На первые две недели вес пуховика увеличивается более чем в 2.5, а на месяц — в 5.5—6 раз. Примерно с месячного возраста начинает проявляться половой диморфизм в весе и размерах.

К весне следующего года молодые птицы достигают половой зрелости и участвуют в размножении, а на ногах самцов вырастают шпоры. В возрасте 3 мес самцы начинают издавать попевки и петь, как и взрослые птицы.

ПИТАНИЕ

Содержимое свежевскрытого зоба сортировалось по видам и тут же взвешивалось, после чего доставлялось специалисту для определения. Определение растений, извлеченных из зобов, не встретило особых затруднений благодаря крупным размерам их частей (целые листья, части стебля с листьями и верхушечными побегами, бутоны, цветы, соцветия, плоды и семена).

Обычно при описании питания куриных выделяют шесть и даже девять (Семенов-Тянь-Шанский, 1960) групп кормов. Мы же вынуждены отказаться от общепринятой систематизации кормов в силу специфичности питания уларов. Мы также отказались от детализации кормов по месяцам, поскольку питание уларов в отличие от прочих куриных характеризуется стабильностью поедаемого корма в течение круглого года. Изменения в питании по сезонам заключаются в качественных изменениях самих растений альпийского пояса — от сочно-зеленых в весенне-летний период до грубо-сухих в осенне-зимний. Эти два периода мы и выделяем в сводной табл. 9 по питанию взрослых птиц. Абсолютно пустых зобов среди наших материалов не оказалось, но вес содержимого зобов в зависимости от времени суток добычи птицы колеблется очень значительно (2.4—120 г). В среднем вес содержимого одного зоба в весенне-летний период — 44.5, а в осенне-зимний — 02.6 г.

В табл. 9 нами приводится полный список видов растений, встреченных в исследованных зобах взрослых птиц, а также абсолютный вес каждой кормовой единицы, составленной одним видом или группой видов растений, и процент от общего веса

Семейство и вид растения	Март—август, 38 заборов				Сентябрь—февраль, 21 заб.				
	части растений	встрече- чае- мость	вес		части растений	встрече- чае- мость	вес		
			г	%			г	%	
Rosaceae — розанные									
1. <i>Alchimilla sericea</i>	»	9	165.6	9.8	Почки, верхушечные побеги, части стебля, листья	12	202.4	10.72	
2. <i>A. caucasica</i>	»	2	2.3	0.13	Листья, коробочки	1	1.5	0.15	
3. <i>A. retinervis</i>	»	8	7.2	0.44	—	—	—	—	
4. <i>Potentilla crantzii</i>									
5. <i>Sibbaldia parviflora</i>									
6. <i>S. semiglabra</i>									
Styrophillaceae — гвоздичные									
1. <i>Minuartia caucasica</i>	Листья, соцветия	15	137.5	8.61	Семена, части стебля	11	106.5	5.48	
2. <i>M. imbricata</i>									
3. <i>M. aizoides</i>									
4. <i>Silene Macroscopiczii</i>									
Suregaceae — осоковые									
1. <i>Carex tristis</i>	Листья, колоски	10	81.5	4.82	Листья, колоски	10	98.5	5.06	
2. <i>C. rupestris</i>									
3. <i>C. oxophilus</i>									
4. <i>C. micropodioides</i>									
Campanulaceae — колокольчиковые									
1. <i>Campanula tridens</i>	Листья, бутоны	9	52.2	3.03	Листья, коробочки	11	63.8	3.28	
2. <i>C. ciliata</i>									

Семейство и вид растений	Март — август, 38 зобов				Сентябрь — февраль, 31 зоб			
	части растений	встречаемость	вес		части растений	встречаемость	вес	
			г	%			г	%
Umbelliferae — зонтичные								
1. <i>Astrantia pontica</i>		—	—	—	4	2.8	0.14	
2. <i>A. Biebersteinii</i>								
3. <i>Carum caucasicum</i>	} Листья	2	2.3	0.13	2	3.8	0.19	
4. <i>C. lomatoscarum</i>								
Cruciferae — крестоцветные								
1. <i>Draba brifoides</i>	»	2	3.5	0.20	3	2.1	0.10	
Lucasaeae — ситниковые								
1. <i>Linus filiformis</i>	»	1	1.3	0.07	4	3.2	0.16	
Labiatae — губоцветные								
1. <i>Thymus caucasicus</i>	»	2	3.1	0.19	—	—	—	
Geraniaceae — гераниевые								
1. <i>Geranium Renardi</i>	»	3	2.5	0.14	—	—	—	
Scrophulariaceae — норичниковые								
1. <i>Alectrolophus minor</i>		—	—	—	4	2.3	0.11	
2. <i>Veronica geytinoides</i>	Листья	2	1.8	0.10	—	—	—	
Plantaginaceae — подорожниковые								
<i>Plantago saxatilis</i>	Листья	3	2.8	0.16	—	—	—	
	Итого:		1688.5	100		1942.0	100	

Т а б л и ц а 10

Количественный и качественный анализ питания птенцов и молодых птиц кавказского уларя (38 zobov)

Семейство и вид	Части растений	Встречаемость	Вес	
			г	%
1	2	3	4	5
Leguminosae — бобовые				
1. Anthyllis variegata	Листья	3	4.5	0.68
2. Astragalus alpinus	} Листья, незрелые бобы	16	65.7	9.84
3. A. Lewieri				
4. Hedysarum caucasicum	Листья	1	1.6	0.23
5. Onobrychis Biebersteinii	Листья, бутоны	3	3.9	0.58
6. Oxytropis cyanea	} Листья, соцветия, незрелые бобы	31	183.5	27.49
7. O. Owerini				
8. Trifolium ambiguum	} Листья, цветы, семена	15	45.6	6.8
9. T. alpinum				
10. T. polyphyllum				
11. Vicia caucasica	} Листья, незрелые бобы	18	48.4	7.25
12. V. alpestris				
Gramineae — злаки				
1. Festuca supina	} Колоски, листья	8	11.2	1.6
2. F. varia				
3. Poa alpina	} То же	16	57.6	8.6
4. P. caucasica				
5. Zerna variegata				
Campanulaceae — колокольчиковые				
1. Campanula tridens	} Листья, бутоны, зрелые коробочки	19	68.8	10.01
2. C. ciliata				
Rosaceae — розанные				
1. Alchimilla caucasica	} Листья	4	9.2	1.37
2. A. sericea				
3. Sibbaldia parviflora	} »	17	35.7	5.34
4. S. semiglabra				
Compositae — сложноцветные				
1. Senecio caucasicus	»	3	4.5	0.68
2. Tragopogon reticulatum	Листья, корзинки	6	24.3	3.61
3. Inula glandulosa	То же	2	2.4	0.36
Cyperaceae — осоковые				
1. Carex tristis	} Листья	12	24.6	3.68
2. C. oreophila				
3. C. micropodioides				

Таблица 10 (продолжение)

Семейство и вид	Части растений	Встречаемость	Вес	
			г	%
1	2	3	4	5
Ranunculaceae — лютиковые				
1. <i>Ranunculus trisectilis</i>	} Листья, незрелые соплодия	7	13.8	2.06
2. <i>R. oreophilus</i>				
Araliaceae — аралиевые				
1. <i>Chacrophillum millefolium</i>	Листья	6	11.4	1.7
Umbelliferae — зонтичные				
1. <i>Antantia Biebersteinii</i>	Семена	4	1.2	0.18
2. <i>Dupleurum Nordmanianum</i>	Листья	5	5.3	0.79
3. <i>Pimpinella rodanta</i>	»	2	2.6	0.38
Borraginaceae — бурачниковые				
1. <i>Macrotomia echioides</i>	»	5	7.5	1.10
Caryophyllaceae — гвоздичные				
1. <i>Minuartia caucasica</i>	} Части стебля, листья	9	6.2	0.92
2. <i>M. aizoides</i>				
Geraniaceae — гераниевые				
1. <i>Geranium Renardi</i>	Листья	8	5.6	0.83
Euphorbiaceae — молочайные				
1. <i>Euphorbia Buschiana</i>	»	3	3.1	0.46
Labiatae — губоцветные				
1. <i>Dracosephalum Ryuschianum</i>	»	4	2.5	0.37
Polygalaceae — истодовые				
1. <i>Polygala alpicola</i>	»	5	2.5	0.37
Итого			666.73	100

содержимого всех зобов в данный период. Также приводятся данные за сентябрь—февраль.

В табл. 10 сведены данные по питанию птенцов и молодых птиц в порядке, соответствующем табл. 9. И здесь мы отказались от выделения возрастных групп птенцов или детализации кормов по месяцам, поскольку выясилось, что нет принципиального различия между питанием пуховых птенцов и молодых птиц, за исключением того, что питание пуховиков основано исключительно на листьях и нежных верхушечных побегах альпийского

разнотравья. Из 38 зобов 7 принадлежат пуховым птенцам в возрасте 1—15 дней, 8 — в возрасте 15—30, 11 — в возрасте 30—60 и 12 — в возрасте 60—120 дней. Абсолютно пустых зобов среди них не оказалось. Вес содержимого одного зоба 3.3—78.0 г (ср. 17.5 г).

Из табл. 9 и 10 видно, что улары питаются исключительно наземными частями альпийских растений. Во все сезоны года главнейшую роль играют листья, затем идут плоды и семена. Однако не все виды растений играют одинаковую роль в кормовом режиме. В питании взрослых птиц как по встречаемости, так и по весу во все сезоны на первом месте стоит группа видов из сем. злаковых (*Festuca*, *Poa*, *Zerna*) и осоковых (*Carex*). Роль этих растений особенно велика в осенне-зимний период. Так, в марте—августе на долю злаков приходится 39.5% от общего веса содержимого зобов, в сентябре—феврале — 42.4%. На втором месте стоят представители сем. бобовых (*Oxytropis*, *Astragalus*, *Trifolium*, *Vicia*), на долю которых в марте—августе приходится 32.2%, а в сентябре—феврале 31.0% от общего веса всех зобов. Затем следуют виды родов *Alchimilla*, *Minuartia*, *Campanula*, *Gentiana* и др. Довольно велик процент мха — 1.63% — в осенне-зимний период.

Животный корм в питании не только взрослых уларов, но и птенцов не играет решительно никакой роли. В 107 зобах не оказалось даже случайно заглощенного насекомого, если не считать один интересный, на наш взгляд, случай. В табл. 9 под № 67 помещен сухопутный моллюск *Trichia schaposchiko balkariensis*. 87 экз. этого единственного представителя животного мира в корме уларов были обнаружены в зобу несущейся самки 8.I 1960. Интересно, что среди них оказалось только 9 живых особей, остальные же 78 были представлены старыми, пустыми раковинами. В то же время очередное яйцо самки, находившееся уже у выхода, имело мягкую, полуизвестковую оболочку. Эти два обстоятельства дают основание полагать, что данная самка кавказского улара испытывала дефицит известки в организме в силу каких-то физиологических причин и раковины моллюска ею были заглочены для компенсации этого недостатка в организме как наиболее легко и быстро усвояемый источник известки при образовании скорлупы.

Питание птенцов улара качественно отличается от питания взрослых птиц. Если у последних по значению в кормовом режиме на первом месте стоят злаковые растения (39.5—42.5%), то у птенцов эти виды занимают лишь 16.7%. Но зато бобовые растения в питании птенцов играют исключительно большую роль и составляют 51.3% от веса всех зобов. Почти в каждом исследованном зобе птенцов бобовые растения были представлены не только листьями и соцветиями, но и бобами. В каждом исследованном зобе представлен тот или иной вид из сем. бобовых, а чаще 2—3 вида сразу.

Преимущественное питание птенцов кавказского уларя бобовыми растениями не случайно. Его глубокий смысл и непреходящее значение в онтогенезе кавказского уларя становятся очевидными, когда мы сопоставляем биохимическую сущность бобовых растений с потребностями растущих организмов птенцов. Среди куриных лишь кавказский улар (надо думать, и остальные виды уларов) во все периоды жизни пренебрегает животным кормом. Но ведь птенцы уларя нуждаются в белках в той же мере, что и птенцы других куриных, живущих в равнинных стациях? Да, безусловно. И они получают все необходимые белки, судя по интенсивному росту и развитию. Но источником белков для них служат не насекомые, а растения сем. бобовых, широко распространенные в альпийском поясе Кавказа, которые известны как самые богатые содер­жатели белков в растительном мире.

В чем же причина возникновения такого типа питания у птенцов кавказского уларя, столь отличного от питания птенцов ближайших его родственников, живущих в равнинных частях Палеарктики? Причина одна и она очевидна — крайняя бедность энтомофауны альпийского пояса гор. Надо думать, что полный переход кавказского уларя к питанию исключительно растительными кормами, особенно к преимущественному питанию бобовыми растениями и их семенами в птенцовом возрасте, сыграл исключительно важную роль в его становлении как альпийского вида.

Таким образом, своеобразие питания уларя мы должны рассматривать как адаптацию к условиям высокогорья, выработанную в процессе эволюции.

Общее число видов растений, поедаемых уларом, составляет 78 (табл. 9, 10). Однако было бы ошибочным думать, что это предел разнообразия растений, служащих ему кормом. Несомненно, при более массовом материале из всех частей ареала выявится более широкий круг поедаемых альпийских растений. Тем не менее ведущее значение бобовых и злаковых вряд ли может быть поколеблено, поскольку они имеют широкое распространение в альпийском поясе всего Кавказа.

Суточный рацион. О величине суточного рациона уларов можно судить исходя из того, что в зобах взрослых птиц к концу утренней кормежки содержится 70—120 г сочного корма. Но это еще не весь корм, съеденный птицей за утреннюю кормежку. Часть его успевает перейти в нижележащие отделы пищеварительного канала. Летом в зобах птиц, добытых в 13—14 ч, бывает только 6—15 г корма, что свидетельствует о том, что за 4—5 ч около 80% всего корма, набранного в зоб, перерабатывается мышечным желудком и переходит в тонкие кишки. Таким образом, можно допустить, что к 9—10 ч каждая птица съедает по 150—200 г корма, половина которого успевает переработаться в продолжение кормежки (с 4 до 9 ч), порциями поступая в мышечный желудок.

В часы вечерней кормежки, надо полагать, каждой птицей съедается примерно такое же количество корма. Таким образом, суточный рацион взрослой особи в весенне-летний период примерно 300—400 г корма, или 172—230 г на 1 кг живого веса (средний вес птиц в этот период 1745 г).

Суточный рацион в осенне-зимний период в общем должен быть больше, чем в весенне-летний, — примерно 400—450 г корма, или 208—235 г/кг живого веса (средний вес птиц в этот период 1920 г).

О величине суточного рациона птенцов трудно сказать что-нибудь определенное, поскольку по мере их роста растет и количество поедаемого корма. Данных же по питанию каждой возрастной группы слишком мало чтобы вынести то или иное суждение о ее кормовом рационе.

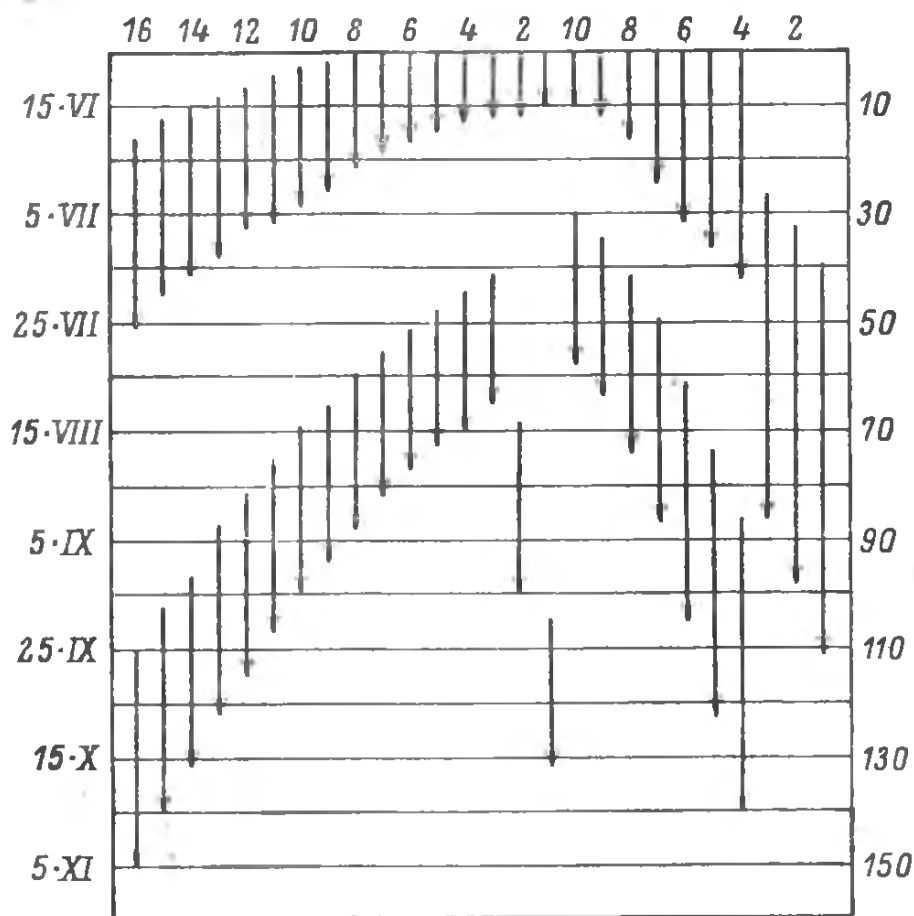
ЛИНЬКА

В изложении материала мы придерживаемся общепринятого порядка в описании линьки куриных (Heinroth, 1928; Снигиревский, 1950; Семенов-Тянь-Шанский, 1960). Порядок нумерации маховых перьев кисти и предплечья — от дистального края крыла к проксимальному (в направлении к телу), рулевых — от центра хвоста к краям.

Для наглядного изображения роста и смены крупного пера мы воспользовались схемой, предложенной Саломонсеном (Salomonsen, 1940). Она удобна тем, что позволяет видеть процесс линьки маховых и рулевых перьев во времени и в известной мере может служить для определения возраста птенцов и молодых птиц. В тексте во всех случаях «молодыми» именуются птицы первого года жизни.

Наряд пуховой, или натальный. Зоб, грудь и бока светло-серые, брюшко беловатое. Верх тела и особенно голова в интенсивном черном и частично светло-коричневом крапе. На лбу W-образное черное пятно, концы которого проходят над глазами за их задний край. На щеке под глазом и за глазом два черных пятна. От щеки по бокам шеи тянется серая полоска к зобу. Бровь узкая, белая, с черной точкой над глазом. Уздечка чернобархатистая, с белым вкрапом. Черный крап на сером фоне головы образует три полоски, лучеобразно расходящиеся от темени кзади. Горло и шея спереди белые. От глаз назад тянется белая полоска, соединяющаяся внизу с белой шеей. Подкрылья беловатые, дистальные концы крыльев на нижней стороне белые, подхвостье серое, почти белое.

Линька первая, или постнатальная. Состояние роста и смены маховых обеих генераций и их связь с возрастом птенцов показаны на рис. 3. В аналогичных же схемах показана линька ма-



Р и с. 3. Схема линьки маховых перьев молодых птиц кавкааского улара.

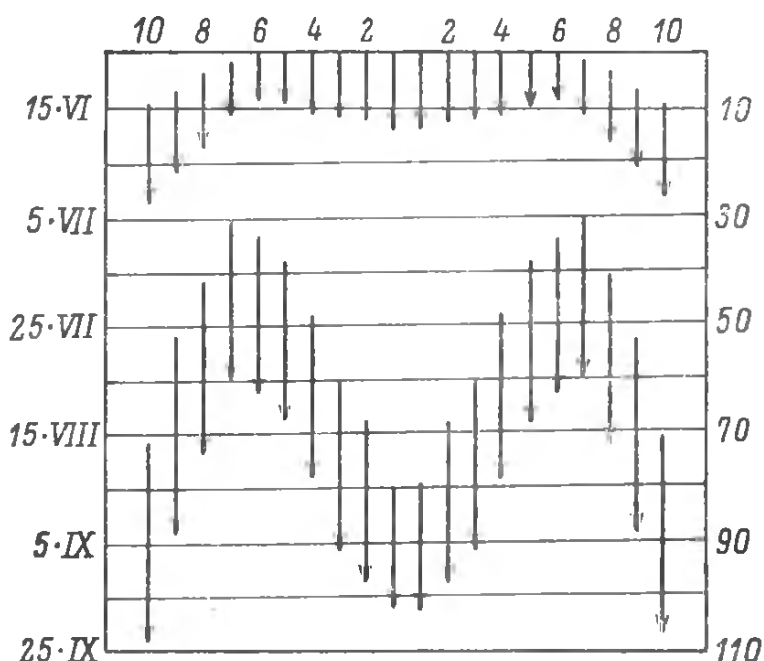
Цифры наверху справа налево показывают порядковый номер первостепенных и второстепенных маховых; цифры справа означают возраст птенцов в сутках.

ховых перьев у взрослых птиц (рис. 5) и рулевых перьев, как молодых (рис. 4), так и взрослых (рис. 6).

Постнатальная линька начинается ростом 10—4-х маховых кисти, 1—8-х маховых предплечья и 1—6-х пар рулевых перьев, которые появляются одновременно в день вылупления. В возрасте 6—7 сут появляются верхние кроющие крыльев первого порядка, и также ювенильные перья на боках тела и груди.

К 10-дневному возрасту начинает расти перо на зобу, подхвостье, бедрах и передней части спины.

В возрасте 15 сут эмбриональный пух полностью вытесняется на крыльях, зобу, боках, груди, бедрах, подхвостье и спине, исключая краевые ее части. Но вся голова, горло, шея, брюшко, частично поясница и края спинной птерилии все еще покрыты эмбриональным пухом. В этом возрасте центральные маховые первой генерации, ближайшие к кистевому изгибу (10—8-е маховые кисти и 1—5-е маховые предплечья, а также все рулевые, за исключением двух крайних пар (см. рис. 3, 4), достигают своих окончательных размеров, что дает возможность птенцам подниматься на крыло; перепархивать они начинают уже в возрасте 7—8 дней.



Р и с. 4. Схема линьки рулевых перьев молодых птиц кавказского улара.
Обозначения те же, что на рис. 4.

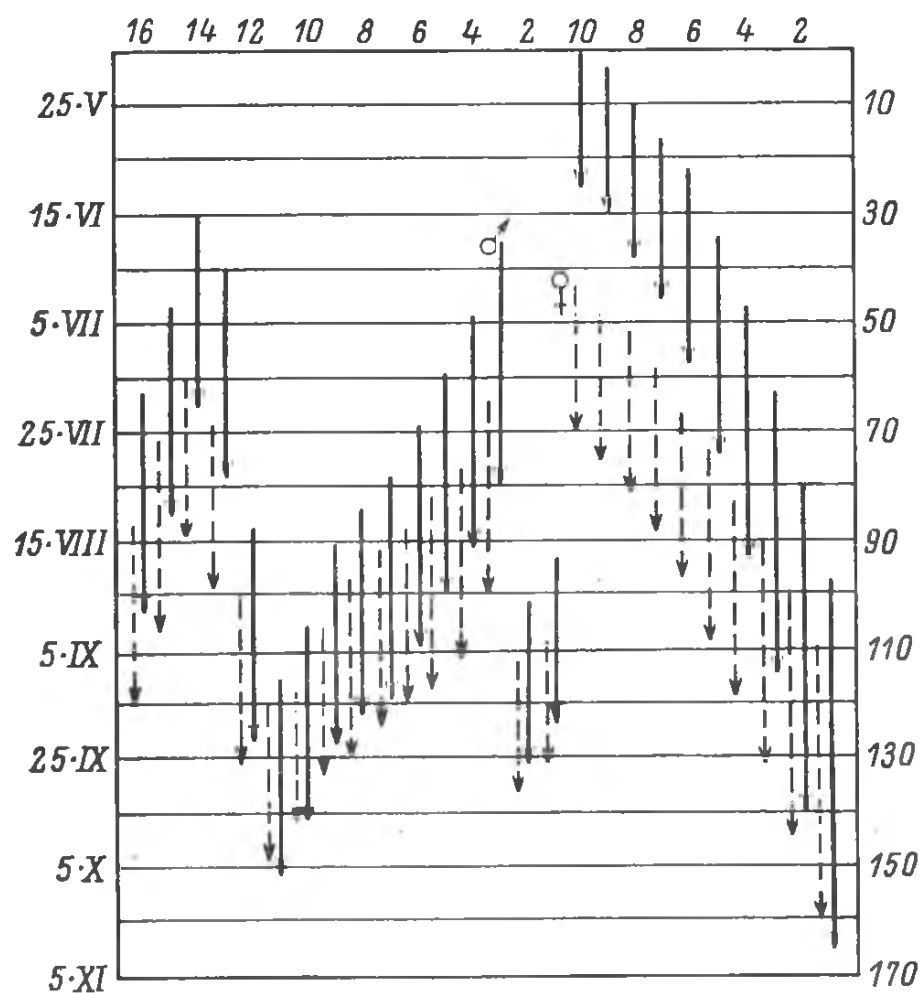
В возрасте 20 дней эмбриональный пух полностью вытесняется ювенильным пером на всем теле, за исключением шеи и головы. Рост контурного пера второй генерации (ювенильного) на боках, груди, спине, зобу, на плечах и крыльях в значительной степени приближается к концу.

Примерно в возрасте 25 дней эмбриональный пух головы и шеи начинает сменяться ювенильным пером и завершается в возрасте около 40 дней.

Таким образом, уже в возрасте одного месяца цыпленок одет в ювенильный наряд, но несет часть натального наряда на голове и шее. Характерно, что чистого ювенильного наряда у уларов нет, он наблюдается лишь в сочетании с пуховым, или нарядом первой осени. Это происходит в силу того что, прежде чем пух полностью сменится на голове и шее, начинают появляться перья первого осеннего наряда на крыльях.

Как видно из рис. 3 и 4, к месячному возрасту завершается рост большинства маховых перьев первой генерации, исключая 1—3-и маховые кисти, о которых будет сказано особо, и все рулевые. Наибольшей скоростью роста обладают маховые перья, более близко расположенные к кистевому изгибу. Скорость роста маховых кнаружи и внутрь от него постепенно уменьшается, достигая минимума у 1-го махового кисти и последнего махового предплечья.

Наибольшей скоростью роста обладают рулевые, которые занимают центральное положение в каждой половине хвоста. Это приводит к тому, что цыпленок до 10-дневного возраста несет хвост с глубокой вырезкой. Биологическая целесообразность этого,



Р и с 5. Схема линьки маховых перьев взрослых птиц кавказского улара.

видимо, в том, что две симметричные опоры на хвосте обеспечивают более высокие аэродинамические свойства по сравнению с одной, центральной опорой, образуемой быстрым ростом центральных рулевых перьев.

Наряд ювенильный. Лоб, темя, щеки, верх шеи и две полосы от щек по бокам шеи имеют общий серый тон с мелким, струйчатым рисунком. Горло, шея спереди и две полосы от глаз вдоль шеи чисто-белого цвета, как у взрослых. Зоб более светлый и более пестрый, чем грудь. Струйчатый рисунок опахал образует слабо выраженную поперечную полосатость зоба. Грудь серого цвета, со слабым светло-охристым налетом. Бока и брюшко с хорошо выраженным рыжим налетом, образованным за счет светло-охристых окаймлений опахал. Подхвостье светло-серое. Весь верх серый, со слабым рыжеватым налетом и испещрен струйчатым рисунком. Маховые кисти белые, с серыми, пестрыми вершинами. Маховые предплечья серые, с беловатым струйчатым крапом. Рулевые серые, с острыми вершинами и охристым, струйчатым рисунком по всему опахалу. Все перья тела очень мелкие. В окраске отсутствуют резкие, контрастные тона, характерные для оперения взрослых птиц, как-то: черный, белый и каштановый.

1. У молодых птиц все перья заметно мельче по сравнению с перьями тех же частей у взрослых.

2. У молодых струйчатый рисунок опалал менее четок и ярок. Вместо чередования черного и резкого белого тонов в рисунке взрослых у молодых чередуется темно-серый цвет с беловатым.

Линька взрослых птиц. Самцы кавказского улара начинают линять раньше самок. Дней десять спустя после начала насиживания кладок самками у самцов выпадает 10-е маховое кисти, за которым с промежутками в 5—7 дней выпадают 9—6-е маховые (рис. 5). Таким образом, в первые же 25 дней выпадают пять маховых. Однако к моменту выпадения следующего махового 10-е уже полностью отрастает, 9-е достигает 80% своих окончательных размеров, а 8-е — около 50%. Поэтому летные качества птицы практически остаются неизменными. Начиная с 5-го махового темп смены резко падает, и если 10—6-е старые маховые выпадают в течение 25 дней, то 5—1-е маховые кисти выпадают в течение 65 дней. Объясняется это тем, что после выпадения 6-го махового кисти в линьку включаются маховые предплечья и начинается смена контурного пера.

Маховые предплечья имеют два центра линьки (рис. 5): первый — от 13-го к 16-му, и второй от 3-го к 11-му. Смена же их начинается через месяц после начала линьки маховых кисти.

Здесь следует указать, что приведенная схема получена статистической обработкой всего материала и отражает общую картину линьки маховых. Но у различных особей наблюдается значительная вариация в порядке смены 3—11-го маховых предплечья, чего не наблюдается в отношении маховых кисти. Однако два центра линьки всегда выступают отчетливо, хотя иногда могут быть несколько смещены в ту или иную сторону.

1-е и 2-е маховые предплечья сменяются после 9-го, но в отличие от молодых птиц здесь сначала выпадает 1-е, хотя нередки случаи и обратного порядка. Кроме того, они выпадают быстро одно за другим, как бы являясь третьим центром линьки, охватывающим четыре второстепенных маховых 1—2-е и 10—11-е.

Скорость роста маховых кисти уменьшается к дистальному концу крыла, а скорость роста маховых предплечья падает от плечевого изгиба к кистевому.

Несмотря на то что маховые кисти и предплечья начинают линьку в разное время, завершают они ее одновременно. Общая продолжительность смены всех маховых довольно длительна — около 5.5 мес.

Порядок смены крупного пера у самок тот же, что и у самцов. Начинается же линька самок примерно на 45 дней позже, чем у самцов, спустя 3 нед после вылупления птенцов. Однако скорость роста пера у самок выше, в силу чего линька у них проходит в более сжатые сроки и заканчивается одновременно с линькой самцов.

В отдельных случаях, когда в силу тех или иных причин самка приступает к размножению с значительным опозданием (в три недели и более) от обычных сроков размножения в данной популяции, то линька у нее начинается на гнезде, в период насиживания. Так, у самки, добытой 28.VI 1961 на восточном отроге Кестан-скагу, с пятью пуховчиками 3-дневного возраста, 10-е маховое кисти уже сменилось и новое перо оформилось в трубку, а 9-е маховое было уже вытолкнуто. Если учесть, что обычно вылупление выводков в данной популяции происходит между 28 мая и 8 июня, то становится очевидным, что мы имеем дело с выводком, появившимся на свет на 20—27 дней позже обычного. Нормально линька самок данной популяции начинается 18—25 июня. Поскольку у второй самки 10-е маховое кисти к 28 июня уже оформилось в трубку, на что требуется примерно 5 дней после выпадения старого пера, то, очевидно, оно выпало 22 июня, на гнезде, когда до конца насиживания оставалось еще дня три.

У другой самки с выводком 2-недельного возраста, добытой 11.VIII 1960 на северном отроге Главного хребта, 10—7-е маховые кисти сменились, и новые перья достигли соответственно 66—11% своих окончательных размеров. 6-е маховое кисти только вытолкнуто. Маховые предплечья выпали с 13-го по 16-е. Началась смена контурного пера на боках. Массовое появление выводков в данной популяции падает на 24.VI—3.VII. Птенцы добытой самки вылупились примерно 27.VII, следовательно, она приступила к размножению с опозданием от обычных сроков примерно на месяц. Линька этой популяции начинается 15—20.VII, и птенцы ее к этому времени должны были бы иметь 3-недельный возраст. Как видно из схемы (рис. 4), 10—6-е маховые кисти у самок выпадают в течение 20—23 дней, а раз так, то указанная самка приступила к линьке примерно 18—20.VII, т. е. в срок, хотя 18—20.VII она сидела на яйцах, и до конца насиживания еще оставалось не менее недели.

Если всмотреться в физиологическую сущность описанного явления, то напрашивается предположение, что установившееся в ходе эволюции взаимоисключение процессов размножения и линьки у кавказского улара к настоящему этапу приобрело характер автоматизма, т. е. эти два процесса утратили тесную взаимосвязь, а именно: линька приобрела определенную самостоятельность и автономность во времени. В отдельных случаях она начинается и проходит в ранее установившиеся и закрепленные в наследственности популяции сроки, независимо от хода протекания процесса размножения у особи.

Общая продолжительность смены маховых перьев у самок — 4 мес.

Линька перьев хвоста у самцов начинается спустя примерно 85 дней после начала смены маховых кисти. За 1-ю пару, как и на рис. 4, берется центральная пара кроющих хвоста. Как видно из схемы линьки рулевых (рис. 6), только 9-я и 10-я пары сме-

няются одновременно с обеих сторон хвоста. Все остальные пары сменяются асимметрично, чем резко отличается характер смены рулевых взрослых от молодых птиц. Однако общая картина смены и центры линьки такие же, как у молодых птиц. Несмотря на значительную вариацию в последовательности смены отдельных рулевых, неизменно первыми сменяются перья, занимающие среднее положение в каждой половине хвоста (4—6-е пары), а последними — 9—10-я пары. 1—2-е пары рулевых, занимающие центральное положение в хвосте в целом, сменяются предпоследними, перед 9—10-й парами. Скорость роста уменьшается в каждой половине хвоста в обе стороны от 5—6-й пары, достигая минимума у 9—10-й пары.

Общая продолжительность смены рулевых перьев 110—120 дней, а конец ее совпадает с концом линьки крупного пера крыльев.

Порядок смены рулевых перьев у самок такой же, что и у самцов, но смена их проходит интенсивнее и завершается в более короткие сроки, подобно тому что мы видели выше в отношении маховых перьев. Поэтому схема смены рулевых для самок нами не приводится.

Смена контурного пера у самцов начинается почти одновременно со сменой второстепенных маховых. Раньше всего старое перо начинает выпадать на боках, а немного спустя одновременно на всей спине и нижней части шеи, затем на зобу, груди, подхвостье и брюхе. Еще позже линяют бедра и голени и, наконец, шея и голова — (примерно через 1.5—2 мес после начала линьки контурного пера). На голове прежде всего сменяются кроющие уха, затем затылка, темени, лба, щек с уздечкой и горла. Смена контурного пера позже других частей завершается на боках и бедрах.

Контурное перо самок начинает сменяться с боков, как и у самцов. Но в отличие от последних у них почти одновременно начинается зарастать пером наседное пятно, которое очень велико и занимает почти весь низ (грудь до зоба, брюхо и внутренние части бедер). И только спустя некоторое время начинается линька на верхней части тела. Наседное пятно начинает зарастать с груди по срединной линии и с краев брюха одновременно. Последними к линьке приступают шея и голова.

Смена контурного пера у самцов и самок завершается в общем раньше маховых и рулевых примерно на 3 нед, хотя на некоторых частях тела (бока, бедра) рост отдельных перьев продолжается до завершения смены маховых.

В литературе уже есть подробное описание наряда взрослых птиц (Радде, 1884; Бианки, 1898; Птицы. . ., 1952). Поэтому мы здесь его не приводим. Остановимся лишь на различиях в окраске оперения обоих полов, на которые впервые указал Радде еще в 1884 г.

У самок темная полоска, идущая от углов рта по бокам горла, всегда состоит из пестрых перьев с черно-белым струйчатым рисунком. У самцов же эта полоска не бывает пестрой, хотя на первом году жизни иногда наблюдается слабая серо-белая пестрота. Обычно же у молодых самцов эта полоска однотонная, серо-сизоватая, а с возрастом приобретает светло-охристый, равномерный тон и, как правило, нижний край ее не выходит за пределы белого горла.

У самок перья головы и верхней части шеи всегда пестрые. У самцов же эти части однотонные, серые, с буроватым оттенком, усиливающимся с возрастом. У самок низ шеи сверху (так называемый зашеек) слабо-охристый, тогда как у самцов он интенсивно-охристый. Кроме того, у самок опахала перьев боков имеют более широкие черные и каштановые окаймления, а опахала перьев зоба и груди более пестрые и яркие, чем у самцов.

Линька уларов, если сравнить ее с таковой других видов куриных, в общем типична для семейства фазановых. Но вместе с тем в ней есть и такие особенности, которые свойственны только уларам: 1 — наличие у них в наряде первой осени и зимы трех маховых кисти первой генерации, вместо двух маховых у остальных куриных; 2 — смена рулевых у уларов происходит совершенно отлично от всех других куриных, у которых, как известно, они сменяются или центрифугально (от центра к краям хвоста), или центрипетально (от краев к центру хвоста). В отличие от этих двух типов, порядок смены рулевых у уларов мы рекомендуем называть *центридиаметральным* типом; 3 — линька уларов продолжительнее линьки остальных фазановых, живущих на равнине и в нижнем поясе гор (примерно на 1.5 мес), что ставит уларов особняком среди них. Линька самцов остальных фазановых длится 3.5—4.5, а уларов 5.5 мес. Очевидно, этот факт надо ставить в связь с условиями жизни уларов в высокогорье.

М. А. Кузьмина показала (1955), что приспособление к перенесению низких температур высокогорья у гималайского улара выразилось в совершенствовании перьевого покрова за счет удлинения всего контурного пера, чрезвычайно сильного развития добавочных стержней, образующих мощную пуховую прослойку, и за счет сокращения аптерий до минимума. Масса перьев у уларов достигла огромной величины по сравнению с другими фазановыми. Так, у кавказского и каспийского уларов вес пера составляет 8.4% от веса тела, тогда как у кавказского кеклика он лишь 4.3%. Очень показательны цифры и в пересчете веса пера на единицу площади поверхности тела (табл. 11) — у уларов они в 1.6 раза больше, чем у кеклика и тетерева. А отсюда становится ясным, что и время, необходимое для смены такой большой массы пера, соответственно должно быть значительно большим, чем у остальных куриных, обладающих более бедным перьевым покровом.

Таблица 11

Вес пера на единицу площади поверхности тела птиц

Виды	Дата отстрела	Поверхность тела, см ²	Вес пера, г	Вес пера, г/100 см ²
Тетерев	13.V	755	53.7	7.1
Кеклик	13.II	370	24.5	6.9
Улар				
гималайский	30.III	1368	165.5	12.0
каспийский	14.IX, 8.X	1544.5	182.5	11.9
кавказский	30.X, 26.XII	1437.5	153.5	10.6

Примечание. Данные по тетереву, кеклику и улару гималайскому по: Кузьмина, 1955. Очевидно, М. А. Кузьминой взято только контурное перо и площадь, занятая им. Нами же взято все перо и измерена вся площадь поверхности тела.

Из всех наших куриных только глухарь может быть поставлен рядом с уларом по продолжительности линьки, но, к сожалению, мы не располагаем соответствующими данными о нем.

Таким образом, мы видим, что большая продолжительность процесса линьки у уларов явилась следствием увеличения массы перьевого покрова. Увеличение же массы контурного и пухового пера, в свою очередь, было вызвано влиянием условий сурового высокогорья в процессе эволюции рода улар.

РАЗМЕРЫ И ВЕС

Половой диморфизм в весе и размерах у кавказского улара, хотя и не резко, но, в общем, выступает достаточно отчетливо. Вес птиц значительно колеблется по сезонам года и у каждого пола по-своему (табл. 12).

Как видно из табл. 12, весной самцы имеют наименьший вес, а самки — наибольший. В сентябре—ноябре самцы более всего упитанны и имеют предельный вес. В июне—августе самки наиболее истощены, что является следствием 4-недельного насиживания ими кладок. По всем показателям самцы превосходят самок, хотя и незначительно.

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ

В немногих имеющихся литературных источниках суточный цикл кавказского улара описывается как цепь автоматически совершающихся действий (Спангенберг, 1941; Бёме, 1925). При этом не придается должного внимания конкретным эколо-

Размеры и вес взрослых кавказских уларов по сезонам года¹

Месяцы	Число особей	Вес, г	Длина тела, мм	Длина крыла, мм	Размах крыльев, мм
Самки					
III—V	10	1505—2160 (1850.8)	545—582 (565.5)	246—269 (259.2)	806—848 (825.2)
VI—VIII	9	1475—1650 (1575.0)	562—578 (569.3)	256—281 (264.6)	836—878 (852.0)
IX—XI	9	1575—1900 (1703.3)	565—590 (275.5)	248—270 (258.6)	820—875 (850.0)
XII—II	7	1600—1910 (1800.4)	540—585 (558.7)	245—270 (258.0)	785—864 (830.2)
Среднее	35	(1734.1)	(567.2)	(260.1)	(839.3)
Самцы					
III—V	9	1550—1900 (1790.7)	570—595 (577.7)	267—301 (279.5)	855—935 (879.5)
VI—VIII	11	1790—2050 (1840.3)	574—588 (579.4)	258—273 (266.5)	859—902 (888.5)
IX—XI	8	1800—2420 (2115.4)	576—624 (589.8)	260—287 (278.3)	862—918 (891.6)
XII—II	6	1760—2270 (1985.0)	575—612 (594.2)	265—284 (273.6)	867—910 (884.7)
Среднее	34	(1932.8)	(585.7)	(274.4)	(886.07)

¹ Линейные размеры тела приводятся по сезонам не потому, что наблюдается их сезонное колебание, а для компактности таблиц.

гическим факторам среды. Вот суть этого описания: «Ночуют улары на голых скалах, с рассветом после небольшой переклички спускаются вниз на кормежку, где кормятся до 10—11 часов, а затем вновь поднимаются на голые скалы. Там они отдыхают, лежат на солнце, купаются в пыли, чистят перо, а с приближением вечерних сумерек опять спускаются вниз, кормятся и вновь поднимаются на голые скалы, чтобы провести там ночь». В специальной охотничьей литературе (Архангельский, 1957; Герман, 1959) говорят даже о постоянных местах кормежки и постоянных путях перелета к ним с мест ночевки; говорят об этом, ни на что не ссылаясь, как о само собой разумеющемся явлении в жизни улара.

При ближайшем знакомстве оказывается, что суточная активность улара находится в прямой зависимости от сезона года, от состояния погоды и от характера рельефа местообитания популяции. По степени суточной активности птиц вполне отчетливо выделяются три сезона в году — летний (с конца мая по октябрь включительно), зимний (ноябрь—февраль) и весенний (март—апрель).

Летний период характеризуется обилием сочного зеленого корма, наибольшей длиной светлого дня, наиболее высокими температурой и степенью солнечной радиации. Комплекс этих факторов влияет на режим дня уларов таким образом, что они в этот период кормятся только в утренние (с 3 ч 30 мин до 9 ч) и вечерние часы (17 ч до 20 ч 30 мин.). Остальное время они, как правило, отдыхают, в ясную погоду непременно держась в тенистых участках склонов и скал. В июле—августе же большинство популяций вообще переходит на склоны северной, северо-восточной и северо-западной экспозиции. Однако отдельные кормящиеся особи встречаются и в полуденные часы (в 12—13 ч), а в пасмурную погоду число их заметно увеличивается и кормящихся птиц можно встречать в течение почти целого дня.

День уларов начинается пересвистом самцов, и вскоре вся популяция начинает бодрствовать. Птицы, ночевавшие на карнизах скал, слетают и рассаживаются по склону на том же уровне (по вертикали) или несколько ниже места ночевки, другие «пешком» выбираются из района отвесных скал и направляются на кормежку. А те птицы, которые ночевали на склонах среди альпийского луга, тут же начинают кормиться или, если это одиночные птицы, слетают и присоединяются к группе. В часы утренней кормежки наблюдается большое оживление в популяции, обусловливаемое перелетами с места на место поодиночке и группами, а также частыми посвистами и песнями самцов.

Ни о каких постоянных местах кормежек не может быть и речи, таковых нет да и быть не может, поскольку корм уларов не локализован в определенных, узких участках, а широко распространен по всей обширной площади склонов гор. Некоторое исключение составляют редкие лужайки альпийского разнотравья,

интерьянные среди больших осыпей, подчас занимающих целые склоны. Такие участки чаще посещаются птицами в часы кормежки из-за ограниченной площади с альпийской растительностью в этом районе. Однако число таких районов ничтожно мало.

Когда начинает припекать солнце (к 9—10 ч), активность уларов падает, и в полуденные часы птицы чаще всего сидят неподвижно, как каменные изваяния, или чистят перо, реже купаются в глинисто-щебенистых лунках, сбрасывая линное перо. До конца июня даже в полуденные часы нередко самцы интенсивно подают голос.

После спадения полуденной жары начинается вечерняя кормежка (с 17—18 ч) и опять наблюдается характерное оживление, но выраженное гораздо слабее, чем утром. Вечером (к 20 ч) популяция в основном успокаивается, постепенно голоса самцов затихают, изредка раздаваясь до полной темноты.

Ночуют улары там, где их застает ночь, будь то среди скал, осыпей или просто на склоне.

Зимний сезон характеризуется следующим комплексом эколого-физических факторов: наихудшие кормовые условия в году, наименьшая долгота дня, значительная площадь снежного покрова, ограничивающая кормовые ресурсы склонов, низкие температуры. В этот период птицы деятельны и кормятся в течение всего дня. Чем суровее и многоснежнее зима, тем выше их активность. Это и понятно, поскольку низкая температура воздуха требует от птиц повышенной траты энергии на терморегуляцию. Это во-первых. Во-вторых, калорийность зимнего корма, представленного сухой, жесткой растительностью с небольшой примесью зеленых листьев злаков, очень низка, в силу чего уларам необходимо поедать и переваривать значительно большие количества корма, чтобы компенсировать недостаток в качестве зимней пищи. Плюс ко всему еще день очень короток (всего 7—8 ч). Все это вместе требует от птиц самой высокой активности в течение всего дня, что мы и наблюдаем в действительности. Зобы уларов, добытых зимой в любое время дня, наполовину по крайней мере почти всегда наполнены кормом. Если в среднем содержимое одного зоба в летний период весит 44.5, то зимой 62.6 г.

На суточную активность уларов весной (март—апрель) особую печать накладывает забота о потомстве. До разбивки на пары оба пола ведут себя одинаково. Но вот начинается вегетация растений на границе субальпийского и альпийского поясов. Туда устремляются улары и вскоре разбиваются на пары. С этого момента самцов захватывает инстинкт размножения. Они ревностно охраняют покой самки, в любой момент находятся на чеку, много поют и свистят, излишне суетятся, но сравнительно мало кормятся, в результате чего в конце апреля они имеют минимальный вес (1600 г.).

Поведение самок является прямой противоположностью. Они целыми днями кормятся молодыми сочными побегами, не поднимая

головы, если можно так выразиться. Они совершенно спокойны и полностью поглощены жировкой, поскольку всю заботу о безопасности берет на себя самец. Это приводит к тому, что к концу апреля—началу мая, т. е. к началу кладки яиц, самки накапливают поистине огромные запасы питательных веществ и имеют максимальный вес в году (1900—2160 г).

Таким образом, ревностная охрана самцов покоя самки в этот период и возможность последней целиком заняться накоплением резервных питательных веществ имеют чрезвычайно важное значение в процессе размножения уларов. Именно благодаря такому разделению функций между полами самка за сравнительно короткий срок приобретает способность отложить 5—8 крупных яиц, общим весом в 400—600 г, а затем бессменно их насиживать в течение 4 нед, почти не питаясь.

КАСПИЙСКИЙ УЛАР

АРЕАЛ

Ареал каспийского улара еще более мозаичен, чем ареал кавказского (рис. 1). О его распространении в Закавказье до середины 80-х гг. прошлого столетия почти ничего не было известно. Первые сведения по этому вопросу доставил Г. Радде (1884). По новейшим данным (Ляйстер, Соснин, 1942; Животный мир Азербайджана, 1951; Даль, 1954; Жордания, 1962), каспийский улар населяет в Закавказье следующие хребты: Аджаро-Имеретинский, Базумский, Мургузский, Памбакский, Гегамский, Айондзорский, гору Арагац, юго-восточную треть Зангезурского хребта, массив горы Далидаг, хребет Мровдаг.

Исследования, проведенные нами в 1964 г., подтвердили наличие улара в указанных районах и вместе с тем показали, что это только часть его ареала, хотя и большая. Его подлинное распространение в Закавказье значительно шире. Так, улар найден нами и добыт в Мегринском (высшая точка гора Багацсар, 3249 м) и Баргушатском (гора Арамазд, 3399 м) хребтах, в южной части Карабахского нагорья (высшая точка — гора Ишханасар, 3548 м, в районе оз. Карагёль; северо-западная и западная часть — между северной частью Зангезурского хребта и массивом Далидаг), в Варденисском хребте (гора Варденис, 3522 м, лево- и правобережье истоков р. Элегис).

Таким образом, каспийский улар распространен по всему Малому Кавказу и Закавказскому нагорью, населяя спорадично все хребты и горные массивы. Характерной чертой экологии каспийского улара, достойной удивления, является географическая разобщенность популяций. Так, популяция Арагаца, этого высокого вулканического массива (4095 м), одиноко возвышающегося

посреди долины, совершенно изолирована от всех остальных популяций и представляет большой интерес для выяснения вопроса о филогении рода улара.

БИОТОПЫ

Каспийский улар, как и кавказский, обитает только в альпийском поясе гор, придерживаясь наиболее высоких и скалистых участков. Хребты Закавказья отличаются от таковых Б. Кавказа меньшей высотой и значительно проще в орографическом плане. В силу этого площадь альпийского высотного пояса М. Кавказа и Закавказского нагорья очень ограничена. Здесь нет тех, поражающих обширностью своих площадей и сложностью орографического строения хребтов, как на Б. Кавказе. Кроме того, хребты Закавказья отличаются сглаженностью и в летний период целиком используются под пастбища для отгонного скотоводства. Многочисленные стада овец в течение лета пасутся на этих хребтах, поднимаясь не только до гребней, но и до самых вершин. Нередко пастух, опершись на свою палку, смотрит сверху вниз на взлетевших или пролетающих уларов. Совершенно очевидно, что такое вторжение человека в места обитания уларов, и без того довольно ограниченные, еще более их стесняет.

Нередко улары даже одного и того же, небольшого по своей протяженности хребта разбиты на отдельные группы и разъединены между собой. Так, жалкие остатки популяции Гегамского хребта в настоящее время сохранились на трех его вершинах: Аждаак, Кызылдаг и еще на одной, расположенной между ними (фот. 13, 14). Эти вершины значительно возвышаются над гребнем и, изобилуя осыпями и скалами вперемежку с участками альпийского луга, представляют типичный биотоп для уларов. Однако они отстоят друг от друга на 5—6 км и так невелики по своим площадям, что выглядят крошечными островками в ареале каспийского улара.

Аналогичная картина наблюдается и на всех остальных хребтах, исключая Зангезурский и Мровдаг. Несколько лучше обстоит дело на Памбакском хребте и массиве Далидаг.

Зангезурский хребет в своей юго-восточной трети (высшая точка гора Капутджух, 3906 м) является наиболее обширной, высокой и сложно расчлененной частью ареала каспийского улара, особенно его восточно-северо-восточные склоны, круто обрывающиеся и скалистые, с системой боковых отрогов. Здесь, как ни в какой другой части Закавказского нагорья, богато представлены мощные морены древних ледников и цирковые озера, которые питаются до конца лета крупными снежниками. Значительное количество небольших снежников перелетовывает ежегодно на склонах самой горы Капутджух (фот. 15).



Фот. 13. Гора Аждаак — высшая точка Гегамского хребта (3598 м). В июле 1964 г. здесь обнаружены самка с выводком из 5 цыплят и 2 самца, которые совершенно изолированы от остальных каспийских уларов.

Достаточно обширен и биотопически богат хребет Мровдаг с его системой боковых, скалистых отрогов. Особенно удобные станции для улара имеются в массиве горы Гямыш (высшая точка хребта и всего М. Кавказа, 3724 м). Почти весь альпийский пояс этого хребта изобилует скалами и осыпями, столь характерными для мест обитания уларов.

Гора Арагац (4095 м) представляет собой удобную станцию для обитания уларов, но она в верхней своей части очень бедна растительностью и слишком богата безжизненными осыпями (фот. 16). На седловине между южной и западной вершинами имеется небольшой ледник, а на склонах так называемого кратера несколько перелетывающих снежников.

В различных частях ареала каспийский улар живет на различных высотах: Арагаце — 3500—4000 м, Зангезурский хребет — 2800—3900 м, Гегамский и Варденисский хребты — 3300—3500 м, Мегринский хребет — 2400—3250 м, Памбакский и Базумский хребты — 2800—3100 м и т. д. В общем диапазон его вертикального распространения 2400—4000 м над ур. м.



Ф о т. 14. Гребень Гегамского хребта с возвышающимися над ним вершинами. На заднем плане вершина Кызылдаг, на которой в июле 1964 г. обнаружены только 2 самца каспийского улара.



Ф о т. 15. Высшая точка Запгеzurского хребта гора Капутджух (3906 м).



Ф о т. 16. Осыпи на склонах Южной вершины горы Арагац.]

Каспийский улар, как и кавказский, живет оседло. В силу малочисленности популяций, а также в силу несколько своеобразных физико-экологических условий обитания у каспийского улара сезонные вертикальные миграции выражены очень слабо. А некоторые популяции вовсе не имеют вертикальных миграций. Так, на вершинах Гегамского хребта (3300—3550 м, гора Аждаак, 3598 м) улары живут круглый год. Но в общем сезонные перемещения популяций заметны. Например, популяция Арагаца в августе 1964 г. отмечена нами на всех склонах Восточной и северных склонах Северной вершин на высоте 3700—3900 м, но совершенно не найдена на Западной и Южной вершинах. Однако все следы их жизнедеятельности свидетельствуют о том, что зимой и весной если не вся, то значительная часть популяции держится на южных склонах Южной вершины и Казнафарского хребта, на высотах 3500—3700 м. Таким образом, здесь наряду с вертикальными миграциями у уларов наблюдаются и сезонные горизонтальные кочевки.

Небольшие вертикальные перемещения наблюдаются и у популяций Зангезурского и Баргушатского хребтов, наиболее отчетливо выступающие при сравнении ранневесенних и летних мест их обитания. Некоторые популяции у истоков р. Охчи зимой и

ранней весной держатся на южных склонах, а остальное время — на северных.

Вообще популяции каспийского улара настолько изолированы друг от друга географически, что каждая из них имеет свой ритм сезонных перемещений, характер которого зависит от конкретных биотопических условий их местообитания.

ЧИСЛЕННОСТЬ

Число особей каспийского улара в настоящее время катастрофически мало и ни в какое сравнение с числом особей кавказского улара не идет. Нами произведен учет численности каспийского улара в десяти основных частях его ареала. К сожалению, в Базумском хребте и Далидаге нам пришлось ограничиться только установлением факта обитания там уларов, хотя Далидаг в этом плане заслуживает пристального внимания.

Число птиц, приводимое нами в табл. 13 для Зангезурского, Варденисского, Баргушатского хребтов и хребта Мровдаг, близко к абсолютному их числу. Для всех остальных популяций указанное число особей абсолютно. Учет производился тщательным обследованием хребтов и их отрогов многодневным маршрутом или стационарно. Пол птиц определялся по голосу.

В исследованных районах общая численность уларов составляет 702 особи, а всего в СССР, без популяции Копетдага, их может быть не более 850, если допустить, что в северо-западном Карабахе живет около 100 особей, а в хребтах Базумском, Мургузском и Аджаро-Имеретинском — около 50. 56.7% всех особей приходится на Зангезурский хребет и Мровдаг, а в остальных 13 частях ареала живет 43.3% особей.

К сожалению, мы не имеем никаких сведений о численности каспийского улара в прошлом, хотя бы в одной из частей его ареала. Мы не знаем — была ли численность популяций 100 лет назад такою же, как сейчас, или она была в несколько раз выше. Достоверно только, что каспийский улар в горах Талыша отмечен Г. Радде в 1884, но уже к 1907 г. он прекратил там свое существование (Сатунин, 1907). На пороге окончательного вымирания стоят в настоящее время популяции юго-восточной части Карабахского нагорья (гора Ишханасар), Гегамского и Айоцдзорского хребта. Во всяком случае трудно предположить, чтобы 100 лет назад поголовье улара в Закавказье было таким же малочисленным, как сейчас. Значительно легче допустить, что тогда оно было выше, но к настоящему времени сократилось в несколько раз и продолжает медленно сокращаться. В самом деле: присмотримся к внутреннему строю популяций. Прежде всего поражает резкое нарушение соотношения полов — в них число самцов в 7—8 раз превышает число самок (табл. 13), тогда как нормальное

Т а б л и ц а 13

Численность популяций каспийского улара на лето 1964 г.

Хребты	Самцы	Самки	Пол неопр.	Выводки (число птенцов в них)	Всего
Зангезурский	160	35	61	4 (6, 6, 5, 4)	277
Мровдаг	142	8	46	2 (4, 5)	205
Баргушатский	49	2	7	2 (3, 5)	66
Варденинский	25	6	6	3 (2, 5, 5)	50
Памбакский	10	2	—	2 (1, 4)	17
Гегамский	11	1	1	1 (5)	18
Мегринский	20	1	3	1 (5)	29
Айоцзорский	6	—	1	—	7
Гора Арагац	26	—	3	—	29
Гора Ишханасар	3	—	1	—	4
И т о г о	452	55	128	15 (66)	702

соотношение должно быть как 1 : 1, по аналогии с кавказским уларом. Крайне невелик ежегодный приплод в популяциях — за два сезона (1963—1964 гг.) во всех исследованных частях ареала нам удалось отметить только 15 выводков. Это же подтверждает и тот факт, что из добытых нами 23 уларов только 4 молодых.

Чрезвычайно велика у каспийского улара гибель кладок. Так, из семи самок, добытых нами летом 1963 г., шесть оказались потерявшими кладки уже после начала насиживания. В то же время из 23 самок кавказского улара, добытых в летне-осенний период, не оказалось ни одной, потерявшей кладку. Этот разительный факт наталкивает на мысль, что причины сокращения численности каспийского улара следует искать прежде всего в нарушении естественного хода его размножения. При этом возникают вопросы: во-первых, почему в настоящее время гибнут кладки? Во-вторых, какие причины привели к столь резкой диспропорции полов в популяциях каспийского улара? Чтобы ответить на эти вопросы, рассмотрим имеющиеся факты.

Под наблюдением мы имели одну кладку каспийского улара в Зангезурском хребте (фот. 17, А, Б). Рано утром, на девятые сутки насиживания, гнездо было найдено разоренным и перекопанным, а яйца съеденными (фот. 18). На взрыхленной почве ясно обозначались следы лисицы, ниже гнезда лежали клочья перьев, вырванные со спины самки. Самка сама спаслась и после гибели кладки вместе с самцом около недели держалась вблизи гнезда.

У двух из шести самок, потерявших кладки, на спине и боку было вырвано перо — явный след зубов или когтей хищника.



Ф о т. 17А. Полная кладка каспийского уларя в начале насиживания.

Ф о т. 17Б. Самка, сидящая на гнезде.

При удаче такого опыта можно было бы расширить ареал каспийского улара на Б. Кавказе, сохраняя условия изоляции его от кавказского улара, и этим спасти вид от полного вымирания в Закавказье и сохранить для нашей фауны.

РАЗМНОЖЕНИЕ

В связи с депрессивным состоянием популяций каспийского улара нам не удалось собрать необходимого количества материалов по его размножению. Тем не менее наши материалы и наблюдения позволяют выявить общую картину процесса и сравнить ее с характером размножения кавказского улара.

Несмотря на более однообразное орографическое строение и более выровненные биотопические условия высокогорий Закавказья по сравнению с Б. Кавказом, и здесь каждой популяции уларов присущи свои сроки размножения, подобно тому что мы наблюдали с популяциями кавказского улара. Так, в Зангезурском хребте, наиболее высокой части Закавказья (после Арагаца), насиживание найденной нами кладки началось 8 VI 1963, 5—12 июня приступили к насиживанию самки еще трех пар, бывших под наблюдением. В то же время на Мегринском хребте, стоящем севернее Зангезурского лишь на 15 км, 3.VI 1963 нами была встречена самка с выводком недельного возраста, т. е. разница в начале сроков размножения между данными соседними популяциями составила 35—40 дней. Причина этого прежде всего кроется в том, что популяция Зангезурского хребта (в районе горы Капутджух) гнездится на высоте 2800—3200 м, тогда как популяция Мегринского хребта — на 2400—2600 м, и благоприятные для размножения условия в этих районах наступают одновременно.

Исходя из близости физико-экологических условий Арагаца, Мровдага (район Гямыш) и Зангезурского хребта, можно полагать, что у уларов, населяющих их, сроки размножения также очень близки или совпадают. Сроки размножения всех остальных популяций каспийского улара едины и наступают примерно на три недели раньше сроков вышеуказанных популяций, населяющих наиболее высокие хребты и вершины.

Зима 1962/63 г. на Кавказе была необычайно многоснежной и суровой. Поэтому начало насиживания кладок в Зангезурском хребте, отмеченное нами 5—15.VI 1963, надо считать запоздалым примерно на три недели. Обычно же начало кладки в популяциях Зангезурского хребта и Арагаца, по-видимому, приходится на 10—15.V, а начало насиживания — на 20—30.V. У всех остальных популяций начало кладки — 15—20.IV, начало насиживания — 25.IV—5.V. Отмеченная выше разница в сроках размноже-

Таблица 14

Число яиц в полных кладках каспийского улара

	Самки						Гнездо	Средняя величина кладки
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	6-я		
Число пустых фолликулов в яичнике	5	6	8	7	6	7	6 яиц	6.4

ния Зангезурской и Мегринской популяций уларов (в 35—40 дней) усугубилась за счет преимущественного воздействия многоснежной зимы на зангезурскую популяцию в силу большой абсолютной высоты ее местообитания.

Яйца каспийского улара серо-грязно-зеленоватые, с коричневыми крапинками и пятнами, которые на тупом конце редки или отсутствуют совсем. Скорлупа на изломе и под скорлуповыми оболочками, как и у кавказского улара, светло-голубая, с зеленоватым оттенком. По окраске и размерам они очень похожи на яйца кавказского улара, но по форме они более округлые, а яйца кавказского — более вытянутые. Вес яйца каспийского улара в общем несколько больше. В нашем распоряжении имелись: одна полная кладка из 6 яиц, одно прошлогоднее гнездо с одним яйцом и одно яйцо, снесенное в случайном месте. Всего 8 яиц:

1-е — 63.6×46.4 мм, 72.50 г;	2-е — 65.6×48.3 мм, 79.65 г;
3-е — 64.7×47.1 мм, 76.20 г;	4-е — 66.5×48.6 мм, 83.20 г;
5-е — 65.6×48.7 мм, 83.70 г;	6-е — 68.3×48.4 мм, 85.50 г;
7-е — 65.1×46.5 мм, 76.10 г;	8-е — 64.6×46.2 мм, 72.44 г.

Средние размеры и средний вес яиц: 65.5×75.5 мм, 78.66 г (у кавказского — 67.12×45.71 мм, 77.62 г).

Строение гнезда каспийского улара, материал, из которого оно строится, и характер его местоположения решительно ничем не отличаются от таковых кавказского улара, но гнездо его больше, в чем нет ничего неожиданного, поскольку каспийский улар заметно превосходит кавказского по размерам и весу. Размеры гнезда: внутренний диаметр лотка — 255, внешний диаметр — 300, глубина гнезда — 86 мм. Материал гнезда — сухие листья и стебли злаковых растений, на дне лотка небольшое количество перьев брюха самки (фот. 17).

В полной кладке каспийского улара, как и кавказского, 5—8 яиц, что установлено по числу еще не рассосавшихся серозных оболочек снесенных яиц шести самок, утеревших свои кладки после начала насиживания (табл. 14).

Наблюдения за найденным гнездом в течение 9 дней показали, что самка каспийского улара регулярно переворачивает яйца через каждые 2—4 ч. и меняет положение тела. На гнезде самка под-



Ф о т. 19. В полуденные часы каспийские улары отдыхают на скалах.

пускает человека вплотную, а слетев, пытается отвести от гнезда. После ухода человека, через 10—20 мин возвращается к гнезду. Следует подчеркнуть большую привязанность самца и самки друг к другу. В июне—октябре, когда все самки должны насиживать кладки или уже водить птенцов, мы имели под наблюдением 5 пар уларов, которые почти никогда не смешивались с группами самцов (фот. 19). Одна из этих пар, добытая 2.VIII 1963, оказалась самцом и самкой. Из двух других пар

были добыты по одной птице в расчете на самок, которые действительно оказались самками, утерявшими кладки. Пристальное наблюдение в течение всего лета за поведением остальных двух пар убедило, что они также являются разнополыми.

Эти факты свидетельствуют в пользу того, что улары образуют постоянные пары. С начала насиживания самки целиком поглощены заботой о потомстве и в течение всего лета и большей части осени живут обособленно от самцов, каждая со своим выводком. Но в случае гибели кладок они, по-видимому, не расстаются со своими самцами, о чем свидетельствует наличие вышеуказанных пар в летне-осенний период. Можно допустить, что и в обычных условиях, когда самки нормально выводят и растят свое потомство, связь их со своими самцами прерывается только временно, до образования смешанных стай, и что внутри зимнего стада между самцом и самкой старой пары продолжает сохраняться взаимная привязанность друг к другу. Весной же каждая такая пара просто отделяется от общей стаи и приступает к размножению. Новые пары образуют только молодые птицы, впервые участвующие в размножении. В равной мере это предположение распространяется и на кавказского улара.

ПИТАНИЕ

Качественный состав кормов каспийского улара выявлен менее полно, чем кавказского. Тем не менее о характере его питания можно судить смело. В табл. 15 приводится качественный и количественный анализ содержимого 22 зобов взрослых птиц, добытых с конца мая до середины октября 1963 г. Зобов, добытых в зимний период, у нас нет совсем, да и нет в них особой нужды, поскольку видовой состав поедаемых растений не может изменяться по сезонам года, как показано выше для кавказского улара.

Вес содержимого зобов 5—96 г, но чаще всего зобы были слабой наполненности — 5—15 г, поскольку в основном, добывались в полуденные часы. В одном зобу встречалось 2—8 видов растений. Животный корм был представлен единственным муравьем, очевидно, случайно заглоченным при кормлении.

Как явствует из табл. 15, видовой состав корма каспийского улара полностью совпадает с таковым кавказского. Да это и понятно, поскольку по видовому составу флоры альпийский пояс Закавказья и Б. Кавказа принципиально ничем не отличается. Существующие различия, за редкими исключениями, наблюдаются только в пределах видов. Так, виды родов *Poa*, *Campanula* широко распространены по всему Кавказу, но *P. agaratica*, *C. Aucheri*, *C. tridentata* распространены только в альпийском поясе Закав-

Т а б л и ц а 15

Качественный и количественный анализ питания каспийского улара (23 зоба)

Семейство и вид растений	Части растений	Встречаемость	Вес	
			г	%
Leguminosae — бобовые				
1. Astragalus incertus	} Листья, соцветия, бобы	16	50.6	11.9
2. A. geseldarensis				
3. A. alpinus				
4. Oxytropis cyanea	То же	15	81.6	19.0
5. Vicia ciceroidea	Листья, бобы	3	3.9	0.19
Campanulaceae — колокольчиковые				
1. Campanula Aucheri	} Листья, бутоны, незрелые коробочки	18	92.6	21.8
2. C. tridentata				
3. Symphiandra armena	Листья, бутоны	2	4.1	0.9
Gramineae — злаки				
1. Alopecurus Aucheri	Листья, колоски	6	21.6	5.1
2. Calamagrostis trichantha	Листья, метелки	3	2.4	0.6
3. Helictotrichon asiatica	То же	1	2.1	0.4
4. Koeleria caucasica	Колоски	2	2.6	0.6
5. Poa alpina	} Листья, колоски, метелки	7	18.6	4.3
6. P. aragatica				
7. P. polychroa				
8. Zerna variegata	} Листья, метелки	6	8.7	2.0
9. Z. adjarica				
10. Festuca ovina	} Листья, колоски, метелки	11	36.3	8.5
11. F. sulcata				
12. F. violaceae				
13. F. varia				
Ranunculaceae — лютиковые				
1. Ranunculus oreophilus	} Листья, бутоны, семена	9	25.4	5.9
2. R. trisectilis				
3. R. brachylobus				
Rosaceae — розанные				
1. Alchimilla sericeae	} Листья, коробочки с семенами	5	12.4	2.9
2. A. valdechirsuta				
3. Potentilla gelida	Листья	4	5.3	1.2
4. Sibbaldia parviflora	} »	3	5.5	1.2
5. S. semiglabra				
Caryophyllaceae — гвоздичные				
1. Cerastium Szowitsii	} Листья, коробочки	4	7.2	1.6
2. C. purpurascens				

Таблица 15 (продолжение)

Семейство и вид растений	Части растений	Встречаемость	Вес	
			г	%
3. <i>Miniartia imbricata</i>	Листья	3	3.2	0.7
4. <i>Silene Raddeana</i>	»	2	6.4	1.5
Compositae — сложноцветные				
1. <i>Aster alpinus</i>	»	1	1.2	0.3
2. <i>Scorzonera Seidlitzii</i>	»	1	2.8	0.7
3. <i>Tragopogon reticulatus</i>	»	4	3.3	0.8
Liliaceae — лилейные				
1. <i>Allium sativum</i>	»	4	4.5	1.1
Cyperaceae — осоковые				
1. <i>Carex oreophila</i>	Листья, колоски	5	4.6	1.1
Saxifragaceae — камнеломковые				
1. <i>Saxifraga sibirica</i>	Листья	2	3.6	0.9
Gentianaceae — горечавковые				
1. <i>Gentiana pontica</i>	»	2	2.8	0.7
Labiatae — губоцветные				
1. <i>Dracoscephalum multicaule</i>	»	1	1.5	0.3
Итого			424.3	100

казья. Список таких викарирующих видов можно продолжить, но нет в этом надобности.

Важнейшую роль в кормовом режиме каспийского улара играют бобовые (виды родов *Astragalus* и *Oxytropis*), на долю которых приходится 31.8% от общего веса содержимого всех зобов. Затем идут злаковые (виды родов *Festuca*, *Alopecurus*, *Poa* и др.), которые составляют 22.4%, и колокольчиковые (виды рода *Campanula*) — 22.7%, которые в питании кавказского улара играют второстепенную роль (3.8%). Лютиковые (виды рода *Ranunculus*) также занимают более значительное место, чем в питании кавказского улара.

Таким образом, мы должны констатировать, что бобовые растения в питании взрослых птиц каспийского улара играют важнейшую роль (31.8%), как и в питании кавказского (31—32.2%). Несомненно, такое совпадение значения бобовых в питании обоих видов уларов отражает естественную закономерность, заложенную в единстве их экологических условий.

Что касается группы злаковых растений, то их доля в питании каспийского улара сокращается почти вдвое — 22.3%, вместо 39.5 — 42.4% у кавказского. Зато роль колокольчиковых резко возрастает. Вместе обе эти группы растений составляют 45% от веса всех зобов каспийского (22.3% — злаки, 22.7% — колокольчики) и кавказского улара (40—42% — злаки, 3.8% — колокольчики). Объясняется этот факт тем, что в Закавказье оба колокольчика являются очень широко распространенными, фоновыми видами альпийских разнотравных лугов, тогда как заменяющие их на Б. Кавказе виды колокольчиков по численности особей и распространению занимают второстепенное место среди других растений.

Мы не считаем, что 41 видом растений исчерпывается все видовое разнообразие корма каспийского улара. Но в том, что они составляют основное ядро в его питании, сомнений быть не может.

Каспийский улар, как и кавказский, питается исключительно наземными частями растений — преимущественно листьями, побегами и семенами. Животный корм в его питании не играет решительно никакой роли, как и в питании кавказского улара. Относительно суточной активности каспийского улара и нормы его суточного рациона пищи можно сказать то же самое, что было сказано выше о кавказском уларе. Лишь следует отметить, что по размерам и весу каспийский улар превосходит кавказского и должен поедать больше корма.

ЛИНЬКА

Характер смены пера взрослых птиц изучен по 22 особям, которые добывались нами регулярно через каждые 7—13 дней, с 16 мая по 20 октября 1963 г. из них 19 добыты из Зангезурской популяции, а 3 на Мегринском хребте. Поскольку общая продолжительность линьки каспийского улара, как и кавказского, около 5 мес, то этого числа добытых птиц оказалось вполне достаточно, чтобы в подробностях проследить весь процесс смены пера.

Что касается материала по смене нарядов птенцов, то он более чем скромнен. Добыт только один птенец полуторамесячного возраста на Варденисском хребте. Но если исходить из того факта, что линька взрослых птиц каспийского улара в точности повторяет линьку кавказского, то есть все основания допустить, что характер смены нарядов у птенцов каспийского улара аналогичен таковому птенцов кавказского. С этим согласуются и данные о состоянии перьевого покрова вышеуказанного птенца. Хотя птенцовые наряды каспийского и кавказского уларов четко различаются, но состояние крупного пера крыльев, рулевых перьев и контурного пера соответствует состоянию их у птенцов кавказского улара в данном возрасте.

Штенцовый наряд. Лоб и темя серые с рыжим налетом, кроющие уха рыжие, горло и шея спереди, а также бока шеи чисто белого цвета. Затылок и верхняя сторона шеи серые. Полосы от углов рта по бокам шеи темно-серые. Общий тон всей верхней части тела рыжий, с незначительным развитием серого (у кавказского же общий тон верхней части серый, с очень слабым рыжим налетом на кроющих перьях крыла). Зоб, грудь и бока серо-рыжие, брюшко и бедра рыжие, подхвостье светло-рыжее. Рули серо-рыжие. Вообще струйчатый рисунок пера на всем теле образован чередованием серого и рыжего тонов, тогда как у кавказского он образуется чередованием грязновато-белого и серого тонов на всей верхней части тела и зобу. Но нижняя часть груди, бока и брюхо у кавказского уларя в рыжий цвет окрашены более интенсивно, чем у каспийского.

Линька взрослых. Каспийский улар до мельчайших деталей повторяет линьку кавказского. Невозможно выделить ни одного признака в процессе линьки двух этих видов, который был бы характерен только для одного из них. У каспийского уларя, как и у кавказского, линька начинается выпадением 10-го махового пера кисти. Маховые предплечья имеют те же два центра, те же два центра и в смене рулевых, тот же порядок и в смене контурного пера, та же последовательность и взаимосвязь между линяющими участками тела. И наконец, та же продолжительность процесса и в общем те же сроки, что и у кавказского уларя.

В связи с этим не имеет никакого смысла здесь подробно описывать линьку каспийского уларя. Здесь же только отметим, что линька у самок, потерявших кладки, проходит в более медленном темпе, чем у тех, которые нормально высидели свои кладки. Она у первых начинается несколько раньше обычного, но заканчивается, как всегда, паравне с линькой самцов. В то же время холостая самка (молодая, прошлого лета рождения), которая еще не участвовала в размножении (яйцевод прямой, девственный), ко 2 августа уже завершила смену почти всего крупного пера. Это могло быть достигнуто только в случае, если она приступила к линьке паравне с самцами, в первых числах июня.

В окраске оперения каспийского уларя довольно четок половой диморфизм: у самок лоб, темя, затылок, уздечка, щеки и темная полоса по бокам шеи темно-серые, с белыми и темными, почти черными крапинками; у самцов же все эти части светло-серые, однотонные, без крапинок; у самок нижняя часть шеи, зоб и верхняя часть груди темно-серые, с резкой пестриной от чередования светло-охристого и черного тонов в рисунке опахала; у самцов же эти части пепельные, с черными полосками вдоль стержней перьев; у самок грудь в светло-охристых продольных полосках; у самцов она однотонно-серая, мелкоструйчатая.

Заканчивая рассмотрение линьки уларов, нельзя не упомянуть о работе А. В. Попова (1956), в которой автор, не вникнув

Таблица 16

Размеры и вес каспийского улара
в мае—октябре (взрослые птицы)

Число особей	Вес, г	Длина тела, мм	Длина крыла, мм	Размах крыльев, мм
15 ♂	2450.5—2948 (2684.5)	630—695 (672.9)	298—335 (316.6)	940—1055 (994.3)
7 ♀	2058.7—2610 (2343.8)	610—655 (628.8)	295—305 (300.6)	853—978 (922)

в суть вопроса, совершенно нормальное протекание линьки тьяншаньского кеклика и тибетского улара описывает как ускоренный процесс, якобы обусловленный влиянием высокогорных условий. И на этой ошибке строит поспешные суждения о линьке птиц в высокогорье.

РАЗМЕРЫ И ВЕС

В табл. 16 приводятся линейные размеры и вес взрослых птиц, добытых нами в мае—октябре. Каспийский улар значительно превосходит по размерам и весу кавказского улара (см. табл. 12). Различие в размерах и весе между полами выражено достаточно отчетливо, хотя и не резко.

ЖИЗНЬ УЛАРОВ ПО СЕЗОНАМ ГОДА

Наши наблюдения по каспийскому улару не охватывают зимнего периода, но в остальные сезоны года образ его жизни полностью совпадает с образом жизни кавказского улара. Поэтому отпадает надобность описывать каждый вид отдельно. Достаточно рассмотреть только кавказского улара.

В образе жизни уларов отчетлива выделяются три периода в течение года.

Брачный период — с момента разбивки стаи на пары и до начала насиживания кладок (1.5 мес). В этот период улары держатся исключительно парами. Самки всецело заняты жировкой, постройкой гнезд и откладкой яиц. Самцы держатся при своих самках, охраняют их покой и территорию своего гнезда.

Период уединения самцов — с начала насиживания самками кладок до конца октября (около 4 мес). В этот период самцы

живут обособленно от самок, группами и небольшими стаями (фот. 19). Самка вместе со своим выводком держится уединенно. Чем моложе выводок, тем более скрытно он живет. В конце августа и сентябре выводки начинают вести образ жизни вполне сходный с взрослыми птицами, но по-прежнему каждый из них держится отдельно. Только очень редко можно встретить два выводка, объединившихся в одну стаю.

Период стайной жизни — с октября—ноября (с выпадения устойчивых снегов) до марта—апреля (до разбивки популяций на пары). Суровая зима высокогорья объединяет выводки друг с другом и с самцами. В смешанных стаях и группах уларов все особи подчинены единому ритму.

ВРАГИ УЛАРОВ

Опаснейший враг обоих видов уларов — южноевропейский беркут (*Aquila chrysaetos fulva*), но из-за своей малочисленности он не наносит практически ощутимого урона поголовью уларов. Нам ни разу не приходилось наблюдать охоту беркута за уларом. Более существенный вред наносит орел-могильник (*A. heliaca*), численность которого значительна на Большом Кавказе. В одном только Чегемском ущелье с 1961 по 1963 г. было три случая, когда кавказские улары, спасаясь от орла-могильника, залетали во дворы жителей селений Булунгу и Верхний Чегем. В этом же ущелье нам лично приходилось дважды наблюдать погоню могильника за уларом среди скал.

Среди местных охотников-балкарцев существует поверье, что кавказские улары, спасаясь от преследующего орла, нередко насмерть разбиваются при посадке.

Определенный ущерб поголовью кавказского улара наносит рысь (*Felis lynx* L.) преимущественно в зимний период. Так, в январе 1962 г. в Чегемском ущелье и в декабре 1963 г. в Баксанском ущелье нами были обнаружены зимние логова рыси под снегом с останками съеденных ею уларов. К счастью, рысь в альпийском поясе — редкий хищник, поэтому вред, приносимый ею, практически невелик.

Численность леопарда (*Felis pardus* L.) в настоящее время настолько незначительна, что его не приходится брать в расчет как врага уларов. К тому же питается он преимущественно копытными.

Надо думать, некоторый вред поголовью кавказского улара наносит балкарский горноста́й (*Mustela erminea balkarica* Baz.), который в альпийском поясе Центрального Кавказа нередок (Базиев, 1962). Прямых наблюдений в пользу этого положения почти нет, за исключением наблюдения Е. В. Цветкова (Мензбир, 1902), который был свидетелем неудавшейся охоты «зверька

наподобие горностая» за молодым уларом. Но если учесть все повадки этого неумолимого и кровожадного хищника, то нетрудно убедиться в том, что пуховые птенцы кавказского улара легко могут становиться его жертвой.

Как было сказано выше (с. 78), чрезвычайно большой вред каспийскому улару наносят горная лисица и каменная куница. Но в динамике численности кавказского улара эти хищники не играют никакой роли, поскольку первый из них на Б. Кавказе отсутствует, а второй редко поднимается до альпийского пояса.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ УЛАРОВ К УСЛОВИЯМ ВЫСОКОГОРЬЯ

По-видимому, заселение уларом альпийских высот Кавказа происходило медленно и постепенно, по мере поднятия гор и становления самого альпийского пояса. Надо думать, как это полагает и Р. Л. Бёме (1960), что предок нынешних уларов жил в верхнем палеогене, когда настоящих гор еще не существовало ни в Азии, ни в Европе, а климат был теплый, субтропический. Несомненно, праулар (по терминологии Р. Л. Бёме) должен был иметь принципиально иной характер питания, иные биотические связи, иные биотопические условия и, стало быть, иную морфологию, чем его нынешние потомки. С поднятием гор на территории Средней, Центральной и Передней Азии, где обитал праулар, возникли совершенно новые экологические условия, под воздействием которых и происходила трансформация праулара в современные виды уларов на протяжении плиоцена и плейстоцена. Каковы же эти новые условия?

Во-первых, начавшиеся в конце миоцена похолодания к концу плиоцена окончательно вытеснили тропическую полтавскую флору на Кавказе. В этот же период происходило обогащение флоры Кавказа «новыми пустынными и ксерофильными переднеазиатскими и более южными элементами» (Гроссгейм, 1948). Тропический климат, существовавший до конца палеогена, уже в нижнем плиоцене сменился умеренным. В конце плиоцена в результате значительных поднятий гор в осевой части Кавказа могли возникнуть первые ледники (Гвоздецкий, 1954). Поднятие хребтов не только на Кавказе, но и в Европе и Азии с одновременным похолоданием климата привело к чрезвычайному обеднению горных областей энтомофауной. Дальнейшее поднятие гор в плейстоцене, приведшее к окончательному формированию их рельефа, и наступивший период ледниковых эпох еще более обеднили альпийские высоты гор фауной насекомых, что практически полностью лишило праулара животного корма и направило его

по пути приспособления к питанию исключительно растительными кормами.

Во-вторых, высокогорье предъявило праулару очень самобытные биотопические условия — высокие скалы, крутые склоны и глубокие ущелья, которые потребовали от него специализации способов передвижения.

В-третьих, в высокогорье установился очень суровый климат с коротким прохладным летом и холодной продолжительной зимой.

Все эти условия наложили свою печать на организацию уларов в процессе их эволюции. Попытаемся же проследить, какие именно морфофизиологические адаптации были приобретены уларами под их воздействием.

АДАПТАЦИЯ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Клюв. Клюв уларов не только кавказского и каспийского, но и всех остальных видов имеет очень характерное строение. Надклювье значительно превышает по своим размерам подклювье и имеет острые, нависающие края, нечто подобное дугообразно изогнутому лезвию ножа. Этот тип клюва выработался у уларов, как наиболее полно удовлетворяющий способу и характеру приема пищи. В самом деле, выше мы видели, что оба вида уларов питаются исключительно наземными частями растений. Прямые, непосредственные наблюдения за кормящимися уларами показывают, что при кормлении они медленно двигаются по склону и как бы стригут растения. Технически это выглядит так: захватывается клювом верхушечная часть листа или стебля, при этом у края надклювья, благодаря его нависающему устройству, захваченное растение резко изгибается. Затем улар делает резкое, короткое движение головой в направлении к себе, и растение в месте изгиба легко срезается острым краем надклювья.

Вскрытие птиц показывает, что срезанные таким образом части растений сначала накапливаются во рту и заглатываются после его наполнения, попадая в зоб отдельными порциями.

Б. К. Штегман (1954) первый обратил внимание на строение клюва гималайского улара, но нашел его почему-то приспособленным к копанию твердой, даже каменистой почвы для добычи оттуда корма. Разумеется, улары могут вскопнуть и почву, однако с мнением, что клюв их специализирован к копанию, трудно согласиться. Клюв уларов является стригущим аппаратом как функционально, так и морфологически, и получил развитие, как таковой в результате высокой специализации на питании исключительно наземными, вегетативными частями альпийских растений. В этом плане очень показательное строение клюва у неко-

торых других высокогорных видов куриных. Так, например, представители *Crossoptilon*, *Lophophorus* и *Tetraophasis*, населяющие субальпийский высотный пояс в горах Центральной Азии, где растительный покров более высокорастущ и груб, чем в альпийском, имеют надклювье в еще большей степени, чем у уларов, нависающее над подклювьем. Можно предполагать, что представители этих родов также специализированы на питании надземными частями растений, но растений более крупных и грубых.

К чести Б. К. Штегмана, когда мы устно изложили ему нашу точку зрения на функциональное значение формы и строения клюва уларов, он признал ее более правильной.

Зоб. Зоб кавказского и каспийского уларов имеет очень крупные размеры, его объем 330—370 см³, и он может вмещать до 150 г корма. Это прямо связано со специализацией уларов на питании исключительно растительным кормом, относительную малокалорийность которого приходится компенсировать за счет увеличения массы поедаемой пищи, особенно в осенне-зимний период.

Вообще говоря, зоб у разных групп птиц развит по-разному, а у иных отсутствует совсем. Функции его довольно ограничены, хотя и разнообразны, как-то: выделение так называемого зобного молока у голубей, кормящих птенцов, которое вырабатывается за счет жировой инфильтрации эпителиальных клеток зоба; резонанция звуков у самцов токующих дроф и некоторых других видов; место скопления неперевариваемых частей пищи у хищных птиц и др. У растительноядных и семяноядных групп главная функция зоба — накопление пищи, это резервуар для заготовления корма впрок. Известно, что куриные отличаются крупным зобом в связи с необходимостью поедать большое количество сравнительно малокалорийного растительного корма. До настоящего времени общепризнанным и непререкаемым считается то положение, что зоб куриных несет одну-две функции. Во-первых и прежде всего — это вместительное пищевых масс, их запаса; во-вторых, в нем происходит предварительный обогрев и оттаивание мерзлой пищи в холодный период года, но не более (Семенов-Тянь-Шанский, 1960).

При вскрытии уларов мы обратили внимание на то, что пища у них в зобу приобретает специфический запах, в том числе и свежеприятая. Кроме того, она всегда бывает более или менее смочена не то секретом слюнных желез, не то чем-то иным. Эти факты побудили нас отнести к данному органу более внимательно и предположить, что зоб уларов несет какую-то еще неизвестную функцию, а именно — он, быть может, участвует в ферментативном пищеварении, сам вырабатывая пищеварительный сок. В пользу этого предположения говорил и тот факт, что задняя (дорсальная) стенка зоба имеет значительную толщину, а эпителиальный слой ее покрыт крупными продольными складками.

Чтобы проверить данное предположение, была приготовлена пытяжка из зоба свежедобытой птицы, путем настаивания его в дистиллированной воде в течение суток. Измерение концентрации водородных ионов с помощью потенциометра показало, что пытяжка имеет слабокислую реакцию ($pH=6.1$), что создало некоторую уверенность в пользу нашего предположения. Дальнейшие шаги были направлены на исследование гистологической структуры стенок зоба. Работа, проведенная в этом направлении на кафедрах зоологии позвоночных и гистологии биологического факультета Московского университета, показала, что под эпителиальным слоем стенки зоба действительно имеются крупные колбовидные железы с протоками, открывающимися в полость зоба (фот. 20). Длина желез 340—450, их ширина — 245—320, длина выводного протока — около 300 мкм. В основном железы расположены внутри выростов, образующих продольные складки, радиально отходящие вперед от выводного отверстия зоба. Эти выросты высотой 1.5—2 мм. Положительная реакция желез в микропрепаратах на кислые полисахариды, полученная при окраске их альциановым синим по методу Моури, не оставляет никаких сомнений в том, что они действительно вырабатывают пищеварительный секрет с кислой реакцией. Но вопрос о том, сколько его вырабатывается всеми железами и каков его биохимический состав, предстоит еще выяснить.

Этот факт заставил нас усомниться в правильности существующего взгляда или, вернее, в его полноте на функцию зоба и у всех остальных куриных нашей фауны. И действительно, предварительные исследования зобов пустынной куропатки (*Ammodramus griseogularis*), кавказского кеклика (*Alectoris graeca caucasica*) и кавказского тетерева (*Lyrurus mlokosiewiczi*) — представителей разных родов и семейств, столь разных по условиям экологии, показали, что и у них наблюдается аналогичная картина. Не вдаваясь в тонкости гистологического строения, что является делом будущего, здесь только отметим, что эти секреторные железы в зобах кеклика и каменной куропатки по форме и размерам очень близки к таковым в зобу улара, в то время как у тетерева они отличаются более крупными размерами и микроструктурой самой железы. О форме желез последнего здесь не приходится говорить, поскольку препарат был приготовлен из давно фиксированного материала. Это отличие, быть может, отражает систематическую принадлежность тетерева к другому семейству, что может быть выяснено накоплением гистологического материала по зобам представителей обоих семейств куриных.

Таким образом, зоб у куриных вырабатывает пищеварительный сок и участвует в ферментативном пищеварении. Это обязывает нас пересмотреть существующее мнение о функциях зоба и провести исследования в этом плане среди всех остальных групп птиц с развитым зобом. Это может привести к выявлению целого

ряда новых функциональных связей птиц с экологическими условиями их обитания, и прежде всего — трофических связей. Установленный факт, пока распространяющийся только на куриных, уже сейчас вносит некоторую поправку в существующий взгляд на пищеварение у птиц. Бесспорно то, что в результате предварительной обработки пищи в зобу пищеварительным соком она лучше подготавливается к дальнейшим стадиям ее биохимической переработки в нижележащих отделах пищеварительного канала. В итоге это несомненно должно способствовать более быстрому и более полному перевариванию пищи, а следовательно, и более полному ее усвоению организмом. Уже сам факт участия зоба в ферментативном пищеварении, хотя мы еще не знаем, как велика его роль в этом плане, свидетельствует о его прогрессивном значении в филогении птиц или отдельных их групп.

Возникновение сокоотделительной функции в зобу у куриных, наряду с железистым желудком, могло быть связано с тем, что секрет, выделяемый клетками зоба, быть может, некогда расположенными в желудке, был несовместим по своей химической структуре с теми ферментами, которые выделялись там другой группой клеток. В этом случае взаимопоглощение химически несовместимых веществ могло быть предотвращено изоляцией одной группы клеток выносом ее в более передний отдел пищеварительного канала — в зоб. Но могло быть и так, что сокоотделительная функция зоба уже с первых этапов эволюции пищеварительного канала развивалась самостоятельно, параллельно развитию железистых клеток нижележащих отделов канала. Лишь дальнейшее изучение вопроса может привести нас к более определенному заключению, основанному на фактах.

Железистый желудок. Железистый желудок у уларов хорошо развит и, по-видимому, высоко специализирован. Его средний абсолютный вес у кавказского улара равен 1.9, у каспийского — 2.9 г, а их относительный вес соответственно — 1.18 и 1.11%. Пищеварительные соки, вырабатываемые им, стекают в мышечный желудок, когда в нем происходит перетирание пищи до кашицеобразного состояния, что способствует наиболее полному смачиванию пищи, а следовательно, и наилучшему пищеварению. Относительно крупные размеры и вес железистого желудка указывают на его исключительно важное значение в процессе пищеварения и дают основание видеть в этом предпосылку к высокой сокоотделительной продуктивности. Иначе трудно себе представить, каким образом происходит усвоение 400—450 г растительной массы, поедаемой уларом ежедневно. К сожалению, в литературе нет данных, касающихся этого вопроса у других куриных.

Мышечный желудок. Этот орган у обоих видов уларов выделяется крупными размерами. Его средний вес (у кавказского улара — 60.3, у каспийского — 57.9 г) уступает среди куриных лишь глухарю. Обе пары мышц желудка (*m. lateralis*, *m. inter-*

medii) развиты в высокой степени, кератиновая капсула толсто-стенная и мощная.

Как известно, у представителей куриных, живущих в равнинных областях, количество гастролитов в мышечном желудке подвержено резкому сезонному колебанию. Так, в желудках тетерева, белой и тундряной куропаток в конце зимы и первой половине весны почти совсем не бывает камешков. У глухаря также происходит уменьшение общего числа и веса камешков в желудке к началу лета, хотя полное отсутствие их у него не наблюдается (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В отличие от этих видов у уларов не наблюдается сезонного колебания количества гастролитов в мышечном желудке. Их содержится постоянно 12—28, редко 8 г. Часть гастролитов ежедневно удаляется из желудка при переходе перетертой пищи в кишечник, а затем вместе с неперевавшими остатками выводится наружу. Но одновременно происходит компенсация этой утери за счет заглатывания новой порции камешков во время кормежки. Так, в каждом зобу с пищей у взрослых особей обнаружено от 0.5 до 3 г камешков. По своему характеру гастролиты желудка представлены в довольно широком диапазоне как с точки зрения состава, так величины и формы. В основном это кварцевые камешки, но встречаются базальтовые, кремневые, горнохрустальные, гранитные, андезитовые и др., от стертых до мельчайших песчинок диаметром в 0.2 мм, до свежезаглоченных, угловатых, диаметром в 0.5—1.0 см. Все эти факты еще раз свидетельствуют о том, что улары во все сезоны года питаются только растительными кормами.

В отличие от тетеревиных таежной зоны, где в зимний период из-за многоснежия птицы не могут пополнять запас гастролитов за счет заглатывания новых, улары никогда не лишаются этой возможности. Даже в самые многоснежные зимы сплошного снежного покрова в высокогорье никогда не образуется, поскольку постоянные ветры сдувают снег с наветренных частей склонов.

Кишечник. По степени развития кишечника улары стоят на одном из первых мест среди фазановых. Правда, в этом плане представители семейства изучены далеко не достаточно и сравнительный материал ограничен. Имеющиеся данные по этому вопросу мы приводим ниже, заимствовав их у О. И. Семенова-Тян-Шанского (1960).

Из приведенной таблицы видно, что наибольшего развития кишечник достигает у уларов, причем у кавказского он развит лучше, чем у каспийского.

Любопытная картина раскрывается при изучении роста кишечника у птенцов кавказского улара. Результаты исследования приводятся в табл. 18.

Из приведенной таблицы следует, что рост кишечника происходит с значительным опережением роста тела. Так, если

Т а б л и ц а 17

Развитие кишечника у уларов и у некоторых фазановых

Виды птиц	Число исслед. экз.	Длина кишечника, см			Длина на 1000 г веса птиц			Дт/Дс
		тонкие (Дт)	обе слепые (Дс)	пря- мая	тонкие	обе слепые	пря- мая	
Пустынная куропат- ка, ♂	2	66	30	7	89	40	10	0.46
Кеклик, ♀	2	82	36	7	115	48	10	0.43
Фазан, ♂	2	132	78	14	117	68	12	0.59
Улар каспийский, ♂♀	22	137	77	18.9	101	57	14.4	0.56
Улар кавказский, ♂♀	27	148	82	19.5	123	68	15.6	0.55

к 30 сут жизни длина тела птенца увеличивается менее чем в два раза, то длина его кишечника возрастает более чем в пять раз. Если отношение длины кишечника к длине тела у взрослых птиц составляет 5.9, то у птенцов начиная примерно с восьмидневного возраста оно не падает ниже 6.5 даже у четырехмесячных. Но тут наблюдается странный парадокс — абсолютная длина кишечника птенцов в возрасте 75—120 сут значительно превосходит среднюю длину кишечника взрослых птиц. Объяснить это ошибкой измерений просто невозможно, но причину нужно искать в самом характере формирования кишечника в процессе онтогенеза. По-видимому, здесь имеет место вторичное сокращение его длины в возрасте 6—12 мес за счет расширения кишечника и утолщения его стенок, в результате чего он получает окончательное формирование. Но, к сожалению, нет пока никаких материалов, на основании которых можно было бы проверить это предположение. К тому же 9 птенцов в возрасте 75—120 сут

Т а б л и ц а 18

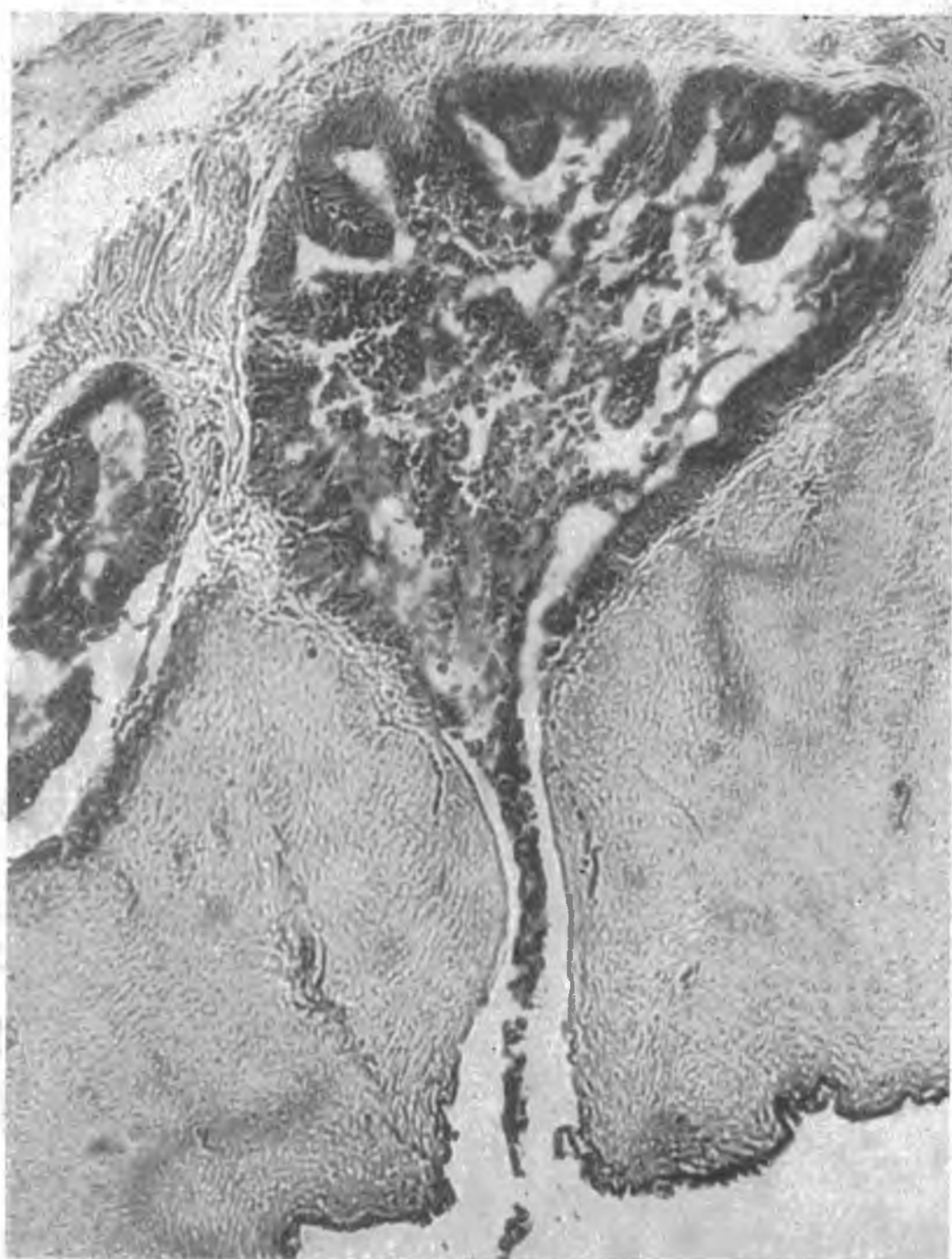
Рост кишечника у птенцов кавказского улара

Число особей	Возраст, сут	Общая длина кишеч- ника, мм (Дк)	Длина тела без хво- ста, мм (Дт)	Дк/Дт
1	0.3	342	135	2.5
2	1	459	137.5	3.3
1	15	1250	185	6.7
2	30	1855	253	7.3
3	45	1957	292	6.7
2	60	2138	329	6.5
3	75	2632	405	6.5
2	90	2665	410	6.5
4	120	2695	408	6.6
27	Взрослые	2495	420	5.9

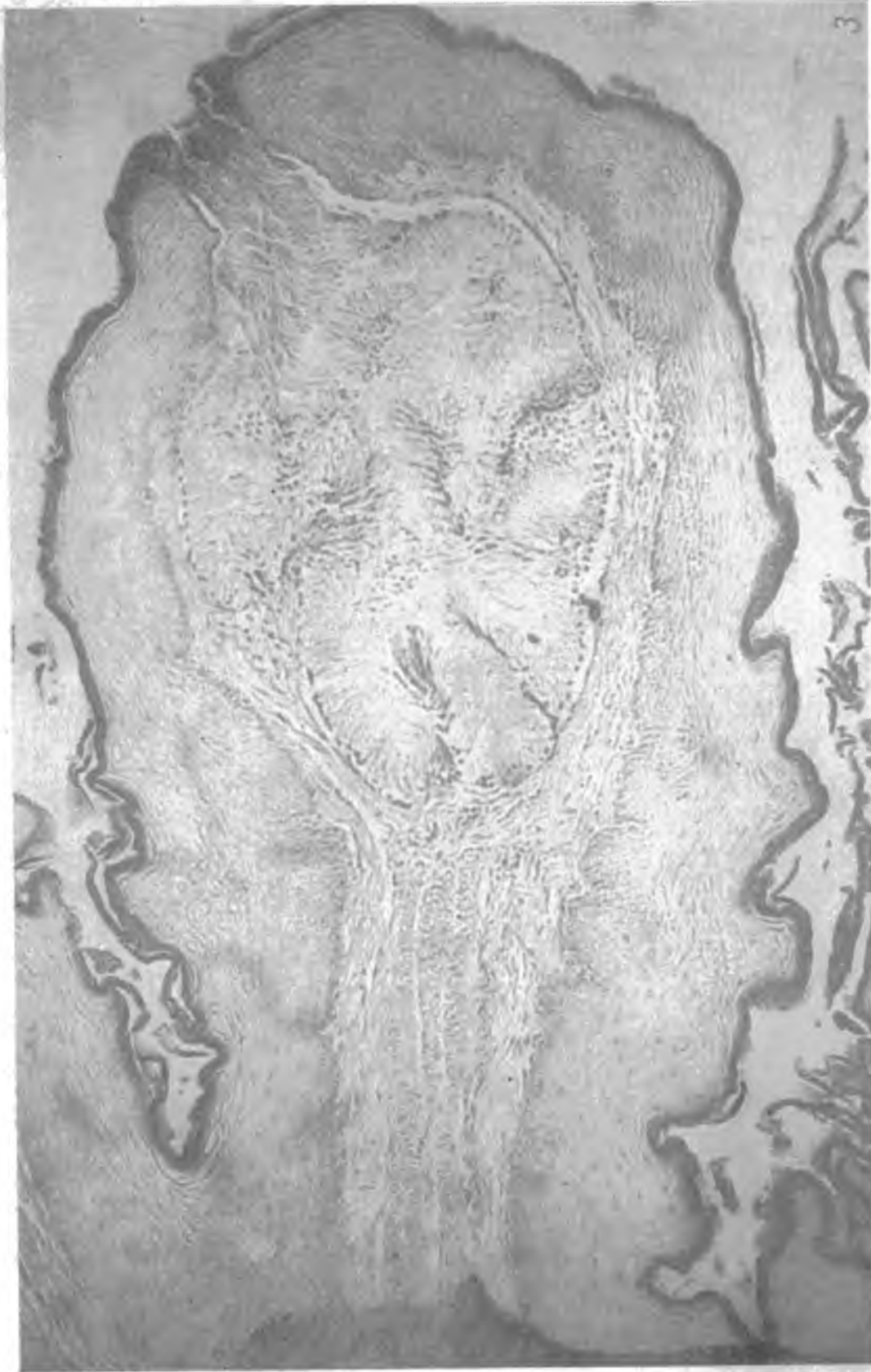


Ф о т. 20. Пищеварительные железы в стенках лоба кавказского улара (1), кавказского кельна (2), кавказского тете-рева (3) и пустынной куропатки (4).

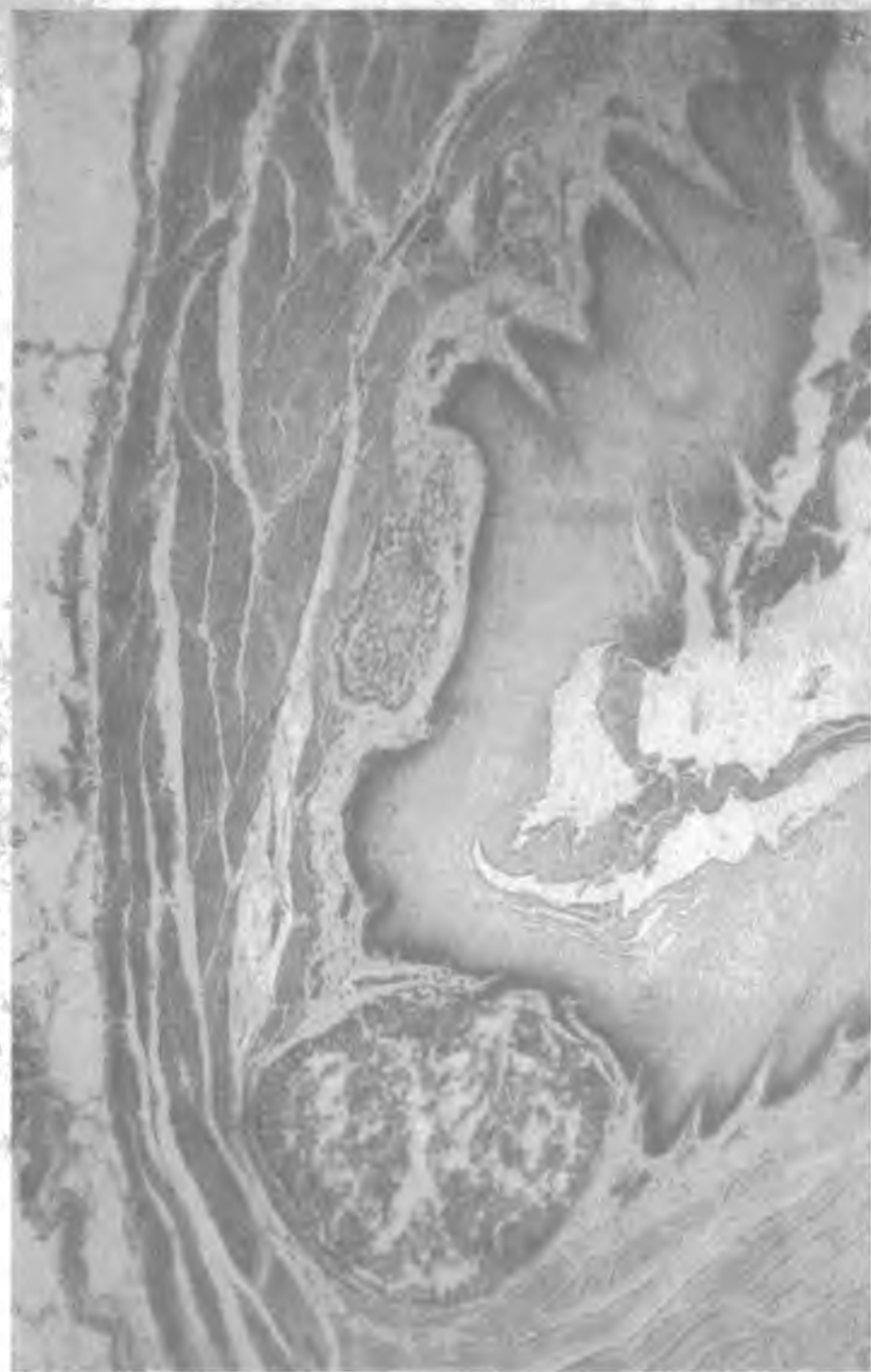
Окраска ализановым синим по Моурал, ув. 10 × 6.



Фот. 20, 2. Пищеварительные железы в стенках зоба кавказского келлика.



Фот. 20, 3. Пищеварительные железы в стенках зоба кавказского татара.



Фот. 20, 4. Пищеварительные железы в стенках зуба пустынной куропатки.

Таблица 19

Относительный вес отделов пищеварительного тракта у взрослых птиц и однодневных птенцов кавказского улара, %

	Число особей	Печень	Поджелудочная железа	Мышечный желудок	Весь кишечник
Взрослые птицы	37	14.2	2.7	34.7	21.8
Птенцы	2	20.5	3.1	37.7	20.5

еще недостаточно для окончательного суждения, ибо при массовом материале разность между длиной кишечника птенцов и взрослых птиц может оказаться менее резкой. Но как бы то ни было, ускоренный рост и развитие кишечника в онтогенезе кавказского улара очевидны. Это фактор чрезвычайной важности, основа для быстрого роста и развития всего организма птенцов в постэмбриональный период. Опережающий рост и развитие всех отделов пищеварительного канала обеспечивают обильное снабжение питательными веществами всех тканей растущего организма птенцов, в результате чего они к 75-дневному возрасту достигают размеров взрослых птиц (табл. 8). В этой связи интересно привести относительные размеры отделов пищеварительного тракта у взрослых птиц и однодневных птенцов (табл. 19).

Из таблицы видно, что индексы печени, поджелудочной железы и мышечного желудка у птенцов значительно выше индексов взрослых птиц. Из этого следует, что указанные органы еще в процессе эмбрионального развития получают преимущественный рост как важнейшие узлы развивающегося организма, от действия и степени подготовленности которых зависит весь последующий ход индивидуального развития особи. Иными словами, выражаясь инженерным языком, птенцы улара вылупляются с запасом мощности пищеварительного тракта — этого поставщика энергетического и строительного материала развивающемуся организму.

Что касается кишечника, то он, как наиболее пластичный из всех органов пищеварительного канала, к моменту вылупления птенца имеет индекс, несколько уступающий индексу взрослых птиц, что свидетельствует об его относительно слабом развитии. Однако в первую же неделю жизни он интенсивно растет и примерно с 8—10-дневного возраста постоянно опережает рост тела птенца.

Если учесть, что улара живут в условиях, где зима длится 7—9 мес в году, то трудно переоценить значение опережающего роста отделов пищеварительного тракта у птенцов. Именно благодаря этой особенности развития птенцы улара в течение

короткого, прохладного лета, питаюсь только растительными, сравнительно мало калорийными кормами, успевают достичь размеров взрослых птиц, сменить два наряда и надеть третий, чрезвычайно богатый, на приобретение которого требуется значительная затрата энергии.

Таким образом, мы видим, что в процессе эволюции у кавказского улара под воздействием суровых условий высокогорья выработалось чрезвычайно важное приспособление — способность ускоренного развития пищеварительного тракта в онтогенезе. Основные причины — это: во-первых, необходимость компенсации животных кормов в питании птенцов увеличением поедаемой массы менее калорийных растительных кормов; во-вторых, приспособление к холодному климату высокогорий, с низкими ночными температурами даже летом, потребовавшее от птенцов повышенных расходов энергии и усиленного притока энергетических материалов ко всем тканям организма; в-третьих, малая продолжительность благоприятных летних условий, в течение которых должно завершиться индивидуальное развитие каждой особи.

Печень и поджелудочная железа. Оба эти органа у уларов развиты высоко, как у куриных вообще. Как известно, печень, помимо выделения желчи имеет ряд других функций, как-то: накопление запаса энергетического материала в виде гликогена и обезвреживание биологически активных токсических веществ, выделяющихся в процессе пищеварения. Эта последняя функция, по-видимому, для уларов имеет особо важное значение, поскольку среди десятков видов растений, поедаемых ими, есть ряд ядовитых. Например, виды родов горечавка и ястребинка, не поедаемые скотом из-за их ядовитости, охотно поедаются уларами, что свидетельствует о более совершенном аппарате обезвреживания токсических веществ в печени уларов.

Желчный пузырь уларов хорошо развит, как и у остальных фазановых. У вскрытых птиц (оба вида уларов) вес желчи 1.3—2.3 г.

АДАПТАЦИЯ УЛАРОВ К ХОЛОДНОМУ КЛИМАТУ ВЫСОКОГОРИЙ

Климат альпийского пояса Кавказа в общем холодный, хотя средняя температура самого холодного месяца -10° (Алисов, 1956), зима в высокогорье очень сурова в связи с частыми метелями и почти постоянными ветрами, особенно на высотах более 3000 м. Лето прохладное, средняя температура самого жаркого месяца 14° . Естественно допустить, что постоянная жизнь уларов в таких условиях возможна лишь при наличии совершенной

Т а б л и ц а 20
Вес пера на единицу поверхности тела

Вид	Число экв.	Дата	Вес пера, г	Поверхность тела, см ²	Вес пера, г/100 см ²
Кеклик					
кавказский	3	22.XI	26.5	425	6.3
тяньшаньский *	—	13.II	24.5	370	6.9
Тетерев					
обыкновенный *	—	13.V	53.7	755	7.1
кавказский	2	19.V	62.5	735.1	8.5
Улар					
кавказский	3	27.XII	136.7	1283.7	10.6
каспийский	2	8.X	183.2	1539.2	11.9
гималайский *	—	30.III	165.5	1368.0	12.0

Примечание. Звездочкой по: Кузьмина, 1955. Нами берется вся поверхность тела птиц и все оперение, М. А. Кузьмина же брала только контурное перо и площадь, покрытую им.

терморегуляции тела. М. А. Кузьмина (1955) показала на примере гималайского улара, что адаптация уларов к перенесению низких температур пошла в направлении совершенствования перьевого покрова. В самом деле: контурное перо уларов очень длинное и образует мощную перьевую прослойку вокруг тела; опахала контурных перьев только на вершине имеют компактное, плотное строение, часть же пера, не выступающая наружу, имеет рыхлое, пуховое строение. Очень хорошо развит побочный ствол контурных перьев, который достигает $\frac{2}{3}$ основного пера и имеет чисто пуховую структуру. Кроме того, аптерии у уларов сокращены до минимума, а имеющиеся покрыты специальным, мелким пуховым пером. Таким образом, перьевого покрова уларов образует необычайно богатую и надежную термоизоляционную прослойку, предохраняющую тело от потери тепла через кожу. О том, что перьевого покрова уларов достиг наибольшего развития среди куриных, свидетельствуют данные о количестве пера на единицу площади поверхности тела (табл. 20).

Любопытно, что кавказский улар заметно уступает каспийскому и гималайскому уларам по индексу перьевого покрова. Казалось бы, согласно правилу Бергманна, кавказский улар, уступающий двум другим по размерам тела, имеет наилучшее по сравнению с ними соотношение между поверхностью и объемом тела. Следовательно, он объективно предрасположен к относительно большей отдаче тепла в атмосферу, чем более крупные каспийский и гималайский улары. Стало быть, чтобы компенсировать этот «недостаток», кавказский улар должен был бы обладать более богатым перьевым покровом, чем два этих вида. На самом же деле, как мы видим из приведенной таблицы, наблюдается обратное — кавказский улар имеет и более мелкие размеры

и менее развитый перьевой покров. На первый взгляд это парадоксально и противоречит правилу Бергманна. Однако это только на первый взгляд. При ближайшем знакомстве оказывается, что причина этого факта кроется в различии климатов Большого Кавказа (ареал кавказского улара), с одной стороны, Закавказского нагорья с Передней Азией и Тянь-Шаня с Памиро-Алаем (ареалы каспийского и гималайского уларов) — с другой. Климат Б. Кавказа значительно мягче, как было показано выше. Так, средняя температура января на Б. Кавказе на высоте 2000 м равна -7°C , тогда как в Закавказском нагорье на этой же высоте она составляет $-10-12^{\circ}$, на Тянь-Шане -16° (Гвоздецкий, 1954; Алисов, 1956). Хотя улары везде живут выше 2000 м, в условиях более холодного температурного режима, общая картина климатической градации между указанными горными системами не меняется. Из этого следует, что в более мягком климате Б. Кавказа живет улар с менее развитым перьевым покровом. Каспийский и гималайский улары, живя в более суровых условиях, имеют и более мощный перьевой покров. Этот факт имеет чрезвычайно глубокий биологический смысл. Исходя из него, мы вынуждены заключить, что исторически кавказский улар формировался в более умеренных климатических условиях, чем каспийский и гималайский. Только в силу более мягкого климата количественное развитие перьевого покрова у кавказского улара остановилось на более низкой ступени, но оно вполне достаточно для поддержания теплового баланса организма на оптимальном уровне.

Второй путь, по которому пошла адаптация уларов к суровым условиям высокогорья, — это увеличение размеров тела, согласно вышеуказанному правилу Бергманна, которое гласит, что при увеличении размеров тела животного поверхность его тела увеличивается в квадрате, а объем возрастает в кубе. При этом соотношение между количеством тепла, излучаемым через поверхность тела в атмосферу, и количеством тепла, вырабатываемым при внутритканевых окислительных процессах, изменяется в пользу последнего.

Все пять видов уларов систематически очень близки между собой, и ни у кого не должно вызывать сомнения то положение, что все они происходят от одного общего предка. Однако по характеру окраски оперения улары разделяются на две ветви: монголо-тибетскую, куда входят алтайский и тибетский улары, и кавказо-гималайскую, объединяющую кавказского, каспийского и гималайского уларов (Козлова, 1952). Но если подойти к ним с точки зрения размеров и веса тела, то образуются совсем иные две группы: тибетско-кавказская (тибетский и кавказский виды) и каспийско-алтайская (каспийский, гималайский и алтайский виды). Наименьшими размерами и весом обладают тибетский и кавказский улары, причем последний несколько крупнее. Вес самцов кавказского улара 1932.8, самок — 1734.1 г. Данные

о весе тибетского улара отсутствуют. Остальные три вида составляют одну весовую группу, хотя данных по весу тела алтайского улара мы не имеем. Вес самцов каспийского улара 2684.5, самок 2348.8 г. При этом необходимо учесть, что приведенный вес для самок каспийского улара ниже генерального среднего, в силу того что почти все самки были добыты в летний период (VI—VIII).

Естественно возникают вопросы: если все пять видов ведут начало от одного общего предка, то почему и как образовались две весовые группы? Почему тибетский и кавказский улараы, которые так широко отдалены друг от друга географически, имеют почти одинаковые вес и размеры? В то же время, почему каспийский и кавказский улараы, которые географически чуть ли не соприкасаются, имеют резкое различие в весе и размерах тела? Видимо, ответ на все эти вопросы следует искать прежде всего в природно-исторических условиях формирования каждого вида. Бесспорен тот факт, что обособление отдельных популяций праулара из обширной территории его ареала было обусловлено обособлением соответствующих горных систем. Как показывают данные палеогеографии и климатологии, с момента возникновения и до нашего времени не все эти системы имели и имеют одинаковый климатический режим. Следовательно, каждая популяция праулара, замкнутая в соответствующей горной системе, была подвержена воздействию разных климатических условий. Только этим и, опираясь на правило Бергманна, можно объяснить тот факт, что род улар, начавший свою эволюцию пятью ветвями, отделившимися от одного общего предка и в одно и то же время, дал виды разной весовой категории. При ближайшем знакомстве с климатами горных систем Азии и Кавказа оказывается, что по степени своей суровости они четко делятся на две группы: 1 — Гималаи, Б. Кавказ и Тибет; 2 — Армянское нагорье с Северной Турцией и Северным Ираном, Тянь-Шань и Алтай, что видно из табл. 21, в которой указана температура самого холодного месяца года, января, приведенная к условной высоте 3000 м над ур. м.

Наиболее мягким климатом обладают Тибет и Гималаи ввиду своего южного расположения в зоне субтропиков. Но эти грандиозно приподнятые и обширные горные системы не представляют собой с точки зрения климата единого целого. Тибет, например, делится на пять климатических районов (Витвицкий, 1960), из которых Сиканский, юго-восточный и северо-восточный районы, занимающие всю восточную и юго-восточную половину Тибета, отличаются особенно мягким климатом. Так, в Чамдо, расположенном на высоте 3910 м (Сиканский р-н), средняя температура января около 0°, а в Джангдзе (юго-вост. Тибет), на высоте 4000 м, —4.4° (Витвицкий, 1960). Лишь в центральных и северо-западных частях Тибета на больших высотах в 4900—5400 м средняя температура января падает до —14.5° (Свен Гедин, по: Витвицкий, 1960).

Таблица 21

Средняя температура января (T , °C),
приведенная к 3000 м над ур. м.

Название станций	T°	Название станций	T°
Большой Кавказ		Тибет и Гималаи	
1. Ачишхо	-8.8	1. Гарток (ю.-з. Тиб.)	-3.8
2. Бермамыт	-8.6	2. Джангдзе (ю.-в. Тиб.)	+0.6
3. Казбегн	-10.9	3. Лех (Гим.)	-4.9
4. Гудаури	-9.2	4. Дарджилинг (Гим.)	+1.2
5. Кырыз	-8.5		
Армянское нагорье		Тянь-Шань	
1. Шурабад	-17.5	1. Мын-Джилки	-11.7
2. Ленинакан	-17.3	2. Тянь-Шань	-18.2
		3. Нарын	-22.2
		4. Сусамыр	-26.5
Сев. Турция		Алтай	
1. Сардар-Булаг	-12.8	1. Кара-Тюрек	-18.6
2. Сарыкамыш	-14.4	2. Усть-Кан	-28.4
3. Карс	-18.5	3. Усть-Улаган	-32.8
		4. Кош-Агач	-37.9

Климат Б. Кавказа более суров, но сравнительно ровен на всей его территории. Хотя Восточный Кавказ континентальнее Западного, но различия не столь существенны, а в высокогорьях и совсем не заметны. Но вот совершенно иная картина в Армянском нагорье и Северной Турции, примыкающих к Б. Кавказу и южнее его расположенных. Климат здесь значительно континентальнее, и он более близок по своей суровости к Тянь-Шаню, чем к Б. Кавказу. Наиболее холодным климатом отличается Алтай благодаря своему северному расположению.

Для полноты картины о климатах высокогорий и для более точного выявления степени их родства необходимо учесть тот факт, что в Тибете и Гималаях улары живут на высотах, значительно превышающих ту (3000 м), на которую сделан перерасчет средних температур января в табл. 21. Поэтому для Тибета и Гималаев будет справедливо исходить из высоты 4000 м при определении средней температуры января. Тогда температуры в Тибетско-гималайских станциях, указанных в табл. 21, будут колебаться от -5.5 до -10.9° , т. е. почти в том же диапазоне, что и температуры Б. Кавказа. Теперь становится понятным, почему тибетский и кавказский улары имеют одинаковые размеры и вес — одинаковые экологические факторы, в данном случае температурные (согласно правилу Бергманна), в процессе эволю-

ции породили одинаковые формы. Другие условия, более суровые, но достаточно близкие между собой, породили другие, более крупные, но близкие между собой (по размерам тела) формы уларов, составляющие одну, каспийско-алтайскую группу.

Принимая это положение, мы непременно должны допустить и то, что из всех видов уларов тибетский и кавказский наиболее близки к праулару по размерам тела и весу. Они менее остальных претерпели морфологические изменения, поскольку испытали более слабое воздействие температурного фактора, чем улары каспийско-алтайской группы. Тибетский и кавказский улары формировались в условиях климата, отличающегося от климата, в котором шло формирование остальных трех видов, лишь на 8—12°. Эта разница в температуре окружающей среды двух групп уларов привела к разнице в весе между ними примерно в полтора раза. Праулар же жил по крайней мере с нижнего миоцена, когда гор еще не было и климат был значительно мягче. Палеоботанические материалы говорят о том, что в нижнем и среднем миоцене на островах Кавказа и в Передней Азии климат был субтропический (Палибин, 1936). Температура воздуха того времени должна была быть примерно на 20° выше той, которая установилась впоследствии в высокогорьях Центральной Азии, после их возникновения. Таким образом, тибетский и кавказский улары, ближайšie потомки праулара, формировались в значительно более суровых условиях по сравнению с условиями развития и жизни их предка. Это обстоятельство позволяет нам говорить о том, что сам праулар должен был иметь небольшие, даже в сравнении с тибетским и кавказским уларами, размеры тела. По-видимому, он был близок по своим размерам к современному кавказскому тетереву.

Таким образом, мы видим, что температурный режим оказал чрезвычайно большое влияние на формирование уларов. Адаптация уларов к суровому климату высокогорий пошла по двум путям: увеличение перьевого покрова на единицу площади поверхности тела и увеличение размеров тела. В том и в другом случае адаптация достигла высокого совершенства, что и дало возможность этой группе птиц вести оседлый образ жизни в суровых высокогорьях Палеарктики.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ БИОТОПА НА МОРФОЛОГИЮ УЛАРОВ

Б. К. Штегман (1950) показал, что летательная мускулатура у куриных развита хорошо и что, вопреки сложившемуся мнению, их полет нельзя относить к «плохому» типу. Наоборот, летательный аппарат куриных высоко специализирован и приспособлен к образу их жизни как нельзя лучше. Показано также,

что даже внутри одного подсемейства форма крыла, развитие летательной мускулатуры и сердца изменяются в довольно широких пределах в зависимости от конкретных условий обитания каждого вида.

Улары живут в высокогорьях высочайших горных систем Палеарктики, где биотопические условия очень своеобразны и специфичны, что не могло не отразиться на их морфологии. Крутые склоны с отвесными скалами, разделенные на множество массивов глубокими ущельями, совершенно открытые ландшафты, лишенные не только лесной растительности, но и лугов с обычным травостоем — в этих условиях улары, будучи наземными птицами, претерпели существенные изменения в способах передвижения, а следовательно, и в строении органов передвижения. Наблюдения показывают, что улары совершенно утратили способность к взрывному взлету, столь характерному для куриных, обитающих не в высокогорьях. Это уклонение зашло настолько далеко, что улары на ровных плато вообще не способны подняться на крыло, не говоря уже о взлете вертикально вверх, подобно фазану или кеклику. Известны случаи, когда гималайские улары, застигнутые на широком плато чабанами, легко отлавливались ими, будучи не в состоянии взлететь с горизонтальной поверхности. Об этом же свидетельствуют наблюдения Р. Потапова (1964). Кавказского и каспийского уларов нам не приходилось встречать на плоских вершинах, но с пологих склонов близ вершин они взлетают с большим трудом, а взлет их никогда не происходит хотя бы в горизонтальной плоскости, но всегда по ниспадающей кривой, близкой к падению крутизны склона. Вообще же взлет уларов очень легкий и не требует сколько-нибудь значительных затрат энергии и мускульной силы в отличие от остальных куриных равнинных ландшафтов, для которых взлет — самый трудный этап полета и требует больших усилий и энергии. Дело в том, что чаще всего взлет уларов происходит или с крутого склона, для чего достаточно сильного толчка ногами и нескольких взмахов крыльями, или с края отвесной скалы. В последнем случае на взлет не тратится почти никакой энергии, поскольку для того чтобы птице броситься с края высокой скалы круто вниз, нет надобности в энергичных взмахах крыльями, достаточно только расправить их и ринуться в воздушный океан. И сам полет уларов очень легкий и чрезвычайно стремителен и настолько своеобразен, что его можно считать уникальным типом полета среди птиц Палеарктики. Поднимаясь на крыло, птица непременно направляется круто вниз, как бы прижимаясь к уходящему в глубину ущелья склону и следуя крутизне его падения. Летя вниз, она быстро набирает огромную инерционную скорость и затем плавно, но стремительно взмывает вверх и опускается на противоположном склоне ущелья на той же или почти на той же высоте, предварительно затормозив свое приземление мощным хвостом и частыми взмахами крыльев. Таким образом, полет

происходит по параболической траектории, обращенной ветвями вверх. Минимальная скорость полета наблюдается в начале нисходящей ветви, максимальная — в нижней точке параболы (90—100 км/ч). Начальная скорость при взлете и энергия, затраченная на него, равны или очень близки конечной скорости при посадке и энергии, затраченной на торможение. При полете на дальнейшее расстояние, например при перелете широкого ущелья, улар, взлетев обычным путем и набрав нужную скорость, переходит на горизонтальный полет, который совершается путем чередования быстрых и очень энергичных взмахов крыльев с планированием. При этом скорость, достигнутая в конце нисходящей ветви траектории, не уменьшается и в конце горизонтального полета, что дает возможность птице перед приземлением круто взмыть высоко вверх и преодолеть высоту, потерянную после взлета на приобретение необходимой инерционной скорости. Этот факт свидетельствует о том, что горизонтальный полет уларов активен лишь настолько, чтобы не терять ту скорость, которую они приобретают к моменту перехода на горизонтальный полет.

Из сказанного явствует, что основной тип полета уларов — это планирование. Однако само слово планирование применительно к полету уларов имеет совершенно иное содержание, чем то, которое принято понимать применительно к планирующему полету всех других птиц. В отличие от пассивного планирования птиц с сравнительно легким весом и большой несущей поверхностью крыльев планирование уларов действительно и активно. Скорее это даже не планирование, а пикирование с последующим выходом из пике в середине пути полета, особенно на коротких дистанциях. Это свидетельствует о том, что тип полета уларов узко специализирован и очень хорошо приспособлен к сложному рельефу высокогорий. Едва ли требуется комментировать, что это самый экономичный тип полета среди крутых склонов и скал, требующий наименьшей затраты мускульной энергии. С другой стороны, освоение этого типа полета уларами привело к частичной редукции у них летательной мускулатуры. В настоящее время по степени развития грудных мышц улары стоят на последнем месте не только среди куриных, но и среди летающих птиц вообще, что подтверждается и нижеприведенными данными по относительному весу основной летательной мускулатуры обеих сторон (*m. pectoralis*, *m. supracoracoideus*, *m. deltoideus*) (в % от веса тела, 1—9 по: Штегману, 1950):

1. Орлан (<i>Haliaeetus albicilla</i> L.)	—18.2
2. Коршун (<i>Milvus migrans</i> Bodd L.)	—18.6
3. Лунь полевой (<i>Circus cyaneus</i> L.)	—19.0
4. Красноносый нырок (<i>Netta rufina</i> Pall.)	—19.8
5. Серая утка (<i>Anas strepera</i> L.)	—22.7
6. Серый гусь (<i>Anser anser</i> L.)	—20.9
7. Савка (<i>Erismatura leucocephala</i> Scop.)	—15.8
8. Фазан (<i>Phasianus colchicus</i> L.)	—24.6

9. Перепел (<i>Coturnix coturnix</i> L.)	—21.1
10. Кеклик (<i>Alectoris graeca caucasica</i> Suschx)	—21.4
11. Тетерев кавказский (<i>Lyrurus mlokosiewiczzi</i> Tach.)	—26.9
12. Улар кавказский (<i>Tetraogallus caucasicus</i> Pall.)	—15.2
13. Улар каспийский (<i>Tetraogallus caspius</i> Gm.)	—15.1

Из приведенных данных видно, что только савка, обладающая самой слабой летательной мускулатурой среди уток, приближается к уларам, все остальные виды значительно превосходят последних. Особенно же резко улары уступают своим ближайшим родственникам — куриным, для которых характерен взрывной тип взлета.

Для савки, как показал Б. К. Штегман (1950), летательная мускулатура которой составляет 15,8%, характерны затрудненные взлет и посадка, а летит она почти без запаса мощности. Улары же, обладая еще более слабой летательной мускулатурой, совершенно не способны к взлету с горизонтальной поверхности, но тем не менее полет у них происходит с большим запасом мощности благодаря специфике их полета в условиях высоких гор и коротких дистанций.

Своеобразный тип полета вызвал у уларов соответствующие изменения в строении крыла. Как показал Штегман, в крыле уларов отсутствуют резко выраженные пропеллирующие маховые, в силу чего вершина крыла имеет почти сплошную несущую поверхность, что совершенно не типично для остальных куриных. Исходя из такого строения крыла, указанный автор приходит к выводу, что крыло улара приспособлено к стремительному планированию, что совершенно справедливо.

Перейдем к рассмотрению задних конечностей уларов и начнем с выяснения требований, предъявляемых им условиями обитания. Прежде всего отметим, что по природе своей улары крупные, чисто наземные птицы, вся жизнь которых проходит на земле. Важнейшее условие, накладывающее печать самобытности на развитие мышц задних конечностей уларов, — горный, чрезвычайно резко пересеченный рельеф места их обитания. В самом деле: этим птицам никогда не приходится носить свое сравнительно грузное тело по горизонтальной поверхности, подобно куриным равнинных мест обитания. В условиях крутых склонов и бесконечных скал уларам приходится либо подниматься по склону вверх, либо спускаться вниз. А хождение по горам требует, как известно из опыта альпинизма, затраты такого объема мышечной энергии, как никакой другой вид физического труда. Поэтому естественно ожидать у уларов чрезвычайно сильного развития мышц задних конечностей. И действительно, фактический материал свидетельствует об этом (табл. 22).

Из приведенной таблицы видно, что по степени развития мышц задних конечностей группа уларов недосыгаема для осталь-

Т а б л и ц а 22

Относительный вес мускулатуры
обеих ног куринных птиц (W),
% к весу тела

Вид	Число особей	W , %
Куропатка		
белая	13	11.4
серая	11	12.6
Дикуша	1	6.0
Рябчик	21	7.7
Тетерев обыкновенный	18	9.0
Глухарь	8	10.8
Перепел	20	12.1
Кеклик	15	13.0
Кеклик кавказский *	1	17.0
Фазан	17	15.6
Тетерев кавказский *	1	12.6
Турач	8	17.5
Улар		
алтайский	1	19.0
гималайский	16	18.6
кавказский *	37	18.8
каспийский *	22	19.1

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечены наши данные, остальные по: Кузьмина, 1964.

ных куринных. Замечательно то, что показатели всех четырех видов уларов одинаково высоки и различие между ними статистически недостоверно. С точки зрения функциональной морфологии представляют большой интерес показатели двух других систематически близких, но далеких экологически видов — обыкновенного и кавказского тетеревов. Первый населяет равнинные лесостепные районы, второй — типичный обитатель альпийского пояса Кавказа. Повышенная нагрузка на задние конечности кавказского тетерева в условиях высокогорья привела к лучшему развитию мускулатуры его ног по сравнению с обыкновенным тетеревом, что и видно из табл. 22. Это подтверждает правильность выводов о преимущественном развитии мускулатуры задних конечностей уларов под влиянием биотопических условий высокогорья.

Существенны различия в развитии мускулатуры ног между тяньшаньским и кавказским подвидами кеклика. Последний добыт из популяции, обитающей в условиях крутых склонов и скал Ц. Кавказа на высоте 2000—2500 м. Из каких мест добыты экземпляры тяньшаньского кеклика, нам неизвестно, но надо думать, что они из районов с более сглаженным рельефом, типа горных степей.

Т а б л и ц а 23

Сравнительный вес мышц груди и ног
(обе стороны) в % от веса тела
и разность между ними (Р)

Вид	Летательная мускулатура	Мускулатура ног	Р
Кеклик кавказский	21.4	17.0	+4.4
Перепел	21.1	12.1	+9.0
Фазан	24.6	15.6	+9.0
Тетерев кавказский	26.9	12.6	+14.3
Улар кавказский	15.1	18.8	-3.7
Улар каспийский	15.2	19.1	-3.9

П р и м е ч а н и е. Данные по перепелу из Кузьминой, 1964; по фазану из Штегмана, 1950.

Чрезвычайно сильное развитие мускулатуры ног у уларов особенно отчетливо выступает при сравнении относительных весов мускулатуры ног и грудных мышц куриных (табл. 23).

Как видно из приведенной таблицы, у перепела, кеклика, фазана и тетерева летательная мускулатура развита относительно лучше мускулатуры ног, а разность между их показателями имеет положительный знак. Несомненно, и у всех остальных куриных (за исключением, быть может, турача) имеет место преобладающее развитие летательной мускулатуры, но, к сожалению, доступный материал по этому вопросу отсутствует. Иная картина у уларов, у которых в противоположность остальным куриным, и не только куриным, но и едва ли не всем летающим птицам, мускулатура ног развита значительно сильнее летательной мускулатуры, а разность между их показателями имеет отрицательный знак.

Таким образом, мы видим, что эволюция уларов пошла по пути приспособления к наиболее экономичному типу полета в условиях высокогорья, что привело к частичной редукции летательной мускулатуры. С другой стороны, высокогорье предъявило самое жесткое требование к задним конечностям, что и привело к необычайно сильному развитию у них мускулатуры ног.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ УЛАРОВ

История формирования рода улар самым тесным и непосредственным образом должна быть связана с геологической историей возникновения горных систем юга Палеарктики. Поэтому, для того чтобы перейти к существу вопроса, необходимо прежде всего хотя бы кратко осветить основные этапы в развитии тектоники и рельефа альпийской зоны Средиземноморского складчатого пояса.

Докайнозойская история этого пояса нас не должна интересовать, поскольку важнейшие геологические процессы, определившие облик нынешних гор Азии и Европы, происходили в третичный и отчасти четвертичный периоды.

До середины третичного периода вся Малая, Передняя и значительная часть Средней Азии, а также Гималаи и Тибет, за исключением крайнего востока и северо-востока, представляли собой дно древнего моря — Тетиса. Но Большой Кавказ уже с верхнего мела был сушей в виде ряда островов (Яфетида). Лишь с начала олигоцена в ходе геологической истории указанных областей наступает существенный перелом: получают развитие складкообразовательные движения (так называемая пиренейская фаза альпийской складчатости), сопровождающиеся эпейрогеническим поднятием ряда участков. В результате происходит прогрессирующее осушение центральных районов геосинклинальной области и отнесение моря к ее периферии. Развитие этого процесса к концу олигоцена приводит к полному исчезновению моря в гималайско-индокитайской части области и разделению западной части Тетиса на два бассейна: южный и северный, разделенные полосой суши, протягивающейся от Альп через Балканы и Малую Азию в Центральный Иран и Афганистан. С этого времени во всех складчатых системах начинается общее эпейрогеническое поднятие, которое быстро приводит к освобождению из-под моря почти всей современной поверхности суши рассматриваемой территории. В неогене одновременно с общим увеличением площадей суши увеличивается общая контрастность рельефа. С развитием альпийской складчатости на месте бывших геосинклинальных областей, а также в большинстве каледонских и герцинских складчатых областей (Тянь-Шань и Алтай) возникают высокие горные хребты (Леонов, 1956).

В нижнем миоцене (сарматский век) кавказский остров Яфетида сильно увеличивается в размерах за счет поднятия, что приводит к сужению морского пролива между ним и сушей Закавказского нагорья. Последнее уже было связано с Ираном и Средней Азией. В среднем миоцене (мэотический век) в результате последующих поднятий всего Кавказа произошло смыкание суши Большого Кавказа с сушей Закавказского нагорья (Гвоздецкий, 1954; Леонов, 1956). Неогеновые тектонические движения привели к поднятию нынешних горных хребтов Большого Кавказа, Закавказского нагорья, а также хребтов Иранского нагорья и Малой Азии. В этих областях к концу неогена (верхний плиоцен) процессами континентальной денудации «были выработаны формы весьма зрелого рельефа» (Гвоздецкий, 1954). Эти же процессы (эпейрогеническое поднятие наряду с континентальной денудацией) формировали в этот период горные хребты и рельеф Памиро-Алая, Тянь-Шаня, Алтая, Тибета и Гималаев. Однако все эти горные системы своей современной высоты и окончательного развития рельефа достигли уже в четвертичный период. Например, Кавказ в конце плиоцена был в два раза ниже и лишь

в плейстоцене в результате резкого сводового поднятия возвысился в общем на 2000—2500 м (Гвоздецкий, 1954).

Таким образом, мы видим, что осушение всей огромной территории (Малая Азия, Иран, Афганистан, Гималаи, Тибет и Средняя Азия), интересующей сейчас нас, произошло в конце палеогена (олигоцен). Соединение же Б. Кавказа (острова Яфетиды) с сушей Закавказского нагорья, а через нее с Иранским нагорьем и с остальными областями Азии произошло в еще более позднее время — в миоцене (мэотический век). При этом следует отметить, что области Западного Китая, примыкающие к ним восточная и северо-восточная части Тибета и далее области на северо-запад и север, через всю Кашгарию и Джунгарию вплоть до Тянь-Шаня и Алтая были свободны от вод Тетиса на протяжении всего мезозоя и кайнозоя.

Начиная с нижнего неогена в связи с общими поднятиями огромных территорий суши происходит постепенное охлаждение и некоторое осушение климата. Начинается ксерофизация флор, а позднее возникают центральноазиатский и переднеазиатский центры ксерофильной флоры. В нижнем миоцене (начало неогена) флора Кавказа все еще носила тропический характер — типа полтавской флоры. Но уже к среднему плиоцену (акчагыльский век) из флоры Кавказа стали вытесняться элементы полтавской флоры. Однако климат всей этой территории в верхнем миоцене и нижнем плиоцене оставался все еще сравнительно теплым. В нижнем плиоцене все области от Малой Азии до западного Китая и Алтая представляли собой слабогористые плоскогорья с развивающимся рельефом. Во флоре Передней и Центральной Азии преобладали ксерофильные элементы, образующие на плоскогорьях покровы типа нагорных степей. Леса, главным образом листопадные, мезофильного характера, росли в низинных районах, по долинам рек.

Такова в общих чертах геологическая история указанных областей Азии и Кавказа с середины третичного периода.

В вопросе о генезисе уларов большинство авторов (Нестеров, 1911; Козлова, 1952; Бёме, 1960) сходятся на том, что исходная форма еще до возникновения высоких гор занимала обширный ареал с охватом всех районов, ныне населенных уларами. Это единственно правильный взгляд, объясняющий происхождение столь обширного ареала у такого специализированного высокогорного рода, как улар, и существующих дизъюнкций между ареалами отдельных его видов.

Объясняя существующие разрывы между ареалами отдельных видов уларов, П. В. Нестеров (1911) полагает, что родоначальник уларов еще в ледниковую эпоху (плейстоцен) занимал единый ареал от Алтая до Малой Азии. Затем, после того как ледники начали сокращаться и по мере их обособления, вслед за ними, происходило обособление и популяций предка уларов, приведшее к нынешним видам.

Из этого суждения очевидно, что Нестеров считает, во-первых, что для жизни предка уларов было обязательным присутствие ледников, во-вторых, непременно предполагает происхождение современных видов уларов только в послеледниковую эпоху, что совершенно неприемлемо ни с какой точки зрения.

Е. В. Козлова (1952) считает, что улар как уже оформившийся обитатель высоких гор мог заселить нагорье Тибета лишь после его поднятия. В дальнейшем исходная форма современных видов дивергировала на две ветви: монголо-тибетскую и кавказо-гималайскую. В основу такого деления ею положена окраска оперения. Первая ветвь из Тибета начала расселяться на север и к концу неогена (верхний плиоцен) захватила хребты Монголии и Саяно-Алтая. Эта популяция, по словам Козловой, изменилась мало. Популяция же, оставшаяся в Тибете, претерпела более значительные изменения в процессе дальнейшей эволюции и дала тибетского улара, которого Козлова почему-то считает наиболее прогрессивным представителем рода. Мы же, наоборот, считаем, что тибетский и кавказский улара претерпели наименьшие изменения. Кроме того, предполагаемые этим автором две ветви, на которые якобы дивергировала исходная форма, навряд ли могли иметь место, ибо обособление каждой популяции (которые впоследствии и явились основой для возникновения пяти современных видов) происходило только в силу географического обособления молодых горных систем по мере их роста и развития. Фактов же, указывающих на возможное обособление Тибета с Саяно-Алтаем от Тянь-Шаня и Передней Азии с Кавказом, мы не имеем еще. Стало быть, мы можем говорить лишь об одной исходной форме — прауларе — которая более или менее одновременно была разъединена на пять крупных популяций, каждая из которых в дальнейшем развивалась самостоятельной ветвью.

Как было показано выше, осушение всей обширной территории, от Тянь-Шаня и Тибета до Тавра, произошло в конце олигоцена. Очевидно, чтобы эта территория, бывшая дном Тетиса, стала пригодной для заселения наземными животными, необходимо было прежде всего, чтобы она покрылась соответствующей флорой с последующим формированием флористических комплексов и ландшафтов. На это потребовался определенный отрезок времени, о продолжительности которого трудно судить. Во всяком случае трудно предложить, что заселение указанных территорий растительностью могло произойти раньше нижнего миоцена. Следовательно, заселение ее наземной фауной, в том числе и прауларом, могло начаться не ранее нижнего миоцена (сарматский век). А к середине миоцена (мэотический век), т. е. ко времени воссоединения острова Большого Кавказа с Передней Азией, праулар мог заселить уже всю территорию от Алтая и Тибета до Тавра. Однако это могло произойти и гораздо позже, в конце миоцена или даже в нижнем плиоцене.

Отсутствие палеорнитологических данных не позволяет судить об этом более определенно.

Местом же, где до этого жил праулар и откуда он впоследствии начал расселяться, могли быть только Западный Китай и прилежащие к нему восточные районы Тибета, которые не заливались Тетисом уже с верхнего триаса. На этот район как на возможную родину праулара указывает и Е. В. Козлова (1952). В пользу этого говорит и тот факт, что данный район явился родиной целого ряда горнолесных куриных. Отсюда, по-видимому, и праулар начал трансгрессию на север и запад и к концу миоцена заселил всю территорию от Саяно-Алтая и Западного Китая до Тавра и Кавказа. В этот период (конец миоцена) высокогорный рельеф еще не успел оформиться. Поэтому праулар, дойдя до Передней Азии и Закавказья, легко перешел и на Большой Кавказ. Климатические условия данного периода все еще были едиными для всей этой обширной территории, поэтому дифференциация популяций в отдельных частях ареала навряд ли могла происходить. Лишь в результате дальнейших эпейрогенических движений и процессов денудации на протяжении нижнего и среднего плиоцена во всех горных системах Палеарктики выработался рельеф, близкий к современному. Примерно с верхнего акчагыла начинается обособление отдельных горных систем как самостоятельных геоморфологических единиц, каждая из которых приобретает специфические черты климата. Эта дифференциация углубляется на протяжении апшеронского века и получает свое окончательное завершение в четвертичный период, в первой половине плейстоцена, когда в результате новых эпейрогенических поднятий все горные системы Палеарктики достигают нынешних высот и окончательного формирования своих климатов.

Таким образом, начало разделения единого ареала праулара на крупные популяции по соответствующим горным системам мы должны относить к середине плиоцена (верхний акчагыл) и считать это время началом трансформации праулара в современные виды уларов. Дальнейшая эволюция обособившихся популяций происходила под воздействием климатических факторов той или иной горной системы и достигла своего завершения в четвертичный период, вместе с завершением климатообразования в этих горных системах. Таким образом, весь процесс становления уларов продолжался на протяжении шести—семи миллионов лет.

Однако здесь возникает ряд вопросов независимо от того, под каким углом зрения мы смотрим на эволюцию уларов. Во-первых, почему все виды уларов, формировавшиеся независимо друг от друга, заняли самый верхний пояс гор с условиями ярко выраженного пессимума? Почему они заселили только высокогорья, а не остались в нижележащих поясах гор с более мягкими условиями климата, как например кеклики? Что их заставило идти по пути наибольшего сопротивления в процессе эволюции? Конечно, дать исчерпывающий ответ на эти вопросы просто

невозможно, не располагая никакими палеоорнитологическими материалами по данной группе птиц. Но тем не менее мы можем попытаться рассмотреть те пути, которые могли привести уларов к высокогорьям. Один из них нам представляется наиболее вероятным.

Как было оговорено выше, к концу миоцена Передняя, Средняя и Центральная Азия представляли собой более или менее единое, обширное плоскогорье, с ландшафтами, образованными сочетанием ксерофитных нагорных степей по наиболее возвышенным участкам, с лесной и кустарниковой растительностью — по долинам рек и межгорным котловинам. По-видимому, праулар придерживался исключительно степных ландшафтов с выходами мелких скал и камней, избегая при этом кустарниковые заросли и леса. На это указывает и Р. Л. Бёме (1960). Помимо уже выработанной экологической привязанности праулара к нагорным степям, видимо, он был вынужден тяготеть к открытым ландшафтам еще и под давлением наземных хищных млекопитающих верхнего миоцена и нижнего плиоцена. В пользу этого свидетельствует состав фауны хищных млекопитающих того времени. Например, из 10 видов хищников так называемой марагинской фауны (Северный Иран), относимой палеонтологами к верхнему миоцену, 8 видов — обитатели лесных и кустарниковых зарослей, в том числе 2 вида кошек, 2 вида саблезубого тигра, барсуки и др. В Малой Азии преобладающее большинство костных остатков из миоцена принадлежит иктитериям, куницам и саблезубым тиграм (Верещагин, 1959). К жителям же степных биотопов того времени мы можем отнести только 2 вида: гиену и гиеномедведя, питавшихся копытными животными.

Таким образом, наиболее безопасными местами обитания для таких сравнительно крупных птиц, как праулар, были открытые ландшафты типа нагорных степей, где они меньше всего могли становиться жертвой хищных млекопитающих. Как бы то ни было, но к моменту начала обособления горных систем Палеарктики, а вместе с ними и популяций праулара этот последний должен был строго придерживаться открытых ландшафтов, свободных от лесов и кустарниковых зарослей. Биотопы же с открытыми ландшафтами должны были располагаться в самых высоких частях плато. И при дальнейшем развитии рельефа гор и формировании вертикальной зональности растительных комплексов праулар продолжал придерживаться открытых пространств в самых высоких частях молодых гор. Между тем плиоценовые тектонические движения продолжали вздымать горы все выше и выше, а вместе с ними и на их вершинах, выражаясь фигурально, поднимали и праулара. Последний по мере роста абсолютной высоты мест его обитания и по мере изменения климата как в силу поднятий, так и в силу общего похолодания постепенно претерпевал морфофизиологические изменения, которые продолжались до завершения горообразовательных процессов и окончательного

установления климатов во всех горных системах уже в плейстоцене. Таким образом, освоение уларами высокогорий происходило постепенно начиная с самых первых стадий развития и становления альпийского пояса и всех его экологических атрибутов. Иными словами, генезис рода улар и генезис альпийского пояса гор юга Палеарктики протекали единовременно и параллельно. Эволюция уларов целиком и полностью следовала за развитием горных систем альпийской складчатости, и по существу улары явились детищем геоморфологической эволюции земной коры, приведшей к возникновению нынешних горных систем и к глубоким изменениям климатов на земном шаре вообще и в горных странах в особенности. .

В этом плане не вызывает сомнения тот факт, что все виды уларов формировались и возникли автохтонно, алтайский в Саяно-Алтае, гималайский на Тянь-Шане и Памиро-Алае, тибетский в Восточном Тибете и Западном Китае, каспийский в Закавказье и северной Передней Азии и кавказский на Большом Кавказе. А что касается перекрытия ареалов гималайского и тибетского уларов, то это надо рассматривать как вторичное явление, возникшее в результате роста численности обоих видов и расширения их первоначальных, сравнительно небольших областей распространения. Такая возможность имела и имеется теперь благодаря непосредственной связи между Тибето-Гималаями, с одной стороны, и Памиро-Алаем с Тянь-Шанем с другой, и благодаря взаимному переходу этих горных систем друг в друга без каких бы то ни было орографических разрывов. Взаимопроникновение ареалов, надо полагать, началось недавно, по крайней мере не ранее середины плейстоцена. По-видимому, оно продолжается и теперь, и мы вряд ли можем утверждать, что в наши дни не происходит движения границ ареала тибетского улара из Памиро-Алая и Кашгарии в направлении к Тянь-Шаню. Мы просто не располагаем никакими фактами по этому вопросу, не говоря уже о систематических наблюдениях. Кроме того, заметить расширение ареала в течение короткого промежутка времени, которое протекло с начала проникновения зоологов на Памир, не представляется возможным и в силу медленного протекания процесса расселения уларов.

Другой вопрос, возникающий при рассмотрении эволюции уларов и вызывающий несомненный теоретический интерес, — природа возникновения двух групп уларов по характеру окраски оперения — гималайско-кавказской и тибетско-алтайской. Заметим при этом, что рисунок пера и степень его меланизации на спинной части тела у всех пяти видов очень близки между собой. Существующие видовые различия в окраске оперения касаются лишь брюшной части тела, включая зоб, грудь, бока и брюхо. Так вот, по характеру окраски последних тибетский и алтайский улары очень близки между собой, но четко отличаются от остальных трех видов. У алтайского улара брюшная часть тела почти чисто-белая, с свинцовым оттенком; у тибетского

почти тоже самое, только с продольными рядами гемных перьев. Брюшные части тела у уларов кавказско-гималайской группы, за исключением подхвостья, не имеют белого оперения. Они окрашены в общем в серо-гранитный тон, а перо имеет характерный струйчатый рисунок, особенно ярко выраженный у кавказского улара.

Таким образом, тибетский и алтайский улараы являются светлоокрашенными формами в отличие от остальных видов. Причины такой дивергенции должны своими корнями уходить в конкретные климатические условия, которые окружали две эти группы уларов в процессе их развития. Нам кажется, что в данном случае мы сталкиваемся с ярким проявлением географической изменчивости, известной как правило Глогера, которое выведено из огромного числа фактов закономерного изменения окраски покровов животных. В частности, оно гласит: окраска вида изменяется географически так, что те формы, которые встречаются в *холодном или сухом климате, окрашены светлее* (курсив наш, — Д. Б.), чем формы, встречающиеся в теплом или влажном климате (Дементьев, 1940). Это положение, как факт закономерного географического изоморфизма окраски покровов млекопитающих и птиц, в дальнейшем было развито и углублено Г. П. Дементьевым и В. Ф. Ларионовым (1944) и Г. П. Дементьевым (1948а, 1948б, 1958) на обширном материале пустынных и арктических областей земного шара. В нашем случае мы сталкиваемся с проявлением географического изоморфизма окраски оперения уларов в высокогорных областях

В том, что высокогорье Алтая является самым холодным из всех горных систем Палеарктики, не оставляют сомнения данные табл. 23. Следовательно, вполне закономерно то, что алтайский улар окрашен светлее остальных видов, формировавшихся в значительно менее холодном климате. Что касается светлой окраски тибетского улара, то она связана с чрезмерной сухостью климата и вызвана ею. В самом деле, климат высокогорий Тибета является самым сухим среди высокогорий Палеарктики и одним из самых сухих в Азии вообще (табл. 24). Так, среднегодовая сумма осадков в наиболее влажной части Тибета — в восточном Тибете (Сиканский климатический район) всего лишь 400 мм, в юго-восточном Тибете, на станции Джангдзе — 261 мм, а в Джангтанском и Ладакхском районах Тибета и того меньше — около 100 мм в год (Витвицкий, 1960).

Из табл. 24 видно, что климат Тибета действительно является наиболее сухим из климатов всех горных систем.

Зависимость окраски оперения от степени влажности климата очень хорошо прослеживается и на рассмотренных нами выше географических расах гималайского, алтайского и каспийского уларов. Так, три подвида гималайского улара географически распределены следующим образом: все северные и северо-западные части ареала (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Западные Гималаи

Т а б л и ц а 24

Сумма годовых осадков по высокогорьям

Район и название станции	Высота, м над ур. м.	Количество осадков, мм	Район и название станции	Высота, м над ур. м.	Количество осадков, мм
Тибет и Гималаи			Закавказье и Сев. Турция		
1. Джангдзе	3996	261	1. Шурабад	2027	533
2. Лех (Гималаи)	3506	83	2. Ленинакан	1529	465
3. Гарток	4602	88	3. Сарыкамыш (Турция)	2180	513
			4. Карс (Турция)	1750	528
Тянь-Шань			Большой Кавказ		
1. Мьян-Джилки	3036	734	1. Ачипхо	1880	2617
2. Сусамыр	2091	345	2. Казбеги	3656	1074
3. Тянь-Шань	3672	292	3. Сулак	2923	985

с Гиндукушем, Тарбагатай и Саур), отличающиеся наибольшей влажностью, населяет самая темноокрашенная форма *T. h. himalayensis*; более сухие районы (Северный Тибет, хребты Гумбольдта и Южно-Кукунорский и др.) населяет более светлая форма, настолько светлая, что четко отличается от предыдущей; систему Куньлуня, с еще более сухим климатом ввиду ее внутреннего расположения, населяет *T. h. gumbolzewskii* — самая светлая форма, с преобладанием охристо-рыжих тонов в окраске оперения.

Два подвида каспийского улара размещаются следующим образом: в горах Тавра, Малой Азии и Закавказья, где климат более влажный (500—700 мм осадков в год), живет *T. caspius tauricus*; в северных, северо-восточных и юго-восточных, более сухих районах Ирана (200-300 мм) и в Копетдаге живет *T. c. caspius*, отличающийся от предыдущего преобладанием охристо-рыжих тонов в окраске оперения, а следовательно, и общим более светлым тоном.

При сравнении экземпляров кавказского улара из района Эльбруса и из Внутреннего Дагестана (к сожалению, очень малочисленных) наблюдается некоторая тенденция к преобладанию охристо-рыжих тонов у дагестанских особей как у обитателей более сухого климата. Во всяком случае у них не выступают черные и темно-серые тона, как у приэльбрусских особей.

Восточный подвид алтайского улара (*T. a. orientalis*), населяющий восточную часть Монгольского Алтая, вдающуюся в область Гобийских сухих пустынь, также отличается большей степенью депигментации от подвида, живущего в более влажных северных и западных частях ареала. В данном случае сокращение меланиза-

ции оперения восточного подвида было вызвано одновременным влиянием обоих факторов — низкой температуры и сухого климата.

Таким образом, прослеживается тесная взаимосвязь между окраской оперения уларов и влажностью климата мест их обитания. Наиболее влажным районам соответствуют самые темноокрашенные формы — *T. caucasicus*, *T. h. himalayensis*, самому сухому климату (Тибету) отвечает наиболее светлая форма *T. tibetanus*. Между двумя этими крайностями располагаются переходные формы, отвечающие переходным условиям. По мере уменьшения влажности климата закономерно уменьшаются серые и темные тона в окраске оперения уларов, но увеличиваются рыжие и охристые. Видимо, эти последние следует рассматривать как переходные от темных тонов к белой окраске, т. е. к полному исчезновению меланинов. Вероятно, есть какой-то порог влажности и температуры климата, за которым происходит скачкообразный переход к амеланизации оперения или части его.

Подводя итог вышеизложенному о генезисе рода улар, отметим еще раз, что история формирования уларов самым тесным образом связана с историей геоморфологического развития земной коры на протяжении плиоцена и первой половины плейстоцена. Возникновение высоких гор и последовавшие за этим изменения всего комплекса экологических условий, как биотических, так и абиотических и прежде всего климатических (температура и влажность), явились причиной и движущей силой трансформации прауларов до современных уларов.

Группа уларов, будучи производной от одного общего генетического корня, но приобретая ряд дивергентных признаков в процессе эволюции, явилась классическим примером проявления таких общих правил для гомойотермных животных, как правило Бергманна и правило Глогера.

ВЫВОДЫ

1. Кавказский улар населяет альпийский пояс всего Б. Кавказа. Средняя плотность распространения весной (в апреле) 20.6 птицы/км полосы учета, осенью (в октябре) — 34.9. Общая численность улара в пределах всего ареала колеблется в течение года от 410 000 особей в апреле, до 700 000 в октябре.

2. В силу сложного рельефа и многочисленных климатообразующих факторов в высокогорье каждой популяции уларов присущи свои сроки размножения и линьки. Но внутри каждой популяции все особи приступают к размножению и линьке одновременно.

3. Улары — моногамы, но самец в насиживании кладки и в дальнейшей заботе о потомстве никакого участия не принимает. Тем не менее можно предположить, что улары образуют долгие пары.

4. Период эмбрионального развития птенцов длится 28 сут; в кладке 5—8 яиц; яйца откладываются через день, иногда через два; насиживание кладки начинается за 5—7 ч до снесения последнего яйца.

5. Улары питаются исключительно наземными частями альпийских растений. Животный корм не только в питании взрослых птиц, но и птенцов никакой роли не играет. В питании птенцов ведущее значение принадлежит бобовым растениям.

6. Самки уларов приступают к линьке на 1.5 мес позже самцов, но заканчивают ее одновременно с ними. Продолжительность линьки у самок — 4 мес, у самцов — 5.5. У уларов в наряде первого года птенцовыми остаются первые три первостепенных маховых в отличие от других куриных, у которых птенцовыми в первый год жизни остаются только два первых маховых.

7. Каспийский улар населяет альпийский пояс Закавказского нагорья, но ареал его очень мозаичен и популяции географически изолированы друг от друга. Установлено пять хребтов и горных массивов, населенных уларом, где они ранее никем не были отмечены.

8. Численность каспийского улара в настоящее время ката-

строфически мала, всего в Закавказье его может быть не более 850 особей.

9. В размножении, питании и линьке между кавказским и каспийским уларами принципиальных различий не существует.

10. Клюв уларов, как функционально, так и морфологически, является стригущим аппаратом.

11. Зоб уларов, а также остальных горных палеарктических куриных участвует в ферментативном пищеварении и несет специальные железы, вырабатывающие пищеварительный сок кислой реакции.

12. В онтогенезе птенцов кавказского улара наблюдается более интенсивный рост кишечника по сравнению с общим ростом тела.

13. Улары приспособились к наиболее экономичному типу полета в условиях высоких гор — пикирующе-планирующему. Это привело к частичной редукции летательной мускулатуры. С другой стороны, сложно расчлененный ландшафт высокогорий вызвал необычайное развитие мускулатуры ног.

14. Адаптация уларов к холодному климату высокогорий происходила в двух направлениях: 1 — увеличение количества пера на единицу площади поверхности тела; 2 — увеличение размеров тела, согласно правилу Бергманна.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю. В., Насимович А. А. Птицы горной части северо-западного Кавказа. — Тр. Кавк. заповедн., М., 1938.
- Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956.
- Архангельский В. В. Охота на полевую, степную, пустынную и горную дичь. М., 1957.
- Багдасарян А. Б. Вертикальные зоны климата юго-восточных районов Армении. — ДАН АрмССР, 1948, т. 8, в. 4.
- Базисв Ж. Х. О кавказской горной индейке. Нальчик, 1962а.
- Базиев Ж. Х. Биология кавказского улара. — Тез. докл. III Всесоюз. орнитологич. конф. Ч. 1. Львов, 1926б.
- Базиев Ж. Х. Горностай с Большого Кавказа. — Зоол. журн., 1962в, т. 41, в. 1.
- Банников А. Г. Экологические особенности и очаги формирования высокогорной фауны млекопитающих Евразии. — В кн.: Проблемы зоогеографии суши. Львов, 1958.
- Берг Л. С. Природа СССР. М., 1935.
- Бёме Л. Б. К биологии животных Северного Кавказа. Владикавказ, 1925.
- Бёме Л. Б. Птицы Северной Осетии и Ингушии. — Учен. зап. Северо-Кавк. ин-та краеведения. Т. 1. Владикавказ, 1926.
- Бёме Л. Б. К вопросу изучения вертикальной миграции птиц Центрального Кавказа. — ДАН СССР, 1932. Сер. А, № 1.
- Бёме Р. Л. Птицы Центрального Кавказа. — Учен. зап. Северо-Осет. пед. ин-та, 1958, т. 23, в. 1.
- Бёме Р. Л. Возникновение орнитофауны высокогорных ландшафтов Кавказа. — Орнитология, 1960, в. 3.
- Бианки В. Л. Обзор видов рода *Tetraogallus* Gray. — Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, 1898, № 2.
- Бобринский Н. А. Результаты орнитологических экскурсий в Сурмалинский и Эчмиадзинский уезды Эриванской губ. летом 1911 и 1912 года. — Изв. Кавк. муз., 1915, т. 7, в. 3—4; 1916, т. 10, в. 2.
- Богданов М. Н. Птицы Кавказа. — Тр. О-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те, 1879, т. 8, в. 4.
- Борисов А. А. Климаты СССР. М., 1948. ■
- Брандт Э. К. Кавказская горная куропатка или горная индейка. — Журн. коннозаводства и охоты, 1843, т. 4, № 15.
- Бурчак-Абрамович Н. О. Улар на горе Арагац. — Докл. АН АрмССР, 1946, т. 4, в. 4.
- Бурчак-Абрамович Н. И. К истории фауны наземных позвоночных Азербайджана. — В кн.: Животный мир Азербайджана. Баку, 1947.

- Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. Полный определитель птиц СССР. Т. 2. М., 1935.
- Буш Н. А. Ботанико-географический очерк Кавказа. М.—Л., 1938.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.—Л., 1959.
- Витвицкий Г. Н. Климаты зарубежной Азии. М., 1960.
- Высокоостровская И., Денисова Г. К вопросу истории формирования флоры верхнеальпийского пояса горы Арагац в Армении. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1950, т. 70, в. 3.
- Гвоздецкий Н. А. Физическая география Кавказа. М., ч. 1 — 1954, ч. 2 — 1958.
- Гептнер В. Г. Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Новая серия, Отд. биол., 1945, т. 50, в. 1—2.
- Герасимов И. П., Марков К. К. Ледниковый период на территории СССР. — Тр. Ин-та географии АН СССР, 1939, в. 33.
- Герман В. Е. Охота на пернатую дичь. М., 1959.
- Гладков Н. А. Об установлении экологических типов полета птиц. — Тр. Центр. бюро кольцевания, 1947, в. 7.
- Гладков Н. А., Рустамов А. К. К морфофункциональному изучению оперения крыла птиц. — Зоол. журн., 1949, т. 28, в. 6.
- Григорян Г. Улар в Армении. — Айастани бнютюн, 1962, № 2 (на армянск. яз.).
- Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948.
- Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949.
- Гроссгейм А. А. Растительные богатства Кавказа. М., 1952.
- Даль С. К., Сосин Г. В. Определитель птиц Армянской ССР. Ереван, 1947.
- Даль С. К. Позвоночные животные Памбакского хребта. — Зоол. сб. АН АрмССР, 1948, в. 5.
- Даль С. К. Очерк позвоночных животных Айоцдзорского хребта. — Зоол. сб. АН АрмССР, 1949, в. 6.
- Даль С. К. Новые данные по птицам Армянской ССР. — Докл. АН АрмССР, 1950, т. 12, в. 1, № 3.
- Даль С. К. Распространение уларов на горе Арагац. — Изв. АН АрмССР, 1951, т. 4, № 2.
- Даль С. К. Животный мир Армянской ССР. Т. 1. Ереван, 1954.
- Данилов Н. Н. Линька некоторых птиц в условиях полярного Урала. — Тр. Салехардск. стационара, Тюмень, 1959, в. 1.
- Дворянкин Ф. А. Проблема вида и видообразования в современной биологии. — В кн.: Философские вопросы естествознания. Т. 1. М., 1958.
- Дементьев Г. П. Опыт анализа основных элементов авифауны Восточной Палеарктики. — В кн.: Сборник памяти М. А. Мензбира. М.—Л., 1937.
- Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Птицы. Т. 6. М.—Л., 1940.
- Дементьев Г. П., Ларионов В. Ф. Исследования по окраске позвоночных животных. О возникновении географических вариаций окраски. — Зоол. журн. 1944, т. 23, в. 5.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. О развитии и эволюции окраски арктических птиц и млекопитающих. Особенности окраски пустынных позвоночных и их объяснение. — Тр. Центр. бюро кольцевания, 1948а, в. 7.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. Правило климатических вариаций окраски птиц и млекопитающих. — Зоол. журн., 1948б, т. 27, в. 1.

- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. Морфим окраски у птиц фауны СССР. — Зоол. журн., 1957, т. 36, в. 7.
- Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952.
- Дементьев Г. П. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза. — Орнитология, 1958, в. 1.
- Динник Ю. А. Паразитические черви кавказской горной индейки. — Тр. Краснодарск. пед. ин-та, 1938, т. 7, в. 1.
- Дубинин В. Б. Процессы линьки у наземных позвоночных животных. — Зоол. журн., 1950, т. 29, в. 3.
- Еремеев Г. П. Зародышевые приспособления птиц с точки зрения сравнительной физиологии. — Тр. Омск. сель.-хоз. ин-та, 1957, т. 25.
- Животный мир Азербайджана. Под ред. А. Н. Ализаде, С. М. Асадова, А. Н. Державина. Баку, 1951.
- Жордания Р. Г. Орнитофауна Малого Кавказа. Тбилиси, 1962.
- Занина А. А. Кавказ. — В кн.: Климат СССР. В. 2. Л., 1961.
- Зарудный Н. Орнитологическая фауна Закаспийского края. — Матер. к позн. фауны и флоры Российской имп., 1896, в. 2.
- Иванов В. Г., Базиев Ж. Х. К биологии кавказского улар в условиях Кабардино-Балкарии. — Учен. зап. Каб.-Балк. ун-та, 1961, в. 10.
- Иванов В. Г., Чунихин С. П. Зимняя авифауна Кабардино-Балкарии. — Учен. зап. Каб.-Балк. ун-та, 1959, в. 5.
- Кавказ. Серия карт (физическая, геологическая, геоботаническая и почвенная). — Большая Сов. Энцикл. Т. 19. Изд. 2-е. М., 1953.
- Калесник С. В. Северный Кавказ и Нижний Дон. М.—Л., 1946.
- Калесник С. В. Очерки гляциологии. М., 1963.
- Калиновский А. А. Очерк кавказской фауны и кавказской охоты. Тифлис, 1901.
- Каркотян З. Арагац (гора Алагёз). Эривань, 1936.
- Кириков С. В., Михеев А. В., Спангенберг Е. П. Учет куриных птиц. — В кн.: Методы учета численности и географическое распространение наземных позвоночных. М., 1952.
- Кириченко Л. Б. Орнитофауна высокогорья Лагодехского заповедника. — Тр. пробл. и тематич. совещаний ЗИНа. В. 19. Л., 1960.
- Клопотовский Б. А. Геоморфология и палеогеография центральной части Аджаро-Триалетской горной области. — Тр. Ин-та географии. Т. 6. Тбилиси, 1955.
- Ковалев П. В. Кавказ. Очерк природы. М., 1954.
- Козлова Е. В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 9, в. 4. Л., 1952.
- Кокшайский Н. В. Закономерности линьки крыла и полет птиц. — В кн.: Функциональная морфология птиц. М., 1954.
- Копылов Ю. Домашний улар. — Газета: Кабардино-Балкарская правда, Нальчик, от 4 июня 1961 г.
- Котов В. А. Горная индейка в Кавказском заповеднике. — Тр. Кавк. заповедн. В. 5. Майкоп, 1959.
- Котов В. А. Кавказский улар. — Охота и охотничье хоз-во, 1962, № 9.
- Кристостурьян Р. Т. Климатическое описание Армянской ССР. Ереван, 1938.
- Кузнецов Н. Н. Значение ледниковой эпохи в эволюции фауны Туркестана. — Бюл. 1-го Средне-Азиатск. ун-та, Ташкент, 1923, № 1.
- Кузьмина М. А. Материалы по экологии и морфологии темнобрюхого улара и кеклика. — Зоол. журн., 1955, т. 34., в. 1.

- Кузьмина М. А. Материалы по размножению, питанию и линьке темнобрюхого уларя. — Тр. Ин-та зоологии АН Каз. ССР, 1960, т. 13.
- Кузьмина М. А. Эколого-морфологические особенности рябчика. — Орнитология, 1962, в. 4.
- Кузьмина М. А. Морфофункциональные особенности задних конечностей куриных. — В кн.: Охотничьи птицы Казахстана. Алма-Ата, 1964.
- Кузьмина М. А., Савинов Е. Ф. Материалы по экологии темнобрюхого уларя в Заилейском Алатау. — Зоол. журн., 1953, т. 32, в. 6.
- Ларионов В. Ф. Смена покровов и ее связь с размножением у птиц. — Учен. зап. Московск. ун-та, 1945, в. 88.
- Левицкий П. Ф. О распространении кавказского уларя. — Природа, 1956, № 7.
- Леонов Г. П. Историческая геология. М., 1956.
- Ляйстер А. Ф., Соснин Г. В. Материалы по авифауне Армянской ССР. Ереван, 1942.
- Марков К. К. Четвертичный период. — Природа, 1962, № 12.
- Марушвили Л. И. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Тбилиси, 1956.
- Мензбир М. А. Охотничьи и промысловые птицы России и Кавказа. Т. 2. М., 1902.
- Милюков Ф. Н. Воздействие рельефа на растительный и животный мир. 1953.
- Муратов М. В. Основные структурные элементы альпийской геосинклинальной области юга СССР и некоторых сопредельных стран. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1946, № 1.
- Насимович А. А. Горная индейка в горах Кавказского заповедника. — Природа, 1947, № 3.
- Нестеров П. В. Заметки о кавказских птицах. — Орнитол. вестн., 1911а, № 2.
- Нестеров П. В. О географическом распространении каспийской горной индейки. М., 1911б.
- Нестеров П. В. К орнитофауне Закавказья. — Орнитол. вестн., 1913, № 3; 1914, № 4.
- Палибин И. В. Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. М.—Л., 1936.
- Парфеник А. Н., Подъяпольский К. Н. Животный мир Кабарды. Нальчик, 1951.
- Попов А. В. Об особенностях линьки птиц в высокогорье. — Тр. АН Тадж. ССР, 1954, т. 21.
- Попов А. В. Материалы по линьке птиц в высокогорье. — Докл. Тадж. фил. АН СССР, 1956, № 16.
- Портенко Л. А. Птицы Кавказа. — Животный мир СССР. Т. 5. М.—Л., 1958.
- Потапов Р. Улары. — Вокруг света, 1964, № 2.
- Птицы Советского Союза. Т. 4. М., 1952.
- Радде Г. Орнитологическая фауна Кавказа. Тифлис, 1884.
- Растительный покров СССР. М.—Л. 1956, с. 972.
- Рейнгард А. Л. Материалы к изучению ледникового периода на северном склоне Среднего Кавказа. Харьков, 1912.
- Сатунин К. А. Материалы к познанию птиц Кавказского края. — Зап. Кавк. отд. Рус. географ. о-ва, 1907, т. 26, в. 3.
- Сатунин К. А. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края. — Изв. Кавк. отд. Рус. географ. о-ва, 1910, т. 20, № 2.

- Сатуниин К. А. К орнитологии Батумской области. — Изв. Кавк. муз., 1911, т. 5.
- Сатуниин К. А. Систематический каталог птиц Кавказского края. — Зап. Кавк. отд. Рус. географ. о-ва, 1912, т. 28, в. 2.
- Семенов-Тянь-Шанский О. М. Экология тетеревиных птиц. М., 1960.
- Серебровский П. В. К орнитогеографии Передней Азии. — Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, 1928, т. 29.
- Соловей М. Я., Симонова К. И. Строение пищевода и желудка кур. — Докл. ТСХА, 1958, в. 37.
- Спангенберг Е. П. Кавказский тетерев, горная индейка и турач. — Советский охотник, 1941, № 6.
- Сушкин П. П. Заметки о кавказских птицах. — Орнитол. вестн., 1914, № 1.
- Сушкин П. П. Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека. — Природа, 1928, № 3.
- Тахтаджян А. Ботанико-географический очерк Армении. — Тр. Бот. ин-та Арм. фил. АН СССР, Ереван, 1941, т. 2.
- Тихомиров В. Сравнительноанатомический очерк слюнных желез птиц. — Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 1925, т. 55.
- Фигуровский И. Ф. Климаты Кавказа. — Зап. Кавк. отд. Рус. географ. о-ва, 1919, т. 29, в. 5.
- Филатова Л. Г. Исследования по физиологии высотной акклиматизации человека и животных. Фрунзе, 1961.
- Формозов А. Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М., 1946.
- Челпанова О. М. Средняя Азия. — В кн.: Климаты СССР. В. 3. Л., 1963.
- Чунихин С. П. Кавказский улар в Кабардино-Балкарии. — Орнитология, 1960, в. 3.
- Шарф Р. Ф. Европейские животные, их геологическая история и географическое распространение. М., 1918.
- Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени у птиц. — Зоол. журн., 1949, т. 28, в. 4.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. — Зоол. журн., 1958, т. 37, в. 2.
- Шиффере Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.—Л., 1953.
- Штегман Б. К. Адаптивные типы птичьего крыла. — Природа, 1935, № 8.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. — Фауна СССР, т. 1, в. 2, 1938.
- Штегман Б. К. Основные типы авифауны Тянь-Шаня и их генезис. — Вестник АН СССР, 1946, № 7—8.
- Штегман Б. К. Реликты Тетиса в авифауне Казахстана и Средиземноморья. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 8.
- Штегман Б. К. Исследования о полете птиц. — В кн.: Сборник памяти академика П. П. Сушкина. М.—Л., 1950.
- Штегман Б. К. О лётных качествах пастушковых птиц. — Зоол. журн., 1952, т. 29, в. 5.
- Штегман Б. К. Особенности лётных качеств серой и каменной куропаток. — Зоол. журн., 1953, т. 32, в. 4.
- Штегман Б. К. О птицах высокогорной зоны Заилийского Алатау. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1954, т. 72, в. 4.
- Штрайх Г., Светозаров Е. Факторы, определяющие процесс смены оперения. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1937, т. 3.

- Щукин И. С. Очерки геоморфологии Кавказа. — Тр. НИИ географии МГУ. Ч. 1, в. 2, 1926.
- Якоби В. Э. Эколого-морфологическое исследование полета диких и домашних голубей. — В кн.: Функциональная морфология птиц. М., 1964.
- Gmelin G. S. Reise durch Russland zur Erforschung der drei Naturreiche. V. 4. SPb, 1784.
- Heinroth O., Heinroth V. Die Vögel Mitteleuropas. Bd 3. Leipzig, 1928.
- Koelz B. W. Four new subspecies of birds from southwestern Asia. — Amer. Mus. Novitates, 1951, № 1510.
- Kolenati. Die Turjagd am Kasbek, nedst Bemerkunden über die Lebens weise des Tures und des Kaukasischen Rebhuhns. — Bull. phis. mat. de L'Academi, 1845, v. 4.
- Lorenz Th. Beitrag zur Kenntniss der Ornitologischen Fauna an der Nordseite der Kaukasus. Moskau, 1887.
- Marien B. D. Notes on some Pheasants from southwestern Asia, with remarks on molt. — Amer. Mus. Novitates, 1951, № 1518.
- Motschoulski W. I. Extrait d'une lettre adressée au 1-er secrétaire. — Bull. natur. Moskou, 1839, № 3.
- Noska M. Das Kaukasische Königshuhn. — Ornit. Jarb., 1896, № 7.
- Pallas P. S. Zoographia Rosso-Asiatica. V. 2. Petropoli, 1811.
- Radde G., Walter A. Die Ornis Transcaspiens. Jena, 1889.
- Sarudny N. A. *Tetraogallus caspius semenow-tjan-schanski*, subsp. nova. — Ornit. Monatsb., 1908, Bd. 16, № 2.
- Stresemann E. Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. — Club van Nederlandische Vögelkundigen, 1920.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	
Краткий очерк истории изучения биологии кавказского и каспийского уларов	
Методика работы и материал	
Улары и места их обитания	
Краткая характеристика уларов (9). Физико-географические условия и климат высокогорий Большого Кавказа и Закавказского Нагорья (10). Краткий очерк растительности альпийского пояса Кавказа (15).	
Кавказский улар	
Ареал (17). Биотопы (20). Численность (22). Размножение (26). Питание (47). Линька (56). Размеры и вес (66). Суточная активность (66).	
Каспийский улар	
Ареал (70). Биотопы (71). Численность (75). Размножение (80). Питание (83). Линька (86). Размеры и вес (88).	
Жизнь уларов по сезонам года	
Враги уларов	
Морфофизиологические адаптации уларов к условиям высокогорья	
Адаптация органов пищеварения (91). Адаптация уларов к холодному климату высокогорий (98). Влияние условий биотопа на морфологию уларов (103).	
Происхождение уларов	
Выводы	
Литература	

Джабраил Харунович Базиев

УЛАРЫ КАВКАЗА

Экология, морфология, эволюция

Утверждено к печати

Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства **Н. А. Вельято**

Художник **И. П. Кремлев**

Технический редактор **А. П. Чистякова**

Корректор **А. Х. Салтанаева**

ИБ № 8466

Сдано в набор 06.01.78. Подписано к печати 17.04.78.
М-20397. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 8
+1 вкл. (1/4 печ. л.)=8.25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 8.8
Тираж 950. Изд. № 6843. Тип. зак. № 31. Цена 1 р. 40 к.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

1-я типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

*Книги издательства «Наука»
можно предварительно заказать
в магазинах конторы «Академкнига»*

АДРЕСА И ПОЧТОВЫЕ ИНДЕКСЫ МАГАЗИНОВ:

- 480391 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13
320005 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95
375009 Ереван, ул. Туманяна, 31
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 303
252030 Киев, ул. Ленина, 42
277001 Кишинев, ул. Пирогова, 28
343900 Краматорск, ул. Марата, 1
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2
192104 Ленинград, Литейный пр., 57
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2
199004 Ленинград, 9 линия, 16
220072 Минск, Литейный пр., 72
103009 Москва, ул. Горького, 8
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7
630076 Новосибирск, Красный пр., 51
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18
450075 Уфа, Коммунистическая ул., 49
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42
310003 Харьков, Уфимский пер., 4/6.

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:

- 117464 Москва, В-464, Мичуринский пр. 12
Магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»
197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7
Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы
«Академкнига»