

ОРНИТОЛОГИЯ



ВЫПУСК
23

Московский
государственный
университет

Всесоюзное
орнитологическое
общество

ОРНИТОЛОГИЯ

ВЫПУСК 23

Издание основано в 1958 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1988

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

В. Г. БАБЕНКО, Р. Л. БЕМЕ, В. М. ГАВРИЛОВ (зам. главного редактора),
В. М. ГАЛУШИН, Н. Н. ДРОЗДОВ, В. А. ЗУБАКИН, В. Д. ИЛЬИЧЕВ (главный
редактор), Е. Н. КУРОЧКИН, С. Г. ПРИКЛОНСКИЙ, Г. Н. СИМАКИН, Л. С. СТЕ-
ПАНЯН, С. М. СМИРЕНСКИЙ (ответственный секретарь), А. В. ТИХОНОВ,
П. С. ТОМКОВИЧ, Е. В. ФЛИНТ (зам. главного редактора)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ:

И. А. АБДУСАЛЯМОВ (Душанбе), М. А. ВОИНСТВЕНСКИЙ (Киев), А. Г. ВОРО-
НОВ (Москва), Н. Н. ДАНИЛОВ (Свердловск), В. Р. ДОЛЬНИК (Ленинград),
Ю. А. ИСАКОВ (Москва), Н. В. КОКШАЙСКИЙ (Москва), М. Н. КОРЕЛОВ
(Алма-Ата), Р. Н. МЕКЛЕНБУРЦЕВ (Ташкент), А. В. МИХЕЕВ (Москва),
И. А. НЕЙФЕЛЬДТ (Ленинград), Р. Л. ПОТАПОВ (Ленинград), А. К. РУСТА-
МОВ (Ашхабад), И. А. ШИЛОВ (Москва), К. Т. ЮРЛОВ (Новосибирск)

Основатель выпусков профессор *В. Ф. ЛАРИОНОВ*

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ОРНИТОЛОГИЯ

выпуск 23

Зав. редакцией *Н. М. Глазкова*. Редактор *Г. М. Полехова*. Художественный редактор *Ю. М. Доб-
рянская*. Технический редактор *Н. И. Смирнова*. Корректоры *В. П. Кададинская, Т. С. Милякова*.

ИБ № 3021

Сдано в набор 06.01.88. Подписано в печать 28.07.88. Л-36832 Формат 70×100/16
Бумга тип. № 1 Гарнитура литературная Печать высокая Усл. печ. л. 19,5 Уч.-изд. 22,19
Тираж 2100 экз. Заказ 302. Изд. № 4826 Цена 3 р. 60 к.

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ
119899, Москва, Ленинские горы

ГЕОРГИЙ ПЕТРОВИЧ ДЕМЕНТЬЕВ

(к 90-летию со дня рождения)

5 июля 1988 г. исполняется 90 лет со дня рождения выдающегося биолога, основателя крупнейшей орнитологической школы нашей страны — Георгия Петровича Дементьева. Уже много сказано и написано о жизни, творчестве и удивительных душевных качествах этого исследователя. И все же каждое поколение, постоянно сталкиваясь с творчеством основоположников отечественной науки, новыми ее проблемами и направлениями, по-новому оценивает и жизнь, и творческую деятельность, и сами человеческие качества этих людей.

Наше поколение, поколение последних учеников блистательной плеяды основоположников советской науки, может быть отчетливее и глубже последующих поколений, знакомых с деятельностью этих людей только по их трудам, в состоянии представить себе и оценить всю созидательную силу их жизни, те сложности и проблемы, которые пришлось преодолевать им в далекие революционные годы, в период становления отечественной науки, в труднейшие годы войны и годы послевоенного восстановления.

Георгием Петровичем опубликовано более 440 работ, среди которых немало книг, монографий, учебных пособий: том «Птицы» в руководстве по зоологии, совместно с С. А. Бутурлиным 5-томное издание «Полного определителя птиц СССР», десятки работ по систематике отдельных групп, подвидовой их номенклатуре, исследования по фаунистике, крупнейшая монография по птицам Туркменистана.

Бесчисленны дни и годы, отданные лекциям, студентам, аспирантам и исследователям, съезжавшимся в Московский университет к Георгию Петровичу для бесед и консультаций. Знаменитые Дементьевские среды в старом здании Московского университета и его Зоомузея, напряженная работа в Ученых советах, комиссиях, множество выступлений, докладов, на совещаниях, заседаниях, на Всесоюзных конференциях, Международных симпозиумах и конгрессах. Редактирование, рецензирование сборников, тезисов и докладов конференций, книг и, наконец, огромный труд по созданию 6-томного руководства «Птицы Советского Союза».

В 1931 г. Г. П. Дементьев был зачислен в штат Зоологического музея. Его первым учителем и соратником стал один из наиболее выдающихся орнитологов наших дней С. А. Бутурлин. В те годы Сергей Александрович работал над томами первой в России научной сводки птиц, составленной на основе принципов «тройной» (подвидовой) номенклатуры. После книги М. А. Мензбира «Птицы России» это был в прямом смысле слова революционный, новаторский труд. С. А. Бутурлиным были заложены исключительные по оригинальности и совершенству определительные ключи для фауны птиц страны, разработаны новые принципы расположения, группировки материала, выполнена гигантская работа по упорядочению подвидовой номенклатуры. Георгий Петрович, не получив, как известно, специального зоологического образования, прошел у С. А. Бутурлина блестящую научную

школу. Сергей Александрович, сам человек невероятной трудоспособности (по подсчетам Г. П. Дементьева, опубликовавший около 2000 работ), не только передал из рук в руки своему ученику этот редчайший дар, но и открыл перед ним широкие горизонты истинной творческой жизни.

Уже в 1931 г. Г. П. Дементьев публикует 5 научных статей. Все они изданы зарубежными научными журналами. Журнал «Alauda» становится одним из основных зарубежных журналов, где в те годы Георгий Петрович публикует многие свои статьи. Г. П. Дементьев свободно владел французским и немецким языками, хорошо освоил английский, латинский, греческий, говорил по-польски, переводил со шведского и итальянского.

В те же годы Г. П. Дементьев занимается систематикой и фаунистикой, описывает новые подвиды птиц, выполняет большую работу по географической изменчивости филина. Немалое внимание Георгий Петрович уделяет обработке сборов по фауне и систематике птиц Сибири, Камчатки, Туркестана, составляет и публикует в зарубежных изданиях обзоры русской орнитологической литературы. Помимо самых любимыми объектами его исследований становятся дневные хищные птицы. В 1933 г. Георгий Петрович издает две брошюры: «Козуля» и «Волк». В дальнейшем аналогичные работы были подготовлены и опубликованы по другим млекопитающим. В различных трудах и сборниках публикуются работы по мохноногим сычам Восточной Палеарктики (1933), географическим расам ястребиной совы (1933), географической изменчивости восточно-палеарктических сапсанов (1934), заметки об алтайском кречете (1934). Все большее внимание уделяется анализу коллекций и фауны наименее изученных районов нашей страны: Вологодскому Северу (1934), Памиру (1935), побережью Охотского моря (1935), полуострову Канин (1935), Киргизии (1936). Список публикаций этих лет свидетельствует об исключительной напряженности и разносторонности его научной деятельности.

В 1938 г. умирает С. А. Бутурлин, светлой памяти которого Георгий Петрович посвящает полные уважения и любви статьи в отечественных и зарубежных журналах. Во второй половине 30-х гг. Георгий Петрович начинает уделять большое внимание проблемам охраны природы, работе наших заповедников и зоопарков. Ряд интересных работ он публикует в журналах для общеобразовательной школы. В 1938 г. совместно с С. С. Фолитаревым опубликована работа «Птицы Алтайского государственного заповедника», в 1939 г. совместно с Н. А. Гладковым — «Инструкция по изучению птиц в заповедниках». В том же году в журнале «Боец — охотник» выходит статья «Задачи охраны животных». Проблемам охраны природы с этих лет и до последних дней своей жизни Георгий Петрович отдает много физических и душевных сил. Он станет первым председателем комиссии по охране природы Академии наук СССР (1955). В 1959 г. за работы в области охраны природы, птиц и орнитологии он наряду с такими выдающимися деятелями культуры, как Уолт Дисней и Жан Габен, будет удостоен Большой золотой медали имени Сент-Илера. III Международный конгресс Всемирного фонда охраны дикой природы внесет имя Георгия Петровича в «Галерею Вечной Славы международных деятелей охраны природы и окружающей среды».

В этот период особого внимания, на наш взгляд, заслуживают две теоретические публикации, сыгравшие выдающуюся роль в развитии исследований по истории региональных фаун России: «Опыт анализа основных элементов авифауны Восточной Палеарктики» (1937)

и «К вопросу о взаимоотношениях палеарктической и восточной зоогеографических областей на примере Туркестанской и Индийской авифаун» (1938). Тогда же происходит знакомство Г. П. Дементьева с выдающимся немецким орнитологом и систематиком Э. Штреземаном, в дальнейшем перешедшее в близкую многолетнюю дружбу. Впоследствии Г. П. Дементьев становится активным сторонником новой системы птиц, разработанной Э. Штреземаном, и все последующие его работы, в том числе и определители птиц, включая 6-томное издание «Птицы Советского Союза», были оформлены в соответствии с дробной таксономией отрядов, предложенной Э. Штреземаном.

В те годы отход московских орнитологов от традиций отечественной систематики, в сущности от традиций систематики С. А. Бутурлина, вместе с которым Г. П. Дементьев закладывал на первых этапах своей научной деятельности основы рубрикации системы птиц нашей страны, неоднократно вызывал острую критику, особенно со стороны ученых Ленинградской школы, коллектива орнитологов Зоологического института АН СССР. Но Георгий Петрович в течение всей своей жизни остался непреклонен и верен принятому решению.

Большим событием в жизни Г. П. Дементьева была работа над томом «Птицы» — 6-го тома «Руководства по зоологии», издаваемого АН СССР под редакцией Б. С. Матвеева. Всеобъемлющий характер этого руководства потребовал от Георгия Петровича напряжения всех физических, духовных и интеллектуальных сил. Десятки поколений студентов, любителей птиц, многие поколения специалистов и сейчас обращаются к этой книге. Поражают высокая культура слога, языка, мысли, четкая рубрикация, практически совершенное построение, столь же высокое исполнение указателей и списков литературы.

Военные годы (1941—1945) прошли частично в Москве, частично в Туркмении и Свердловске. Георгий Петрович продолжает работать и публикует свыше десятка статей, среди которых полная особого значения и смысла в те тяжелые годы работа «Берегите птиц», изданная Всесоюзным обществом охраны природы, и совместно с В. Ф. Ларионовым большая статья в Зоологическом журнале, открывающая новый период интереса к окраске животных, законам ее географической изменчивости, а также к физиологии птиц.

В послевоенные годы Георгий Петрович вновь обращается к проблемам охраны природы и птиц, проблемам заповедников, зоопарков и зоосадов. Особое внимание начинает уделять проблеме кольцевания и миграциям птиц. Фактическим научным руководителем работ по кольцеванию он стал еще в 1937 г. В 1946 г. из печати выходят статьи и заметки о продолжительности жизни птиц в Московском зоопарке, о задачах зоологических исследований в зоопарках и зоосадах, работа «Зачем и как кольцевать птиц». Все больший интерес проявляет он к проблемам использования функционально-морфологических методов в разработке вопросов эволюции и систематики птиц. В 1946 г. опубликована статья «К функционально-морфологической характеристике соколов (материалы по остеологии рода *Falco*)». В дальнейшем Георгий Петрович все чаще будет возвращаться к этой проблеме, высоко оценивая аналогичные разработки Ю. М. Кафтановского, Н. Н. Карташева и многих других орнитологов.

Особенно плодотворным становится 1947 г. Этот год отмечен выходом из печати 6-го тома «Трудов Центрального бюро кольцевания», в котором совместно с другими исследователями Георгий Петрович обобщает результаты работ по кольцеванию птиц за многие годы, помещены материалы о географической изменчивости сокола, сезон-

ном размещении и миграции кречета, обработаны результаты кольцевания гусей, результаты кольцевания птиц в заповеднике Гасан-Кули. Совместно с В. Н. Вучетичем опубликована работа «Сезонные размещения и миграции чаек по данным кольцевания в СССР». Серия статей, в том числе и в зарубежных журналах, посвящена распределению, географической изменчивости и систематике соколов. Вышла из печати статья, посвященная памяти одного из любимых учеников Георгия Петровича, погибшего во время войны, — Владимира Михайловича Модестова.

В том же году Георгий Петрович подводит первый итог деятельности Всероссийского общества охраны природы, заместителем председателя которого он был в течение многих лет, возглавляя работу по охране птиц. Работа в этом обществе завоевала исследователю высокий авторитет как в нашей стране, так и за рубежом. Этот авторитет с годами стал настолько велик, что при организации первой в нашей стране Комиссии по охране природы АН СССР (1955) Георгий Петрович был утвержден председателем ее и в течение многих лет возглавлял эту ответственную работу, придав ей и широкое международное звучание. 1947 г. был отмечен новым фундаментальным обзором — «Советская орнитология за 30 лет (1917—1947)», опубликованным в Зоологическом журнале. Крупное теоретическое исследование было посвящено «Периодическим явлениям и их эволюции у наземных позвоночных» (Бюл. МОИП).

Год своего 50-летия (5 июля 1948 г.) Георгий Петрович встречает в полном расцвете сил. Среди публикаций, вышедших в этот год, две работы, посвященные памяти, жизни и научному творчеству Н. А. Северцова и С. А. Бутурлина, фундаментальное руководство по определению птиц нашей страны (в соавторстве с Н. А. Гладковым, Е. С. Птушенко и А. М. Судиловской). В 1964 г. эта книга была переиздана в виде «Определителя птиц СССР». Первое издание определителя стало как бы пробным камнем при переходе к принципам новой системы птиц и порядку рассмотрения отрядов Э. Штреземана. Видимо, работа над определителем птиц СССР послужила толчком к идее создания всеобъемлющей многоотомной сводки «Птицы Советского Союза», первые тома которой были вскоре написаны, в сущности, тем же коллективом сотрудников Московского университета с привлечением Е. П. Спангенберга под руководством Георгия Петровича и Николая Алексеевича Гладкова.

В 1948 г. изданы две очередные статьи фундаментальной серии «Исследования по окраске позвоночных животных». Этот цикл, включающий и совместную с В. Ф. Ларионовым первую публикацию в Зоологическом журнале 1944 г., стал основой многолетней работы Георгия Петровича по теории жизненных форм и принципам эколого-географического изоморфизма. В последующих разработках, как известно, активное участие принимали А. К. Рустамов, С. М. Успенский, В. Д. Ильичев, Е. Н. Курочкин. Неоднократно возвращался к этой проблеме и сам Георгий Петрович. Географический подход Георгия Петровича к концепции жизненной формы на основах принципов эколого-географического изоморфизма противоречил идеям, высказанным в те годы другими исследователями, и поэтому был встречен экологами с явным неодобрением и досадой. Нам хотелось бы обратить внимание читателей на такой факт. Концепция эколого-географического изоморфизма была результатом многолетней его работы по изучению и полной ревизии бесчисленных данных о географической изменчивости окраски и других морфологических признаков, фаунистике, системати-

ке крупных надвидовых таксонов, наконец, огромных материалов по морфизму птиц. Нам кажется, что поставленная Георгием Петровичем проблема изоморфизма требует особого внимания и новых творческих разработок.

1948, юбилейный для Георгия Петровича год ознаменован еще несколькими важнейшими для его дальнейшей судьбы событиями. Выходит из печати 7 вып. «Трудов Центрального бюро кольцевания». В этом выпуске Георгий Петрович публикует работы об алтайском кречете, перелетах чернозобой гагары, морских чаек, совместную с М. Г. Волковым статью по птицам Коряцкой Земли, большую работу «Материалы по орнитологии Северного Ирана», сыгравшую заметную роль в познании авиафауны этого малоисследованного района. В этом же сборнике опубликована II часть исследования по окраске позвоночных животных. В 1948 г. Всероссийское общество охраны природы, вице-президентом которого Георгий Петрович был в течение многих лет, возобновило публикацию сборника «Охрана природы». В первых сборниках «Охраны природы» Георгием Петровичем опубликовано много статей.

Этапными стали работы, посвященные птицам полезащитных насаждений (одна из них подготовлена совместно с Е. П. Спангенбергом). Эти работы показывают, что Георгий Петрович много внимания и сил уделял работам по исследованию, обогащению и охране птиц полезащитных насаждений. Четко оценив, какое значение имеет это грандиозное и исторически масштабное мероприятие в развитии и пропаганде идей орнитологии на государственном уровне, Георгий Петрович взялся за организацию этих работ со свойственной ему в те годы энергией. В этих работах активное участие приняли многие, в том числе и ведущие орнитологи нашей страны: Н. А. Гладков, Е. П. Спангенберг, Ю. А. Исаков, Е. С. Птушенко, А. В. Михеев, Л. П. Познанин, В. В. Строков, К. Н. Благосклонов и многие другие исследователи.

В 1948 г. была опубликована одна из лучших научно-популярных книг Георгия Петровича «Птицы нашей страны». Книга была составлена не только из очерков по отдельным группам и видам наших птиц. В ней Георгий Петрович отдал дань памяти многим выдающимся орнитологам нашей Родины. Книга на долгие годы привлекла внимание широких кругов зоологов и любителей птиц. И каждый раз, открывая ее, читатель видел на ее страницах людей, жизнь которых была отдана птицам. Так талантливо и мудро умел Георгий Петрович привлекать внимание людей не только к любимому своему объекту, но и заботиться о пропаганде самой орнитологии, укреплять в памяти народной имена людей, составляющих ее историю и ее славу.

В 1951 г. в печати появились первые три тома «Птиц Советского Союза». Работа над этими всеобъемлющими книгами шла стремительными темпами. В 1948 г. Н. А. Гладков упоминал в юбилейной статье о начале этой работы, когда еще не было утверждено ее общее название. Подавляющая часть этого гигантского труда для первых томов была выполнена Георгием Петровичем и Николаем Алексеевичем Гладковым с ближайшими их сотрудниками — орнитологами Московского университета. И в этом издании был принят порядок следования отрядов в соответствии с концепцией Э. Штреземана. Можно с полной уверенностью сказать, что подготовка и издание 6-томника были, в полном смысле этого слова, научным и трудовым подвигом советских орнитологов, возглавляемых Г. П. Дементьевым. Это издание способствовало росту авторитета советской орнитологии как в на-

шей стране, так и за рубежом. Чем дальше в прошлое уходят годы, тем очевиднее становится, насколько масштабен проделанный учеными труд.

В 1954 г. Георгий Петрович впервые возглавил советскую делегацию на XI Международном орнитологическом конгрессе, проходившем в Швейцарии (г. Базель). В состав делегации входили А. И. Иванов, А. К. Рустамов и К. А. Юдин. В Базеле Георгий Петрович выступал с докладом об ископаемых птицах СССР. Эта работа послужила началом целого периода в творческой биографии ее автора. В дальнейшем Георгий Петрович уделяет много внимания палеоорнитологии. С докладом по этой проблеме он выступал в 1958 г. на XII Международном орнитологическом конгрессе, проходившем в Финляндии (г. Хельсинки). Ряд крупных обобщений он даст в докладе на очередной Всесоюзной зоогеографической конференции 1958 г., проходившей в г. Львове. В 1954 г. Георгий Петрович в качестве представителя СССР участвовал в заседаниях орнитологической конференции в ГДР (г. Шверин), где встретился с Э. Штреземаном.

В 1955 г. организована первая в СССР Комиссия по охране природы, возглавить которую АН СССР поручает Г. П. Дементьеву. Это было знаменательное событие. Как и в прежние годы, Георгий Петрович придает широкий и комплексный характер всей работе комиссии. Его научная и организационная деятельность способствуют росту авторитета нашей страны в международных организациях по охране природы. Аналогичные комиссии в дальнейшем были созданы при республиканских Академиях наук. Под руководством Георгия Петровича комиссия выпустила 7 сборников «Охрана природы и заповедное дело в СССР» (1956—1962). Главным итогом ее работы стали разработка, а затем и принятие законов об охране природы во всех союзных республиках, организация республиканских обществ охраны природы, привлечение к работе в них многих крупных ученых и широких слоев населения (Ташлиев, 1979).

Большое внимание уделял Георгий Петрович развитию заповедного дела в нашей стране. По словам С. Г. Приклонского (1979), он был организатором и идейным руководителем ряда экспедиций по изучению мест для создания новых заповедников. В 1956—1960 гг. заповедная система в стране, по данным того же автора, развивалась особенно бурно.

В 1956 г. Георгий Петрович возглавлял советскую делегацию на Международной ассамблее по охране природы, проходившей в г. Эдинбурге, участвовал в проведении Чехословацкой орнитологической конференции в Праге. В том же году в Ленинграде проходила I Всесоюзная орнитологическая конференция, посвященная памяти М. А. Мензбира. В Советский Союз приехал Э. Штреземан и встречался с Георгием Петровичем. Восемнадцать работ, опубликованных в 1956 г., посвящены проблемам охраны природы, фауне Туркмении. 25 октября 1956 г. приказом Министерства высшего и среднего специального образования РСФСР на биолого-почвенном факультете МГУ организована лаборатория орнитологии, заведующим которой становится Георгий Петрович. В штат лаборатории зачислены ближайшие сотрудники Георгия Петровича: С. М. Успенский, Н. С. Анорова, Н. В. Бельский, Р. Л. Бёме.

В 1957 г. Георгий Петрович участвует в работе Международного симпозиума по охране природы (г. Берлин), знакомится с работами по охране природы в Польше, читает лекции в старейшем университете Франции — Сорбонне. В 1957 г. выходит из печати последняя

статья обширного цикла «Исследований по окраске позвоночных животных». Год своего 60-летия Г. П. Дементьев отмечает участием в работе XII Международного орнитологического конгресса в Финляндии (г. Хельсинки), а также экспедицией в Монголию (Монгольское Гоби). Вторую экспедицию в Монголию Георгий Петрович совершил в 1960 г.

Последнее десятилетие жизни Георгий Петрович работает так же напряженно и разносторонне. Ежегодно он публикует от 10 до 18 работ. Круг этих работ все так же широк и многогранен. Это большие статьи по фауне, экологии птиц и млекопитающих Монголии в отечественных и зарубежных изданиях, работы по хищным птицам Туркмении, основным проблемам охраны природы и заповедного дела, обзоры орнитологических работ, проводимых в СССР. В эти годы Георгий Петрович публикует много рецензий на зарубежные книги по важнейшим проблемам орнитологии, переводит на русский язык несколько уникальных книг, среди которых две книги Дж. Корбета — «Кумаонские людоеды» и «Панарский людоед». Несколько очерков и более крупных работ он посвящает творчеству выдающихся отечественных и зарубежных ученых: П. П. Сушкину (1957, 1963), В. Н. Макарову (1958), Э. Штреземану (1960), Н. А. Северцову (1963), П.-С. Палласу (1963), Л. П. Сабанееву (1964), Н. А. Бобринскому (1967), А. Ф. Котсу (1967), И. А. Долгушину (1968). Много времени и сил отдает Георгий Петрович редактированию статей периодического сборника «Орнитология», издаваемого Московским университетом (первый выпуск этого сборника вышел в год 60-летия Георгия Петровича).

Большими событиями этих лет становятся регулярно организуемые Георгием Петровичем, а затем и его ближайшими соратниками и учениками Всесоюзные орнитологические конференции. На III конференции в г. Львове (1962 г.) он организует комиссию по изучению хищных птиц, выступает с большими докладами: «О некоторых вопросах дальнейшего развития орнитологии», «Ископаемая авифауна СССР и ее палеобиогеографическое значение». На IV Всесоюзной орнитологической конференции в Алма-Ате (1966 г.) он делает доклад «Систематика птиц» (современное состояние и некоторые проблемы).

Наступает новый период мощного всплеска экспериментальных проблем и направлений. Георгий Петрович активно участвует в становлении и развитии этих направлений: экологической морфологии, биологической акустики, проблем ориентации, общения и бионики. Все чаще он думает о будущем орнитологии, зоологии, систематики. Все чаще останавливается на мысли, что птицы в силу высокой их подвижности, заметности, прекрасного развития зрения, голоса, слуха, механизмов общения и ориентации как на ближних, так и дальних дистанциях (во время сезонных своих перелетов) могут и должны стать одной из лучших моделей для решения общепрологических задач. Приходит новое поколение исследователей. С Р. Л. Бёме он обсуждает проблемы происхождения и эволюции высокогорных фаун, с Л. С. Степаняном — проблемы приспособления птиц к условиям высокогорий, новые проблемы систематики, с В. И. Марковым — проблемы экологии птиц в условиях термальных источников Камчатки, с В. М. Галушиным — проблему хищных птиц, с В. Д. Ильичевым — проблемы экологической морфологии, звукового общения, ориентации птиц, с Е. Н. Курочкиным — проблемы палеоорнитологии и эволюции птиц, с автором настоящих строк — проблемы поведения, происхождения и эволюции песни у птиц.

Высоко оценены научные и общественные заслуги Георгия Петровича. В 1952 г. ему и другим ведущим авторам многотомного издания «Птицы Советского Союза» присуждена Государственная премия. В 1953 г. Георгий Петрович награжден орденом Трудового Красного Знамени. В 1962 г. ему присвоено звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

Георгий Петрович был избран действительным членом Финской академии наук, старейшей в Европе немецкой академии Леопольдина (ГДР), Международной академии зоологических наук (Индия). Орнитологические общества Франции, США, Дании, ГДР, Чехословакии, Аргентины, Бельгии, Британский и Американский союзы орнитологов, Венгерский орнитологический институт, Американский музей естественной истории, Польская лига охраны природы избрали его своим членом-основателем, почетным членом, действительным членом или членом-корреспондентом. Французское общество охраны природы и акклиматизации наградило его Большой золотой медалью имени Жоффруа Сент-Илера. Он был членом исполнительного комитета и президиума Международного союза охраны природы и природных ресурсов, членом Международного орнитологического комитета, Международного бюро по изучению водоплавающих птиц. III Международный конгресс Всемирного фонда охраны дикой природы внес имя Георгия Петровича в «Галерею Вечной Славы международных деятелей охраны природы и окружающей среды».

И все же для нас, учеников и последователей Георгия Петровича, его образ, значение и величие в первую очередь определяются его исключительным по многогранности талантом ученого, публициста, организатора, историка отечественной науки, удивительно высокой культуры, отзывчивостью и человечностью. И главная сила его примера — непрекращающийся ни на день, ни на час бесконечный, подчас изнурительный, но всегда вдохновенный труд. Труд в течение всей долгой творческой жизни. Труд как подвиг, как животворное дыхание, как сама сущность земного существования человека. Тысячу раз был прав один из учеников Георгия Петровича, написавший о последних годах его жизни такие слова: «Характерно, что в разговорах с людьми он никогда не спешил. Торопливость в нем чувствовалась вообще только тогда, когда он шел один, вернее бежал, или когда говорил, выступая публично, как бы торопясь все высказать». В этих словах заключена, на наш взгляд, сама сущность человеческого и нравственного облика Георгия Петровича. Эти слова, по-видимому, должны определять главное в облике ученого и наших дней. И не случайно они перекликаются с мыслью другого выдающегося биолога наших дней — Николая Ивановича Вавилова: «Жизнь коротка — надо спешить!» Спешить не для личного успеха и личного блага, а потому и только потому, что все, сделанное тобой, остается людям. Это главный источник творческих и духовных сил ученого, его личного счастья и счастья всех, кому удалось жить и работать рядом, получить от него, совершенного учителя и совершенного человека, частицу этих удивительных и животворных сил.

Г. Н. Симкин

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Л. В. Соколов

ФИЛОПАТРИЯ ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ

Среди позвоночных, многие из которых являются территориальными, особое место занимают животные, ежегодно или хотя бы несколько раз в жизни совершающие дальние сезонные миграции. В отличие от оседлых такие виды вынуждены не только иметь связи с разными территориями обитания, часто удаленными на тысячи километров друг от друга, но и обладать совершенными механизмами миграции и навигации, обеспечивающими их возвращение на эти территории.

Верность постоянным территориям, как показало индивидуальное мечение, проявляют не только птицы, но и рыбы, амфибии, рептилии и млекопитающие (Baker, 1978; Greenwood, 1980; Mazeaud, 1984; Rodda, 1985; Stenhouse, 1985). Мигрирующие животные, обладающие превосходными способностями к дальним перемещениям, в своем большинстве не стали номадными (постоянно меняющими территории обитания), а, наоборот, развили и усовершенствовали способность к хомингу, т. е. возвращению к дому, — способность, которой в той или иной степени обладает большинство территориальных животных. Верность животных определенным территориям приводит к формированию у них в процессе эволюции популяций, тонко адаптированных к внешним условиям среды. Если бы животные не обладали стремлением жить на постоянной территории, проявляя ей верность, картина существования их на земле была бы иной.

На птицах с помощью метода кольцевания получены убедительные доказательства того, что мигрирующие особи обладают стремлением и способностью возвращаться из года в год на свои прежние территории обитания, т. е. в места гнездования и зимовки (Morgeau, 1969; Ely et al., 1977; Greenwood, 1980; Oring, Lank, 1984). Менее выяснено, возвращаются ли птицы для гнездования на место своего рождения, т. е. проявляют ли они верность родине — филопатрию.

В 50—60-х гг., когда в нашей стране проводились широкомащтабные опыты по заселению полезными птицами ползащитных полос, этот вопрос дискутировался особенно остро. Ряд отечественных исследователей (Лихачев, 1955; Исаков, 1957; Поливанов, 1957 и др.) активно разрабатывали в то время концепцию «микроразделений», согласно которой практически все выжившие взрослые и молодые птицы у перелетных видов возвращаются в узлокальный район вокруг прежнего места гнездования или рождения — в пределы небольшого лесного массива, парка, озера, острова и т. п. С их точки зрения, «местная» популяция из года в год занимает конкретную, достаточно ограниченную территорию и пополняется главным образом за счет своих потомков. Этой концепции возражали А. С. Мальчевский (1957;

1968) и Н. Н. Данилов (1970), которые считали, что у большинства популяций перелетных видов птиц существует постоянный и очень широкий обмен потомками. Эти авторы отрицали существование у птиц локальных популяций. Со временем полемика между сторонниками «микро-» и «макропопуляций» утихла, причем некоторые ее участники, например В. М. Поливанов (1984), несколько изменили свои взгляды, в частности увеличили территорию, занимаемую «местными» популяциями, и освободили термин «микропопуляция» от генетического смысла, приняв ее за составную часть местной популяции. За рубежом этот вопрос развивался без полемики.

Анализ работ, основанных на материалах кольцевания за период с 1937 г. по наше время, показал, что верность родине в той или иной степени обнаружена более чем у 150 перелетных видов, верность прежнему району гнездования у 240 видов, а верность зимовке у 140 видов, относящихся к 14 отрядам (табл. 1). Филопатрия обнаружена

Таблица 1

Число перелетных видов, у которых обнаружена в той или иной степени верность родине, району прежнего гнездования и зимовки (по литературным данным с 1937 по 1986 г.)

Отряд	Число видов, проявивших верность району		
	рождения	гнездования	зимовки
Podicipediformes	1	2	1
Procellariiformes	10	15	
Pelecaniformes		1	
Ciconiiformes	3	5	
Anseriformes	17	21	14
Falconiformes	6	10	3
Gruiformes	2	3	3
Charadriiformes	25	38	21
Charadrii			
Laridae	11	20	7
Acidae	5	9	
Columbiformes	1	3	
Cuculiformes		1	
Apodiformes	4	7	
Coraciiformes	2	3	
Piciformes	1	1	1
Passeriformes	72	96	88
Все виды	160	235	138

в разных систематических группах начиная от наиболее крупных и долгоживущих летающих птиц — трубконосых и кончая наиболее мелкими и маложивущими воробьиными. Филопатрия встречается у водоплавающих и сухопутных птиц, у дуплогнездников и открытогнездящихся.

Величина филопатрии, т. е. верность району рождения, оценивается той долей особей, помеченных птенцами, которые в последующие годы были обнаружены на месте кольцевания. У разных видов этот показатель филопатрии варьирует от 1—2% до 50%. По отрядам показатель филопатрии колеблется от 17% у трубконосых иистообразных до 7% у воробьиных птиц (табл. 2). Это может отражать как объективно существующие различия в степени верности району рождения у разных видов, так и влияние неодинаковой эффективности

контроля за вернувшимися птицами, использование исследователями разных по площади контролируемых территорий в качестве условной территории рождения. Иллюстрацией последнего может служить рис. 1,

Таблица 2

Средний процент поимок* окольцованных птиц в районе мечения в последующие годы в разных систематических группах

Отряд	Доля пойманных птиц в районе		
	прежнего гнездования	рождения	прежней зимовки
Procellariiformes	(4)** 55,7±1,4	(4) 17,0±0,7	—
Ciconiiformes			
Anseriformes	(10) 32,2±3,8	(8) 12,1±2,5	(6) 53,0±8,5
Charadriiformes	(11) 44,4±5,2	(11) 7,2±1,8	(6) 34,3±9,3
n/o Charadrii			
Passeriformes	(38) 32,5±2,3	(32) 7,0±0,6	(42) 21,1±2,5

* Процент поимок от числа окольцованных птиц.

** Число видов.

на котором показано, как возрастает процент возврата мухоловок-пеструшек в район рождения на Куршской косе с увеличением радиуса контролируемой территории.

Верность родине и территории прежнего гнездования может отличаться не только у видов, но и у популяций одного вида (табл. 3). Э. Майр (1968) предполагал, что наибольшие различия в верности месту рождения у птиц должны возникать между центральными и периферическими популяциями, так как у них разные возможности для расселения. Н. Н. Данилов (1970) считает, что постоянство территориальных связей у популяций некоторых хищных и зерноядных птиц,

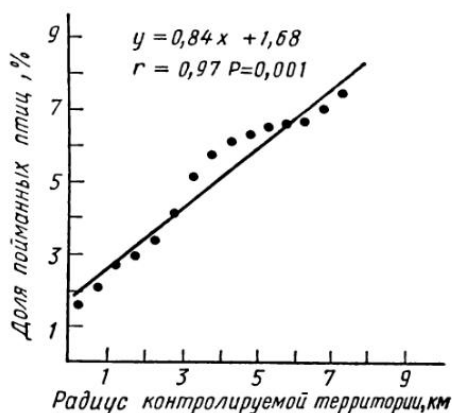


Рис. 1. Изменение процента возврата мухоловок-пеструшек в район рождения на Куршской косе с увеличением радиуса контролируемой территории. Каждая точка — доля (%) пойманных во время гнездования птиц (от числа окольцованных птенцов) на разном удалении от места их рождения

обитающих в северной части ареала, где имеют место резкие колебания кормовой базы, было бы неадаптивно.

Верность месту гнездования может существенно отличаться и в пределах одной популяции среди групп особей, населяющих разные биотопы, острова, колонии. Наиболее убедительно это показано на чайках и утках прибалтийскими орнитологами (Онно, 1979; Михельсон и др., 1986). Так, С. Онно (1970) обнаружил различия в возвращаемости на отдельные близко расположенные острова у *Larus canus*. В уплотненных колониях птицы проявляли большую привязанность к месту гнездования, чем в разреженных или маленьких колониях. В целом в районах, где условия существования стабильны, птицы обычно

проявляют бóльшую верность прежней территории гнездования или рождения, чем в районах с резкими колебаниями внешних факторов среды (McNicholl, 1975; Skeel, 1983; Михельсон и др., 1986).

Многими исследователями установлено, что верность прежнему месту гнездования у самых разных видов ослабевает в случае неудачного гнездования их в предыдущий год. Такие птицы, как правило,

Таблица 3

Верность птиц району прежнего гнездования (Г) или рождения (Р)
в разных популяциях у некоторых видов

Вид	Район кольцевания птиц	Процент поймок*	Литературный источник
<i>Apus apus</i>	(Р) Англия	1,3	Perrins, 1971
	(Р) Швейцария	48,6	Weitnauer, 1975
	(Р) СССР, Окский заповедник	4,0	Кашенцева, 1982
<i>Delichon urbica</i>	(Р) СССР, Куршская коса	9,0	Люлеева, 1967
	(Р) ФРГ	25,0	Rheinwald, Gutscher, 1969
<i>Riparia riparia</i>	(Р) Англия	10,0	Harwood, Harrison, 1977
	(Р) ГДР	5,0	Schmidt, 1982
	(Г) Тот же	24,0	
	(Р) США, штат Нью-Йорк	7,6	Freer, 1979
	(Г) Тот же	11,0	
	(Г) СССР, Одесская обл.	35,0	Черничко, Юрчук, 1984
<i>Phylloscopus trochilus</i>	(Г) Англия	31,0	Lawn, 1982
	(Р) Тот же	5,0	
	(Г) Финляндия	24,0	Tiainen, 1983
	(Р) Тот же	2,0	
	(Г) СССР, Карелия	12,4	
	(Р) Тот же	6,3	Соколов, Лапшин, Резвый, 1986
	(Г) СССР, Куршская коса	9,0	
	(Р) Тот же	6,1	
(Г) СССР, Коми АССР	20,7	Шутов, 1986	
<i>Anthus trivialis</i>	(Г) СССР, Карелия	14,7	Зимин, Лапшин, 1976
	(Г) СССР, Тянь-Шань	17,6	Ковшарь, 1979
	(Р) Тот же	1,3	
	(Г) СССР, Куршская коса	7,0	Наши данные
	(Р) Тот же	2,2	
	(Г) Бельгия	37,4	van Hecke, 1981
	(Р) Тот же	4,6	

*Взяты от числа окольцованных птиц.

гнездятся дальше от прошлогоднего места, чем удачно размножившиеся особи у *Vucephala clangula* (Dow, Fredga, 1983), *Actitis macularia* (Oring, Lank, 1982), *Riparia riparia* (Freer, 1979), *Dumetella carolinensis* (Darley et al., 1977).

Было обнаружено, что возвращаемость в район рождения у некоторых видов птиц — *Fringilla coelebs*, *Ficedula hypoleuca* (Соколов, 1982; Соколов и др., 1986), *Puffinus puffinus* (Perrins, 1966), *Anas clypeata*, *Aythya fuligula* (Михельсон и др., 1977) и *Delichon urbica* (Rheinwald, Gutscher, 1969) — зависит от даты их вылупления: чем

раньше по календарным срокам появляются на свет птицы, тем больше вероятность их отлова на следующий год в районе рождения. Основными причинами низкой возвращаемости в район рождения поздно родившихся птиц могут быть, во-первых, более высокая смертность их на первом году жизни по сравнению с птицами из ранних выводков, что, вероятно, характерно для обыкновенного буревестника, широконоски, хохлатой чернети и зяблика, а во-вторых, более дальняя дисперсия поздно родившихся птиц из района рождения, как это обнаружено у городской ласточки и мухоловки-пеструшки.

Существуют также половые различия в верности родине и месту гнездования: большую верность у многих видов, особенно воробьиных, проявляют самцы (табл. 4), хотя у ряда видов, например *Bran-*

Таблица 4

Половые различия в верности птиц району рождения и прежнего гнездования на Куршской косе

Вид	Возраст	Число окольцованных		Число поимок		Процент поимок		X ²
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	ad.	131	191	55	44	42,0	23,0	12,2
	pull.	551	551	45	41	8,2	7,4	0,1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	ad.	76	61	6	4	8,0	6,6	—
	pull.	277	277	19	11	6,8	4,0	1,7
<i>Hippolais icterina</i>	ad.	232	226	26	12	11,2	5,3	4,5
	pull.	385	385	19	8	5,0	2,1	3,8
<i>Sylvia nisoria</i>	ad.	98	79	12	6	12,2	7,6	0,6
	pull.	247	247	31	9	12,6	3,6	12,0
<i>Sylvia curruca</i>	ad.	73	61	13	2	17,8	3,3	5,7
	pull.	645	645	16	3	2,5	0,5	7,7
<i>Fringilla coelebs</i>	ad.	1075	1146	148	106	13,8	9,2	10,7
	pull.	2546	2546	240	200	9,4	7,8	3,8

Примечание. Соотношение самцов и самок среди птенцов принято как 1:1; X² — критерий достоверности (подчеркнут в случаях, когда разница между долей поимок самцов и самок достоверна при $P \leq 0,05$).

ta canadensis (Surrendi, 1970), *Chen caerulencens* (Cooke et al., 1975), многих уток и некоторых других (Greenwood, 1980), наоборот, самцы склонны к значительной дисперсии, в то время как самки в сильной степени проявляют верность родному району. У млекопитающих, в отличие от птиц, как показал Гринвуд (Greenwood, 1980), к дисперсии более склонны самцы. Он считает, что в основе половых различий в филопатрии и дисперсии лежит устройство брачной системы. Птицы,

как правило, моногамы, млекопитающие же чаще полигамы. Тем видам птиц, у которых самцы выбирают и охраняют территорию, свойственно из года в год возвращаться на прежнюю территорию. В случаях, когда место гнездования выбирает самка (например, у многих уток), большую верность территории проявляют самки, а самцы следуют за самкой, которую часто выбирают на зимовке. У млекопитающих, как правило, самка выбирает гнездовую территорию, поэтому самки у млекопитающих более оседлы, чем самцы.

Точность возвращения птиц в прежний район гнездования поразительна. Многие птицы гнездятся в последующие после кольцевания годы в пределах 200 м от прошлогоднего гнезда. А такие виды, как *Oceanodroma leucorhoa*, *Ciconia ciconia*, *Larus delawarensis*, *Hirundo rustica*, на протяжении нескольких лет могут занимать одно и то же гнездо (табл. 5). Например, в штате Огайо (США) самец иглохвосто-

Таблица 5

Средняя дистанция гнездовой и natalной дисперсии у некоторых видов птиц

Вид	Район	N*	Среднее расстояние, км**		Литературный источник
			♂♂	♀♀	
<i>Diomedea immutabilis</i>	Г	378	0,0***	0,0	Fisher, 1971
	Р	69	0,02	0,02	
<i>Bucephala clangula</i>	Р			0,7	Dow, Fredga, 1983
<i>Branta canadensis</i>	Г	102	0,02	0,01	Lessells, 1986
<i>Actitis hypoleucos</i>	Р	11			Holland et al., 1982
<i>Calidris pusilla</i>	Г	143	0,06	0,14	Gratto et al., 1985
<i>C. mauri</i>	Г		0,04	0,07	Holmes, 1971
<i>Hirundo rustica</i>	Г	36	0,03	0,09	Shields, 1984
	Р				
<i>Delichon urbica</i>	Р	84	1,5	3,2	Hund, Prinzing, 1979
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Г	271	0,2	0,4	Чайн, 1958
Тот же	Г	90	0,2	0,3	Curio, 1959
	Р	74	0,6	1,0	
»	Г	260	0,1		Harvey et al., 1984
»	Г	195	0,4	0,5	Winkel, 1982
»	Р	80	0,9	0,8	
»	Р	34	2,4	3,0	Соколов и др., 1986а
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Г	34	0,1	0,2	Соколов и др., 1986б
	Р	9	0,7	0,9	
<i>Sylvia borin</i>	Г	16	0,15	0,13	Solonen, 1979
<i>S. atricapilla</i>	Г				Bairlein, 1978
<i>Anthus trivialis</i>	Г	99	0,2	0,3	van Hecke, 1981
<i>Dendroica kirtlandi</i>	Г	69	0,3	0,5	Berger, Radabaugh, 1968
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Г		0,3	0,6	Stjernberg, 1979

* N — число пойманных в районе прежнего гнездования (Г) и рождения (Р) птиц.

** Расстояние между местами гнездования в разные годы и между местом рождения и местом гнездования.

*** Возврат птиц в прежнее гнездо.

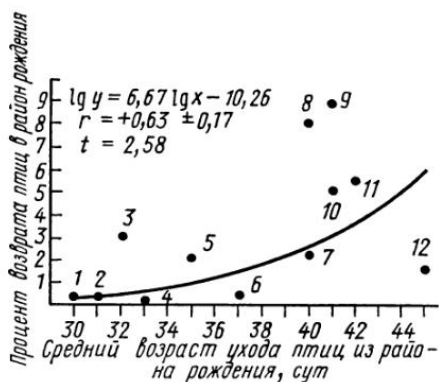
го стрижа *Chaetura pelagica* 5 лет гнезвился в одной и той же трубе, а следующие 5 лет в соседней (Dexter, 1970). Даже у кочующих видов, которым, как думают несвойственно проявлять привязанность к одной какой-либо территории, обнаружена способность находить прежние места гнездования. Так, например, в хвойных горных лесах Северной Америки была обнаружена популяция *Carpodacus cassinii*, уникальная по своему отношению к территории (Mewaldt, Richard, 1985). Ежегодно популяция возвращается гнездиться в одни и те же заросли

сосны, на одни и те же деревья. Практически все выжившие взрослые особи, как показали отловы меченых птиц, размножались в месте своего прежнего гнездования. Для других популяций этого вида такого явления не обнаружено.

Точность возвращения птиц в район рождения тоже может быть достаточно высокой, хотя обычно она меньше, чем у взрослых (табл. 5). Например, у зяблика на Куршской косе большинство первогодков возвращаются в район рождения радиусом 1 км, около 50% их гнездятся в пределах 500 м от родного гнезда (Соколов, 1986). Возникает важный вопрос, почему у одних видов или популяций большинство особей возвращаются непосредственно в район рождения, а у других — в новые районы, иногда удаленные на десятки и даже сотни километров от родины.

На основании анализа данных кольцевания 12 перелетных воробьиных видов, гнездящихся на Куршской косе, а также результатов серии экспериментальных заводов зябликов в новые районы (Соколов, 1981; Соколов и др., 1984) было выяснено, что видовые различия в возвращаемости птиц в район рождения есть, в первую очередь, следствие разной степени совпадения времени запечатления территории будущего гнездования у этих видов с временем нахождения их в месте рождения (рис. 2). Было установлено, что у тех видов, ко-

Рис. 2. Процент возврата перелетных видов в район рождения (радиус 1 км) на Куршской косе в зависимости от возраста, в котором они покидают его:
 1 — *Carpodacus erythrinus*; 2 — *Hirundo rustica*; 3 — *Hippolais icterina*; 4 — *Motacilla alba*; 5 — *Ficedula hypoleuca*; 6 — *Lanius collurio*; 7 — *Anthus trivialis*; 8 — *Sylvia nisoria*; 9 — *Fringilla coelebs*; 10 — *Lynx torquilla*; 11 — *Phylloscopus trochilus*;
 12 — *Sylvia curruca*



торые проявляют высокую степень филопатрии, связь с территорией будущего гнездования образуется до начала послегнездовых перемещений, в возрасте 30—40 сут. К ним относятся *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia nisoria*, *Fringilla coelebs*. У видов, которые проявляют слабую верность родине, формирование территориальных связей приходится либо на время послегнездовой дисперсии, как это наблюдается у *Ficedula hypoleuca*, *Hippolais icterina*, *Motacilla alba*, либо на период ее окончания, как у *Carpodacus erythrinus* (табл. 6).

Таким образом, формирование верности территории будущего гнездования у молодых перелетных птиц происходит в определенном возрасте и в том месте, где они оказываются к моменту запечатления в послегнездовой период. Соответственно территориальная связь может образоваться как непосредственно в районе рождения (и тогда мы обнаружим у птиц высокую степень филопатрии), так и в других районах за пределами родины (тогда величина филопатрии будет низкой), она может быть даже равной нулю, если все особи до запечатления территории покинут район рождения (см. рис. 2). Возраст запечатления, возможно, задан генетически, и он может быть разным у разных видов или даже популяций (табл. 6).

Поскольку нет врожденного знания родины, то имеется прекрасная возможность переселять птиц в новые районы, даже удаленные не только на десятки или сотни километров, но и на тысячу, как показали опыты по завозу молодых птиц, проведенные в разных частях мира (табл. 7). Успех завозов зависит в первую очередь от того, успели ли взять птиц для перевозки до начала периода запечатления гнездовой территории или после него. В 50-х гг. в полезащитные полосы завозили не только птенцов, но и взрослых птиц, однако последние всег-

Таблица 6

Время формирования связи с территорией будущего гнездования у некоторых перелетных видов

Вид	Период запечатления (возраст птиц, сут)	Литературный источник
<i>Diomedea immutabilis</i>	До подъема на крыло (30—150)	Fisher, 1971
<i>Ardea cinerea</i>	Во время дисперсии	Olsson, 1958
<i>Branta canadensis</i>	До начала дисперсии (более 50)	Surgendi, 1970
<i>Larus ridibundus</i>	Во время дисперсии	Виксне, 1968
<i>Jynx torquilla</i>	Тот же (35—50)	Наши данные
<i>Hirundo rustica</i>	» (30—50)	Тот же
<i>Delichon urbica</i>	До начала дисперсии	Hund, Prinzing, 1979
<i>Progne subis</i>	Во время дисперсии	Finlay, 1971
<i>Acrocephalus palustris</i>	Тот же	Dowsett-Lemaire, 1978
<i>A. scirpaceus</i>	»	Тот же
<i>Ficedula albicollis</i>	Во время линьки (45—55)	Löhrl, 1959
<i>F. hypoleuca</i>	» (более 35)	Berndt, Winkel, 1979
	» (35—50)	Наши данные
<i>Phylloscopus trochilus</i>	До начала дисперсии (30—40)	Соколов и др., 1986
<i>Sylvia nisoria</i>	Тот же (30—40)	Соколов, 1976
<i>S. curruca</i>	Во время дисперсии (40—55)	Наши данные
<i>Hippolais icterina</i>	Во время дисперсии (30—45)	Тот же
<i>Motacilla alba</i>	Тот же (35—50)	Паевский, 1976
<i>Anthus trivialis</i>	» (40—55)	Наши данные
<i>Lanius collurio</i>	» (35—55)	Тот же
<i>Sturnus vulgaris</i>	До начала дисперсии (30—35)	Соколов, 1976
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Во время линьки (40—55)	Haukioja, 1971
<i>Spizella pusilla</i>	До начала дисперсии	Adams, Brewer, 1981
<i>Fringilla coelebs</i>	Тот же (30—40)	Соколов, 1981
<i>Carpodacus erythrinus</i>	После окончания дисперсии	Наши данные

да возвращались обратно (либо в тот же сезон, либо на следующий год — Исаков, 1957; Щербаков, 1960). Тогда теории филонатрии не было и опыты ее только нащупывали. Теперь ясно, что у многих видов период импринтинга территории приходится на ранний возраст, поэтому перевозить нужно птенцов. Более того, если требуется повысить возврат птиц в новый район, то надо как можно дольше задержать их в районе выпуска и тем самым дать возможность им до разлета установить связь с местом выпуска. Так например, в случае создания искусственной прикормки с мучными червями в месте выпуска в Курских дубравах молодых мухоловок-пеструшек И. Д. Щербакову и Ю. А. Исакову удалось повысить процент возврата их на следующий год с 3,5 до 9—13 (Исаков, 1957; Щербаков, 1960). Исследователи объясняли эффект уменьшения смертности у молодых птиц, получавших подкормку. Однако анализ распределения возвратов птиц на следующий год относительно места выпуска показывает, что птицы, имевшие подкормку, гнездились ближе к месту выпуска, чем те, которые таковой не имели.

Результаты завозов яиц, птенцов и взрослых птиц в новые гнездовые районы

Вид	Возраст птиц при выпуске, сут	Дальность (направление) перевозки, км	Доля птиц*, пойманных в последующие годы в р-не		Литературный источник
			вывоза	выпуска	
<i>Diomedea immutabilis</i>	30 35—150	400 (SE)	0,0 26,0	35,0 0,0	Fisher, 1971
<i>Anas platyrhynchos</i>	яйца	2000 (NE)	—	50,0	Välikangas, 1933
Тот же	25—45	?	—	35,0	Lee, Kruse, 1973
<i>Aix sponsa</i>	pull.	320	—	10,0	цит. по Matthews, 1955
Тот же	pull.	48	—	10,0	Capen et al., 1974
<i>Bucephala clangula</i>	ad. pull.	300	+ —	— +	Rogge, 1984
<i>Branta canadensis</i>	50	160	—	21,0	Surrendi, 1970
<i>Anser anser</i>	pull.	1600 (NNE)	—	60,0	Исаков, 1957
<i>Pandion haliaetus</i>	яйца pull.	500 (N)	0,0 0,0	15,5	Zimmerman, 1976
<i>Larus canus</i>	яйца	500 (E)	—	6,3	цит. по Matthews, 1955
<i>Ficedula albicollis</i>	30 50	90 (S) »	0,0 0,0	10,0 18,0	Löhrl, 1959
<i>F. hypoleuca</i>	ad. 30	400 (SW)	24,2 0,0	0,0 7,5—13,0**	Исаков, 1957
Тот же	ad. 30	45	18,2 0,0	0,0 5,5—9,0*	Щербаков, 1960
Тот же	яйца pull. ≥36	250 (W)	0,0 0,0 0,0	10,6 13,5 7,5	Berndt, Winkel, 1979
<i>Fringilla coelebs</i>	≤30 ≥40	26 (NE)	0,0 8,6	9,1 0,0	Соколов, 1981

* Доля взята от числа выпущенных или покинувших район выпуска птиц.

** Доля от птиц, имевших прикормку в районе выпуска.

Некоторые орнитологи считают, что формирование связи с гнездовой территорией впервые происходит весной после прилета птиц в гнездовую область (Мальчевский, 1969; Зимин, 1981). Аргументом служит то, что они не обнаруживают их в районе рождения. Для большинства видов это неверно. Перелетные птицы, как правило, не отправляются в свою первую миграцию, пока не установят связь с районом, куда они будут стремиться вернуться весной. Без знания конкретной цели перелетные птицы проделывают только первую осеннюю миграцию, поскольку они не имеют врожденного знания точного местоположения зимовки (Дольник, 1975). Есть, правда, загадочные в отношении филопатрии виды, в частности *Erithacus rubecula*, у которой в Карелии отсутствует привязанность не только к району рождения, но и к местам прежнего гнездования (Зимин, Артемьев, 1986). Это тем более удивительно, что зарянки прекрасно возвращаются на прежнее место зимовки (Herrera, Rodriguez, 1979), т. е. они обладают способностью к навигации. Не исключено, что они помнят и свои прежние места гнездования, но предпочитают их менять. Тот факт, что птицы прекрасно запоминают по несколько мест гнездования и зимовки, доказан (Berndt, Sternberg, 1968; Schenker, 1976). Например на мухоловке-пеструшке убедительно показано, что птица может гнездиться то в одной, то в другой дуплянке, в зависимости от обстоятельств (Berndt, Sternberg, 1968). Запечатленную в юношеском возрасте территорию альбатросы и буревестники (приступающие к гнездованию только на 7—8-м году жизни) не забывают все эти годы, несмотря на то, что обитают до размножения совсем в других районах (Perrins, 1966; Fisher, 1971).

Что лежит в основе механизма образования территориальных связей, почти неизвестно. Ясно, что это связано с навигацией. Мы твердо знаем следующее: у воробьиных в возрасте 30—50 сут устанавливается связь с местом, где они находятся. Они как-то узнают его «координаты» (Соколов и др., 1984). Обнаружено, что для этого им необходимо свободно перемещаться в этом районе, хотя бы в пределах ограниченной территории, радиусом всего нескольких сотен метров. У мухоловки-пеструшки установлено, что во время периода запечатления района будущего гнездования птицы держатся в нем около недели, перемещаясь при этом то в одном, то в другом направлении в пределах всего 600 м (Соколов и др., 1987). Такие «челночные» кочевки, возможно, способствуют «снятию координат» локального района и запоминанию каких-то топографических ориентиров на местности. Если птиц в период импринтинга территории содержать в небольшом павильоне или вольере, как это мы делали с зябликами (Соколов и др., 1984) и Лерль (Löhr, 1959) с мухоловками-белошейками, то они оказываются неспособными «снять координаты» места содержания. Если их после этого выпускали, то они, живя возле вольеры и даже залетая в нее кормиться, образовывали связь и на следующий год их отлавливали в нескольких десятках метров от места выпуска. Причем, как мы выяснили с помощью экспериментальных завозов, молодым зябликам, чтобы успешно вернуться весной в запечатленный район, не обязательно знать подходы к этому району по крайней мере в радиусе 30 км, т. е. они «снимают координаты» с точностью до 1 км. Весной они прилетают в этот крошечный район без каких-либо регистрируемых поисковых полетов.

Фишер (Fisher, 1971) установил, что темноспинным альбатросам *Diomedea immutabilis* для успешного возвращения (через 7—8 лет) в родную колонию на небольшой остров не требуется в юношеском

возрасте исследовать прилежащие к этой колонии территории с высоты. Для снятия координат колонии им достаточно было в возрасте от 1 мес до 5 мес (до подъема на крыло) перемещаться в ее окрестностях пешком. Юные альбатросы, перевезенные после того, как они запечатлели территорию, возвращались в родную колонию даже тогда, когда ландшафт вокруг нее был существенно изменен (вырублены деревья и кустарники, уничтожены старые гнезда и перемешан песок в самой колонии). Хоминговые опыты с голубями, у которых возможность визуального обзора местности при возвращении домой была исключена с помощью специальных контактных линз, подтвердили предположение, что ландшафт не играет определяющей роли при запечатлении и поиске птицами локальных районов (Schmidt-Koenig, Schlichte, 1972). Из всех известных нам навигационных гипотез наиболее приемлема для понимания импринтинга территории бикоординатная гипотеза, согласно которой птицы воспринимают какие-то градиентные геофизические параметры (например, вертикальные компоненты магнитного поля Земли и изолинии силы гравитации), образующие координатную сетку, и используют ее для определения направления к дому (Schmidt-Koenig, 1985). Если птицам действительно для «снятия координат» локального района необходимо получить информацию о градиентах среды, то тогда становится понятным, почему они не могут получить этой информации, находясь в маленьком павильоне или вольере (Соколов и др., 1984).

В заключение остановимся на вопросе о происхождении и адаптивном значении филопатрии у перелетных птиц. Известно, что тенденция размножаться на постоянной территории имеет место не только у перелетных, но и оседлых видов. Имеются экспериментальные доказательства, что некоторые оседлые виды, например *Tetrao urogallus*, *Phasianus colchicus* (Валькович, Фокин, 1985), *Passer montanus* (Пиновский, 1970), *Columba livia* (обзоры Goud, 1982; Schmidt-Koenig, 1985), способны к хомингу, т. е. обладают навигационными способностями. У оседлых видов также имеется конкретный период, когда формируется связь с будущей гнездовой территорией (Бардин, 1983; Weise, Meyer, 1979; Wiltshcko R., Wiltshcko W., 1985). Все это свидетельствует о том, что механизм филопатрии мог возникнуть в классе птиц еще до появления перелетных видов. Не исключено, что основу механизма филопатрии птицы вообще унаследовали от рептилий, которые, как мы знаем, таким механизмом обладают. Перелетные птицы, вероятно, только усовершенствовали его.

На вопрос, почему перелетные птицы предпочитают возвращаться на знакомую им территорию, можно ответить так: на своей территории любая особь имеет ряд преимуществ, связанных со знанием распределения кормовых ресурсов, водоемов, наиболее оптимальных мест для токования и гнездования (или зимовки), отдыха, укрытий от хищников и т. п. Кроме того, на прежней территории особь имеет вероятность образовать пару с уже знакомым, проверенным партнером. Особь на своей территории в большинстве случаев может быть более конкурентоспособной, чем на новой незнакомой ей территории.

ЛИТЕРАТУРА

Бардин А. В. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.) // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц. — Тарту, 1983. — № 14. — С. 43—69.

Валькович В. М., Фокин С. Ю. К вопросу о хоминге искусственно выращенных птиц // Дичеразведение в охот. хоз-ве. — М., 1985. — С. 121—125.

Виксне Я. А. О значении послегнездовых кочевок в территориальном размещении гнездящихся озерных чаек (*Larus ridibundus*)//Экология водоплавающих птиц Латвии. — Рига, 1968. — С. 167—205.

Данилов Н. Н. Территориальные связи птиц и регуляции энергетических отношений в биогеоценозах//Мат-лы 7-й Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1970. — Ч. 1. — С. 45—47.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. — М.: Наука, 1975. 398 с.

Зимин В. Б. К экологии обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pall.) в Карелии//Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. — Петрозаводск, 1981. — С. 13—31.

Зимин В. Б., Артемьев А. В. Территориальное поведение зарянок в послегнездовой период (по наблюдениям в юго-восточном Приладожье)//Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. — Петрозаводск, 1986. — С. 5—20.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В. Результаты отлова и мечения птиц в гнездовой период//Мат-лы 9-й Прибалт. орнитол. конф. — Вильнюс, 1976. — С. 98—102.

Исаков Ю. А. Теория и практика переселения перелетных птиц//Тр. 2-й Прибалт. орнитол. конф. — 1957. — С. 202—224.

Кашенцева Т. А. Возрастная структура популяции черных стрижей (*Apus apus*) в Окском заповеднике//Вестн. зоол. — 1982. — № 3. — С. 44—48.

Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. — Алма-Ата, 1979. — 310 с.

Лихачев Г. Н. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и ее связь с гнездовой территорией//Тр. Бюро кольцевания. — 1955. — Вып. 8. — С. 123—156.

Люлеева Д. С. Результаты мечения городской ласточки на Куршской косе за 1958—1963 гг.//Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц. — Таллин, 1967. — № 4. — С. 101—103.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М., 1968. — 597 с.

Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц//Вестн. Ленингр. ун-та. — 1957. — Вып. 2, № 9. — С. 58—70.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц//Зоол. журн. — 1968. — Т. 47, вып. 6. — С. 833—842.

Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц//Орнитология в СССР. — Ашхабад, 1969. — Ч. 1. — С. 111—124.

Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания//Методы изучения миграций птиц. — М., 1977. — С. 46—60.

Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Популяционная экология мигрирующих уток в Латвии. — Рига, 1986. — 109 с.

Онно С. Об этологических механизмах, определяющих гнездовой консерватизм у сизой чайки//Мат-лы 7-й Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1970. — Ч. 1. — С. 65—68.

Паевский В. А. Предмиграционные передвижения и смертность белых трясогузок на Куршской косе//Исследования по биологии птиц. — Л., 1976. — С. 64—68 (Тр. ЗИН АН СССР. — Т. 65).

Пиновский Я. Привязанность полевого воробья к определенным территориям в онтогенезе//Мат-лы 7-й Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1970. — Ч. 1. — С. 77—81.

Поливанов В. М. Местные популяции у птиц и степень их постоянства//Тр. Дарвин. гос. запов. — 1957, вып. 4. — С. 79—157.

Поливанов В. М. О популяциях у птиц//Бюл. МОИП. — 1984. — Т. 89, вып. 5. — С. 63—74.

Соколов Л. В. Сроки образования связи с районом будущего гнездования у некоторых перелетных воробьиных птиц на Куршской косе//Зоол. журн. — 1976. — Т. 55, вып. 3. — С. 395—401.

Соколов Л. В. «Чувствительный» период в процессе формирования связи с территорией будущего гнездования у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе//Зоол. журн. — 1981. — Т. 60, вып. 6. — С. 887—893.

Соколов Л. В. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе//Популяционная экология зяблика. — Л., 1982. — С. 215—228 (Тр. ЗИН АН СССР. — Т. 90).

Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе Балтийского моря//Зоол. журн. — 1986. — Т. 65, вып. 10. — С. 1544—1551.

Соколов Л. В. и др. Проверка способности молодых зябликов запечатлеть и находить территорию будущего гнездования//Зоол. журн. — 1984. — Т. 63, вып. 11. — С. 1671—1681.

Соколов Л. В., Высоцкий В. Г., Бардин А. В. Дисперсия и филопатрия мухоловки-пеструшки на Куршской косе//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. — Л., 1986а. — Ч. 2. — С. 249—251.

Соколов Л. В., Высоцкий В. Г., Бардин А. В. Послегнездовая дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе//Исследования по фауне и экологии птиц Паларктики. — М., 1987.

Соколов Л. В., Лапшин Н. В., Резвый С. П. Территориальное поведение веснички на Куршской косе Балтийского моря и в юго-восточном Приладожье//Актуальные проблемы орнитологии. — М., 1986б. — С. 190—206.

Чаун М. Г. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях//Привлечение полезных птиц-дуплогнездяников в лесах Латвийской ССР. — Рига, 1958. — С. 73—99.

Черничко И. И., Юрчук Р. Н. Колониальность и пространственно-этологическая структура популяции у береговой ласточки//Теоретические аспекты колониальности у птиц. — М., 1984. — С. 161—164.

Шутов С. В. Гнездовой консерватизм, филопатрия, дисперсия и плотность гнездования двух видов пеночек в южной Субарктике//Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. — Свердловск, 1986. — С. 78—93.

Щербakov И. Д. Опыт активного заселения мухоловкой-пеструшкой и большой синицей островных лесов Мордовской АССР//Тр. пробл. и темат. совещ. — 1960. — Вып. 9. — С. 351—360.

Adams R. J., Brewer R. Autumn selection of breeding location by field sparrows//Auk. — 1981. — Vol. 98. — P. 629—631.

Bairlein F. Über die Biologie einer südwestdeutschen Population der mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*)//J. Ornithol. — 1978. — Bd 119, N 1. — S. 14—51.

Baker R. Demystifying vertebrate migration//New Sci. — 1978. — Vol. 80, N 1129. — P. 526—528.

Berger A. J., Radabaugh B. E. Returns of Kirtland's Warblers to the breeding grounds//Bird-Band. — 1968. — Vol. 39, N 3. — P. 161—186.

Berndt R., Sternberg H. Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion//Ibis. — 1968. — Vol. 110. — P. 256—269.

Berndt R., Winkel W. Verfrachtungs-Experimente zur Frage der Geburtsortsprägung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*)//J. Ornithol. — 1979. — Bd 120. — S. 41—53.

Capen D. E., Crenshaw W. J., Coulter M. W. Establishing breeding populations of wood ducks by relocating wild broods//J. Wildlife Manag. — 1974. — Vol. 38, N 2. — P. 253—256.

Cooke F., MacInnes C. D., Pevett J. P. Gene flow between breeding populations of the lesser snow goose//Auk. — 1975. — Vol. 92. — P. 493—510.

Curio E. Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers (*Ficedula h. hypoleuca* Pallas)//Zool. J. Syst. — 1959. — Bd 85. — S. 185—220.

Darley J. A., Scott D. M., Taylor N. K. Effects of age, sex, and breeding success on site fidelity of Gray Catbirds//Bird-Band. — 1977. — Vol. 48, N 2. — P. 145—151.

Dexter R. W. Fourteen-year life history of a bandage chimney swift//Bird-Band.— 1970. — Vol. 50, N 1. — P. 30—33.

Dow H., Fredga S. Breeding and natal dispersal of the goldeneye, *Bucephala clangula*//J. Anim. Ecol. — 1983. — Vol. 52, N 3. — P. 681—695.

Dowsett-Lemaire F. Annual turnover in a Belgian population of Marsh Warblers, *Acrocephalus palustris*//Gerfaut. — 1978. — Vol. 68, N 4. — P. 519—532.

Ely C. A., Latas P. J., Lohoefer R. R. Additional returns and recoveries of North American bird banded in Southern Mexico//Bird-Band. — 1977. — Vol. 48, N 3. — P. 275—278.

Finlay J. C. Post-breeding nest cavity defense in Purple Martins//Condor. — 1971. — Vol. 73, N 3. — P. 381—382.

Fisher H. J. Experiments on homing in Laysan albatrosses//Condor. — 1971. — Vol. 73, N 3. — P. 389—400.

Freer V. M. Factors affecting site tenacity in New York Bank Swallow//Bird-Band. — 1979. — Vol. 50, N 4. — P. 349—357.

Gould J. L. The map sense of pigeons//Nature. — 1982. — Vol. 296, N 5854. — P. 205—211.

Gratto C. L., Morrison R. I. G., Cooke F. Philopatry, site tenacity, and mate fidelity in the semipalmated sandpiper//Auk. — 1985. — Vol. 102, N 1. — P. 16—24.

Greenwood P. J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals//Anim. Behav. — 1980. — Vol. 28, N 4. — P. 1140—1162.

Harvey P. H., Greenwood P. J., Campbell B., Stenning M. J. Breeding dispersal of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)//J. Anim. Ecol. — 1984. — Vol. 53, N 3. — P. 727—736.

Harwood J., Harrison J. A study of an expanding Sand Martin colony//Bird Study. — 1977. — Vol. 24, N 1. — P. 47—53.

Haukioja E. Short-distance dispersal in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*//Orn. Fenn. — 1971. — Vol. 48, N 2. — P. 45—67.

- Hecke P. van. Ortstreue, Altersaufbau und Mortalität einer Population des Baum-
piepers (*Anthus trivialis*)//J. Ornithol. — 1981. — Bd 122. — S. 23—35.
- Herrera C. M., Rodriguez M. Year-to-year site constancy among three passer-
ine species wintering at a Southern Spanish locality//Ring and Migr. — 1979. —
N 2. — P. 160.
- Holland P. K., Robson J. E., Yalden D. W. The breeding biology of the
Common Sandpiper *Actitis hypoleucos* in the Peak District//Bird Study. — 1982. —
Vol. 29, N 2. — P. 99—110.
- Holmes R. T. Density, habitat, and the mating system of the western sandpiper
(*Calidris mauri*)//Oecologia. — 1971. — Vol. 7, N 2. — P. 191—208.
- Hund K., Prinzing R. Untersuchungen zur Ortstreue, Paartreue und Über-
lebensrate nestjunger Vögel bei der Mechlschwalbe *Delichon urbica* in Oberschwaben//
//Vogelwarte. — 1979. — Bd 30, N 2. — S. 107—117.
- Phylloscopus trochilus in Southern England//Orn. Scand. — 1982. — Vol. 13,
N 13. — P. 193—199.
- Lee F. B., Kruse A. D. High survival and homing rate of hand-reared Wild-
Strain mallards//J. Wildlife. — 1973. — Vol. 37, N 2. — P. 154—159.
- Lessells C. M. Brood size in Canada geese: a manipulation experiment//J. Anim.
Ecol. — 1986. — Vol. 55, N 2. — P. 669—689.
- Löhrl H. Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim
Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis*//J. Ornithol. — 1959. — Bd 100, N 2. — S. 132—
140.
- Matthews G. V. T. Bird navigation. — L., 1955. — 141 p.
- Mazeaud F. Chémoréception et «homing» chez le saumon//Océanis. — 1984. —
Vol. 10, N 2. — P. 179—189.
- McNicholl M. K. Larid site tenacity and group adherence in relation to habi-
tat//Auk. — 1975. — Vol. 92, N 1. — P. 98—104.
- Mewaldt L., Richard K. J. Breeding site faithfulness, reproductive biology,
and adult survivorship in an isolated population of Cassin's finches//Condor. — 1985. —
Vol. 87, N 4. — P. 494—510.
- Moreau R. E. The recurrence in winter quarters (Ortstreue) of trans — Saharan
migrants//Bird Study. — 1969. — Vol. 16, N 2. — P. 108—110.
- Olsson V. Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco*, *Bu-
teo buteo*, *Ardea cinerea*, *Larus argentatus*//Acta Verteb. — 1958. — Vol. 1, N 2. —
P. 31—39.
- Oring L. W., Lank D. B. Breeding area fidelity, natal philopatry, and the social
systems of sandpipers//Shorebirds: Breed. Behav. and Popul. — N. Y.; L., 1984. —
P. 125—147.
- Oring L. W., Lank D. B. Sexual selection, arrival times, philopatry and site
fidelity in the polyandrous spotted sandpiper//Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1982. —
Vol. 10, N 3. — P. 185—191.
- Perrins C. M. Survival of young Manx Shearwaters *Puffinus puffinus* in rela-
tion to their presumed date of hatching//Ibis. — 1966. — Vol. 108. — P. 132—134.
- Perrins C. M. Age of first breeding and adult survival rates in the swift//Bird
Study. — 1971. — Vol. 18, N 2. — P. 61—70.
- Rheinwald G., Gutscher H. Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe
(*D. urbica*)//Vogelwarte. — 1969. — Bd 90, N 4. — S. 121—140.
- Rodda G. H. Navigation in juvenile alligators//Z. Tierpsychol. — 1985. —
Vol. 68, N 1. — P. 65—77.
- Rogge D. Versuche zur Wiederansiedlung der Schellente durch Verfrachtung von
Schellentenfamilien//Falke. — 1984. — Bd 31, N 6. — S. 190—195.
- Schenker R. Winterplatztreue beim Bergfinken (*Fringilla montifringilla*)//Vo-
gelwarte. — 1976. — Bd 28, N 4. — S. 313—314.
- Schmidt-Koenig K., Schlichte H. J. Homing in pigeons with reduced
vision//Proc. Nat. Acad. Sci. — 1972. — Vol. 69. — P. 2446—2447.
- Schmidt-Koenig K. Hypothesen und Argumente zum Navigationsvermögen
der Vögel//J. Ornithol. — 1985. — Bd 126, N 3. — S. 237—252.
- Schmidt K. Untersuchungen zum Vorkommen der Uferschwalbe, *Riparia riparia*
(L.), im mittleren Werratal (Bez. Suhl.)//Thüring. ornithol. Mitt. — 1982. — N 29. —
S. 73—80.
- Shields W. M. Factors affecting nest and site fidelity in Adirondack barn swal-
lows (*Hirundo rustica*)//Auk. — 1984. — Vol. 101, N 4. — P. 780—789.
- Skeel M. A. Nesting success, density, philopatry, and nest-site selection of the
Whimbrel (*Numenius phaeopus*) in different habitats//Can. J. Zool. — 1983. — Vol. 61,
N 1. — P. 218—225.
- Solonen T. Population dynamics of the garden warbler, *Sylvia borin*, in south-
ern Finland//Orn. Fenn. — 1979. — Vol. 56, N 1. — P. 3—12.
- Stenhouse S. Migratory orientation and homing in *Ambystoma maculatum* and
Ambystoma opacum//Copeia. — 1985. — N 3. — P. 631—637.

- Stjernberg T. Breeding biology and population dynamics of the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus*//Acta Zool. Fenn. — 1979. — N 157. — P. 88.
- Surrendi D. The mortality, behavior, and homing of transplanted juvenile Canada geese//J. Wildlife Manag. — 1970. — Vol. 34, N 4. — P. 719—733.
- Tiainen J. Population ecology of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland. — Helsinki, 1983. — 123 p.
- Välikangas L. Finnische Zugvögel aus englischen Vogeleiern//Vogelzug. — 1933. — Bd 4, N 4. — S. 75—85.
- Weise C. M., Meyer J. R. Juvenile dispersal and development of sitefidelity in the black-capped chickadee//Auk. — 1979. — Vol. 96, N 1. — P. 40—55.
- Weitnauer E. Lebensdauer, Partnertreue, Ortstreue sowie Fernfunde beringter Mauersegler *Apus apus*//Ornithol. Beob. — 1975. — Bd 72, N 3. — S. 87—100.
- Wiltschko R., Wiltschko W. Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny//Anim. Behav. — 1985. — Vol. 33. — P. 583—590.
- Winkel W. Zum Ortstreue-Verhalten des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) im westlichen Randbereich seines mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes//J. Ornithol.— 1982. — Bd 123. — S. 155—173.
- Zimmerman D. R. Endangered bird species: habitat manipulation methods//Science. — 1976. — Vol. 192, N 42. — P. 876—878.

L. V. Sokolov

PHYLOPATRY OF MIGRATORY BIRDS

Summary

According to the bird ringing data analysis a phylopatry was discovered for more than 150 migrating species of birds, a nest—site tenacity — for about 240 species and a winter phylopatry — for 140 species. The species under question belong to 14 orders. Population and sex differences of phylopatry were discussed. It was postulated that the species differences of birds returning to the birth place was a sequence of the variety of the coincidence of the future nesting site imprinting time and the state during in the birth place. It was revealed that the connections with the future nest site territory of the species with the high level of phylopatry maked up at about 30—40 days from hatching before the post-fledgling dispersal. The data on breeding territory imprinting time of the different species were discussed. It was suggested that for successful and effective acclimatization and reacclimatization of the migrating species to the new regions it was necessary to move the nestings before the future nesting site imprinting time. The origin and adaptive significance of phylopatry in the migrating birds the possible territory fixation mechanism were discussed.

Л. С. Степанян, А. Болд, В. Е. Фомин

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СПИСОК ПТИЦ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

Орнитологическая фауна Монгольской Народной Республики в последние годы была предметом интенсивных исследований. Хотя все новые авифаунистические находки нашли отражение в литературе, но материалы эти оказались очень рассеянными. Это обстоятельство побудило составить предлагаемый вниманию читателей таксономический список птиц МНР. Он основан на критической обработке литературных сведений и дополнен данными, полученными при обработке коллекционных материалов, хранящихся в Зоологическом музее Московского университета и в Институте биологии АН МНР, а также на материалах орнитологического отряда Советско-Монгольской комплексной экспедиции.

Список на данный момент может считаться полным, но в будущем он, несомненно, увеличится. Монгольская Народная Республика, занимая внутренние области Центральной Азии, представляет собой регион, через который проходят миграционные пути большого числа видов птиц северной Палеарктики. Именно за счет этой фенологической группы — транзитных мигрантов — возможны существенные дополнения списка. Кроме того, ареалы многих видов заходят в пределы территории Монголии лишь незначительной своей частью. Популяции в таких окраинных участках ареалов нередко весьма разрежены и здесь может сказаться явление пульсаций границ ареалов, что приводит к неежегодному гнездованию. Такие ситуации имеют место у восточных, северных и западных пределов страны. Для того чтобы располагать конкретными материалами о характере пребывания таких видов, необходимы дальнейшие детальные наблюдения в упомянутых районах. В настоящее время во многих случаях имеются лишь регистрации тех или других видов здесь в гнездовое время и предположения о возможности их гнездования строятся на общих соображениях, а не на конкретных фактах.

Второе затруднение касается преимущественно группы водных и околоводных птиц. Монголия богата озерами, и здесь существует разнообразная лимнадофильная фауна, в том числе и орнитологическая. Помимо гнездования многие виды проводят здесь период линьки. Некоторые группы представлены в гнездовое время неполовозрелыми летующими особями. Сказанное касается главным образом представителей отряда гусеобразных (*Anseriformes*). В целом вопрос об истинном характере пребывания многих лимнадофильных птиц в пределах озерной системы Монголии остается открытым. Здесь также необходимы дальнейшие наблюдения. Наконец, следует отметить категорию случаев одноразовой регистрации некоторых видов. Если такие факты

имели место в гнездовое время и касались птиц, для которых здесь существуют условия гнездования, то решение вопроса о том, гнездовая это регистрация или случай залета, было весьма затруднительным.

Библиография по орнитологии Монголии в настоящее время чрезвычайно выросла. Приведенный в конце статьи библиографический список далеко не полный. В него включены работы преимущественно фаунистического содержания, а также те, в которых авифаунистический компонент занимает существенное место. Все упомянутые работы были использованы при подготовке настоящей статьи.

В нижеследующем таксономическом списке птиц Монголии приняты следующие указания относительно характера пребывания зарегистрированных форм. Если гнездование вида не вызывает сомнений, то после его наименования не сделано никаких пометок. Виды с невыясненным характером пребывания имеют пометку «Статус?». Виды, встреченные только на миграциях, помечены как «Мигрант». Встречающиеся только зимой и в миграционный период — «На зимовке». Встречающиеся в летний период, но определенно не гнездящиеся — «Летующий». Случайно и нерегулярно попадающие в пределы страны — «Залет». В тех случаях, когда сам факт регистрации вида вызывает сомнения, его название приводится со знаком вопроса.

Порядок и объем надвидовых таксонов, а также объем вида, принятые в списке, соответствуют классификации систематического списка птиц фауны СССР (Степанян, 1975, 1978).

СПИСОК ПТИЦ МОНГОЛИИ

ОТРЯД GAVIIFORMES

Семейство Gaviidae

Gavia arctica (Linnaeus, 1758)

ОТРЯД PODICIPEDIFORMES

Семейство Podicipedidae

Podiceps nigricollis C. L. Brehm, 1831

P. auritus (Linnaeus, 1758)

P. cristatus (Linnaeus, 1758)

ОТРЯД PELECANIFORMES

Семейство Pelecanidae

Pelecanus crispus Bruch, 1832

Семейство Phalacrocoracidae

Phalacrocorax carbo (Linnaeus, 1758)

ОТРЯД CICONIIFORMES

Семейство Ardeidae

Botaurus stellaris (Linnaeus, 1758)

Ixobrychus minutus (Linnaeus, 1766)

Egretta alba (Linnaeus, 1758)

Ardea cinerea Linnaeus, 1758

A. purpurea Linnaeus, 1766. Статус?

Семейство Threskiornithidae

Platalea leucorodia Linnaeus, 1758

Семейство Ciconiidae

Ciconia boyciana Swinhoe, 1873. Залет

C. nigra (Linnaeus, 1758)

ОТРЯД ANSERIFORMES

Семейство Anatidae

Anser anser Linnaeus, 1758

A. albifrons (Scopoli, 1769). Мигрант

A. fabalis (Latham, 1787). Мигрант

Eulabea indica (Latham, 1790)

Cygnopsis cygnoides (Linnaeus, 1758)

Cygnus olor (Gmelin, 1789). Летующий

C. cygnus (Linnaeus, 1758)

C. bewickii Yarrell, 1830. Мигрант

Tadorna ferruginea (Pallas, 1764)
T. tadorna (Linnaeus, 1758)
Anas platyrhynchos Linnaeus, 1758
A. poecilorhyncha Forster, 1781
A. crecca Linnaeus, 1758
A. formosa Georgi, 1775. Мигрант
A. falcata Georgi, 1775. Статус?
A. strepera Linnaeus, 1758
A. penelope Linnaeus 1758
A. acuta Linnaeus, 1758. Мигрант
A. querquedula Linnaeus, 1758
A. clypeata Linnaeus, 1758
Aix galericulata (Linnaeus, 1758)? Статус?
Netta rufina (Pallas, 1773)
Aythya ferina (Linnaeus, 1758)
A. nyroca (Güldenstädt, 1770). Статус?
A. fuligula (Linnaeus, 1758)
A. marila (Linnaeus, 1761). Мигрант
Histrionicus histrionicus (Linnaeus, 1758). Мигрант
Bucephala clangula (Linnaeus, 1758)
Melanitta deglandi (Bonaparte, 1850)
Oxyura leucocephala (Scopoli, 1769)
Mergus albellus Linnaeus, 1758. Мигрант
M. serrator Linnaeus, 1758. Статус?
M. merganser, Linnaeus, 1758

ОТРЯД FALCONIFORMES

Семейство Pandionidae

Pandion haliaetus (Linnaeus, 1758)

Семейство Accipitridae

Pernis ptilorhyncus (Temminck, 1821). Статус?

Milvus migrans (Boddaert, 1783)

Circus cyaneus (Linnaeus, 1766)

C. macrourus (S. G. Gmelin, 1771). Статус?

C. melanoleucos (Pennant, 1769)

C. aeruginosus (Linnaeus, 1758)

Accipiter gentilis (Linnaeus, 1758)

A. nisus (Linnaeus, 1758)

A. gularis (Temminck et Schlegel, 1844)

Buteo lagopus (Pontoppidan, 1763). На зимовке

B. hemilasius Temminck et Schlegel, 1844

B. rufinus (Cretzschmar, 1827)

B. buteo (Linnaeus, 1758)

Circus gallicus (Gmelin, 1788). Статус?

Hieraaetus pennatus (Gmelin, 1788)

Aquila rapax (Temminck, 1828)

A. clanga Pallas, 1811

A. heliaca Savigny, 1809

A. chrysaetus (Linnaeus, 1758)

Haliaeetus leucoryphus (Pallas, 1771)

H. albicilla (Linnaeus, 1758)

Gypaetus barbatus (Linnaeus, 1758)

Aegyptius monachus (Linnaeus, 1766)

Gyps fulvus (Hablizl, 1783). Статус?

G. himalayensis Hume, 1869

Семейство Falconidae

Falco cherrug Gray, 1834

F. peregrinoides Temminck, 1829

F. peregrinus Tunstall, 1771

F. subbuteo Linnaeus, 1758

F. columbarius Linnaeus, 1758

F. amurensis Radde, 1863

F. naumanni Fleischer, 1818

F. tinnunculus Linnaeus, 1758

ОТРЯД GALLIFORMES

Семейство Tetraonidae

Lagopus lagopus (Linnaeus, 1758)

L. mutus (Montin, 1776)

Lyrurus tetrix (Linnaeus, 1758)

Tetrao urogallus Linnaeus, 1758

T. parvirostris Bonaparte, 1856
Tetrastes bonasia (Linnaeus, 1758)

- Семейство Phasianidae
Tetraogallus altaicus (Gebler, 1836)
Alectoris chukar (J. E. Gray, 1830)
Perdix dauurica (Pallas, 1811)
Coturnix coturnix (Linnaeus, 1758)
C. japonica Temminck et Schlegel, 1849
Phasianus colchicus Linnaeus, 1758

ОТРЯД GRUIFORMES

- Семейство Gruidae
Grus japonensis (P. L. S. Müller, 1776). Мигрант
G. leucogeranus Pallas, 1773. Мигрант. Летующий
G. grus (Linnaeus, 1758)
G. vipio Pallas, 1811
G. monacha Temminck, 1835. Статус?
Anthropoides virgo (Linnaeus, 1758)

- Семейство Rallidae
Rallus aquaticus Linnaeus, 1758. Мигрант
Porzana porzana (Linnaeus, 1766). Статус?
P. pusilla (Pallas, 1776)
Crex crex (Linnaeus, 1758). Статус?
Gallinula chloropus (Linnaeus, 1758). Статус?
Fulica atra Linnaeus, 1758

- Семейство Otididae
Otis tarda Linnaeus, 1758
Chlamydotis undulata (Jacquin, 1784)

ОТРЯД CHARADRIIFORMES

- Семейство Rostratulidae
Rostratula benghalensis (Linnaeus, 1758). Залет

- Семейство Charadriidae
Pluvialis sauatarola (Linnaeus, 1758). Мигрант
P. fulva (Gmelin, 1789). Мигрант
Charadrius hiaticula Linnaeus 1758. Мигрант
Ch. dubius Scopoli, 1786
Ch. leschenaultii Lesson, 1826
Ch. mongolus Pallas, 1776. Статус?
Ch. veredus Gould, 1848
Ch. alexandrinus Linnaeus, 1758
Eudromias morinellus (Linnaeus, 1758)
Vanellus vanellus (Linnaeus, 1758)
Arenaria interpres (Linnaeus, 1758). Мигрант

- Семейство Recurvirostridae
Himantopus himantopus (Linnaeus, 1758)
Recurvirostra avosetta (Linnaeus, 1758)

- Семейство Scolopacidae
Tringa ochropus Linnaeus, 1758
T. glareola Linnaeus, 1758
T. nebulario (Gunnerus, 1767). Статус?
T. totanus (Linnaeus, 1758)
T. erythropus (Pallas, 1764). Мигрант
T. stagnatilis (Bechstein, 1803)
Heteroscelus brevipes (Vieillot, 1816). Мигрант
Actitis hypoleucos (Linnaeus, 1758)
Xenus cinereus (Güldenstädt, 1775). Мигрант
Phalaropus lobatus (Linnaeus, 1758). Мигрант
Philomachus pugnax (Linnaeus, 1758). Мигрант
Calidris minuta (Leisler, 1812). Мигрант
C. ruficollis (Pallas, 1776). Мигрант
C. subminuta (Middendorff, 1851). Мигрант
C. temminckii (Leisler, 1812). Мигрант
C. ferruginea (Pontoppidan, 1763). Мигрант
C. alpina (Linnaeus, 1758). Мигрант
C. cinnamomea (Horsfield, 1821). Мигрант
C. canutus (Linnaeus, 1758). Мигрант
C. alba (Pallas, 1764). Мигрант
Limicola falcinellus (Pontoppidan, 1763). Мигрант
Imnocruptes minimus (Brünnich, 1764). Мигрант
Gallinago gallinago (Linnaeus, 1758)

G. megala Swinhoe, 1861
G. stenura (Bonaparte, 1830). Мигрант
G. solitaria Hodgson, 1831
Scolopax rusticola Linnaeus, 1758
Numenius minutus Gould, 1841. Мигрант
N. arquata (Linnaeus, 1758). Статус?
N. madagascariensis (Linnaeus, 1766). Залет
N. phaeopus (Linnaeus, 1758). Мигрант
Limosa limosa (Linnaeus, 1758). Статус?
L. lapponica (Linnaeus, 1758). Мигрант
Limnodromus scolopaceus (Say, 1828). Залет
L. semipalmatus (Blyth, 1848)

Семейство Glareolidae

Glareola maldivarum J. R. Forster, 1795. Статус?

Семейство Stercorariidae

Stercorarius parasiticus (Linnaeus, 1758). Залет

Семейство Laridae

Larus ichthyaetus Pallas, 1773
L. relictus Lönnerberg, 1931. Статус?
L. minutus Pallas, 1776. Статус?
L. ridibundus Linnaeus, 1766
L. argentatus Pontoppidan, 1763
L. hyperboreus Gunnérus, 1767. Залет
L. canus Linnaeus, 1758. Статус?
Rissa tridactyla (Linnaeus, 1758). Залет
Chlidonias niger (Linnaeus, 1758)
Ch. leucopterus (Temminck, 1815)
Ch. hybrida (Pallas, 1811)
Gelochelidon nilotica (Gmelin, 1789)
Hydroprogne caspia (Pallas, 1770)
Sterna hirundo Linnaeus, 1758
S. albifrons Pallas, 1764

ОТРЯД COLUMBIFORMES

Семейство Pteroclididae

Syrhaptus paradoxus (Pallas, 1773)

Семейство Columbidae

Columba palumbus Linnaeus, 1758. Статус?
C. oenas Linnaeus, 1758. Статус?
C. livia Gmelin, 1789
C. rupestris Pallas, 1811
Streptopelia turtur (Linnaeus, 1758)
S. orientalis (Latham, 1790)

ОТРЯД CUCULIFORMES

Семейство Cuculidae

Cuculus canorus Linnaeus, 1758
C. saturatus Blyth, 1843

ОТРЯД STRIGIFORMES

Семейство Strigidae

Nyctea scandiaca (Linnaeus, 1758). На зимовке
Bubo bubo (Linnaeus, 1758)
Asio otus (Linnaeus, 1758)
A. flammeus (Pontoppidan, 1763)
Otus scops (Linnaeus, 1758)
Aegolius funereus (Linnaeus, 1758)
Athene noctua (Scopoli, 1769)
Glauucidium passerinum (Linnaeus, 1758)
Surnia ulula (Linnaeus, 1758)
Strix uralensis Pallas, 1771
S. nebulosa J. R. Forster, 1772

ОТРЯД CAPRIMULGIFORMES

Семейство Caprimulgidae

Caprimulgus indicus Latham, 1790. Статус?
C. europaeus Linnaeus, 1758

ОТРЯД APODIFORMES

Семейство Apodidae

Hirundapus caudacutus (Latham, 1801)
Apus apus (Linnaeus, 1758)
A. pacificus (Latham, 1801)

ОТРЯД CORACIIFORMES

Семейство Alcedinidae

Alcedo atthis (Linnaeus, 1758)

Семейство Урупidae

Урүра ерөпс Linnaeus, 1758

ОТРЯД PICIFORMES

Семейство Picidae

Junx torquilla Linnaeus, 1758

Picus canus Gmelin, 1788

Dryocopus martius (Linnaeus, 1758)

Dendrocopos major (Linnaeus, 1758)

D. leucotos (Bechstein, 1803)

D. minor (Linnaeus, 1758)

Picoides tridactylus (Linnaeus, 1758)

ОТРЯД PASSERIFORMES

Семейство Hirundinidae

Riparia riparia (Linnaeus, 1758)

Ptyonoprogne rupestris (Scopoli, 1769)

Hirundo rustica Linnaeus, 1758

H. daurica Linnaeus, 1771

Delichon urbica (Linnaeus, 1758)

D. dasypus (Bonaparte, 1850)

Семейство Alaudidae

Galerida cristata (Linnaeus, 1758)

Calandrella cinerea (Gmelin, 1789)

C. cheleensis (Swinhoe, 1871)

Melanocorypha mongolica (Pallas, 1776)

M. leucoptera (Pallas, 1811)

M. yeltoniensis (J. R. Forster, 1768). Залет

Eremophila alpestris (Linnaeus, 1758)

Alauda arvensis Linnaeus, 1758

Семейство Motacillidae

Anthus richardi Vieillot, 1818

A. godlewskii (Taczanowski, 1876)

A. campestris (Linnaeus, 1758)

A. trivialis (Linnaeus, 1758)

A. hodgsoni Richmond, 1907

A. gustavi Swinhoe, 1863. Мигрант

A. cervinus (Pallas, 1811). Мигрант

A. spinoletta (Linnaeus, 1758)

Motacilla flava Linnaeus, 1758

M. citreola Pallas, 1776

M. cinerea Tunstall, 1771

M. alba Linnaeus, 1758

M. personata Gould, 1861

Семейство Laniidae

Lanius cristatus Linnaeus, 1758

L. isabellinus Hemprich et Ehrenberg, 1833

L. excubitor Linnaeus, 1758

L. sphenocercus Cabanis, 1873

Семейство Oriolidae

Oriolus oriolus (Linnaeus, 1758)

O. chinensis Linnaeus, 1766. Летующий

Семейство Sturnidae

Sturnia sturnina (Pallas, 1776)

Sturnus cineraceus Temminck, 1835

S. vulgaris Linnaeus, 1758

S. roseus (Linnaeus, 1758)

Семейство Corvidae

Perisoreus infaustus (Linnaeus, 1758)

Carrulus glandarius (Linnaeus, 1758)

Cyanopica cyanus (Pallas, 1776)

Pica pica (Linnaeus, 1758)

Podoces hendersoni Hume, 1871

Nucifraga caryocatactes (Linnaeus, 1758)

Pyrrhocorax pyrrhocorax (Linnaeus, 1758)

Corvus monedula Linnaeus, 1758

C. dauuricus Pallas, 1776

C. frugilegus Linnaeus, 1758

- C. corone* Linnaeus, 1758
C. corax Linnaeus, 1758
- Семейство Bombycillidae
Bombycilla garrulus (Linnaeus, 1758). На зимовке
- Семейство Cinclidae
Cinclus cinclus (Linnaeus, 1758)
- Семейство Troglodytidae
Troglodytes troglodytes (Linnaeus, 1758). Статус?
- Семейство Prunellidae
Prunella collaris (Scopoli, 1769)
P. himalayana (Blyth, 1842)
P. julvescens (Severtzov, 1872)
P. montanella (Pallas, 1776). Мигрант
P. atrogularis (Brandt, 1844)
P. kosłowi (Przevalski, 1887)
- Семейство Sylviidae
bradypterus tacsanowskius (Swinhoe, 1871)
Locustella fasciolata (Gray, 1860). Мигрант
L. luscinoides (Savi, 1824)
L. certhiola (Pallas, 1811)
L. ochotensis (Miaodendorfi, 1853). Залет
L. naevia (Boadaert, 1783)
L. lanceolata (Temminck, 1840). Мигрант
Acrocephalus bistrigiceps Swinhoe, 1860
A. agricola (Jerdon, 1845)
A. aemtorum Blyth, 1849
A. stentoreus (Hemprich et Ehrenberg, 1833). Мигрант
A. arrundinaceus (Linnaeus, 1758)
Phragmaticola aedon (Pallas, 1776)
Hippolais caligata (Lichtenstein, 1823)
Sylvia nisoria (Bechstein, 1795)
S. communis Latham, 1787
S. curruca (Linnaeus, 1758)
S. nana (Hemprich et Ehrenberg, 1833)
Phylloscopus trochilus (Linnaeus, 1758). Мигрант
Ph. collybita (Vieillot, 1817)
Ph. borealis (Blasius, 1858)
Ph. trochiloides (Sundevall, 1837)
Ph. inornatus (Blyth, 1842)
Ph. proregulus (Pallas, 1811)
Ph. juscaius (Blyth, 1842)
Ph. griseolus Blyth, 1847
Ph. schwarzi (Radde, 1863)
- Семейство Regulidae
Regulus regulus (Linnaeus, 1758). Статус?
- Семейство Muscicapidae
ricedula zanthopygia (Hay, 1845)
F. mugimaki (Temminck, 1835). Мигрант
F. parva (Bechstein, 1794)
Muscicapa striata (Pallas, 1764)
M. sibirica Gmelin, 1789
M. latirostris Rafines, 1822.
Saxicola torquata (Linnaeus, 1766)
S. insignis (Gray, 1846)
Oenanthe oenanthe (Linnaeus, 1758)
Oe. pleschanka (Lepechin, 1770)
Oe. aeserti (Temminck, 1825)
Oe. isabellina (Temminck, 1829)
monticola saxatilis (Linnaeus, 1766)
Petrophila gularis (Swinhoe, 1863). Мигрант
Phoenicurus phoenicurus (Linnaeus, 1758)
Ph. ochruros (S. G. Gmelin, 1774)
Ph. erythronotus (Eversmann, 1841)
Ph. aureus (Pallas, 1776)
Ph. erythrogaster (Güldenstädt, 1775)
Luscinia megarhynchos C. L. Brehm, 1831
L. calliope (Pallas, 1776)
L. svecica (Linnaeus, 1758)
L. cyane (Pallas, 1776)

- L. sibilans* (Swinhoe, 1853). Мигрант
Tarsiger cyanurus (Pallas, 1773)
Turdus obscurus Gmelin, 1789
T. ruficollis Pallas, 1776
T. atrogularis Jarocki, 1819. Статус?
T. naumanni Temminck, 1820. Мигрант
T. eunomus Temminck, 1831. Мигрант
T. pilaris Linnaeus, 1758. Мигрант
T. sibiricus Pallas, 1776. Мигрант
T. viscivorus Linnaeus, 1758
Zoothera dauma (Latham, 1790). Мигрант
- Семейство Panuridae
Paradoxornis heudei David, 1872
Panurus biarmicus (Linnaeus, 1758)
- Семейство Aegithalidae
Aegithalos caudatus (Linnaeus, 1758)
- Семейство Passeridae
Remiz pendulinus (Linnaeus, 1758)
Parus palustris Linnaeus, 1758
P. montanus Baldenstein, 1827
P. cinctus Boddaert, 1783
P. ater Linnaeus, 1758
P. cyanus Pallas, 1770
P. bokharensis Lichtenstein, 1823
P. major Linnaeus, 1758
- Семейство Sittidae
Sitta europaea Linnaeus, 1758
Tichodroma muraria (Linnaeus, 1766)
- Семейство Certhiidae
Certhia familiaris Linnaeus, 1758
- Семейство Ploceidae
Passer domesticus (Linnaeus, 1758)
P. ammodendri Gould, 1872
P. montanus (Linnaeus, 1758)
Petronia petronia (Linnaeus, 1766)
Montifringilla nivalis (Linnaeus, 1766)
Pyrgilauda davidiana Verreaux, 1871
- Семейство Fringillidae
Fringilla coelebs Linnaeus, 1758. Мигрант
F. montifringilla Linnaeus, 1758
Spinus spinus (Linnaeus, 1758)
Carduelis carduelis (Linnaeus, 1758). На зимовке?
C. caniceps Vigors, 1831
Acanthis cannabina (Linnaeus, 1758). Статус?
A. flavirostris (Linnaeus, 1758)
A. flammea (Linnaeus, 1758). На зимовке
A. hornemanni (Holboell, 1843). На зимовке
Leucosticte nemoricola (Hodgson, 1836). Статус?
L. brandti Bonaparte, 1850
Leucosticte arcioa (Pallas, 1811)
Bucanetes mongolicus (Swinhoe, 1870)
Carpodacus erythrinus (Pallas, 1770)
C. roseus (Pallas, 1776). Статус?
C. rhodochlamys (Brandt, 1843)
C. rubicilla (Güldenstädt, 1775)
Uragus sibiricus (Pallas, 1773)
Pinicola enucleator (Linnaeus, 1758)
Loxia curvirostra Linnaeus, 1758
L. leucoptera Gmelin, 1789
Pyrrhula pyrrhula (Linnaeus, 1758). На зимовке
P. cineracea Cabanis, 1872
Coccothraustes coccothraustes (Linnaeus, 1758)
- Семейство Emberizidae
Emberiza citrinella Linnaeus, 1758. На зимовке
E. leucocephala S. G. Gmelin, 1771
E. cia Linnaeus, 1766
E. godlewskii Taczanowski, 1874
E. cioides Brandt, 1843
E. fucata Pallas, 1776

- E. schoeniclus* (Linnaeus, 1758)
E. pallasi (Cabanis, 1851)
E. chrysophrys Pallas, 1776. Мигрант
E. rustica Pallas, 1776. Мигрант
E. pusilla Pallas, 1776. Мигрант
E. spodocephala Pallas, 1776
E. aureola Pallas, 1773
E. rutila Pallas, 1776
E. hortulana Linnaeus, 1758
E. buchanani Blyth, 1844
E. bruniceps Brandt, 1841
Calcarius lapponicus (Linnaeus, 1758). На зимовке
Plectrophenax nivalis (Linnaeus, 1758). На зимовке

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., Скалон В. Н. Орнитологические заметки о Монголии//Охрана природы. — М., 1948. — Т. 5. — С. 17—31.
- Березовский М. Список птиц коллекции, собранной экспедицией Г. Н. Потанина в северо-западную Монголию в 1876—1877 гг.//Очерки северо-западной Монголии. — Спб., 1881. — Вып. 1. — С. 337—348.
- Бианки В. Материалы для авифауны Монголии и Восточного Тибета//Тр. эксп. Имп. Русск. геогр. о-ва. — 1907. — Т. 5. — 252 с.
- Бианки В. Материалы для авифауны восточной Монголии и северо-восточного Тибета по данным Монголо-Сычуанской экспедиции 1907—1909 гг.//Ежегодн. Зоол. музея Имп. Акад. наук. — 1916. — Т. 20. — С. 1—102.
- Болд А. Птицы Монгольской Народной Республики//Тр. Ин-та биол. АН МНР. — 1973. — № 7. — С. 139—166.
- Болд А. О птицах реки Булугун (МНР)//Орнитология. — М., 1965. — Вып. 7. — С. 346—349.
- Бутурлин С. А. Птицы Косогольской экспедиции В. С. Елпатьевского//Дневн. Зоол. Имп. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. — Нов. сер. — 1913. — Т. 1. — С. 1—64.
- Дементьев Г. П. Орнитогеографический очерк монгольской пустыни Гоби//Орнитология. — М., 1962. — Вып. 4. — С. 376—382.
- Дементьев Г. П., Шагдарсурэн О. О монгольских балобанах и таксономическом положении алтайского кречета//Тр. Зоол. музея МГУ. — 1966. — Т. 9. — С. 3—37.
- Дементьев Г. П., Шагдарсурэн О., Болд А. Зоогеографический обзор монгольской пустыни Гоби//Уч. зап. Монг. гос. ун-та. — 1966. — Вып. 2. — С. 16—27.
- Козлов П. К. Краткий отчет о Монголо-Тибетской экспедиции Государственного Русского географического общества 1923—1926 гг. — Л., 1928. — С. 1—47.
- Козлова Е. В. Птицы юго-западного Забайкалья, Северной Монголии и Центральной Гоби//Мат-лы комис. по исслед. Монг. и Тувин. народных респ. и Бурят-Монг. АССР. — Л., 1930. — Вып. 12. — 397 с.
- Козлова Е. В. Птицы высокогорного Хангая по наблюдениям зоологического отряда Монгольской экспедиции 1929 г. — Л., 1932. — 93 с.
- Козлова-Пушкарева Е. В. Птицы и промысловые млекопитающие Восточного Кентея. — Л., 1933. — 49 с.
- Пржевальский Н. Птицы (Мат-лы для орнитол. фауны Монголии и Тангутской страны)//Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в восточной нагорной Азии. — Спб., 1876. — Т. 2. — 175 с.
- Скрябин Н. Г., Сумъяа Д. Орнитофауна Прихубсугуля//MVR-Symposium 1983. Thesen Zoologische Beiträge. — Halle (Saale), 1983. — S. 78—79.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные Non-Passeriformes. — М., 1975. — 372 с.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. — М., 1978. — 392 с.
- Сушкин П. П. Список и распределение птиц Русского Алтая и ближайших частей северо-западной Монголии с описанием новых и малоизвестных форм. — Л., 1925. — 79 с.
- Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии. — М.; Л., 1938. — Т. 1. — 320 с.
- Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии. — М.; Л., 1938. — Т. 2. — 436 с.
- Тарасов М. П. Материалы по фауне птиц юго-восточной части Монгольского Алтая и прилегающей Гоби//Биол. сб. — Иркутск, 1960. — С. 159—178.
- Тугаринов А. Я. Материалы для орнитофауны северо-западной Монголии (хребт Танну-Ола, оз. Усуа-нор)//Орнитол. вестн., 1916. — Т. 7, № 2. — С. 77—90.

Тугаринов А. Я. Материалы для орнитофауны северо-западной Монголии (хребет Танну-Ола, оз. Усуа-нор)//Орнитол. вестн., 1916. — Т. 7, № 3. — С. 140—154.

Тугаринов А. Я. Северная Монголия и птицы этой страны//Мат-лы Комис. по исслед. Монг. и Танну-Тувин. народных респ. и Бурят-Монг. АССР. — Л., 1929. — Вып. 3. — С. 145—236.

Тугаринов А. Я. Птицы Восточной Монголии по наблюдениям экспедиции 1928 г.//Тр. Монг. комис. — 1932. — Вып. 1. — С. 1—46.

Шагдарсүрэн О. Кумай в Монгольской Народной Республике//Орнитология. — М., 1963. — Вып. 6. — 485 с.

Шагдарсүрэн О. Хищные птицы Центральной и Южной части Монголии и их практическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1964. — 26 с.

Dementiev G. P. Ornithogeographischer Überblick über die mongolische Gobi//Beitr. Vogelk. — 1964. — Bd 9. — S. 383—389.

Fisher W. Ornithologische Beobachtungen und der Versuch einer Bestandserfassung der Vögel an den mongolischen Wüstenseen Orog-nur und Buncagan-nur//Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden. — 1970. — Bd 30, N 6. — S. 101—129.

Grummt W. Ornithologische Beobachtungen in der Mongolei//Beitr. Vogelk. — 1961. — Bd 7. — S. 349—360.

Kleinstäuber G., Succow M. Zur Avifauna der Nordmongolei (wesliche Chentey-Ausläufer und Vorland)//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1978. — Bd 54. — Suppl.: Ann. Orn. 2. — S. 3—34.

Lönnberg E. Notes on birds collected by Mr. Otto Bamberg in Southern Transbaikalia and Northern Mongolia//Arkiv Zool. — 1909. — Bd 5, N 9. — S. 1—42.

Mauersberger G. The first records of the Mongolian Plover, *Charadrius mongolus* Pallas, for Mongolia//Bull. Brit. Ornithol. Club. — 1975. — Vol. 95, N 4. — P. 131—133.

Mauersberger G. Zum Angeblichen Vorkommen der Bartammer, *Emberiza jankowskii* Taczanowski, in der Mongolischen Volksrepublik//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1978, Bd 54. — Suppl.: Ann. Orn. 2, S. 183—185.

Mauersberger G. Okofaunistische und biologische Beiträge zur Avifauna Mongolica. 1. Allgemeiner Teil und Podicipediformes bis Galliformes//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1979. — Bd 55. — Suppl.: Ann. Orn. 3. — S. 99—126.

Mauersberger G. Okofaunistische und biologische Beiträge zur Avifauna Mongolica. 2. Gruiformes bis Passeriformes//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1980. — Bd 56. — Suppl.: Ann. Orn. 4. — S. 77—164.

Mauersberger G. Taxonomische Notizen über einige mongolische Vogelarten//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1982. — Bd 58, H. 1. — S. 129—140.

Mauersberger G., Wagner S., Wallschläger D., Warthold R. Neue Daten zur Avifauna Mongolica//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1982. — Bd 58, H. 1. — S. 11—74.

Piechocki R. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil 1. Non-Passeriformes//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1968. — Bd 44, H. 2. — S. 149—292.

Piechocki R., Bolod A. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil 2. Passeriformes//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1972. — Bd 48, H. 1. — S. 41—175.

Piechocki R., Stubbe M., Uhlenhaut K., Sumjaa D. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil 3. Non-Passeriformes. Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, N 104//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1981. — Bd 57. — Suppl.: Ann. Orn. 5. — S. 71—128.

Piechocki R., Stubbe M., Uhlenhaut K., Sumjaa D. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil 4. Passeriformes. Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, N 124//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1982. — Bd 58. — Suppl.: Ann. Orn. 6. — S. 1—53.

Stubbe M., Bolod A. Möwen und Seeschwalben (Laridae, Aves) der Mongolei. Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, N 50//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1971. — Bd 47, H. 1. — S. 51—62.

Tarasov M. P. Zur Kenntnis der Vogelwelt der südwestlichen Mongolei//Falke. — 1962. — Bd 9. — S. 259—262.

Tugarinov A. J. Neue Vögelarten aus der nördlichen Mongolei//Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР. — 1928. — Т. 29. — С. 267—270.

Vaurie C. A survey of the birds of Mongolia//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1964. — Vol. 127, art. 3. — P. 103—143.

L. S. Stepanyan, A. Bold, V. E. Fomin

TAXONOMIC LIST OF BIRDS OF MONGOLIA

Summary

In the article the full taxonomic list of birds of Mongolia is given and some aspects of birds distribution are discussed.

Г. Н. Симкин

О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ КОЛОНИАЛЬНОСТИ У ПТИЦ

При рассмотрении вопроса о происхождении и эволюции колониальности у птиц в качестве ведущего фактора, как правило, выдвигают феномен защиты группы от хищника (Модестов, 1939, 1967; Белопольский, 1957; Darling, 1938; Tinbergen, 1964; Moriarty, 1976 и др.). Однако более широкий анализ этого явления в объеме мировой фауны, изучение его в историческом, экологическом, этологическом, а в последние годы и генетическом аспектах позволяет обратить внимание на принципиально новые аспекты проблемы.

Наши исследования показывают, что во многих случаях морфобиологический облик птиц (и феномен их колониальности в том числе) складывается значительно раньше, чем морфобиологический облик тех хищников, которые в наши дни рассматриваются как основные враги колониальных форм и по странной случайности принимаются за точку отсчета феномена колонии (чайки, чистики — песцы и лисы; чайки, чистики — дневные хищные птицы). Как правило, для современных колониальных форм вообще не удается восстановить облик хищников, ландшафтно и исторически сопряженных с ними временем становления и развития. Обычно не совпадают районы и ландшафты первичного зарождения хищника и его жертвы.

Особое значение мы придаем двум основным явлениям, на наш взгляд, отчетливо характеризующим экогенезы хищных форм: 1) резко выраженному отставанию развития хищнических черт от темпов экогенеза жертв; 2) резко проявляющемуся при детальном этологическом наблюдении несовершенству повадок хищников при поиске, преследовании и умерщвлении добычи. Накопление конкретных полевых наблюдений за охотничьими повадками подавляющего большинства хищных форм (дневных хищных птиц и млекопитающих) не оставляет, на наш взгляд, никаких сомнений в том, что функциональное звено хищных в биоценозах складывается как механизм санитарного и генетического контроля за популяциями жертв.

Феномен «островного эффекта»

При первой постановке вопроса основное внимание мы сосредоточили на исторически более широком и, видимо, более древнем феномене «островного эффекта». Этот феномен проявляется в стремлении многих наземно гнездящихся, особенно околотовных птиц, гнездиться на островах и островках (при этом мы в первую очередь имеем в виду не приморские и океанические острова, а островки и микроостровки экологического и этологического планов). Эта, по-видимому, уни-

версальная особенность поведения околоводных птиц в полной мере раскрывается лишь в наши дни.

Нередко полоска воды, отделяющая гнездовой островок от берега или выделяющая его на фоне окружающего биотопа, приобретает чисто ритуальное (сигнальное, релизерное, или ключевое) значение. Ключевое значение релизерной схемы гнездового островка выявлено для гагар, стерха, многих уток, гусей, лебедей, куликов, пастушков, цапель. Грязевые и болотные островки, ограниченные открытым водным или топким пространством, весьма характерны для многих поселений фламинго, пеликанов, низко гнездящихся голенастых, некоторых журавлей, поганок и т. д.

Предлагаемая нами новая, как бы обратная старой, логика анализа колониальности скорее требует объяснить: почему множество птиц, инстинктивно подчиняющихся «островному эффекту», все же не переходят к колониальному образу жизни? Правомерность такого вопроса становится вполне очевидной, если «островной эффект» рассматривается в качестве более древней и универсальной адаптации околоводных птиц.

О проблеме хищника в современной науке

Против решающей роли хищника в становлении колониальности по крайней мере у подавляющего большинства видов и групп птиц (а также многих рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих) свидетельствует странное отсутствие у древних групп жертв, в том числе и колониальных, специфических групповых и даже индивидуальных реакций не только защиты, но и элементарного страха (многие трубконосые, тупики, веслоногие, голенастые и т. д.). На наш взгляд, это явно свидетельствует о том, что облик указанных видов и их колониальность складываются либо задолго до наступления непосредственных контактов жертвы со своими хищниками, либо вообще развиваются вне такого контакта. Аналогичные явления характерны для многих стайных и колониальных рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, включая копытных.

Как показывают наблюдения последних лет (в том числе ночная киносъемка охот крупных хищных, прямые наблюдения за их поведением, зимнее тропление, телеметрия и т. д.), хищническое поведение и защитное поведение жертвы при нападении хищника слишком часто оказываются весьма вырожденными и примитивными. Важным аргументом в пользу развиваемых нами взглядов становится также выявляемая только в последние годы поразительная неэффективность активных охот даже наиболее сильных, специализированных и дерзких хищников (гепарда, тигра, льва, рыси, росوماхи, волка и др.). Даже у этих хищников одна удачная охота часто приходится на 10—40 попыток, заканчивающихся неудачей.

Новые оттенки в этой связи приобретают главные биологические черты облика хищника, среди которых особое внимание привлекают следующие: эволюционно и экологически невероятно долго и прочно удерживающаяся склонность хищных млекопитающих и птиц к питанию падалью; четко выраженное стремление их к постоянному возвращению для питания к умерщвленной крупной добыче, а на более высоких уровнях экогенеза — развитие способности к запасанию избытков пищи; в менее характерны для хищных форм редкое, часто всего 2—3 раза в неделю кормление, способность одновременно поглощать корм с очевидным избытком, а также не менее отчетливо выраженная способность к длительному голоданию.

Таким образом, древность облика многих упомянутых жертв хищника при одновременном высоком развитии стадности и колониальности у них, удивительная доверчивость, незащитность, неразвитость этологических механизмов страха, защиты, групповых оборонительных реакций свидетельствуют о длительных, измеряемых геологическим временем периодах эволюции этих форм практически вне сфер влияния хищных млекопитающих и птиц.

Особенно интересна в этой связи крайне биологически «вредная» связь колониальных грызунов (сусликов, полевок, песчанок и т. д.) с такими хищниками, как змеи, хорьки, ласки, перевязки и т. п. Колониальность всех этих жертв, по-видимому, не обеспечивает им ни малейшей защиты от перечисленных норных хищников. Здесь колониальность скорее вырождается в свою экологическую противоположность: обеспечивает хищнику максимум добычи, создает устойчивую, обильную кормовую базу и одновременно приносит в жертву хищнику большую часть своих особей. Очевидно, что для решения загадок колониальности в этих случаях целесообразно искать иные, чем защитные от хищника, механизмы стимуляции феномена колонии. Подобные явления, на наш взгляд, следовало бы изучать с особой тщательностью, поскольку они более других наталкивают на мысль о необходимости (предопределенности) хищника как универсального биоценологически важного элемента санитарного и генетического контроля.

Древние хищники и их жертвы

При оценке подобной связи у млекопитающих (хищное млекопитающее — млекопитающее-жертва) особое внимание следует обратить на исключительно высокую численность жертв, отмеченную еще на заре человеческой истории и даже в предшествующие XX в. столетия. Имеется в виду поистине колоссальная плотность млекопитающих, например гиппарионовой фауны, огромная насыщенность мирными животными ландшафтов ледникового времени, многомиллионные стада газелей, антилоп и других копытных в Африке (Грин, 1966).

Все эти материалы позволяют нам сделать только один и при том вполне определенный вывод: даже наиболее активные хищники (львы, тигры, волки и мн. др.) формировались и длительное время развивались как жизненные формы — санитары, довольствовавшиеся естественной и обильной падалью, больными, умирающими, ослабленными или генетически неполноценными особями своих жертв. Активными охотниками с элементами коллективных стратегий загона и преследования добычи они становятся лишь с наступлением эпох резкого вымирания или сокращения копытных и тотального падения численности практически всех видов своих жертв.

О древнейших эпохах преимущественной специализации хищных птиц на питании падалью в наши дни свидетельствуют многие биологические черты грифов, стервятников, сипов и даже более молодых и активных хищников (беркута, степного орла). Беспозвоночные, амфибии, рептилии, рыбы и сейчас доминируют в питании многих специализированных и неспециализированных древних форм (коршуна-слизнееда и многих других коршунов, канюков Америки, Африки, Юго-Восточной Азии). Большую долю насекомые, амфибии и рептилии занимают в питании и наших более молодых и прогрессивных групп (канюков, коршунов, подорликов, змеядов, осоедов) и даже соколов — одной из наиболее специализированных на активной охоте групп современных дневных хищных птиц (балобанов, пустельг, кобчиков).

Эти примеры показывают, что становление активного специализированного хищника — преследователя и убийцы — происходило на фоне ускоренной прогрессивной дифференциации животного мира, особенно в третичном периоде, и достигает «предельного совершенства» практически в наши дни, в период тотального оскудения фауны планеты. Отсутствие реакции страха у древних форм птиц, на наш взгляд, можно расценивать не только как явное указание на то, что пресс-птиц-хищников в этих случаях не мог быть решающим фактором стимуляции колониальности. Более того, этот факт с меньшей очевидностью свидетельствует об отсутствии экогенетически эффективных контактов многих древних птиц с хищными птицами вообще. То, что отсутствие реакции страха характерно не для единичных видов, а для целых таксонов (родов, семейств и даже отрядов), позволяет предполагать тотальный характер относительной молодости, слабости биоценологических и ландшафтных связей хищник — птица.

Видимо, морфобиологический облик хищника древних эпох был настолько несовершенен, что сам хищник еще долго оставался скорее пассивным собирателем падали или «почти падали», а не активным охотником за живой подвижной добычей и тем более летающей птицей. Именно первичный и очень древний уход многих форм животных и в том числе околородных птиц на недоступные скалы и острова, с одной стороны, освободил их, вывел из прямой конкуренции с хищниками, а с другой — способствовал их «скучиванию», быстрому переходу к «колониальному» образу жизни.

Наиболее напряженными в течение геологически длительного времени эти отношения оставались в системах амфибии и рептилии, с одной стороны, млекопитающие и птицы — с другой. Подобная связь вряд ли может быть аргументированно оспорена. Но именно среди амфибий и рептилий, казалось бы прошедших наиболее жаркое горнило «стимуляции» их колониальности со стороны более прогрессивных хищных млекопитающих и птиц, колониальные формы встречаются относительно редко. К тому же и в этих случаях стайность и колониальность низших наземных позвоночных имеют совершенно иную природу. Подобные стаи-колонии, формирующиеся в локальных местах и, в частности, местах откладки яиц, выплода и развития молодняка, совершенно беззащитны перед хищником и скорее предстают перед ним как обреченное на верную гибель стадо, уподобленное рою насекомых, являющихся потомками особей, собирающихся для откладки яиц в наиболее благоприятных местах. Единственное средство защиты скученных на локальной территории низших животных — уход на трудно доступные скалы и острова (игуаны и черепахи Нового Света, многие лягушки и т. д.).

Эти примеры очень важны, так как наталкивают на совершенно обратную классической точке зрения мысль о важнейшем значении феноменов рассеивания стаи для наиболее эффективного сохранения семьи, особи, группы и всей популяции от уничтожения хищником. Значительно важнее для эффективного выживания и защиты от наземного хищника оказалась способность гнездиться в более труднодоступных участках (скалах, деревьях, островах и т. д.).

Дневные хищные птицы

Применение методов дифференциальной экологии (Симкин, 1982а, 1983б, 1985, 1986б) показывает, в частности, что даже с появлением первых хищников среди самих птиц в течение геологически продолжи-

тельного времени их развитие идет по пути специализации на питании падалью, рыбой, беспозвоночными, амфибиями и рептилиями. Об этом красноречиво свидетельствуют архаические, исходные, ключевые и критические адаптации этих птиц. Так, в качестве ключевой адаптации орланов выявляется их специализация к питанию крупной ослабленной, засыпающей либо даже снулой рыбой. Эти данные позволили более внимательно наблюдать за охотой орланов, например, на уток. Установлено, что такая добыча достается орланам с огромным трудом. Схватив утку, орлан долго пытается умертвить ее, давит в лапах, пытается топить сидя в воде или налету. Но даже и в этих случаях охота часто оказывается неудачной, и хищник упускает измученную длительной борьбой с ним добычу.

И в этом случае бросается в глаза следующий факт: нормальное питание практически всех видов орланов рыбой было обеспечено лишь в давнее время при огромной численности крупной рыбы в озерах, реках и на морских побережьях. Таковую исключительно высокую численность рыбы застало в водоемах Севера, Сибири, Дальнего Востока, а также на Американском континенте еще предшествующее нашему поколению охотников и натуралистов. Следовательно, отмеченное в наши дни увеличение доли околоводных и других птиц в питании орланов — результат падения запасов рыбы практически во всех водоемах планеты. Нерыбное питание орланов, особенно распространенное в наши дни, в течение длительного времени было лишь критической адаптацией, направленной на обеспечение выживания птиц в периоды депрессий численности основной добычи. Этот пример еще раз свидетельствует о том, что нормальное (адаптивно оправданное) существование хищника возможно лишь в условиях значительного превышения плотности и численности популяций жертвы над средними потребностями популяции хищника.

Указанные факторы доказывают древность морфобиологических черт хищника-санитара и историческую сохранность этих биологических черт даже у наиболее активных хищных форм. Вся кормовая стратегия хищника в ненарушенных биоценозах направлена на сбор естественного отхода особой популяции жертвы или на сбор урожая, не подрывающий основ ее существования. Внимательное наблюдение за приемами охоты даже самых активных хищных птиц (сапсана, чеглока, дербника, ястреба-тетеревятника, ястреба-перепелятника, малого перепелятника, тювика), как и в случае с наиболее активными млекопитающими, явно указывает на то, что охотничьи приемы, возможности и сама адаптивность приемов добычи здоровой жертвы хищной птицей, как правило, сильно преувеличены классической наукой.

Очень часто удается регистрировать стремление хищных птиц, особенно в период осенних кочевок, разыскивать места повышенной концентрации жертв. Четко выражена у многих видов хищников и, видимо, инстинктивна привычка (нередко в течение длительного времени) следовать за скоплениями кочующих и особенно ослабленных трудностями кочевки птиц. Так, у чеглока, ключевой адаптацией которого является питание ласточками, нередко наблюдается стремление гнездиться неподалеку от гнездовых поселений деревенских ласточек, береговушек, а иногда и стрижей. Чеглоки часто подолгу держатся около мест концентраций этих птиц и во внегнездовое время. В тундре и на крупных лесных болотах дербник нередко гнездится в местах концентрации трясогузок, коньков и тундровых чечеток. В период кочевки дербники часто следуют за стайками чечеток в течение многих дней.

На Алтае мы наблюдали регулярное появление перепелятника и крайне робкие, «неумелые» его попытки нападать даже на ослабленных длительной бескормицей кедровок (неурожаем кедровых орехов в течение 2 лет). Практически ни одна такая охота не заканчивалась для перепелятника удачей. Так же примитивны и часто крайне неэффективны были попытки нападения ястребов тетеревиатника и перепелятника на желн, трехпалых и белоспинных дятлов. При этом и сами жертвы практически не обнаруживали адаптивных форм защитного поведения даже во время нападения и в непосредственной близости хищника от своей жертвы.

Многолетние наблюдения за охотничьим поведением и кормовой специализацией пары ястребов-перепелятников, в течение более 10 лет гнездившихся в дачном поселке Кратово Московско-Рязанской железной дороги, позволили нам подметить и другую особенность кормовой специализации хищных птиц. В отдельные периоды, иногда длившиеся по 2—3 года, ястребы (одна и та же пара) питались исключительно мелкими птицами (синицами, дроздами, воробьями). В другие годы неожиданно переходили на добычу галок и сизых голубей, кормившихся у полотна железной дороги. При этом они практически не обращали внимания на мелких птиц, и те относительно быстро переставали реагировать на появление хищников обычными сигналами «на ястреба» с последующим «глубоким затаиванием», а нередко переходили и к стабильным реакциям «окрикивания» хищника. Отловленные нами галки и голуби, подвергавшиеся регулярному нападению перепелятников, были сильно заражены гельминтами. В пищеварительном тракте у этих птиц обнаружены интенсивные воспалительные процессы.

Перечисленные наблюдения приводят нас еще к одному важному выводу. Нередко активные охотничьи повадки хищных птиц четко индивидуальны. На регулярные нападения отваживаются лишь отдельные наиболее крупные, сильные и опытные птицы (возможно, морфы). Статистически доминирующие особи популяции, как правило, продолжают выполнять роль пассивных санитаров или промышляют менее активной, часто более мелкой (воробьиные птицы) добычей. Их переход к активной охоте на более крупных птиц чаще проявляется как особый тип критической адаптации, обеспечивающей им возможность выживания и размножения в критические для популяции хищника периоды жизни. Тонкие ключевые адаптации в поведении этих видов явно свидетельствуют о том, что вся программа их охотничьего поведения ориентирована на поимку и добычу ослабленных жертв. Многократные и как бы робкие попытки ястребов нападать на свою жертву часто напоминают пробные броски в поисках ослабленной птицы.

Новые аспекты проблемы

Полностью не отрицая стимулирующей роли хищника в становлении и развитии колониальности, мы подчеркиваем лишь опосредованный и опосредующий характер влияния этого фактора. В качестве наиболее действенных факторов, исторически определяющих тенденцию к становлению колониальности, мы выдвигаем следующие: 1) исключительно высокую социальность птиц при столь же характерной для них стайности и безраздельном доминировании у них отнюдь не парнотерриториального, как все еще полагает современная наука, а гнездования в организованных видовых и многовидовых поселениях; 2) также, как правило, недооцениваемый современной наукой хронический дефицит и локальный характер распределения в пространстве оптимальных для

гнездования мест и 3) наличие (или периодическое появление) иногда временных и локальных массовых концентраций корма. Как показывают принципы дифференциальной экологии, два последних фактора — локальность оптимальных мест гнездования и концентрация корма — заслуживают особо пристального внимания. При этом главной предпосылкой колониальности считается феномен стаи и организованного поселения.

В качестве важного фактора следует принять удаленность мест кормежки и массовых скоплений корма (при их локальном распределении) от гнездовых биотопов, а также необходимость коллективных перелетов на значительные расстояния (скалистые голуби, многие чайки, крачки, бакланы, горные вьюрки, попугаи). Аналогично действие тех же факторов на развитие стайности и колониальности у летучих мышей и крыланов, многих приматов и т. д. Способствуют развитию стайности, а затем колониальности и факторы коллективной охоты, необходимости согласованных действий многих особей при сборе массового корма (пеликаны, бакланы, многие чайки, розовые, реже обыкновенные и другие скворцы).

Неразрывная и особенно резко выраженная у птиц социальность и стайность приводят нас к основному выводу: в наши дни и на более высоких уровнях анализа колонию целесообразно рассматривать как осевшую на гнездование стаю. Организованное поселение птиц на тех же стадиях дает групповое поселение, которое нередко рассматривают как колонию (гнездовые колонии скворцов в лесу, многих попугаев и других, часто норных и дуплогнездных форм). Исключительно высокая исходная социальность птиц, не менее выраженная их стайность убеждают в следующем: методологически правильное ставить вопрос не о том, какие факторы определяют колониальность, а о том, какие факторы препятствуют ее почти неизбежному и тотальному развитию у птиц? И здесь мы вновь сталкиваемся с удивительным парадоксом: нередко в качестве одного из важных факторов, препятствующих развитию колониальности, выступают снова хищники.

У многих видов и групп, в том числе стайных и колониальных птиц (синиц, дроздов, снегирей и т. д.), существует четко выраженное, особенно во внегнездовое время, стремление на ночевках непременно рассеиваться поодиночке и каждое утро на рассвете вновь собираться нередко в гигантские стаи. Причем этот удивительный процесс часто оказывается весьма сложным для птиц, длительным, а некоторые виды даже имеют для этого особые звуковые сигналы-переключки при сборе в стаю (дрозды, синицы). Почему же десятки видов ласточек, коршунов, мелких соколов, поднимая гнездо на отвесные обрывы, скалы, высокие деревья, не переходят к колониальному гнездованию? И в подавляющем большинстве проанализированных нами случаев мы вынуждены дать один и тот же ответ: этого не позволяют им сделать, во-первых, дисперсное распределение на больших пространствах кормовых объектов и жертв, а во-вторых, либо столь же дисперсное распределение удобных для гнездования объектов, либо, наконец, неспециализированные требования вида к местам расположения гнезда. Точно так же при обитании, как правило, в открытом легко обозреваемом хищниками пространстве колониальные виды часто не могут перейти к дисперсному гнездованию из-за отсутствия в окружающем ландшафте дисперсно и мозаично рассеянных надежно укрывающих птиц микростаций.

Таким образом, дело в том, чтобы на основе новых принципов дифференциальной экологии по-новому представить себе эту пока еще

таинственную, но нередко исключительно тонкую и все еще незаметную для нашего глаза кормовую и гнездовую избирательность птиц. Так, следовало бы попытаться объяснить, например, почему из 77 видов ласточек только 12 перешли к колониальному образу жизни? Трудно себе представить, что остальные виды смогли выйти из-под обычного пресса хищников. Тем более, что нет никаких данных об отсутствии этого пресса у неколониальных форм, а также о каком-то избирательном и особом воздействии хищников на колониальные виды. То же можно сказать и о колониальных попугаях, врановых, ткачиках и мн. др.

Нам неизвестно ни одного случая избирательности, т. е. повышенного влияния какого-то хищника на какой-то колониальный вид. Может быть, таким исключением следует признать удивительную связь ласточки — чеглок? Но этот вопрос еще следует изучить специально. Со своей стороны мы можем добавить, что основные типы звуковых сигналов, издаваемых ласточками при появлении чеглока у их гнездовой и даже преследовании хищника или при его нападении на ласточек, свидетельствуют, на наш взгляд, об отсутствии специализированных реакций и исключительной примитивности форм поведенческой и звуковой защиты. Между тем хорошо известно, что у активных колониальных видов именно звуковые сигналы призваны выполнять основную при оповещении и бедствии роль.

В связи с этим хотелось бы особенно подчеркнуть, что сторонникам примата хищника в становлении колониальности следовало бы специально заняться изучением вопроса о тотальном воздействии хищника на колониальную жертву, так как хищники в равной мере воздействуют и на местные неколониальные формы. Следовало бы сосредоточить внимание на вопросе об исторически, экологически и этологически специфичном воздействии хищников на каждый колониальный или его предковый вид. При этом следовало бы иметь в виду, что хищник нередко нападает на колониальных птиц не только в гнездовом поселении, но и на местах их кормежки, где члены колонии либо рассеяны, либо представляют для хищника уже не колонию, а обыкновенную стаю.

Колониальность у хищных птиц

Важнейшим аргументом в пользу нашей концепции следует признать явление колониальности у самих хищных птиц. Наши исследования, проведенные в последние годы, дают много новых данных о колониальности этих форм, условиях, обеспечивающих ее проявление или препятствующих ей. И практически во всех отмеченных нами случаях решающими факторами были концентрация корма и концентрация или острый дефицит оптимальных для гнездования мест.

Так, «стайное» поведение и колониальное гнездование черного коршуна связаны с ключевой, практически уже утраченной в наши дни (из-за уменьшения запасов мелкой речной и озерной рыбы) адаптацией этого вида — резко выраженной склонности к питанию снулой рыбой в поймах больших рек и у берегов заморных озер. Именно эта склонность позволяет коршуну легко переключаться на сбор отходов пищи на свалках. Последние колонии данного вида и массовые скопления коршунов в весеннее время на берегах рек и заморных озер (до 90 и более птиц на одном озере) можно увидеть и в наши дни, например в Оренбургской области. Еще в 50-е гг. последние колонии (до 15—20 птиц) мы находили на опушках лесов по берегам Москвы-реки.

Аналогичные факторы определяют высокую склонность к стайности и групповому (колониальному) гнездованию и у других падальщиков (марабу). В горах Копетдага мы видели гнезда белоголовых сипов в 2 м друг от друга. В обоих гнездах находились самки с птенцами. В этом случае рядом оказались две практически одинаковые оптимальные для гнездования сипов скальные ниши. Характерные биологические особенности этих птиц вновь оказываются связанными с исключительной в древние эпохи численностью, а часто и массовой гибелью копытных и других млекопитающих. Возможно, что в более ранние геологические эпохи аналогичные явления развивались на фоне массовой гибели рептилий. Случай с белоголовыми сипами весьма симптоматичен. Самцы и неразмножающиеся самки сипов даже в гнездовое время, собираясь поблизости от гнезд и вдалеке от добычи и мест поиска корма, нередко подолгу отдыхают, сидя на одном скальном карнизе целой стайей в 0,5—1,5 м друг от друга. Этот пример показывает, насколько легок, в сущности, переход от обычной для птиц стай, коллективного поиска корма к коллективному, практически колониальному гнездованию, без всякого воздействия хищников.

Колониальное гнездование кобчика, еще отмечаемое в колковых насаждениях степи и лесостепи, определяется, на наш взгляд, островным характером древесных насаждений этих ландшафтов, колониальностью грача, в гнездах которого выводит птенцов эта хищная птица. Вторая, не менее существенная «причина» колониальности кобчика — его ключевая адаптация — энтомофагия, которая была связана с массовыми размножениями саранчи и других прямокрылых. В наши дни при тотальных изменениях агротехники, распашке целинных земель и практически полном исчезновении феномена саранчи даже в еще сохранившихся колониальных поселениях кобчик перешел на питание мелкими грызунами и ящерицами. Сами его колониальные поселения стали редкостью, хотя общие запасы этого хищника в степных и лесостепных, а также лесных ландшафтах еще достаточно велики. Этот пример — свидетельство общефилогенетической пластичности, исторической и ситуативной обрабатываемости феномена колониальности. Следует обратить особое внимание на то, что даже в непосредственной близости от хорошо организованных колоний многие особи того же колониального вида могут и, как правило, переходят к парнотерриториальному гнездованию (рябинники, белобровики, скворцы, галки, иногда грачи, многие хищные птицы, чайки, чистики, крачки, кулики и т. д.).

Аналогичны «причины» колониальности грачей и пустельги в тех же степных и лесостепных колках. При выраженной миофагии обыкновенной и степной пустельги, которая, видимо, уже стала ключевой адаптацией этих видов (с сохранением возможности перехода на массовое питание ящерицами, а иногда и насекомыми, особенно у степной пустельги), эти виды нередко переходят к колониальному гнездованию (часто совместно с кобчиком) в грачевниках или образуют самостоятельные колонии в расщелинах скал, норах и нишах лёссовых и береговых обрывов.

Генетические аспекты проблемы

Нередко стереотип колониального гнездования, первично сформировавшийся в условиях дефицита и локальности гнездовых участков открытых и островных ландшафтов, переносится и в принципиально иные условия (например, на территорию сплошных лесов и побере-

жий) и длительное время сохраняется даже при меньшем обилии кормов по сравнению с условиями исходного материнского ландшафта (колонии черного коршуна в лесу, колонии обыкновенной галки в лесу и т. п.). Указанные и многие другие примеры убеждают нас в том, что одним из важнейших факторов исключительно высокой стайности и колониальности птиц, наряду с их высокой подвижностью, способностью легко соединять удаленные друг от друга места гнездовых и места массовых концентраций корма, следует признать «генетическое» значение стаи и колонии. Именно высокая мобильность птиц требует формирования особо надежных механизмов, поддерживающих и охраняющих специфичность «индивидуального» генотипа группы. Аналогичные, на наш взгляд, идеи в понятие стаи как микропопуляции птиц вкладывали Ю. А. Исаков и В. М. Поливанов при разработке своих идей элементарных и местных популяций у птиц (Исаков, 1948, 1949; Поливанов, 1957, 1984).

Наши наблюдения за спецификой жизни поселений и популяций птиц на уровнях биоморф, парцеллярных группировок, модальных групп и популяций различных рангов (Симкин, 1979, 1982 а, б, 1983 а, б, 1986 а, б), как нам кажется, вполне отчетливо доказывают не только генетическую специфичность, но и генетическую природу многих микро- и макрогруппировок у птиц, включая феномены стаи и колонии. Решающая роль охранного генетического механизма в развитии явления колонии-стаи особенно наглядно демонстрируется на молодых, осваивающих бореальные и тундровые ландшафты видах (рябинник, белобровик и др.), у которых освоение новых районов осуществляются редко разбросанные с исключительно высокой ежегодной подвижностью гнездовые стаи-колонии. Аналогично ведут себя нередко перемещающиеся в пространстве популяции соловьев (Симкин, 1986б) и биоморфы зябликов. Различные биоморфы зябликов (например, сосновые биоморфы неморального, таежного или таежно-болотного типа) в отдельные годы резко расширяют или сокращают свои гнездовые ареалы, на больших территориях замещая друг друга в зависимости от погодных условий гнездового сезона.

Колониальность и дуплогнездность

Колониальное гнездование характерно для многих норных и дуплогнездных форм. В этих случаях проблема исторического становления и развития колониального гнездования неразрывно связана с проблемой происхождения и эволюции дуплогнездности у птиц. Первые попытки решения этой проблемы (Поливанов, Симкин, 1982) дали нам ряд дополнительных аргументов и для решения проблемы колониальности птиц. Важнейшими моментами стали следующие: 1) четко выраженная во многих филогенезах на уровне отрядов, семейств, родов и групп последовательность развития дуплогнездности: скальная, лесовая или древесная щель (или ниша) — нора — дупло; 2) относительно легкая, часто даже на уровне отдельных групп или особей, биоморфы или популяции, обращаемость феномена гнездования нора — дупло и обратно (обыкновенный скворец, галка, многие воробьи, сизоворонки и др.) на уровне более крупных таксонов (ласточки и стрижи, некоторые совы, сизоворонки и др.). В ряде случаев на популяционном, групповом или даже индивидуальном уровнях решается вопрос о гнездовании в нише или скале и в земляной норе (обыкновенная пустельга), в открытом гнезде или дупле (кобчик).

У ряда таксонов на более древних стадиях фило- и экогенеза мас-совому развитию гнездования в дуплах исторически предшествует

гнездование их предков в земляных нишах, углублениях у корней (попугай, примитивные южноамериканские зеленые дятлы рода *Colaptes* и т. д.). Иногда, как правило, более древняя форма норного гнездования или гнездования в дупле «рекапитулирует» в пределах отряда у более продвинутых форм (дуплогнездность древних и примитивных уток — норность огарей и пеганок).

Мы рассматриваем случаи неожиданных обращений феномена норность — дуплогнездность как указание на сходство их генетических механизмов и связываем его с возможностью геологически длительного «скрытого» хранения и последующего взаимозамещения генных блоков, детерминирующих поведение в системе релизерной схемы: нора — дупло. Нам кажется, что только рассмотрение подобных явлений в плане идей широкого гомологического параллелизма, развитых Н. И. Вавиловым в его законе гомологических рядов (Вавилов, 1967), позволило нам подметить новые закономерности и разработать новые критерии в становлении и эволюции как колониальности, так и дуплогнездности у птиц.

Многие из указанных феноменов в системе нора — дупло неразрывно связаны с явлением колониальности или более ранней его фазой — групповым гнездованием, или стайным образом жизни. Практически во всех рассмотренных нами случаях и дуплогнездность, и колониальность оказываются неразрывно связанными с фактором локальности пригодных для гнездования мест, особенно в открытых (степных и пустынных) ландшафтах, и развиваются на фоне обильной кормовой базы, которая, видимо, вообще достигает максимальных запасов лишь в открытом (не лесном) пространстве (степи, некоторые пустыни, морские побережья, озерные и речные системы). Именно норные и дуплогнездные формы дают нам примеры первичных стадий развития колониальности и относительно высокой подвижности (обращаемости) не только факультативных, но и облигатных ее форм.

Ранние формы колониальности, открываемые стайным образом жизни — гнездованием в организованных поселениях и, наконец, групповым гнездованием (до факультативной колониальности включительно), характерны для сизоворонок, шурок, некоторых скворцов, ласточек, стрижей, попугаев и т. п., среди которых доминируют дуплогнездные и норные формы. Связь дуплогнездных колониальных форм с локальными участками старолесья особенно наглядно демонстрируется в тропических лесах, для которых характерна исключительная мозаичность размещения одновозрастных монодоминантных древесных насаждений. Как показывают наблюдения последних лет, в нетронутых коренных тропических лесах деревья выпадают небольшими участками, образуя в структуре сомкнутых древостоев небольшие естественные поляны. Только на таких малых полянах возобновление коренных древостоев происходит успешно. Это свойство тропического леса и обеспечивало в прежние эпохи появление в лесу локальных участков старолесья, к которому были приурочены колонии птиц-дуплогнездников и в первую очередь многочисленных попугаев. В наши дни из-за нарушения естественного возобновления под влиянием антропогенных факторов многие виды и группы попугаев и других дуплогнездных форм в лесах Центральной и Южной Америки практически лишены необходимых для их гнездования дуплистых участков леса.

Как выглядел древний мир, когда лесные массивы доживали до предельного возраста, можно представить себе на одном примере. В окрестностях г. Евлах в пойме р. Куры мы обнаружили древнюю рощу тополей-белолисток, деревья которой достигали 300—500-летнего

возраста. Это была роща умирающих дуплистых гигантов с обломанными, треснувшими, усыхающими стволами огромного диаметра. В роще мы обнаружили сотни сизоворонок, десятки удонов, тысячи скворцов, летучих мышей, галок и других дуплогнезdnиков.

Локальность гнездовых участков и микростадий

Острым дефицитом гнездовых деревьев в саванне, степях и пустынях объясняются колониальное гнездование африканских и других общественных ткачиков, скальные полуколониальные поселения горных вьюрков, скалистых голубей, стрижей. Локальность мест гнездования многих таких видов и групп, а также ряда гусей, особенно северных форм, связана с исключительной ролью микроклимата в гнездовом цикле этих форм, с локальностью гнездовых участков на хорошо прогреваемых в высокогорье скалах, первых проталинах на вершинах, буграх, береговых обрывах и плоскостных поверхностях каменных стен. По-видимому, аналогичны причины приуроченности колоний горного гуся, буроголовой чайки к горизонтальным поверхностям и площадкам в горах, а также причины формирования колоний морских северных чаек и чистиковых птиц. Переход к групповому образу жизни и групповому гнездованию у травника и других куликов также часто связан в наши дни с редкой встречаемостью участков, особенно благоприятных для устройства гнездовий. Аналогичные факторы определяют групповое гнездование ходулочников, шилоклювок, кроншнепов, веретенников и мн. др. птиц.

Многие из этих явлений следует рассматривать как результат тотального изменения специфических для них ландшафтов и биотопов. Для многих форм относительно южных куликов это связано с распашкой и осушением оптимальных для них местообитаний. Особенно резкие изменения современных ландшафтов (в первую очередь под влиянием антропоической деятельности) могут вообще скрывать проявление колониальности у многих современных видов. Так, по-видимому, обстоит дело с травником и белым аистом. Для белого аиста, испытывающего практически повсеместно недостаток старых деревьев для устройства гнезд, групповое (колониальное) гнездование в наши дни известно только для одного района в Прибалтике. В Армении и Азербайджане в последние годы колонии белого аиста возрождаются на металлических ажурных конструкциях электролиний железных дорог. В этой связи поиск новых видов способных к групповому и колониальному гнездованию заслуживает особого внимания.

Удивительна приверженность к сохранению гнездовой группы или колонии тиркушек, травника, кроншнепов, веретенников и многих других куликов, приводящая к нерегулярному (лишь периодическому в особо благоприятные по влажности годы) их гнездованию в районах с неустойчивым водным режимом. Подобные гнездовые миграции в отдельные годы в поисках районов, благоприятных для гнездования, — еще одно свидетельство значения стаи-колонии для охраны индивидуальных популяционных генотипов.

Для околотовдных птиц (чаек, крачек, многих трубконосых, пеликанов, фламинго) локальный характер лучших гнездовых стадий и биотопов также вполне очевиден. Для большинства чаек и крачек — это песчаные косы, отмели, острова со строго специфическими условиями (незатопляемость, влажность, прогрев и т. д.). Для прибрежных и особенно северных форм — удобные для гнездования скалы, скальные и островные поверхности — раньше протаявающие бугры и раньше

прогреваемые отдельные скалы (белая, серебристая чайки, моевка, бургомистр и др., как правило, приуроченные к местам обычных скоплений криля, рыбы, нередко с учетом периодических скоплений этих объектов, например сайки и мойвы, в отдельных заливах, бухтах, эстуариях рек и т. д.). Для озерной чайки кроме песчаных отмелей и кос важно наличие сплавины или болотистых мелководий с заламами водных растений. На сплавинах, заламах, иногда островах к групповому и колониальному образу жизни переходят черная и светлокрылая крачки, хохлатая чернеть и другие нырковые утки, на кочкарных болстах с крупными кочками — крякva, некоторые другие утки, кроншнепы. Аналогично групповое гнездование на строго специфичных типах луговин кроншнепов, дупелей и т. д.

Общие итоги и перспективы

Таким образом, рассмотренные формы колониального (факультативного, облигатного) и группового гнездования птиц свидетельствуют о сложности, противоречивости феномена и самого понятия колониальность. Во многих случаях, как мы попытались показать, ошибки в трактовке исходных биологических и исторических причин зарождения и развития колониальности у птиц связаны с недостаточно глубоким и тонким знанием деталей экологии, поведения и даже физических свойств экологической микросреды, предпочитаемых отдельными видами и группами птиц. На выяснение этих деталей, выявление архайческих, исходных, ключевых и критических адаптаций видов и направлены основные методологические принципы дифференциальной экологии. Пестрота картины, широкая обращаемость феноменов колониальности и группового гнездования приводят к необходимости решительно возражать против формальных критериев характеристики феномена «колониальность» через такие параметры, как «плотность гнездования», «расстояние между соседними гнездами», «численность особей» и т. п.

Относительная и теперь отчетливо бросающаяся в глаза ограниченность, бедность классических форм социальной организации животных, в частности птиц, свидетельствует о следующем: в основе изучения феномена колониальности (и социальности) должны лежать не формальные феноменологические признаки (тип пространственных отношений между особями в поселении), а феномен информационных связей и отношений. Степень совершенства, организованности, сложности и напряженности этих связей, наконец, степень иерархичности в системе доминирование — подчинение — структура, степень разнообразия и многообразия ролевых и функциональных микроструктур популяции — вот те наиболее существенные факторы и категории, которые должны в ближайшее время сменить феноменологический подход в проблеме.

Только информационные критерии, на наш взгляд, в состоянии обеспечить раскрытие закономерностей неуклонного и прогрессивного развития механизма колониальности в процессе общего и частных филогенезов птиц. Форма — лишь указатель, бледное отражение сложнейших информационных и структурно-информационных процессов, непрерывно совершенствующихся, усложняющихся и дробящихся в системах социального экогенеза. Введение новых этологических критериев в анализ социальности, группового и колониального гнездования птиц позволяет обратить внимание на ряд новых феноменов группового образа жизни, еще недавно не привлекавших внимания исследователей.

Важнейшим моментом подобного рода, имеющим методологическую значимость, следует признать явление «парцеллярности» (Наумов, 1967, 1971; Симкин, 1979, 1981, 1983 а, б, 1986 а, б), которое открывается перед нами как фундаментальное, а возможно и универсальное явление не только социальной, но и этолого-генетической организации вида. В его этолого-генетическом аспекте явление парцеллярности нам удалось выявить и охарактеризовать при изучении массового биоморфизма у птиц. Именно этот феномен, дополняющий чисто экологическую методологию анализа маркированным (через поведение и биоморфизм) генетическим анализом позволяет подойти к определению явлений стайности и колониальности как особого механизма охраны специализированных генотипов, экологической, этологической, генетической специфичности отдельных морф, микрогрупп и популяций животных.

Колония, стая как особые, нередко биоморфно довольно сложные группы особей, специфически адаптированные к конкретным экологическим условиям данной местности, данному типу фитоценоза и климатопу, как форма защиты, охраны специфичного «индивидуального» генотипа или его этолого-этологического варианта в нашем анализе становится важнейшим элементом популяционной системы и популяционной доктрины.

Наконец, развитие приемов и методов дифференциальной экологии (Симкин, 1982 а, б, 1983 а, б, 1985 а, б) позволило нам выявить ряд принципиально новых феноменов в развитии и эволюции популяционных систем. Наряду с процессом последовательного дочернего формирования популяций на основе первичных материнских популяционных систем мы обнаружили многочисленные случаи, когда, по-видимому, функционирует принципиально иной механизм.

Расселение многих видов из первичного материнского центра часто не принимает формы последовательного почкования дочерних популяций. Нередко вид сразу переходит к захвату потенциально возможного обширного ареала и в течение исторически длительного времени как бы «болтается» в этом новом оконтуренном ареале либо отдельными рассеянными особями (обыкновенная чечевица), либо в форме небольших рассеянных по ареалу стай (дрозд-рябинник). В течение длительного времени вид «накапливает» общую численность, биомассу. И когда ему становится «тесно» в рамках нового ареала, переходит к стадии популяционной дифференциации, синхронно для большей части ареала формирует обособленные популяционные системы, в совокупности представляющие собой новую популяционную формацию (Симкин, 1986б). Такими точками конденсации, или кристаллизации, нередко становятся своеобразные экологически и ландшафт-но наиболее оптимальные районы, в которых стабилизирующий отбор формирует своеобразные популяционные центры — ядра новых зарождающихся популяционных систем (Симкин, 1979).

Особый интерес, на наш взгляд, представляют парцеллярные группировки и микропоселения (зяблики — Симкин, 1981, 1982а, б, 1983а, б), а также микроколонии (тупики, чистики, люрики и другие чистиковые), которые нередко можно рассматривать в качестве первичных стадий развития феномена колониальности.

Очень близки к этим формам и, как правило, небольшие, часто изолированные друг от друга значительными гнездовыми дистанциями поселения дроздов — рябинников и белобровиков, некоторых гусей и других видов, которые, в сущности, представляют собой классический вариант летающей колонии — стаи. Именно такие стаи, оседая в

гнездовом районе, либо формируют гнездовую колонию целиком, либо составляют ее ядро, постепенно окружаемое (или «разбавляемое») другими малыми группами, а иногда и отдельными птицами, морфами и группами морф из других стай. Естественно, что все эти явления не следует рассматривать как феномен истинного филогенетического становления колониальности. Они лишь обнажают возможную логику развития подобных процессов. Особое внимание мы обращаем на два возможных пути.

Первый: парцеллярная группа (микроколонию) — стая (колонию). Эта линия в качестве ведущего фактора обнажает феномен колониальности преимущественно как механизм своеобразной консервации или охраны специфичных локальных генотипов. При этом микроколонию (иногда парцеллярная группа) или колонию (стая), равно как и генетически более сложные системы — сами географические популяции, рассматриваются нами как исторически складывающиеся, стохастически функционирующие, адаптированные к определенным экологическим и географическим (ландшафтным) условиям системы (Симкин, Штейнбах, 1979; Симкин, 1983а, 1986б). При этом следует иметь в виду, что каждая парцеллярная группа или колонию (стая), как правило, не представляют единственного уникального генотипа, а лишь являются одной из группировок данной географически широко распространенной морфы, множество которых и составляет население, в конечном итоге оконтуривая ареал данной морфы. Многие морфы входят в несколько или даже множество популяционных систем (Симкин, 1983а).

Второй путь возможно развития колониальности — групповое поселение — колонию (стая), отражая, в сущности, ту же логику экологических, этологических и генетических переходов, как бы маркирует более высокую, более совершенную или более позднюю фазу (стадию) колониального механизма. Специфика этого пути, на наш взгляд, определяется тем, что феномен колониальности закладывается, проявляется здесь лишь на более высоких и поздних стадиях эволюции популяционной системы вида.

В особых случаях исторического перехода вида в целом или отдельных его популяций на уровень сверхсложных колониальных агломераций (птичий базары, поселения, иногда многовидовые колониальные структуры) такие агломерации могут возникать и развиваться как сложнейшие и сверхсложные «полигенные» системы, включающие множество биоморф, иногда независимых и генетически разнородных стай, парцеллярных группировок, микроколоний, наконец, целую систему особых гено- и фенотипов или систему демонов. На этом уровне птичий базар, многовидовая колонию или поселение становятся своеобразным горнилом сложнейших генетических, популяционных и межвидовых адаптаций и коадаптаций. Исследования последних лет, позволившие открыть явление массового этолого-экологического биоморфизма, показывают, что истинная картина генетической и морфобиологической структуры колоний и популяций неизмеримо сложнее, чем еще вчера представляла себе классическая наука.

Таким образом, основная мысль, которую мы попытались развить в настоящей работе сводится к тому, что в подавляющем большинстве рассмотренных нами случаев феномен колонии, как правило, складывается задолго до формирования тесных биоэкологических связей жертвы со своими хищниками. Те же формы активной и коллективной защиты колониальных видов, которые мы наблюдаем у части современных видов и групп птиц, являются, как правило, новой адаптацией, складывающейся в условиях тотального оскудения природной среды.

- Белопольский Л. О. Экология морских колоннальных птиц. — М., Л., 1957.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — М., 1967.
- Грин Л. Последние тайны старой Африки. — М., 1966.
- Исаков Ю. А. Элементарные популяции у птиц//Тр. Центр. бюро кольцевания. — 1948. — Вып. 7.
- Исаков Ю. А. К вопросу об элементарных популяциях у птиц//Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1949. — № 1.
- Модестов В. М. Питание чаек восточного Мурмана и роль их в формировании и жизни птичьих базаров//Студенческие работы МГУ. Зоология. — М., 1939. — Т. 9.
- Модестов В. М. Экология колоннально гнездящихся птиц//Тр. Кандалакш. гос. заповедника. — 1967. — Вып. 5.
- Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных//Зоол. журн. — 1967. — Т. 46, вып. 10.
- Наумов Н. П. Пространственная структура вида у млекопитающих//Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 7.
- Поливанов В. М. К вопросу о постоянстве местных гнездовых популяций у птиц//Тр. II Прибалт. орнитол. конф. — М.; Л., 1957.
- Поливанов В. М. О популяциях у птиц//Бюл. МОИП. — Отд. биол. — 1984. — Т. 89, вып. 5.
- Поливанов В. М., Симкин Г. Н. О происхождении и эволюции дуплогнездности у птиц//Экология и охрана птиц: Тез. VIII Всесоюз. орнитол. конф. — Кишинев, 1982.
- Симкин Г. Н. Парцеллярный анализ экологии животных и принцип модальных групп//Тез. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. — М., 1979.
- Симкин Г. Н. Песня восточного соловья как акустический маркер групповых и популяционных структур//Орнитология. — М., 1981. — Вып. 16.
- Симкин Г. Н. Дифференциальная экология (основные задачи и перспективы)//Экологические исследования и охрана птиц прибалтийских республик: Тез. докл. Прибалт. конф. молодых орнитол., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Т. Иванаускаса. — Каунас, 1982а.
- Симкин Г. Н. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц//Орнитология. — М., 1982б. — Вып. 17.
- Симкин Г. Н. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц//Бюл. МОИП. — Отд. биол. — 1983а. — Т. 88, вып. 1.
- Симкин Г. Н. Релизёрные системы, охрана и экологическая оптимизация природной среды//Прикладная этология: Мат-лы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М., 1983б. — Т. 3.
- Симкин Г. Н. Новые стратегии охраны и экологической оптимизации природной среды//Орнитология. — М., 1985. — Вып. 20.
- Симкин Г. Н. Элементы общей теории эконеза//Тез. IX Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986а.
- Симкин Г. Н. Основные формы и стадии эволюции популяционных систем у птиц//Тез. IX Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986б.
- Симкин Г. Н., Штейнбах М. В. О популяционной структуре вида (на примере геогр. изменчивости песни восточного соловья)//Тез. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. — М., 1979.
- Симкин Г. Н., Штейнбах М. В. Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья//Орнитология. — М., 1984. — Вып. 19.
- Darling F. F. Bird flocks and the breeding cycle, a contribution to the study of avian sociality. — Cambridge, 1938.
- Moriarty D. J. The adaptive nature of bird flocks: a review//The Biologist. — 1976. — Vol. 58, N 2.
- Tinbergen N. On adaptive radiation in gulls (Tribe — Latini)//Zoologische Mededelingen. — 1964. — Vol. 39.

G. N. Simkin

THE ORIGIN AND EVOLUTION OF BIRDS COLONIALITY

Summary

The new view to the origin and evolution of birds coloniality is considered.

В. В. Гаврилов

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ОТ МАССЫ ТЕЛА И КОРМНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ У КУЛИКОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЯКУТИИ

Изучение пространственной структуры популяций птиц, и в частности куликов (Кишинский, 1974; Флинт, Томкович, 1978; Кондратьев, 1982; Томкович, Фокин, 1984; Holmes, 1966, 1970; Pitelka et al., 1974; Hilden, 1979), выявило различные точки зрения на экологическую значимость охраняемой территории и территориальное поведение. По одной из них охраняемая территория служит для привлечения партнера, а ее размер не имеет функционального значения. По другой размеры этой территории определяются возможностью выживания взрослых особей на данном участке в начале гнездования. В последнее время появилась еще одна гипотеза: территориальное поведение обеспечивает ограничение числа выводков и их пространственное распределение (Хлебосолов, 1985, 1986). Понятно, что все три точки зрения не являются взаимоисключающими. Разнообразие существующих пространственных структур у куликов не вписывается ни в одну из этих гипотез полностью. Одни виды гнездятся разреженно и охраняют большие территории, размеры территорий других сильно варьируют, третьи совсем не имеют охраняемых участков. Кроме того, известно, что размер, форма и местоположение территории могут существенно отличаться в течение одного сезона размножения у одних и тех же особей (Морозов, Томкович, 1986).

Данная работа представляет собой попытку описания и анализа разнообразных типов пространственной организации популяций куликов, определения величины индивидуального участка отдельных особей при разных кормовых условиях и при разных типах использования территории на примере видов, обитающих на северо-востоке Якутской АССР (Нижнеколымский район) в тундровой и лесотундровой зонах.

Для обозначения охраняемых участков ниже будет использоваться термин «территория», для неохраняемых участков — «участок обитания», а при объединении видов с разными типами пространственной структуры — термин «индивидуальный участок» (по Панову, 1983).

Район исследования и методики

Материал собран с 23/V по 20/VII 1984 и 1985 гг. в окрестностях пос. Черский (пойма р. Колымы) в зоне лиственничного леса (где проводились наблюдения за фифи) и на южном берегу оз. Нерпичье, на границе типичной и кустарниковой тундры (остальные виды). Схемы размещения отдельных птиц на площади получили методом картирования, на основе неоднократных многочасовых наблюдений за отдельными птицами и данных маршрутных учетов. Для аллометрического

анализа была использована масса тела самцов куликов в предгнездовой период (собственные данные и материалы отряда ИБПС под руководством А. В. Андреева, любезно им предоставленные).

Результаты и обсуждение

В результате исследования у 11 видов куликов были выделены четыре типа пространственного распределения.

1. Распределение вида (тулес, бурокрылая ржанка, белохвостый песочник, острохвостый песочник, дугыш, американский бекасовидный веретенник) происходит по типу строгой территориальности. Самцы имеют большой и активно защищаемый участок (территорию), который используют для кормежки и гнездования. Границы территорий строго определены и участки соседних самцов не перекрываются (рис. 1).

2. Распределение вида (фифи, щеголь, бекас) осуществляется по типу «полутерриториальности». Самцы не охраняют каких-либо участков, но имеют вполне определенные места для демонстраций (токовых полетов), которые хотя и пересекаются с такими же участками обитания других самцов, но никогда не совпадают полностью. При этом всегда имеется определенное место — центр участка, который использует только один самец (рис. 2).

3. Распределение вида (турухтан) осуществляется без видимой упорядоченности участков. Самцы турухтана образуют тока, где имеют определенный охраняемый или неохраняемый участок, очень малый по площади, а кормятся на значительно больших площадях вокруг тока. Взаимное перекрытие соседних участков обитания приводит к тому, что многие самцы кормятся на одних и тех же местах (рис. 3). Самки турухтана в гнездовой период также имеют сильно перекрывающиеся участки обитания, распределенные без видимого порядка (рис. 4).

4. Распределение вида (круглоносый плавунчик) осуществляется самками без участия самцов. Самка выбирает место будущего гнезда и охраняет его, но при кормежке использует значительно большую площадь. На пространственное распределение вида большое влияние оказывают случайные причины, и соседние участки обитания могут сильно перекрываться, почти до полного совпадения (рис. 5).

Ниже более подробно рассмотрены распределение индивидуальных участков этих видов куликов и их биология.

Тулес (Pluvialis squatarola). Строго территориальный вид. Сразу после прилета самцы начинают устанавливать границы территорий. Ее занятость обозначается во время патрульных токовых полетов и наземных демонстраций. При нарушении границ другим самцом тулес нападает на него и прогоняет. Активная охрана территории происходит не только в предгнездовой период, но и во время инкубации. По нашим данным, размер территории у тулеса 80—110 га. Другие авторы приводят данные, что в наиболее благоприятных местах она составляет 30—35 га (Кондратьев, 1982; Ragmelee et al., 1967). Результаты Н. Н. Данилова с соавторами (1984) свидетельствуют, что нижний предел размера территории может доходить до 25 га, а в неблагоприятных местообитаниях достигать 200 га (Кондратьев, 1982).

Бурокрылая ржанка (Pluvialis dominica). Строго территориальный вид. Так же как и у тулеса, занятость территории в предгнездовой период и во время инкубации обозначается патрульными полетами и наземными демонстрациями. Однако птицы сравнительно редко об-

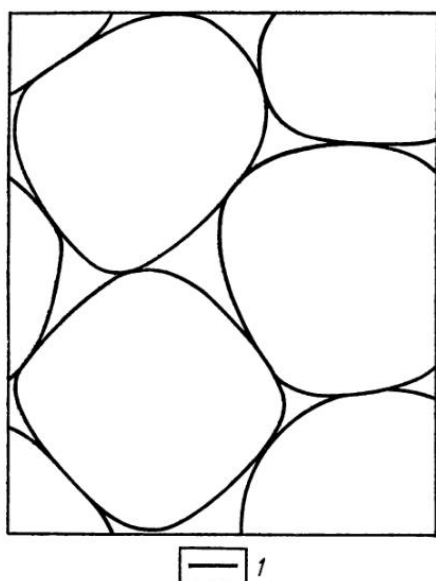


Рис. 1. Схема пространственного распределения индивидуальных участков куликов, самцы которых защищают территорию:
1 — граница территорий

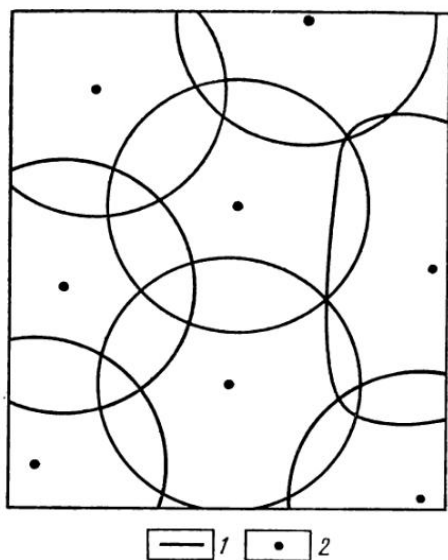


Рис. 2. Схема пространственного распределения индивидуальных участков куликов, самцы которых имеют определенный участок для демонстраций, не защищаемый от других самцов:
1 — границы индивидуальных участков, 2 — примерный центр индивидуального участка

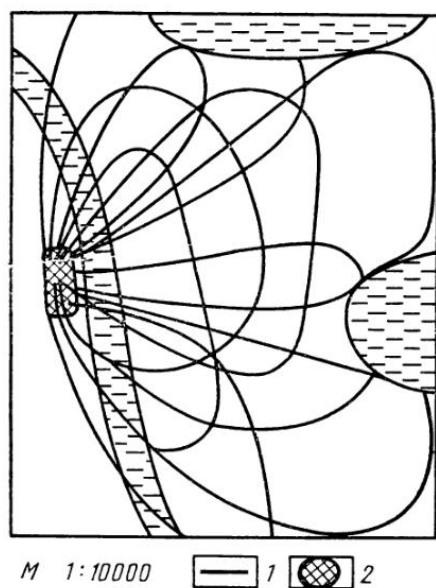


Рис. 3. Пространственное распределение кормовых участков самцов турухтана вокруг одного тока:
1 — границы индивидуальных участков, 2 — место тока

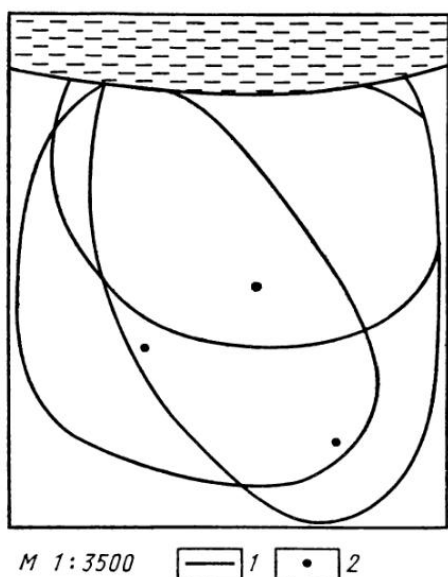


Рис. 4. Пространственное распределение кормовых участков самок турухтана, насиживающих яйца:
1 — границы индивидуальных участков, 2 — гнезда

летают все границы своей территории и наиболее часто токуют у места будущего гнезда (Хлебосолов, 1985). По нашим данным, размер территории у ржанок 45—50 га, что совпадает с результатами некоторых авторов (Кондратьев, 1982; Хлебосолов, 1985). По другим данным, размер территории у бурокрылой ржанки 25—50 га (Портенко, 1972), 15 и 100 га (Кишинский, 1980).

Белохвостый песочник (Calidris temminckii). Также строго территориальный вид. Территория каждого самца состоит из участка с илистым пляжем, заболоченного участка и участка сухой тундры с кустами. Самцы активно токуют, маркируя и защищая свою территорию. При этом наиболее активно охраняются места кормежек — илистые пляжи и заболоченные участки. Участки сухой тундры, куда нарушители залетают довольно редко, также охраняются, поскольку мы неоднократно наблюдали над ними погони самцов. Это, однако, не было отмечено П. С. Томковичем и С. Ю. Фокиным (1984). В дальнейшем участки сухой тундры будут использованы для гнездования. Токуя, птицы часто садятся на высоко стоящие стебли растений и пода-

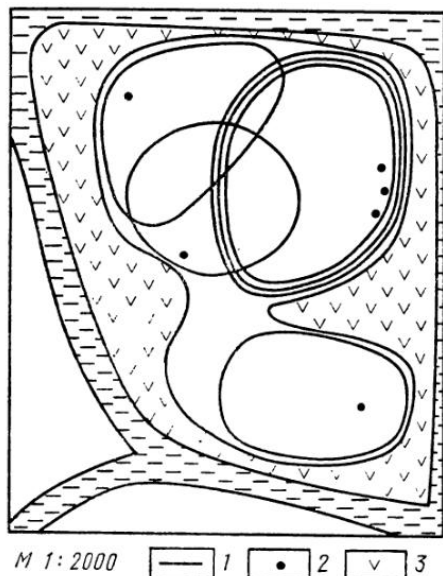


Рис. 5. Пространственное распределение кормовых участков самцов круглоногого плавунчика, насиживающих яйца:
1 — границы индивидуальных участков, 2 — гнезда, 3 — кусты

ют звуковые сигналы, иногда сопровождая их трепетанием крыльев. Нередко такие демонстрации проходят на земле, особенно в местах кормежек. Размер территории белохвостого песочника, по нашим данным, 0,85—1,0 га. Результаты наблюдений других авторов варьируют в более широких пределах: от 0,15—0,25 до 1,5 га (Hilden, 1975, 1979), 0,3—1,0 га (Томкович, Фокин, 1984), 1—2 га (Кондратьев, 1982).

Острохвостый песочник (Calidris acuminata). Также территориальный вид. А. Я. Кондратьев (1982) считает, что самцы острохвостого песочника не имеют охраняемых гнездовых территорий, а охраняют лишь территории для привлечения самок. Однако, по нашему мнению, распределение по территории острохвостого песочника не отличается от других строго территориальных видов. Такого же мнения придерживаются и некоторые другие авторы (Флинт, Кишинский, 1973; Флинт, Томкович, 1978). Размер территории был установлен лишь у одного самца — 4 га. По данным других авторов, она составляет 1,8—7,1 га (Флинт, Кишинский, 1973), 0,9—3,9 га (Флинт, Томкович, 1978).

Дугыш (Calidris melanotos). Территориальный вид. А. Я. Кондратьев (1982) объединяет его в одну группу с острохвостым песочником и выделяет из строго территориальных видов (см. выше). Между тем самцы дугыши имеют ярко выраженную территорию, используемую для кормежки и гнездования (Кишинский, 1974; Флинт, Том-

кович, 1978; Хлебосолов, 1985; наши данные; Pitelka, 1959; Pitelka et al., 1974), что свидетельствует о неправомерности такого выделения. Как и другим территориальным видам, самцам дутыша свойственны токующие полеты и наземные демонстрации. Помимо этого для территориального поведения дутыша характерны частые параллельные полеты соседних самцов над границей участков, а иногда такие самцы садятся на возвышение и слегка толкают друг друга грудью. Размер территории у дутыша, по нашим данным, 4—8 га, что совпадает с данными Е. И. Хлебосолова (1985). Ряд авторов приводят следующие данные: 0,75—12,5 га (Pitelka, 1959; Pitelka et al., 1974), 6,5—10 га (Кишинский, 1974), 5,3—10,2 и 23,1 га (Флинт, Томкович, 1978), до 50 га (Кондратьев, 1982).

Американский бекасovidный веретенник (Limnodromus griseus). По нашему мнению, также строго территориальный вид. Сведений по этому виду крайне мало, и они носят противоречивый характер. До недавнего времени считалось, что самцы не имеют охраняемых территорий (Кишинский, Флинт, 1973; Кондратьев, 1982), однако более подробные исследования выявили их (Хлебосолов, 1985; наши данные). При заселении территории самцы совершают демонстрационные полеты (часто параллельные) и вступают в драки с соседними самцами. В то же время территориальный самец спокойно относится к другим веретенникам (даже если они держатся парами), которые кормятся на его участке, но не претендуют на саму территорию и не пытаются загнестись на ней (Хлебосолов, 1985; наши данные). Размер территории 25—35 га (Хлебосолов, 1985; наши данные), 7—14,5 га (Кишинский, Флинт, 1973), 11—12,5 га (Кондратьев, 1982).

Фифи (Tringa glareola). Полутерриториальный вид. Самцы имеют определенный участок для токования (демонстраций), не защищаемый от других самцов. А. Я. Кондратьев (1982), работавший в близко расположенном районе, также не отмечал у фифи защищаемых участков, хотя на Ямале охраняемые территории у них отмечены (Данилов и др., 1984). По нашим наблюдениям, участок, используемый одним самцом для токовых полетов, сильно перекрывается с демонстрационными участками других, но явно не случайным образом. Каждый участок включает заболоченное место без древесной растительности (центр участка), которое самец использует для кормежки, и именно вокруг него он совершает токовые полеты. При этом центр индивидуального участка одного самца должен быть вне индивидуального участка другого самца. Хотя участки перекрываются, они никогда полностью не совпадают и всегда есть определенная площадь, используемая только одним самцом. Центры индивидуальных участков удалены примерно на одинаковое расстояние (250—300 м) друг от друга.

Агрессивное поведение в отношении других самцов, залетающих на участок, зарегистрировано не было. Однако в зоне перекрытия токовых участков мы наблюдали два случая параллельных полетов с интервалом 10 мин двух самцов фифи в течение 3, а затем 2 мин, происходивших примерно на равном расстоянии от центров участков. Считается, что такое поведение свидетельствует о наличии четких границ (Хлебосолов, 1985). При дальнейших наблюдениях самцы свободно пересекали эту зону, не вступая во взаимодействия, и токовали по обе стороны от этой зоны. Эти самцы имели общую зону кормежки, где они иногда могли находиться в 7—10 м друг от друга. Над этой же территорией наблюдались токовые полеты тех же самцов. Помимо демонстрационных полетов в токовое поведение фифи входят демонстрации на деревьях и на столбах электропередач. Размер индивиду-

ального участка фифи, по нашим данным, 6—9 га. По данным других авторов, — 12 га (Кишинский, 1980) и 3,5—15 га (Данилов и др., 1984).

Щеголь (Tringa erythropus). Наши сведения об этом виде немногочисленны. Щеголь гнездится разреженно, и имеющиеся наблюдения не дают право однозначно определить его пространственную структуру. Отнесение щеголя к полутерриториальным видам основано на большом сходстве его поведения с поведением фифи, что, по-видимому, подтверждается данными А. Я. Кондратьева (1982). Размер индивидуального участка 40—50 га (наши данные), 20—50 га (Кондратьев, 1982), до 100 га (Данилов и др., 1984).

Бекас (Gallinago gallinago). Также полутерриториальный вид (Кондратьев, 1982; Данилов и др., 1984; Redding, 1978). Самцы имеют выраженные индивидуальные участки для демонстраций, не защищаемые от других самцов. Участки обитания перекрываются, а их центры расположены вне токовых участков других самцов (200—270 м). Естественной границей участков в месте наблюдения служит речка, и, хотя самцы в токовых полетах часто перелетали ее, на кормежку они садились на своем берегу. В процессе образования пар несколько соседних самцов гонялись за одной самкой, свободно пересекая любые индивидуальные участки, но при этом никаких территориальных конфликтов не возникало. Однако самцы с одного берега речки не принимали участия в брачных играх самцов с другого. Токовые полеты самцы бекаса совершали не только в предгнездовой период, но и во время инкубации. Размер индивидуальных участков у самцов был определен в 8—10 га, а по другим сведениям, в 4,3—12,5 га (Данилов и др., 1984).

Турухтан (Philomachus pugnax). Вид без явной упорядоченности участков. Самцы турухтана образуют тока и могут свободно перемещаться с одного на другой по площади 200—500 га (сходные данные получил ранее Кондратьев (1982)). Однако реальная площадь участков обитания, расположенных вокруг тока, меньше (от 10—50 до 300 га) (рис. 3). Размер индивидуальных участков самок, насиживающих яйца, от 8 до 15—20 га (рис. 4). Следует подчеркнуть, что участки обитания самцов и самок перекрываются без каких-либо ограничений или закономерностей. Скопление птиц в местах с наиболее обильным кормом не сопровождается разделением этой территории на охраняемые участки. Поэтому количество птиц на данной площади ограничивается только ее общим кормовым ресурсом, т. е. внутривидовые механизмы ограничения численности здесь, по-видимому, отсутствуют.

Круглоносый плавунчик (Phalaropus lobatus). Самцы этого вида не принимают участие в пространственном распределении вида. Считается, что самки первыми прилетают на места гнездования и выбирают участок, который охраняют от других самок, круговыми полетами привлекая самцов (Козлова, 1961; Кондратьев, 1982; Hilden, Violante, 1972). Хотя нам ни разу этого наблюдать не удалось, мы неоднократно встречали в тундре отдельные особи или пары, но все они обычно кормились. Более того, на одно и то же полигональное озеро часто прилетали пары плавунчиков, которые кормились, ухаживали друг за другом, иногда спаривались, но все, пробыв там 10—40 мин, улетали. Проследить характер перемещения этих пар нам не удалось, так как они сразу улетали на значительное расстояние (1—2 км). Иногда эти пары сопровождалась одиночными особями (чаще самцами), по отношению к которым никаких агрессивных действий со сто-

роны пар не отмечено. На том же озере неоднократно кормились по две пары, не вступающие в агрессивные взаимодействия. Таким образом, полного разделения площади между плавунчиками, по-видимому, не происходит. В связи с этим для определения размера участка обитания проведены наблюдения за самцами при насиживании яйцекладки. Индивидуальный участок, определенный таким образом, равен 0,8—4 га. Гнезда располагались недалеко друг от друга (10—20 м), и участки обитания соседних самцов почти полностью перекрывались (рис. 5). Сходное расположение гнезд было найдено в Финляндии (Hilden, Violanto, 1972). Размер индивидуального участка круглоносого плавунчика, по данным других авторов, составляет 0,01 га (Кондратьев, 1982) или 1,5—4 га (Данилов и др., 1984).

Аллометрический анализ

Большинство авторов, описывающих пространственную структуру популяций куликов и размеры участков, подчеркивали, что последние зависят от кормовой базы (Кищинский, 1974; Флинт, Томкович, 1978; Кондратьев, 1982; Хлебосолов, 1985; Pitelka, 1959; Holmes, 1966, 1970; Pitelka et al., 1974). Исходя из этого, на основании собственных наблюдений и анализа литературных данных была составлена таблица

Таблица

Зависимость размеров индивидуальных участков куликов от кормности местообитания

Вид	Масса тела, г	Размер участка, га			
		1	2	3	4
<i>Calidris temminckii</i> (а)	27	0,15	0,3	1	2
<i>Phalaropus lobatus</i> (б)	31	0,3	0,7	1,5	4
<i>Tringa glareola</i> (в)	59	—	3,5	6	15
<i>Calidris melanotos</i> (г)	72	0,75	3	6	23,1
<i>Gallinago gallinago</i> (д)	87	—	4,3	9	12,5
<i>Calidris acuminata</i> (е)	88	0,9	4	8	—
<i>Limnodromus griseus</i> (ж)	106	7	12,5	30	40
<i>Pluvialis dominica</i> (з)	125	—	15	50	100
<i>Tringa erythropus</i> (и)	175	—	20	50	100
<i>Philomachus pugnax</i> (к)	208	8	40	70	300
<i>Pluvialis squatarola</i> (л)	230	25	35	100	200

Примечания. 1 — минимальный размер участка, 2 — размер участка при благоприятных кормовых условиях, 3 — размер участка при средних кормовых условиях, 4 — размер участка при неблагоприятных кормовых условиях. (а) — (л) — обозначение видов на рис. 6.

зависимости размера индивидуального участка от кормности местообитания для 11 видов куликов. Кормовое качество участка определяли в относительных величинах: благоприятное местообитание, среднее, неблагоприятное. В той же таблице приведены минимально возможный размер индивидуального участка, а также средняя масса тела каждого вида. Вычисленные уравнения регрессии размеров индивидуальных участков от массы тела для каждой группы данных имели следующий вид:

Минимальный размер индивидуального участка (га):

$$y = 1,28 \cdot 10^{-4} M^{2,15}, R = 0,95, S_{yx} = 0,29, n = 7. \quad (1)$$

Размер участка при благоприятных кормовых условиях (га):
 $y = 3,38 \cdot 10^{-4} M^{2,16}$, $R = 0,98$, $S_{yx} = 0,13$, $n = 11$. (2)

Размер участка при средних кормовых условиях (га):
 $y = 8,2 \cdot 10^{-4} M^{2,15}$, $R = 0,98$, $S_{yx} = 0,15$, $n = 11$. (3)

Размер участка при неблагоприятных кормовых условиях (га):
 $y = 1,88 \cdot 10^{-3} M^{2,16}$, $R = 0,97$, $S_{yx} = 0,18$, $n = 10$. (4)

Масса тела (M) в граммах.

Все эмпирические данные и рассчитанные по ним линии регрессии представлены на рис. 6 в логарифмическом масштабе. Каждый вертикальный отрезок на этом рисунке соответствует пределам изменений размера индивидуального участка конкретного вида. Сами линии регрессии в логарифмическом масштабе оказываются параллельными, что отражает равенство показателей степени во всех четырех уравнениях. Из этого следует, что у куликов существует общая зависимость размера участка от массы тела ($y = A \times M^{2,15-2,16}$), сохраняющаяся в любых кормовых условиях, определяемых коэффициентом A . Характер найденной зависимости оказывается одинаковым как для территориальных (темные символы), так и нетерриториальных (светлые символы) видов, поскольку в заданных кормовых условиях соответствующие группы данных (символы одинаковой формы) ложатся на одну и ту же прямую (см. рис. 6). Следует подчеркнуть, что степень благоприятности или неблагоприятности одного и того же места для территориальных и нетерриториальных видов разная. Одинаковый размер участка у тех и других с одной массой тела свидетельствует о том, что условия

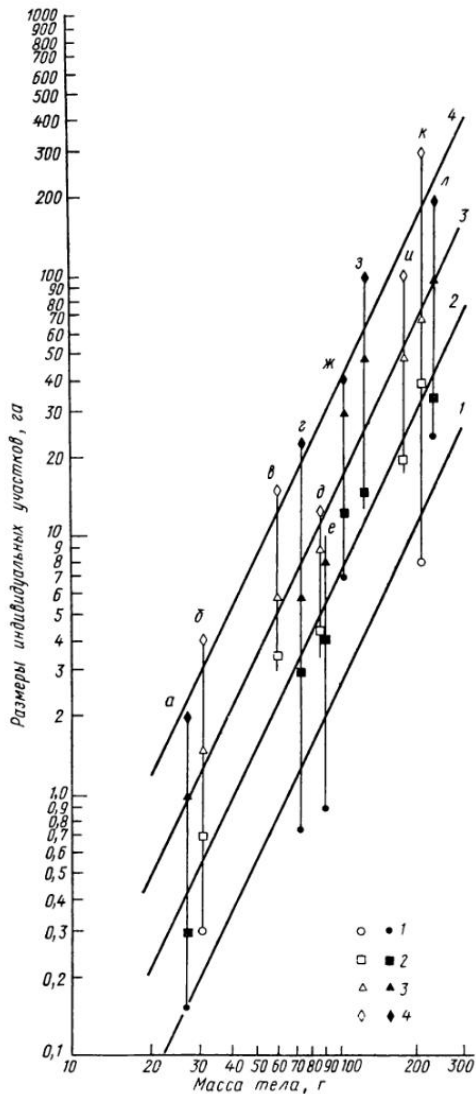


Рис. 6. Зависимость размеров индивидуальных участков при разной кормности местообитаний от массы тела у самцов куликов:

1, 2, 3, 4 — размер участков в зависимости от кормности местообитания (см. таблицу) и рассчитанные линии регрессии (см. текст), а—л — виды (см. таблицу). Темные значки — территориальные виды, светлые — нетерриториальные

обитания нетерриториальных видов лучше, поскольку при нетерриториальной системе существуют зоны, используемые совместно. Показатель степени уравнивания отражает необходимое увеличение площади кормового участка у куликов при увеличении массы тела на 1 г.

Ранее преимущественно на лесных птицах при расчете аналогичных зависимостей был получен показатель степени, равный 1,09—1,41 (McNab, 1963; Schoener, 1968; Calder, 1974). Следовательно, при равном увеличении массы тела кулики нуждаются приблизительно во вдвое большем приросте кормового участка по сравнению с остальными видами. Кормовые условия местообитания эквивалентны выходу биомассы или энергии на единицу площади. Потребление энергии с единицы площади пропорционально количеству добываемой пищи, умноженному на эффективность ее добывания. Эффективность добывания пищи определяется видовым способом добывания пищи и стратегией использования территории. Следовательно, увеличение показателя степени в уравнениях определяется в первую очередь экологией группы. С другой стороны, на него также влияет кормовое качество местообитания, которое хуже на севере, особенно в предгнездовой период.

Интерпретация коэффициента A более очевидна; при ухудшении кормовой базы его значение увеличивается, отражая необходимость большей кормовой территории для птиц одной и той же массы тела. Для любого вида с конкретной массой на плоскости рисунка можно найти точку, соответствующую размеру кормового участка этого вида. Близость полученной точки к одной из вычисленных линий регрессий приблизительно характеризует кормовые качества этого участка.

Аллометрический анализ показал, что относительные размеры участков (нормированные по массе y/M) у территориальных и нетерриториальных куликов практически одинаковы, т. е. им всем необходима примерно одинаковая площадь на единицу массы, которую используют для добывания пищи. Размер участка не зависит от степени охраны, а только от массы тела, поскольку при одинаковых условиях размер участков у тех и других видов укладывается на одну прямую. Более того, при изменении кормовой базы зависимость размеров кормового участка от массы тела сохраняется, что следует из того, что степени четырех уравнений одинаковы.

Когда территориальность отсутствует, с определенной площади корм беспорядочно могут собирать несколько особей одного вида и при неблагоприятных условиях всем им может грозить нехватка пищи. Чтобы этого не случилось, целесообразно (если это необходимо) уменьшить количество особей, использующих одну и ту же площадь. Именно такое ограничение происходит как в случае полутерриториальности, так и в еще большей степени в случае полной территориальности благодаря все большему упорядочиванию использования территории.

Таким образом, полутерриториальность и территориальность — последовательные адаптации к недостаточным пищевым ресурсам — служат для ограничения количества птиц на площади. Вероятно, этим объясняется увеличение числа видов куликов с территориальным поведением на севере (Томкович, 1984). Тогда расхождение данных в определении пространственной структуры популяций фифи в пойме Колымы и на Ямале можно рассматривать как пример усиления территориальности у одного вида с продвижением на север.

- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. — М., 1984. — 334 с.
- Кишинский А. А. Биология и поведение кулика-дутьша в восточносибирских тундрах. — Бюл. МОИП. — Сер. биол. — 1974. — Т. 79 (1). — С. 73—88.
- Кишинский А. А. Птицы Корякского нагорья. — М., 1980. — 336 с.
- Кишинский А. А., Флинт В. Е. Материалы по биологии американского бескасовидного веретенника в тундрах Восточной Сибири//Фауна и экология куликов. — М., 1973. — Вып. 1. — С. 52—55.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные, подотряд Кулики//Фауна СССР: Птицы. — 1961. — Т. 11, вып. 1, ч. 2. — 501 с.
- Кондратьев А. Я. Биология куликов в тундрах северо-востока Азии. — М., 1982. — 192 с.
- Морозов В. В., Томкович П. С. Динамика пространственной организации популяции песочника-красношейки в репродуктивный период//Орнитология. — М., 1986. — Вып. 21. — С. 38—48.
- Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. — М., 1983. — 424 с.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. — Л., 1972. — 424 с.
- Томкович П. С. Адаптивные черты социальной организации тундровых птиц на примере куликов//Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. — Таллин, 1984. — С. 173—177.
- Томкович П. С., Фокин С. Ю. Поведение белохвостого песочника в период размножения//Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. — М., 1984. — С. 208—226.
- Флинт В. Е., Кишинский А. А. Материалы по биологии острохвостого песочника//Фауна и экология куликов. — М., 1973. — Вып. 1.
- Флинт В. Е., Томкович П. С. Сравнительно-экологический очерк кулика-дутьша и острохвостого песочника//Птицы и пресмыкающиеся. — М., 1978. — С. 73—118.
- Хлебосолов Е. И. Территориальное поведение и его связь с послегнездовой экологией некоторых тундровых куликов//Зоол. журн. — 1985. — Т. 64, вып. 7. — С. 1024—1035.
- Хлебосолов Е. И. Пищевые ресурсы тундровых куликов и особенности их поведения в репродуктивный период//Зоол. журн. — 1986. — Т. 65, вып. 7. — С. 1032—1040.
- Calder W. A. Consequences of body size for avian energetics//Avian energetics, ed R. A. Paynter. — Cambridge, 1974. — P. 86—152.
- Hilden O. Breeding system of Temminck's Stint *Calidris temminckii*//Orn. Fenn. — 1975. — Vol. 52. — P. 117—146.
- Hilden O. Territoriality and site tenacity of Temminck's Stint *Calidris temminckii*//Orn. Fenn. — 1979. — Vol. 56. — P. 56—74.
- Hilden O., Violanto S. Breeding biology of the red-necked Phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland//Orn. Fenn. — 1972. — Vol. 49. — P. 57—85.
- Holmes R. T. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-backed sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska//Condor. — 1966. — Vol. 68. — P. 3—46.
- Holmes R. T. Differences in population density, territoriality, and food supply of Dunlin on arctic and subarctic tundra//Animal populations in relation to their food resources. — Oxford; Edinburg, 1970. — P. 303—319.
- McNab B. K. Bioenergetics and the determination of home range size//Amer. Nature. — 1963. — Vol. 65. — P. 133—139.
- Parmelee D. F., Stephens H. A., Schmidt R. H. The birds of southlateral Victoria Island and adjacent small islands//Bull. Nat. Mus. Can. — 1967. — Vol. 222a. — P. 1—229.
- Pitelka F. A. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral Sandpipers of northern Alaska//Condor. — 1959. — Vol. 61. — P. 223—264.
- Pitelka F. A., Holmes R. T., MacLean S. F. Ecology and evolution of social organization in arctic Sandpipers//Amer. Zool. — 1974. — Vol. 14. — P. 185—204.
- Redding E. Der Ausdrucksflug der Bekassine (*Capella galinago*)//J. Ornithol. — 1978. — Vol. 119. — S. 357—387.
- Schoener T. W. Sizes of feeding territories among birds//Ecology. — 1968. — Vol. 49. — P. 123—141.

SPACE STRUCTURE OF POPULATIONS AND INDIVIDUAL AREAS IN RELATION TO THE BODY MASS AND HABITAT FOOD AVAILABILITY IN WADERS AT THE NORTHEAST YAKUT

S u m m a r y

Breeding ecology of 11 species of waders in the lower Kolyma river in 1984—1985 was studied. Four types of territorial distribution in dependence on the effectivity of individual areas protection by males or females and the level of individual areas overlapping were found. The relation between the individual surface area and food availability of the habitat was estimated by own observations and literature data analysis. Allometric analysis showed that individual area (y) relation on body mass (m) is expressed as the equation: $y = Am^{2.15-2.16}$. Coefficient A demonstrates the specific food availability of the individual area. Relative individual area sizes in territorial and nonterritorial waders are practically equal. Semi-territoriality and territoriality are discussed and considered as two successive adaptations to food availability deficit.

ОРНИТОГЕОГРАФИЯ

*Д. А. Банин***ОРНИТОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АВИФАУНЫ
СУБАЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ЮЖНОЙ ЦЕПИ ГОР СОВЕТСКОГО
СОЮЗА И ПРИЛЕЖАЩИХ ГОРНЫХ СТРАН**

Начало орнитогеографическим исследованиям в нашей стране положено Н. А. Северцовым (1873), предложившим зоогеографическое деление внетропической Азии на пять широтных зон. В работах М. А. Мензбира (1882), Н. А. Зарудного (1896), П. П. Сушкина (1925), В. Г. Гептнера (1936), Г. П. Дементьева (1937) и Б. К. Штегмана (1936, 1937, 1938) они получили дальнейшее развитие. Орнитогеография Передней Азии изучалась П. В. Серебровским (1929). Схема деления Палеарктической области на подобласти и провинции приведена в работе Л. А. Портенко (1965). Но наиболее подробное деление авифауны горных стран юга Палеарктики, включающее интересные нас районы, на орнитогеографические провинции было проведено Р. Л. Бёме (1961, 1963, 1975) на основании общего физико-географического районирования и подробного изучения привязки авифаунистических группировок к ландшафтам. Пользуясь предложенной им схемой, мы попытаемся дать орнитогеографическую характеристику авифауны субальпийского пояса южной цепи гор Советского Союза и прилежащих горных стран.

Высокогорный ярус, включающий в себя субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный поясы, в различных горных системах имеет сходные природные условия. Этим определяется и достаточно однородный облик его авифауны. Причем степень однородности увеличивается с высотой. Тем не менее в различных горных странах, в пределах высотных поясов, происходят географические смены флористических группировок. Так, березовое криволесье и рододендровые заросли в субальпике Кавказа сменяются полосой стелющихся можжевельников в том же поясе, в горах Средней Азии и зарослями карликовой березки и ивы, а также кедровым стлаником на высоких хребтах Алтая. Альпийские луга при продвижении на восток постепенно заменяются горными тундрами. Такие смены растительности непосредственно влияют на качественный состав авифаунистических группировок, обитающих в высокогорном ярусе. В результате мы не находим птиц, распространенных во всех горных странах юга Палеарктики, хотя имеется небольшой набор видов, ареал которых может охватывать 3—4 горных страны. Нижняя часть высокогорного яруса, представленная зарослями субальпийских кустарников и захватывающая верхнюю границу леса, отличается наибольшим авифаунистическим разнообразием в пределах высокогорий. По своей неоднородности она приближается к лесному поясу и наибольшего богатства достигает в горах Юго-Восточной Азии. В пределах Советского Союза максимальное количество видов, живущих в субальпике и характерных для нее, мы находим в горах Памиро-Алая и Тянь-Шаня.

Анализируя состав авифаунистических комплексов различных горных систем юга Палеарктики, мы приходим к выводу, что при движении от гор Юго-Восточной и Средней Азии к западу и востоку количество горных древесно-кустарниковых видов птиц субальпики уменьшается. Эта закономерность в общем отражает направление путей распространения в субальпийском поясе горных видов и связана с особенностями заселения этими видами различных горных стран. Объяснить ее можно следующим образом. Вследствие прогрессивного развития альпийского орогенеза в процессе формирования горных стран распространение ныне высокогорных птиц было прервано. Это произошло, когда многие вершины оказались поднятыми выше снеговой линии. В результате в различных горных массивах сформировался высокогорный ярус. Виды, обитавшие выше лесного пояса, оказались географически разобщенными между собой пониженными участками, которые в силу высокого уровня специализации к жизни в высокогорьях и вытекающей отсюда оседлости они уже не могли преодолеть. Таким образом, птицы оказались живущими как бы на высокогорных «островах», разделенных большими пространствами. На современное распространение птиц субальпийских кустарников большое влияние оказало и исчезновение на значительных площадях гор лесной растительности, что привело к вымиранию в таких местах популяций некоторых, широко распространенных в высокогорьях видов. В силу этого места их обитания в западных и восточных частях бывшего ареала оказались разделенными. Следствием географической изоляции популяционных группировок высокогорных птиц явилось их обособление друг от друга, в результате которого в настоящее время мы находим в различных горных странах эндемичные для них виды и подвиды. Для примера рассмотрим распространение некоторых представителей, характерных для пояса субальпийских кустарников и криволесья.

Наиболее широко распространенным видом в верхнем ярусе гор является бледная завирушка. Вероятная схема заселения высокогорий этой птицей была описана автором ранее (Банин, в печати). Вследствие обособления высокогорного яруса различных горных поднятий группы популяций этого вида оказались географически оторванными друг от друга и в дальнейшем существовали в частичной или полной изоляции. В результате предковая форма бледной завирушки дала начало двум близким видам *Prunella ocularis* и *Prunella fulvescens*. Последний из них в разных горных системах дал ряд подвидов. Так, в Памиро-Алае обитает *P. fulvescens hissarica*, на Тянь-Шане — *P. f. fulvescens*. Субальпики Тарбагатая, Алтая и Саян заселена подвидом *P. f. daurica*. В Гималаях и Сино-Тибетских горах живет *P. f. dresseri*. В последнем обитает и подвид *P. f. nanshanica*. Арчовый дубонос (*Miccerobas carnipes*), распространение которого тесно связано с произрастанием в субальпике стелющейся арчи, в различных горных системах также представлен несколькими подвидами. Их становление обусловлено исчезновением арчовых лесов на отдельных, достаточно больших участках горных хребтов, в результате чего образовались изолированные друг от друга поселения. Подвид *M. c. speculigerus* распространен в горах Передней Азии. В СССР он встречается на Больших Балханах и в Копетдаге. От Памиро-Алая к востоку через Саур до Кашгарии лежит область распространения *M. c. centralis*. В нашей стране он населяет горы Памиро-Алая, Тянь-Шаня и Тарбагатая. Видимо, этот же подвид был зарегистрирован нами на Алтае. И наконец, Гималаи и Сино-Тибетские горы являются территорией обитания номинального подвида *M. c. carnipes*.

В высокогорном ярусе большинства горных стран широко распространена горная чечетка (*Acanthis flavirostris*), связанная на гнездовании с сухими высокогорными лугами, остепненными каменистыми склонами, поросшими разреженным кустарником и с кустарниковой растительностью у верхней границы лесного пояса. Этот вид образует 9 подвидов. Их разделение опять-таки явилось следствием «островного» положения высокогорий. Однако формирование подвида *A. f. flavirostris*, живущего в Норвегии и на севере Кольского полуострова, и *A. f. pipilans*, обитающего на Британских островах, связано с похолоданиями в ледниковый период, когда вследствие «понижения» высокогорной и отступления на юг северной фауны между ними мог происходить фаунистический обмен. В горных же районах территории обитания других 7 подвидов распределяются следующим образом: на Кавказе и в горах Малой Азии — *A. f. brevirostris*, на Памиро-Алае — *A. f. pamirensis*, на Тянь-Шане, в Тарбагатае, Казахстане и на Урале — подвид *A. f. kareevi*, от Центрального Алтая до Юго-Восточного Хангая и Гобийского Алтая — *A. f. altaica*, в Гималаях — *A. f. rufostri-gata*, в хребтах Сино-Тибетских гор — 3 подвида (*A. f. montanella*, *A. f. rufostri-gata* и *A. f. miniakensis*).

Приведенные примеры, в частности, свидетельствуют о том, что, несмотря на общность происхождения, авифауна субальпийского пояса каждой горной страны имеет свой характерный набор горных видов и подвидов птиц, в состав которого входят и более широко распространенные виды. Это указывает на правомочность орнитогеографического районирования субальпийских горных стран, которое мы считаем возможным провести в пределах общей схемы деления гор южной Палеарктики, предложенной Р. Л. Бёме (1975). Все горные страны подразделены им на 5 провинций, входящих в южную подобласть Палеарктической области. Это провинции: Горная Средиземная, Крымско-Кавказская, Переднеазиатская, или Сумерийская, Нагорно-Азиатская, Алтай-Саянская. Дальнейшее деление авифаунистических комплексов горных стран, на наш взгляд, должно производиться с учетом особенностей географического распределения растительных поясов в различных горных системах. Для этого необходимо рассматривать какой-либо пояс в «горизонтальном разрезе» и анализировать распространение птиц в его пределах по всем горным странам южной Палеарктики. При этом особенности распространения авифаунистических комплексов в разных поясах для различных стран могут не совпадать. Это объясняется своеобразием формирования фауны различных высотных ярусов и историей их становления. Так, население альпийского пояса, в общем, более однородно, чем лесного. И количество горных систем, занимаемых сходной авифауной, будет большим в первом случае, чем во втором, поскольку распределение лесов в горах носит более мозаичный, часто островной характер, чем альпийских лугов.

Районирование субальпийского пояса в горах южной Палеарктики мы производили на основе анализа распространения горных кустарниковых птиц. Связано это с тем, что своеобразие этого самого «низкого» в высокогорном ярусе пояса, являющегося переходным между лесным и альпийско-луговым, заключается именно в произрастающих в нем субальпийских кустарниках, имеющих свою характерную авифауну. Участки же субальпийских лугов в большинстве своем физиономически сходны с альпийскими и, как правило, имеют общий набор видов птиц.

Для выявления сходства авифаунистических элементов в субальпийских кустарниках и криволесье различных горных систем была

использована формула Жакара: $K = \frac{C \cdot 100\%}{A + B - C}$, где K — коэффициент сходства, A — число видов (подвидов) на I участке, B — число видов (подвидов) на II участке, C — число общих для этих двух участков видов (подвидов). Пересчет производился на уровне подвидов. Мы посчитали это целесообразным по той причине, что для некоторых видов, например таких как *Prunella ocularis* или *Carpodacus grandis*, среди зоологов пока не существует единого мнения об их видовой самостоятельности. Кроме того, при исторически сравнительно недавнем обособлении отдельных горных районов логичнее характеризовать их авифауны на подвидовом уровне, поскольку более или менее значительная изоляция подвидов отражает развитие высокогорий как в недавнем прошлом, так и в настоящее время. Результаты расчетов коэффициентов сходства авифаун субальпийских кустарников и криволеся в различных горных системах были проанализированы, следствием чего явилась предлагаемая ниже схема авифаунистического районирования субальпики. При ее построении мы считали, что авифауны несходны между собой, если коэффициент сходства между ними был меньше 50%.



Картограмма орнитогеографического деления субальпийского пояса горных стран южной Палеарктики:

1 — Европейский субальпийский район, 2 — Кавказско-Эльбурский субальпийский район, 3 — Восточный Переднеазиатский субальпийский район, 4 — Памиро-Алайский субальпийский район, 5 — Тянь-Шаньский субальпийский район, 6 — Алтае-Саянский субальпийский район, 7 — Сино-Тибетский субальпийский район, 8 — Гималайский субальпийский район

Анализ особенностей распределения горных птиц субальпийских кустарников и криволеся и коэффициентов сходства их населения в различных горных системах позволил выделить в горах южной Палеарктики следующие субальпийские районы (рисунок).

1. *Европейский субальпийский район* объединяет субальпийскую авифауну Горной Средиземной провинции. В него входят субальпийские поясы гор Европейского Средиземья (Апеннины, Пиренеи, горы Балканского полуострова) и Альпийско-Карпатские горные поднятия. Они объединены на основании распространения единственного горного вида (и подвида), населяющего высокогорные кустарники, — *Turdus torquatus alpestris*. На подвидовом уровне горное население кустарников Европейского субальпийского района имеет хорошо выраженную самостоятельность. Коэффициент сходства с авифаунами других районов равен 0, так как восточнее уже обитает другой подвид белозобого дрозда. Атласские горы, входящие в состав Средиземной провинции наряду с вышеперечисленными горными системами, мы сюда не включаем по причине незначительной выраженности в нем субальпийского пояса и отсутствия горных видов.

2. *Кавказско-Эльбурсский субальпийский район* занимает горные поднятия Крымско-Кавказской провинции, имеющие высокогорный ярус, и западную часть Переднеазиатской горной провинции. Помимо Кавказа и Эльбурса сюда входят горы Малой Азии (Эгейская Анатолия, Анатолийское плоскогорье, Понтийские горы, Тавр, Левант) и Армянское нагорье, за исключением участков, где субальпийский пояс отсутствует. Горная авифауна субальпийских кустарников этого района представлена следующими видами и подвидами:

1. *Lirurus mlokosiewiczii*
2. *Turdus torquatus amicornum*
3. *Serinus pusillus*
4. *Acanthis flavirostris brevirostris*
5. *Phylloscopus collibitus lorensii*
6. *Prunella ocularis*

Как уже было отмечено для Крымско-Кавказской провинции Р. Л. Бёме (1975), «авифауна ее имеет переходный (от Европейской к Азиатской) характер, что особенно хорошо выражено на Кавказе». Это справедливо и для всего Кавказско-Эльбурсского субальпийского района, что подтверждается величинами коэффициентов сходства их авифаун. Так, общность авифауны Большого Кавказа с Армянским нагорьем составляет 66,7%, а с Малой Азией и Эльбурсом — соответственно 80 и 50%. Авифауна же Армянского нагорья имеет сходство с таковой в Малой Азии и Эльбурсе на 80%. Если на Кавказе обитает эндемичный для него подвид *Phylloscopus collibitus lorensii*, то в Армянском нагорье, Передней Азии и Эльбурсе живет *Prunella ocularis*, отсутствующая на Большом Кавказе. Процент сходства авифауны субальпийских кустарников Малой Азии с Большим Кавказом и Армянским нагорьем (80%) повышается за счет присутствия там кавказского тетерева, распространенного в Малой Азии на очень небольшой территории — только в Лазистанском хребте. Такое распространение приведенных птиц отражает переходный характер авифауны Кавказско-Эльбурсского субальпийского района.

3. *Восточный Переднеазиатский субальпийский район* слагается высокогорьями Южных и Восточных Краевых гор, Иранского плоскогорья и Северных Иранских Краевых гор и занимает среднюю и восточную части Переднеазиатской, или Сумерийской, горной провинции. На территории Советского Союза он представлен в Копетдаге. В состав авифаунистических комплексов субальпийского района здесь входят следующие горные кустарниковые виды и подвиды:

1. *Lophophorus impejanus*
2. *Turdus torquatus amicornum*

3. *Phylloscopus neglectus*
4. *Phylloscopus griseolus*
5. *Prunella strophiatea jerdoni*
6. *Prunella ocularis*
7. *Serinus pusillus*
8. *Acanthis flavirostris brevirostris*
9. *Carpodacus rhodochlamys grandis*
10. *Carpodacus thura blythi*
11. *Mycerobas carnipes speculigerus*

Авифауна высокогорных кустарников и криволесья этого района наиболее близка к таковой в субальпийском поясе Эльбурса. Коэффициент сходства равен 36,4%. Общность с авифаунами субальпийки Армянского нагорья, Малой Азии и Кавказа равна соответственно 33,3, 25, 23,1%. Характерный для высокогорных кустарников Гималаев и Сино-Тибетских гор вид *Lophophorus impejanus* проникает в горы Сафедкох только краем своего ареала и встречается в Восточном Переднеазиатском субальпийском районе на очень небольшой территории. То же относится и к *Carpodacus thura blythi*, обитающему в Западных Гималаях и в массиве Сафедкох. Вид *Phylloscopus griseolus* также находит в этом районе западный предел своего распространения, заходя в горы Афганистана.

4. *Памиро-Алайский субальпийский район* включает в себя субальпийские участки высоких хребтов Памира и Алая и входит в состав Нагорно-Азиатской провинции. В этот район не попадает Восточный Памир, занятый преимущественно высокогорными пустынями и характеризующийся в настоящее время отсутствием лесной и кустарниковой растительности. Горная авифауна субальпийских кустарников этого района состоит из следующих видов и подвидов:

1. *Luscinia pectoralis ballioni*
2. *Phylloscopus neglectus*
3. *Phylloscopus griseolus*
4. *Leptopoeile sophiae sophiae*
5. *Prunella atrogularis lucens*
6. *Prunella fulvescens hissarica*
7. *Serinus pusillus*
8. *Acanthis flavirostris pamiriensis*
9. *Carpodacus rhodochlamys grandis*
10. *Mycerobas carnipes centralis*

Состав горной авифауны субальпийских кустарников и криволесья Памиро-Алая ближе всего к таковому, расположенному по соседству Тянь-Шаня. Коэффициент сходства их равен 42,9%. Меньше сходства он обнаруживает с авифаунами Тарбагатая и гор Передней Азии (в пределах выделенного района), соответственно 30,8 и 25%. Широко распространенный в предыдущем районе вид *Phylloscopus neglectus* на Памиро-Алае живет только в западной его части, которую захватывает восточным краем своего ареала.

5. *Тянь-Шаньский субальпийский район* объединяет субальпийские поясы хребтов Тянь-Шаня и Тарбагатая. Как и Памиро-Алайский субальпийский район, он расположен в Нагорно-Азиатской провинции. Горная авифауна субальпийских кустарников его представлена следующими видами и подвидами:

1. *Luscinia pectoralis ballioni*
2. *Phylloscopus griseolus*
3. *Leptopoeile sophiae sophiae*
4. *Leptopoeile sophiae major*
5. *Prunella fulvescens fulvescens*
6. *Prunella fulvescens dahurica*
7. *Prunella atrogularis lucens*

8. *Serinus pusillus*
9. *Acanthis flavirostris korejevi*
10. *Carpodacus rhodochlamys rhodochlamys*
11. *Mycerobas carnipes centralis*

Поводом для объединения Тянь-Шаня (с Джунгарским Алатау) и Тарбагатай послужило сходство их авифаунистических элементов (54,5%). Как уже отмечалось выше, этот район наиболее близок к Памиро-Алайскому. От других горных систем на подвидовом уровне он достаточно хорошо обособлен.

6. *Алтае-Саянский субальпийский район* охватывает пояс субальпийских кустарников и криволесья в горах Алтая, Саян и Монголии. Таким образом, он полностью расположен в Алтае-Саянской провинции. Горная авифауна субальпийских кустарников здесь состоит из следующих видов и подвидов:

1. *Phylloscopus griseolus*
2. *Prunella atrogularis mensbieri*
3. *Prunella fulvescens dahurica*
4. *Acanthis flavirostris altaica*
5. *Carpodacus roseus roseus*
6. *Carpodacus rhodochlamys rhodochlamys*
7. *Lanius excubitor mollis*

Коэффициент авифаунистического сходства субальпийки Алтайских и Монгольских гор равен 50%. Это подтверждает правомерность их объединения. На искусственность выделения монгольского типа фауны указывалось давно (Vaurie, 1964). Наиболее близка горная авифауна субальпийских кустарников Монголии, Алтая и Саян к таковой Тарбагатай. Коэффициент общности их составляет соответственно 33,3 и 27,3%.

7. *Сино-Тибетский субальпийский район* входит в состав Нагорно-Азиатской провинции. Он слагается хребтами, окружающими Тибетское нагорье, за исключением Гималаев, и горами Восточного Китая (Циньлинь, Наньшань и др.). Этот район имеет наиболее разнообразную авифауну субальпийских кустарников и криволесья, состоящую из следующих видов и подвидов:

1. *Lerwa lerwa major*
2. *Tetraophasis obscurus*
3. *Tetraophasis szechenyii*
4. *Perdix hodgsoninae sifanica*
5. *Perdix hodgsoninae hodgsoninae*
6. *Ithaginis cruentus tibetanus*
7. *Ithaginis cruentus kuseri*
8. *Ithaginis cruentus marionae*
9. *Ithaginis cruentus ciroki*
10. *Ithaginis cruentus clarkei*
11. *Ithaginis cruentus geoffroyi*
12. *Ithaginis cruentus berezowskii*
13. *Ithaginis cruentus beicki*
14. *Ithaginis cruentus michaelis*
15. *Ithaginis cruentus sinensis*
16. *Lophophorus impejanus*
17. *Lophophorus sclateri*
18. *Lophophorus lhuysii*
19. *Crossoptilon crossoptilon dolani*
20. *Crossoptilon crossoptilon crossoptilon*
21. *Crossoptilon crossoptilon drouynii*
22. *Crossoptilon crossoptilon harmani*
23. *Crossoptilon mantchuricum*
24. *Crossoptilon auritum*
25. *Parus superciliosus*
26. *Garrulax affinis oustaleti*

27. *Garrulax affinis mulensis*
28. *Garrulax affinis blythii*
29. *Yuina gularis gularis*
30. *Yuina gularis omeiensis*
31. *Alcippe vinipectus chumbaensis*
32. *Alcippe vinipectus peretriatus*
33. *Alcippe vinipectus bieti*
34. *Chrysomma pecilotis*
35. *Phoenicurus frontalis*
36. *Brachypterix stellatus stellatus*
37. *Luscinia pectoralis tschebaewi*
38. *Turdus albocinctus*
39. *Turdus kessleri*
40. *Zoothera mollissima mollissima*
41. *Zoothera mollissima griseiceps*
42. *Zoothera dixonii*
43. *Cettia major*
44. *Phylloscopus affinis*
45. *Phylloscopus griseolus*
46. *Phylloscopus pulcher pulcher*
47. *Leptopoecile sophiae obscura*
48. *Leptopoecile sophiae major*
49. *Leptopoecile sophiae stoliczkae*
50. *Leptopoecile elegans*
51. *Prunella immaculata*
52. *Prunella rubeculoides rubeculoides*
53. *Prunella strophiiata strophiiata*
54. *Prunella atrogularis huttoni*
55. *Prunella fulvescens dresseri*
56. *Prunella fulvescens nanshanica*
57. *Acanthis flavirostris montanella*
58. *Acanthis flavirostris miniakensis*
59. *Acanthis flavirostris rufostrigata*
60. *Carpodacus rubescens*
61. *Carpodacus nipalensis intencicolor*
62. *Carpodacus pulcherimmus waltoni*
63. *Carpodacus pulcherimmus argyrophrys*
64. *Carpodacus eos*
65. *Carpodacus edwardsii edwardsii*
66. *Carpodacus edwardsii rubicunda*
67. *Carpodacus rhodopepla verreauxii*
68. *Carpodacus thura femininus*
69. *Carpodacus thura dubius*
70. *Carpodacus thura desericolor*
71. *Carpodacus rubicilloides rubicilloides*
72. *Carpodacus rubicilloides lucifer*
73. *Urocynchramus pylzowi*
74. *Propyrrhula subhimachala*
75. *Mycerobas affinis*
76. *Mycerobas carnipis carnipis*

Такое разнообразие горной авифауны субальпийских кустарников в этом районе объясняется тем, что, во-первых, субальпийский пояс подстилается разнообразной горно-лесной растительностью, достигающей наибольшего богатства в его юго-восточной части, где она приобретает облик влажных субтропических лесов (Р. Бёме, 1975), а, во-вторых, по мнению большинства авторов (Р. Бёме, 1971 и др., Darlington, 1957, 1959; Stresemann, 1920), в юго-восточной части этого района находится центр происхождения горных видов птиц. По коэффициенту сходства (27,7%) авифауна Сино-Тибетского субальпийского района более или менее близка только к субальпике Гималаев, также имеющей богатый набор горных кустарниковых птиц. От других же гор она обособлена достаточно хорошо, что свидетельствует или о ранней изоляции этого района от других горных систем, или о более быстрой дивергенции здесь субальпийских форм.

8. Гималайский субальпийский район, как и предыдущий, расположен в Нагорно-Азиатской провинции. Он занимает одноименную горную страну, ограничивающую с юго-запада Тибетское нагорье и Гиндукуш. Как и в Сино-Тибетских горах, горная авифауна субальпийских кустарников Гималаев характеризуется большим разнообразием и состоит из следующих видов и подвидов:

1. *Lerwa lerwa lerwa*
2. *Tetraophasis szechenyii*
3. *Perdix hodgsoniae caraganae*
4. *Perdix hodgsoniae hodgsoniae*
5. *Ithaginis cruentus cruentus*
6. *Ithaginis cruentus kuseri*
7. *Tragopan melanocephalus*
8. *Lophophorus sclateri*
9. *Lophophorus impejanus*
10. *Aegithalos leucogenys*
11. *Garrulax affinis affinis*
12. *Garrulax affinis bethelae*
13. *Yuina gularis vivax*
14. *Yuina gularis gularis*
15. *Alcippe vinipectus kangrae*
16. *Alcippe vinipectus vinipectus*
17. *Alcippe vinipectus chumbaensis*
18. *Phoenicurus frontalis*
19. *Brachypterix stellatus stellatus*
20. *Luscinia pectoralis pectoralis*
21. *Luscinia pectoralis confusa*
22. *Turdus albocinctus*
23. *Zoothera mollissima whitcheadi*
24. *Zoothera mollissima mollissima*
25. *Zoothera dixonii*
26. *Cettia major*
27. *Phylloscopus affinis*
28. *Phylloscopus griseolus*
29. *Phylloscopus pulcher pulcher*
30. *Phylloscopus pulcher kangrae*
31. *Leptopoeile sophiae sophiae*
32. *Prunella rubiculoides muraria*
33. *Prunella rubiculoides rubeculoides*
34. *Prunella strophiiata jerdoni*
35. *Prunella strophiiata strophiiata*
36. *Prunella fulvescens dresseri*
37. *Prunella immaculata*
38. *Serinus pusillus*
39. *Acanthis flavurostris rufosrigata*
40. *Carpodacus rubescens*
41. *Carpodacus nipalensis kangrae*
42. *Carpodacus nipalensis nipalensis*
43. *Carpodacus pulcherrimus pulcherrimus*
44. *Carpodacus pulcherrimus waltoni*
45. *Carpodacus rhodochrus*
46. *Carpodacus edwardsii rubecunda*
47. *Carpodacus rhodopepla rhodopepla*
48. *Carpodacus thura bluthi*
49. *Carpodacus thura thura*
50. *Carpodacus rhodochlams grandis*
51. *Carpodacus rubicilloides lucifer*
52. *Propyrrhula subhimachala*
53. *Mycerobas affinis*
54. *Mycerobas carnipes carnipes*

Богатство горной авифауны кустарниковых зарослей в субальпике Гималаев имеет те же причины, что и в Сино-Тибетских горах, т. е. разнообразие лесной растительности подстилающего пояса и близость к центру происхождения горных видов. Горное население субальпийских кустарников здесь также сильно разобщено с другими горными

странами. Как уже отмечалось, некоторая близость его имеется только с авифаунистическими элементами Сино-Тибетского субальпийского района. Гиндукуш мы ввели в состав описываемого района «на основании сходства его авифауны с Западными Гималаями» (Р. Бёме, 1975).

Таким образом, особенности распределения горных видов и подвидов птиц, связанных с субальпийскими кустарниками и криволесьем, позволили выделить в субальпике горных стран южной Палеарктики 8 районов, каждый из которых характеризуется внутри себя авифаунистической однородностью и разобщенностью с другими районами. Такое разделение отражает историю распространения горных птиц субальпика в процессе становления и обособления высокогорного яруса различных горных стран.

ЛИТЕРАТУРА

- Бёме Р. Л. Орнитогеографическое положение высокогорий Палеарктики//Бюл. МОИП. — 1961. — Т. 66 (2). — С. 39—43.
- Бёме Р. Л. Опыт орнитогеографического районирования высокогорий Палеарктики//Орнитология. — М., 1963. — Вып. 6. — С. 227—233.
- Бёме Р. Л. Птицы гор южной Палеарктики. — М., 1975. — 181 с.
- Гелтнер В. Г. Общая зоогеография. — М.; Л., 1936. — 548 с.
- Дементьев Г. П. Опыт анализа основных элементов авифауны Восточной Палеарктики//Памяти акад. М. А. Мензбира. — М.; Л., 1937. — С. 93—128.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края (Северной Персии, Закаспийской области, Хивинского оазиса и равнинной Бухары)//Мат-лы к позн. фауны и флоры Росс. Имп. — 1896. — Вып. 2. — 556 с.
- Мензбир М. А. Орнитологическая география европейской России//Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. — 1882. — Ч. 1—2, вып. 2—3. — 524 с.
- Портенко Л. А. Орнитогеографическое районирование территории СССР//Тр. ЗИН АН СССР. — 1965. — Т. 35. — С. 61—66.
- Северцов Н. А. Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных//Изв. Моск. общ. любит. естеств., антропол. и этногр. — 1872—1873. — Т. 8, вып. 2. — 157 с.
- Серебровский П. В. К орнитогеографии Передней Азии//Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. — 1929. — Т. 29. — С. 289—392.
- Сушкин П. П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии//Бюл. МОИП. — Нов. сер., отд. Биол. — 1925. — Т. 34. — С. 7—86.
- Штегман Б. К. О принципах зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны//Изв. АН СССР. — Сер. Биол. — 1936. — № 2/3. — С. 523—563.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики//Изв. АН СССР. — Сер. Биол. — 1937. — № 4. — С. 1149—1169.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. — М.; Л., 1938 (4). — 165 с.
- Darlington P. J. Zoogeography: the geographical distribution of animals. — N. Y., 1957. — 675 p.
- Darlington P. J. Area, climate and evolution//Evolution. — 1959. — N 13. — P. 488—510.
- Stresemann E. Die Herkunft der Hochgebirgsvogel Europas//Overgenomen nit de Club van Nederlandsche Kudigen. — Jaarbericht, 1920. — Af. 3. — S. 71—91.
- Vaurie Ch. A survey of the Birds of Mongolia//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1964. — Vol. 127. — P. 105—143.

D. A. Banin

ORNITHO GEOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF THE AVIFAUNA OF SUBALPINE BELT OF THE SOUTH PALEARCTIC

Summary

By means of analysis of mountain bushing birds in altitudinal subalpine belt of the South Palearctic mountains 8 ornithogeographic regions are described.

С. А. Ганусевич

ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Исследования проводились в 1977—1980 гг. в составе экспедиции Кандалакшского отдела Северного филиала Географического общества АН СССР¹.

Скопа (Pandion haliaetus). В литературе отсутствуют данные, точно характеризующие распространение этого вида на полуострове. Единственным достоверным источником до недавнего времени оставалась работа М. И. Владимирской (1948), упоминающая о гнездовании в Лапландском заповеднике 3—4 пар этого хищника. Наши исследования показали, что, хотя скопа и является характерным видом для лесной зоны Кольского полуострова, распределение ее гнездовой неравномерно, обуславливается наличием пригодных для гнездоустройства деревьев вблизи чистых рыбных водоемов и зависит от уровня воздействия фактора беспокойства. Так, лишь единичные гнездящиеся пары были обнаружены у интенсивно осваиваемых человеком озер Ловозеро и Колвицкое. Чаще других хищников скопа встречалась в районе Ондомских озер, где, однако, гнездилась только одна пара. Очевидно, столь же малочисленна на гнездовые она и на других водоемах юго-востока полуострова, так как в этой части региона преобладают северо-таежные леса елово-березового типа и лесотундровые криволесья. Удобные для гнездования крупноствольные деревья здесь редки.

Единственным из обследованных районов, в котором обитает относительно плотная и стабильная группировка, оказался бассейн верхнего и среднего течения р. Поной. На территории примерно 1000 км², охватывающей часть понойской депрессии, гнездится до 8 пар. Северным пределом распространения вида в этой части полуострова служит южное подножие возвышенности Кейвы, по которому проходит граница северо-таежных лесов. Обычна скопа и ниже по Поною, от устья Лосинги до Ачерйока, где крупноствольные сосняки тянутся неширокой полосой, а отсутствие озер компенсируется наличием богатых рыбой и редко посещаемых людьми участков реки.

Располагая известными нам фактами, можно утверждать, что гнездовое население скопы на Кольском полуострове представлено не менее чем 10 парами, обитающими в основном в его южной половине. Наблюдениями за группировкой вида в бассейне Поноя установлено многолетнее постоянство гнездовой. Места гнездования скопы выбирают вдали от человеческих поселений и районов, часто посещаемых людьми. Для структуры населения скопы в бассейне верхнего Поноя

¹ Пользуясь случаем, автор искренне благодарит участников исследований К. Е. Михайлова, В. Ю. Семашко, А. В. Фильчагова и А. С. Черенкова, предоставивших ему дополнительные сведения для повидовых описаний.

характерны достаточно большие дистанции между гнездами отдельных пар (свыше 5 км) при значительном перекрытии их охотничьих участков. Очевидно, на распределении отражаются антагонистические межвидовые отношения скопы и более многочисленного здесь орлана-белохвоста, проявлениями которых являются обоюдные нападения, в частности, с целью клептопаразитизма со стороны белохвоста. В силу этого, вероятно, наиболее крупные и богатые рыбой водоемы, на которых обитают орланы, не заселяются скопами, хотя последние периодически посещают их во время своих охотничьих рейдов.

Гнезда устраивают исключительно на верхушках сосен, растущих на узких каменистых возвышенностях или по периферии крупных массивов, удаленных от рыбных водоемов на несколько десятков метров или километров. На территории пары может быть до 5 гнездовых построек. По нашим наблюдениям, скопы не выбирают для постройки гнезда деревья с сухими верхушками, а последние отмирают в результате долголетнего гнездования. Даже при наличии у пары нескольких исправных построек регулярной смены их не отмечено. Птицы могут выводить потомство в одном и том же гнезде до 3 лет подряд. Кладка из 2, реже 3 яиц происходит в конце мая — начале июня. У непотревоженных в период насиживания пар репродуктивный успех высокий. Вылет молодых приходится обычно на II декаду августа.

В спектре питания преобладают некрупные экземпляры наиболее массовых видов рыб (сиг, плотва, окунь).

Орлан-белохвост (Haliaeetus albicilla). Распределение гнездящихся пар, как и у предыдущего вида, сопряжено с распространением крупноствольных сосняков и рыбных водоемов и имеет сходные границы. Молодые и нетерриториальные взрослые птицы во время летних кочевок посещают тундровую зону, районы криволесий и елово-березовых лесов. На гнездовье достаточно обычен в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948), но не отмечен на Ондомских озерах, вблизи которых практически отсутствуют крупные сосны, хотя водоемы очень богаты рыбой. Вероятно, гнездится на Бабозере у истоков р. Кичи. Подобно скопе сравнительно плотно населяет понойскую депрессию, где на площади около 1000 км² нами обнаружено 12 гнездовых территорий, располагающихся весьма равномерно в наиболее заболоченной и богатой водоемами части бассейна р. Поной. Таким образом, судя по материалам наших обследований на Кольском полуострове обитает не менее 15 гнездовых пар орлана-белохвоста.

В понойской депрессии минимальное расстояние между гнездами 4 км. Возраст большинства гнездовых исчисляется десятками лет. Удивительно постоянство, с которым некоторые пары живут на одном дереве, ремонтируя и достраивая начавшую рушиться постройку и даже выстраивая новое гнездо на месте полностью обрушившегося старого. Если ломается сук, поддерживающий постройку, или полностью засыхает сосна, орланы переселяются на другое дерево в пределах гнездовой территории, зачастую в непосредственной близости от прежнего жилища. У пары обычно одно, реже два используемых гнезда.

Для их устройства птицы выбирают, как правило, сравнительно старые доминирующие на гнездовой территории сосны с крепкими ветвистыми верхушками. Очевидно, что отсутствие гнездовой орлана на некоторых обследованных водоемах, где были обнаружены благоприятные для вида кормовые условия, объясняется тем, что в этих местах возобновляющиеся после пожаров сосновые леса еще не достигли необходимой зрелости. Поэтому нам кажется целесообразным учет сукцессии древесной растительности при изучении закономерностей рас-

пределения гнездовых и истории формирования гнездового населения орлана-белохвоста в таежных районах, периодически подвергающихся пожарам. Так, с помощью старожилов нам иногда удавалось установить прежние местообитания орланов, позднее погубленные пожарами.

Кладка состоит из 2, реже 1 или 3 яиц. Сроки размножения у разных пар иногда сильно варьируют. Птенцы обычно покидают гнезда в первой половине августа. Наиболее ранние вылетают в конце июля, поздние — в конце августа. Репродуктивный успех невысокий. Нередко в гнезде удается обнаружить яйцо с недоразвившимся зародышем или под гнездовым деревом останки погибшего птенца.

Правильного чередования лет размножения и негнездования не наблюдалось. Даже не размножаясь, орланы продолжают держаться на гнездовой территории, но не всегда постоянно в течение лета. В годы, когда родители не гнездятся, молодые птицы прошлогодного выводка могут жить около гнезда (такие случаи были неоднократно, подтверждение этому и то, что молодой орлан, окольцованный нами в одном из гнезд, погиб, запутавшись в рыбацкой сети, стоявшей на озере недалеко от гнезда весной следующего года). В годы размножения старой пары молодые неполовозрелые птицы иногда появляются на гнездовой территории после вылета птенцов, когда, очевидно, снижается территориальная агрессия родителей. В это время нередко можно наблюдать семейные группы до 6 птиц.

Изучение территориальной активности орланов не выявило конфликтов между соседними парами, но прямая агрессия проявлялась в отношении других особей, нарушавших границы гнездовых территорий или охотничьих участков. Характерно, что последние не перекрываются.

Ранней весной в спектре питания главное место занимает падаль, которую орланы собирают в основном на местах забоя или гибели северных оленей. Некоторые птицы посещают забойные пункты и летом, когда основу питания составляет крупная рыба (чаще всего щука или язь). К концу гнездового периода частой добычей белохвостов становятся в массе появляющиеся в это время хлопунцы уток.

Тетеревятник (Accipiter gentilis). Отмечен на гнездовании в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948). Достаточно широко населяя северотаежные леса Кольского полуострова, вероятно, повсеместно является малочисленным и спорадично распространенным. Так, недолговременные обследования некоторых таежных районов юга полуострова не позволили получить достоверные данные по численности и экологии вида, что, очевидно, отчасти объясняется и скрытым образом жизни этого пернатого хищника. Некоторые особенности популяционной биологии тетеревятника удалось выявить во время многолетних исследований, проводимых в бассейне верхнего и среднего Поноя, где зарегистрировано около 15 местообитаний ястребов.

Структура населения вида в этой части региона определяется ярко выраженным ленточным характером размещения пар, обусловленным тем, что ястреба гнездятся исключительно в пойменных елово-березовых лесах Поноя и его притоков. По учетным данным, приречные биотопы характеризуются наибольшим разнообразием и обилием птиц в течение всего периода размножения, а во время миграций служат экологическими руслами передвижения многих видов. Обитая в этих местах, тетеревятник имеет богатую и стабильную кормовую базу, которую составляют в основном воробьиные и кулики. Интересно, что летные выводки целого ряда видов перемещаются к рекам из других местообитаний, в массе пополняя кормовой фонд ястреба в наиболее

трудное время, т. е. к концу гнездового периода, когда подрастающее потомство требует все больше пищи.

Охотится тетеревиатник обычно из засады, поджидая добычу на ветке, склоненной над рекой, или, летая над поймой и хватая птиц, неожиданно появляясь над меандрическими участками русла и старицами. Гнездовые участки постоянны. Большинство пар, скорее всего, имеет несколько гнезд, используемых по годам посменно. Однако в некоторых случаях птицы выводили птенцов в одной и той же постройке 2 года подряд.

Гнезда устраивает обычно на елях, в наиболее глухих и плохо просматриваемых участках пойменного леса, что делает их поиск крайне затруднительным. Кладка происходит в самом начале мая, вылупление — в конце I — начале II декады июня, вылет птенцов — между концом II и началом III декады июля. В гнездах было найдено по 4 яйца, но количество птенцов не превышало 3.

Перепелятник (Accipiter nisus). Данных о распространении этого вида на северо-западе европейской части СССР очень мало. Практически никто из современных авторов не касается вопроса об ареале перепелятника на Кольском полуострове. Л. С. Степанян (1975) указывает на его проникновение до северных границ древесной растительности. Е. П. Спангенберг и В. В. Леонович (1960) отмечают редкость этого хищника на восточном побережье Белого моря. Довольно редок он и в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948).

Во время проводимых обследований лишь единичные встречи были в районах Ондомских озер и Ловозера. Трижды нам удалось наблюдать перепелятника в верхнем течении р. Поной. К сожалению, ни одна из упомянутых встреч не позволяет относительно достоверно судить о характере пребывания вида на полуострове. Возможно, изредка перепелятник населяет самые западные части понойской депрессии, не проникая вглубь до границ распространения древесной растительности. Крайне редок он, очевидно, и в других районах таежной зоны полуострова.

Зимняк (Buteo lagopus). Зимняк является характерным и достаточно обычным видом на всем Кольском полуострове, исключая районы сомкнутых лесов. Распространение в годы высокой численности мышевидных грызунов, составляющих основу питания зимняков, весьма равномерное. Такими годами были 1977 и 1978. В 1976 и 1979 гг. в исследуемых районах отмечалась глубокая депрессия численности всех видов грызунов, обусловившая негнездование и перекочевки птиц в поисках корма. В 1980 г. популяции мышевидных грызунов начали восстанавливаться, и в тундре, в бассейне р. Иоканьги, были встречены первые гнездящиеся пары.

Зимняки значительно менее других видов пернатых хищников требовательны к местам гнездования. Основным стимулом к устройству гнезда, вероятно, служит наличие достаточно богатого охотничьего участка. При расположении гнезда птицы практически не заботятся о его маскировке, нередко открыто гнездятся у окраин населенных пунктов и по берегам рек. В тундровой зоне гнезда помещаются на каменных обрывах или просто на камнях, в лесотундровых и таежных районах — на соснах, елях и березах. На территории понойской депрессии мы никогда не находили гнезд этого вида на скалах, так как, по видимому, зимняк не выдерживает конкурентной борьбы за дефицитные здесь гнездовые уступы, в которой участвуют ворон, кречет и сапсан, причем первые два вида занимают гнездовья еще до прилета зимняка.

В благоприятные годы многие пары выводят от 3 до 5 птенцов, вылет которых приходится обычно на III декаду июля.

Беркут (Aquila chrysaetus). Гнездился в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948). Современными исследованиями гнездование во внутренних частях Кольского полуострова не установлено. Летом встречается редко, чаще ранней весной у забойных пунктов и на падали.

Полевой лунь (Circus cygneus). Литературные данные о распространении этого вида на Кольском полуострове чрезвычайно противоречивы. Достаточно сказать, что Л. С. Степанян (1975) сообщает о проникновении его до северных частей полуострова, а А. И. Иванов (1976) — лишь до южных. Не встречен полевой лунь в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948), в тундрах Териберского района (Кишинский, 1960). Проведенными обследованиями в качестве района обитания луны выделена только понойская депрессия. Нигде более вид не встречен. В указанном районе полевой лунь малочисленный, скорее всего гнездящийся хищник. Хотя гнезд не найдено, неоднократно в гнездовое время на обширных грядово-мочажинных болотах мы встречали территориальные пары. Иногда отмечались и одиночные птицы. Характерно, что, если весной и в середине лета встречи очень редки и нерегулярны, в конце августа картина существенно меняется, и в предотлетный период, длящийся примерно до середины сентября, луни становятся наиболее обычными и заметными пернатыми хищниками, концентрирующимися в основном у водоемов с массивами травянистой и кустарниковой растительности, где в это же время образуются скопления водно-болотных птиц.

Дербник (Aesalon columbarius). Ареал дербника включает весь Кольский полуостров. В тундрах северной части он редок. Предпочтительнее населяет районы криволесий и северотаежных лесов, где открытые пространства перемежаются с облесенными участками, является достаточно обычным в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948), у Ондомских озер и в бассейне верхнего и среднего Поноя. На территории понойской депрессии, где дербник наиболее многочисленный пернатый хищник, его гнездовья распределены широко и относительно равномерно по всей обследованной площади. Птицы занимают неширокие сосняковые гряды и участки лесных массивов вблизи болот. Не избегают селиться на окраинах населенных пунктов. Места размножения весьма постоянны, однако мы не замечали, чтобы одно и то же гнездо использовалось несколько раз.

Особого внимания заслуживает явление закономерного гнездования дербников вблизи гнездовий орлана-белохвоста. Так, фактически на каждой гнездовой территории орланов в радиусе, не превышающем 300 м от их гнезда, мы обнаруживали гнездящихся дербников. Нам кажется, что не последнее место в объяснении этого принадлежит серым воронам как посредникам такого сожительства двух хищников. Серые вороны, извлекая выгоду из соседства с орланами путем сбора остатков их пищи и, возможно, от разорения гнезд потревоженных орланами воробьиных и куликов, постоянно живут в этих местах и в течение ряда лет создают сравнительно богатый набор свободных гнезд, которые и занимает в свою очередь дербник. Возможно, аналогично дербники пользуются широким выбором вороньих гнезд в окрестностях населенных пунктов. Вопрос взаимоотношений этих видов требует специального обсуждения, к сожалению, не входящего в рамки настоящего очерка.

Гнезда, найденные в Лапландском заповеднике, располагались на земле (Владимирская, 1948). В понойской депрессии дербники размно-

жаются исключительно в гнездах, расположенных у достаточно густых верхушек относительно молодых сосен. Адаптивное значение стереотипа надземного гнездования особей популяции, населяющей понойскую депрессию, становится понятным, если иметь в виду масштабы весеннего половодья в этой части бассейна реки.

По нашим наблюдениям, в бассейне верхнего Поноя откладка яиц у дербников происходит в конце мая — начале июня, птенцы вылупляются к началу июля, а покидают гнезда с еще невыросшими полностью крыльями и хвостом во II или III декаде этого месяца. Выводят 3—4 птенцов. Почти всегда мы находили в гнезде неразвившееся яйцо. Сроки появления и подрастания потомков хорошо синхронизированы с появлением выводков у многих видов мелких воробьиных и куликов, составляющих спектр питания дербников. В предотлетный период во второй половине августа дербники перекочевывают в поймы рек, служащие тогда основными местами концентрации их потенциальных жертв.

Кречет (Falco gyrfalco). До недавнего времени известными районами достоверного гнездования вида на Кольском полуострове были Мурманский берег, включая Семиостровье, и Лапландский заповедник. По сравнению с прошлым ареал кречета остался приблизительно прежним, но количество особей, по-видимому, сильно сократилось и гнездование носит нерегулярный характер. На Семи островах, например, и в Лапландском заповеднике наблюдался более чем 30-летний перерыв (Шкляревич, Краснов, 1980). В результате обследований, осуществленных нашей группой, было найдено несколько неизвестных до той поры гнездовий. Три из них — в низовьях р. Поной в тундровой зоне, одно — на вершине водораздельного хребта возвышенности Кейвы у истоков р. Лосинги на границе тундры и лесотундры и два — на территории понойской депрессии в северотаежной части полуострова.

Проводя наблюдения за двумя последними гнездовьями, мы установили, что для размножения кречет использует гнезда воронов, расположенные на труднодоступных скалистых обрывах. Гнезда помещаются на южной или западной частях скал, которые в меньшей степени подвержены действию господствующих северо-восточных ветров и наиболее освещены солнцем. Известно, что между вороном и кречетом существует определенная конкуренция за места гнездования. Однако нам думается, что в условиях лесной зоны, к какой принадлежит исследуемая часть бассейна р. Поной, она менее жесткая, так как птицы имеют возможность гнездиться и на деревьях в отличие от тундры, где оба вида размещают гнезда исключительно на обрывах скал. Так, одно из гнезд было явно отбито у воронов, но последние все же не покинули своего постоянного местообитания, а загнездились на сосне в 500 м от занятого соколами гнезда. Похоже, что вороны иногда поедали остатки разделанной кречетом добычи.

Если в других районах пара обычно имеет два или несколько гнезд, занимаемых поочередно, то в районе понойской депрессии, где удобные для устройства гнезда скалы являются дефицитом, кречеты скорее всего имеют не более одного гнезда, что, по-видимому, составляет одну из причин их нерегулярного гнездования.

Местообитания кречета характеризуются наличием очень обширных болот и многочисленных водоемов, т. е. типов биотопов, достаточно густо населенных пластинчатоклювыми и ржанкообразными птицами, компенсирующими здесь, очевидно, недостаток такого основного объекта питания вида в тундровых и лесотундровых районах, как куропатка. Тем не менее обилием белой куропатки ранней весной до при-

лета водно-болотных птиц, на наш взгляд, определяется начало размножения кречета. К сожалению, на благополучии вида не может не отражаться отмечаемое в последние десятилетия уменьшение численности куропаток.

Фактически ежегодно вблизи гнездовой мы встречали или самих птиц, или следы их жизнедеятельности. Однако случаев гнездования было всего два — в 1978 и 1980 гг. Обе пары успешно вывели соответственно 4 и 2 птенцов. Характерно, что эти выводки покинули гнезда приблизительно в один и тот же срок — в конце I декады июля. Учитывая продолжительность гнездового периода, временем кладки яиц следует считать III декаду апреля.

Сапсан (Falco peregrinus). В современной литературе отсутствуют сведения о его гнездовании на полуострове. Нашими исследованиями выявлены лишь два района обитания сапсана. Так, отдельная пара, вероятно, регулярно гнездится на небольшом острове, расположенном в Белом море вблизи устья р. Поной. Вторым районом является понойская депрессия. В понойской депрессии на площади около 1000 км² живет до 10 пар, представляющих, по-видимому, единственную на полуострове группировку вида. Предъявляя менее жесткие требования к местам гнездования, чем кречет, сапсан, очевидно, в меньшей степени ощущает недостаток пригодных обрывов и скал. Распределение вида в этой части бассейна р. Поной определяется наличием подходящих мест для устройства гнезд, располагаемых, зачастую, на легко досягаемых уступах, и крупных водно-болотных угодий, богатых ржанкообразными и другими птицами, составляющими пищу сапсана.

Территории сапсанов очень постоянны. Если есть возможность, птицы ежегодно сменяют гнездовые уступы. Часто гнезда помещаются на легко доступных камнях, из-за чего кладки иногда разоряются наземными хищниками. Откладка 2, реже 1 яйца происходит в начале июня, вылет молодых — в I декаде августа. Сроки размножения достаточно постоянны. Репродуктивный успех в среднем невысокий. Наряду с редкими случаями гибели кладок от наземных хищников и в результате беспокойства со стороны людей периодически наблюдались неразвитие яиц из-за внешне невидимых причин. Иногда птицы охраняли эти неудачные кладки на протяжении почти всего лета.

В заключение отметим, что проводимые в последние годы исследования авифауны Кольского полуострова выявили в верхнем течении р. Поной уникальный район, охватывающий часть понойской депрессии. Распределение высокоствольной древесной растительности и скал среди обширных водно-болотных пространств носит островной характер. Разнообразие условий допускает обитание видов с различными экологическими потребностями. Достаточно оптимальное соотношение площадей, пригодных для гнездования и добывания пищи, обуславливает возможность относительно плотного размещения пар. В 1981 г. в целях охраны местообитаний редких видов в бассейне Поной организован государственный заказник, однако судьба популяций заслуживает пристального внимания.

ЛИТЕРАТУРА

Владимирская М. И. Птицы Лапландского заповедника//Тр. Лапланд. гос. заповедника. — 1948. — Вып. 3.

Ганусевич С. А. Состояние популяций и охрана редких видов хищных птиц на Кольском полуострове//Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпозиума. — Магадан, 1983. — Ч. 1.

Иванов А. И. Каталог птиц Советского Союза. — Л., 1976.

Исаков Ю. А. Состояние изученности авифауны СССР//Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. — М., 1982.

Кишинский А. А. К фауне и экологии птиц Терiberского района Мурманской области//Тр. Кандалакш. гос. заповедника. — 1960. — Вып. 2.

Спангенберг Е. П., Леонович В. В. Птицы северо-восточного побережья Белого моря//Тр. Кандалакш. гос. заповедника. — 1960. — Вып. 2.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные, Non-Passeriformes. — М., 1975.

Шкляревич Ф. Н., Краснов Ю. В. К биологии лапландского кречета (*Falco gyrfalco gyrfalco* L.) на Кольском полуострове//Экология птиц морских побережий: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1980.

S. A. Ganusevich

RAPTORS AT KOLSKY PENINSULA

Summary

There are ten species of raptors in the region: Osprey (*Pandion haliaetus*), White-tailed Eagle (*Haliaeetus albicilla*), Goshawk (*Accipiter gentilis*), Sparrow Hawk (*Accipiter nisus*), Routh-legged Buzzard (*Buteo lagopus*), Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), Hen-harrier (*Circus cyaneus*), Merlin (*Falco columbarius*), Gyr Falcon (*Falco gyrfalco*), Peregrin Falcon (*Falco peregrinus*) Raptors' distribution and main spreading regularities are discussed. Minimal estimations of some rare and endangered species number are given: Osprey — 10 couples, White-tailed Eagle — 15, Gyr Falcon — 7, Peregrine Falcon — 10.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

О. А. Яремченко, А. М. Болотников

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ

Исследования биологии размножения большой синицы проводились в течение двух сезонов 1983—1984 гг. в Житомирском Полесье. Под наблюдением находилось 49 гнезд. Искусственные гнездовья в период яйцекладки осматривали ежесуточно, в период насиживания — через 2 сут, во время вылупления птенцов — 2—4 раза в сутки, взвешивание птенцов проводили через каждые 3 сут. В целях определения количества репродуктивных циклов птиц маркировали пикриновой кислотой.

Массовое гнездование у большой синицы в изучаемом регионе протекает 7—25/IV (наиболее раннее у единичных пар зафиксировано 1/IV, наиболее позднее — 10/V). На постройку гнезда семейная пара затрачивает от 6 до 23 (в среднем 12) сут. Пары ($n=10$), приступившие к постройке гнезда в I декаде апреля, завершили ее в среднем за 19,9 сут, во II декаде ($n=13$) — 15,5 сут, а в III декаде апреля ($n=3$) — за 12,3 сут. В гнездовании следует выделить две фазы. В первую изготавливается основа гнезда из более или менее грубого растительного материала, в частности мха, в течение 2—5 сут. Вторая фаза более длительная — 7—20 сут. Птицы, оформляя лоток, выстилают его шерстью. В контролируемых гнездах только в одном случае гнездование было завершено к началу яйцекладки. В большинстве случаев оно завершается в период яйцекладки.

Массовая яйцекладка у больших синиц в регионе проходит с 16/IV по 2/V. Самая ранняя отмечена 10/IV, поздняя — 13/V. Максимальная средняя масса в первом цикле размножения отмечена для 9-го яйца — $1,709 \pm 0,02$ г при $C=7,2\%$, но ширина его не характеризуется максимальными величинами и составляет $13,3 \pm 0,06$ мм при $C=2,7\%$ (табл. 1). Во втором цикле размножения наиболее тяжелым и широким оказалась 8-е яйцо. Его средняя масса $1,816 \pm 0,06$ г при $C=9,7\%$, ширина $13,3 \pm 0,1$ при $C=2,2\%$ (табл. 2). Самым легким и наиболее узким в обоих циклах размножения стало 1-е яйцо: $1,597 \pm 0,03$ г при $C=9,8\%$ и $12,9 \pm 0,08$ мм при $C=3,3\%$ в первом цикле и $1,669 \pm 0,04$ г при $C=8,3\%$ и $13,3 \pm 0,1$ мм при $C=2,6\%$ — во втором. Ранние яйца отличаются от поздних более мелкими размерами и массой (табл. 3). Так, масса яиц в среднем для кладки от 11—13/IV составляет 1,622 г. Для поздних кладок от 30/IV—4/V этот показатель в среднем 1,649 г. Самая высокая средняя масса яиц (1,670 г) наблюдается у кладок, приходящихся на пик периода яйцекладки — 21—23/IV. Такие же различия получены и по другим исследуемым параметрам яйца.

Большие синицы в первом цикле размножения откладывают от 9 до 15 яиц. Чаще других встречаются кладки из 10, 11 и 12 яиц, кото-

Морфологическая характеристика яиц большой синицы при первом цикле размножения

Исследуемый признак	Статистические величины	Очередность снесения яиц														
		1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е	7-е	8-е	9-е	10-е	11-е	12-е	13-е	14-е	15-е
Масса, г	<i>n</i>	38	39	38	36	38	37	35	35	36	32	27	16	6	2	1
	<i>M</i> ±	1,597±0,03	1,636±0,02	1,651±0,02	1,679±0,02	1,647±0,02	1,651±0,02	1,654±0,02	1,643±0,02	1,709±0,02	1,675±0,01	1,694±0,02	1,672±0,02	1,678±0,03	1,695±0,06	1,690
	<i>C</i> %	9,8	8,1	8,2	7,5	8,4	7,6	7,9	7,7	7,2	5,2	6,3	5,7	4,3	4,5	
Длина, мм	<i>n</i>	28	34	29	30	34	37	35	34	32	30	24	14	3	2	1
	<i>M</i> ±	17,5±0,1	17,6±0,1	17,4±0,2	17,5±0,2	17,3±0,1	17,4±0,09	17,4±0,1	17,4±0,1	17,5±0,1	17,6±0,09	17,5±0,1	17,6±0,1	17,5±0,2	17,6±0,03	18,0
	<i>C</i> %	4,1	4,3	5,5	5,0	4,1	3,2	4,0	3,9	3,5	2,7	2,9	2,4	1,5	0,2	
Ширина, мм	<i>n</i>	28	34	28	30	34	37	35	34	33	31	24	14	3	2	1
	<i>M</i> ±	12,9±0,08	13,1±0,06	13,2±0,07	13,3±0,06	13,3±0,08	13,2±0,06	13,3±0,06	13,3±0,07	13,3±0,06	13,3±0,06	13,4±0,07	13,4±0,08	13,2±0,09	13,4±0,3	—
	<i>C</i> %	3,3	2,7	3,0	2,5	2,9	2,9	2,9	2,8	2,7	2,6	2,6	2,3	1,2	2,7	—

Таблица 2

Морфологическая характеристика яиц большой синицы при втором цикле размножения

Исследуемый признак	Статистические величины	Очередность снесения яиц														
		1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е	7-е	8-е	9-е						
Масса, г	<i>n</i>	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	9	8	8	3	
	<i>M</i> ±	1,669±0,04	1,709±0,04	1,798±0,04	1,756±0,05	1,752±0,05	1,784±0,06	1,797±0,05	1,816±0,06	1,770±0,1	1,770±0,1	1,797±0,05	1,816±0,06	1,770±0,1	1,770±0,1	
	<i>C</i> %	8,3	7,5	7,5	9,5	9,1	9,8	8,8	9,7	13,9	13,9	8,8	9,7	9,7	13,9	
Длина, мм	<i>n</i>	10	10	10	10	10	10	10	10	10	9	9	8	8	3	
	<i>M</i> ±	17,6±0,3	17,7±0,3	18,1±0,3	17,7±0,3	17,5±0,3	17,8±0,3	17,6±0,3	17,6±0,4	17,2±0,02	17,8±0,3	17,6±0,3	17,6±0,4	17,2±0,02	17,2±0,02	
	<i>C</i> %	5,2	5,1	4,7	4,8	5,1	5,3	5,0	5,7	0,7	5,0	5,0	5,7	0,7	0,7	
Ширина, мм	<i>n</i>	10	10	10	10	10	10	10	10	10	9	9	8	8	3	
	<i>M</i> ±	13,3±0,1	13,4±0,1	13,6±0,08	13,5±0,1	13,6±0,08	13,7±0,08	13,7±0,1	13,8±0,1	13,4±0,1	13,7±0,1	13,7±0,1	13,8±0,1	13,4±0,1	13,4±0,1	
	<i>C</i> %	2,6	2,6	2,0	2,5	1,8	1,7	2,1	2,2	1,8	1,7	2,1	2,2	1,8	1,8	

рые и были подвергнуты морфологическому анализу (табл. 4). Прослеживается отрицательная корреляция между изучаемыми параметрами яиц и размером кладки. Так, для кладок из 10 и 11 яиц масса последних была в среднем выше и составила 1,672 и 1,679 г соответственно. Для кладок из 12 и более яиц масса их оказалась значительно ниже.

В большинстве случаев яйцекладка проходила ритмически через 24 ч. Аритмичных кладок с перерывом в 48 и более часов отмечено 18,8%. В аритмичных кладках масса первых 5 яиц ниже, чем последних (табл. 5). По длине и ширине яйца не отличаются. Коэффициент вариации всех трех показателей выше у первых яиц. В ритмичных кладках различия между первыми и последними яйцами имеют такой же характер.

Яйца из ритмичных кладок более крупные. Их средние размеры $17,4 \times 13,3$ мм при массе 1,651 г. В аритмичных кладках средние размеры яиц $17,0 \times 13,2$ мм при массе 1,631 г. В аритмичных кладках все яйца одного ранга более мелкие, чем в ритмичных (табл. 5).

Результаты анализа зависимости морфологических показателей яиц большой синицы от места в ритме представлены в табл. 6. Как показывают материалы таблицы, яйца одной кладки неидентичны по каждому изучаемому признаку. Наиболее четко это прослеживается на примере динамики изменения массы яйца в зависимости от ранга. Минимальную массу (1,612 г) имеют первые яйца в кладке, максимальную (1,714 г) — 9-е. Для большинства яиц выявлена положительная корреляция между их массой и шириной. Исключение составили лишь 9-е, 12-е и 13-е яйца. Между массой и длиной яйца часто выявляется отрицательная корреляция: 7-е, 10—13-е, 15-е яйца. Коэффициент вариации всех трех показателей выше у первых яиц.

В период яйцекладки самка размещает яйца в определенном порядке. Путем наблюдений установлено следующее: из 1442 положений яиц в лотке в 596 случаях (41,3%) они размещались экваториально по отношению к периферии лотка, тупыми концами к периферии — 382 (26,5%), тупыми концами вверх — 233 (16,2%) и тупыми концами к центру лотка лишь в 211 (16,0%) случаях. В процессе насиживания ориентированность яиц повышается. Из 1687 положений экваториально по отношению к периферии лотка было размещено 648 (38,4%) яиц, тупым концом вверх — 542 (32,1%), 344 (20,4%) — тупым концом направлены к периферии лотка и лишь в 153 (9,1%) случаях яйца тупыми концами были направлены к центру лотка.

Таким образом, в процессе естественной инкубации насиживающая птица 84,0—90,9% яиц в кладке размещает оптимально к условиям аэрации и обогрева. Установлено, что нарушение в ориентации яиц приводит к резкому снижению выводимости в связи с нарастанием патологических отклонений в эмбриональном развитии (Литвинов, 1981).

Важнейшим фактором инкубации является температура. В период яйцекладки, как это было установлено, температурная активация эмбрионального развития у синицы начинается с откладывания первых яиц (Болотников и др., 1980). В отличие от других воробьинообразных закрытогнездящихся птиц, например скворца, синица посещает гнездо один раз в сутки в ночное время. Время пребывания в гнездовье составляет в среднем 1 ч, а далее время обогрева формирующейся кладки постепенно увеличивается при снесении 2—3-го яйца с 1 до 11 ч при ее завершении. Внутригнездовая температура по мере накопления яиц повышается и с началом собственно насиживания стабилизируется в зоне контакта тела и кладки на уровне $38,5 \pm 0,9^\circ$.

Морфологическая разнокачественность яиц боль

Сроки начала яйцекладки	Исследуемые признаки яйца	Статистические величины	Очередности					
			1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е
11—13/IV	Масса, г	n	6	6	6	6	6	6
		M±	1,563±	1,603±	1,597±	1,742±	1,595±	1,603±
		C%	0,06	0,07	0,07	0,05	0,08	0,09
11—13/IV	Длина, мм	n	6	6	6	6	6	6
		M±	17,2±	17,5±	17,3±	17,7±	17,2±	17,3±
		C%	0,4	0,4	0,4	0,5	0,4	0,3
11—13/IV	Ширина, мм	n	6	6	6	6	6	6
		M±	12,8±	12,9±	12,9±	13,4±	13,1±	13,0±
		C%	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3	0,3
21—23/IV	Масса, г	n	17	17	17	15	17	17
		M±	1,629±	1,670±	1,687±	1,680±	1,652±	1,654±
		C%	0,04	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03
21—23/IV	Длина, мм	n	7	12	7	10	15	17
		M±	17,4±	17,7±	17,6±	17,6±	17,3±	17,4±
		C%	0,2	0,1	0,4	0,3	0,2	0,1
21—23/IV	Ширина, мм	n	7	12	7	10	15	17
		M±	12,9±	13,1±	13,3±	13,3±	13,4±	13,3±
		C%	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,08
30/IV—4/V	Масса, г	n	2	3	3	3	3	3
		M±	1,545±	1,660±	1,643±	1,646±	1,637±	1,653±
		C%	0,1	0,6	0,05	0,04	0,04	0,03
30/IV—4/V	Длина, мм	n	2	3	3	3	3	3
		M±	17,7±	17,9±	17,6±	17,4±	17,3±	17,5±
		C%	0,1	0,04	0,2	0,3	0,06	0,1
30/IV—4/V	Ширина, мм	n	2	3	3	3	3	3
		M±	13,1±	13,3±	13,1±	13,3±	13,2±	13,2±
		C%	0,0	0,2	0,1	0,2	0,2	0,06
30/IV—4/V	Ширина, мм	n	2	3	3	3	3	3
		M±	13,1±	13,3±	13,1±	13,3±	13,2±	13,2±
		C%	—	0,2	0,1	0,2	0,2	0,06

ШОЙ СИННИЦЫ В СВЯЗИ СО СРОКАМИ ИХ ОТКЛАДКИ

снесения яиц								
7-е	8-е	9-е	10-е	11-е	12-е	13-е	14-е	15-е
6 1,580± 0,09 12,9	6 1,598± 0,06 9,7	6 1,625± 0,06 9,5	5 1,665± 0,06 8,0	5 1,712± 0,07 8,8	2 1,560± 0,06 5,7	— — —	— — —	— — —
6 16,9± 0,4 5,6	6 17,0± 0,4 6,0	6 17,4± 0,3 4,6	5 17,5± 0,3 3,2	5 17,6± 0,2 2,6	2 17,6± 2,8	— — —	— — —	— — —
6 13,0± 0,2 4,1	6 13,1± 0,2 4,5	6 13,2± 0,2 4,2	5 13,3± 0,2 3,4	5 13,5± 0,2 3,8	2 13,2± 0,07 0,8	— — —	— — —	— — —
16 1,671± 0,03 7,2	16 1,649± 0,04 9,3	17 1,692± 0,03 7,6	15 1,687± 0,02 5,2	13 1,687± 0,02 6,4	9 1,690± 0,04 6,3	4 1,700± 0,04 4,8	2 1,695± 0,06 4,5	1 1,690 —
17 17,6± 0,1 3,0	16 17,5± 0,2 3,5	15 17,6± 0,2 3,4	14 17,6± 0,1 2,8	12 17,6± 0,1 2,2	9 17,6± 0,2 2,6	3 17,5± 0,2 1,5	2 17,6± 0,2 1,6	1 18,0 —
17 13,4± 0,09 2,8	16 13,4± 0,09 2,8	16 13,5± 0,09 2,5	15 13,4± 0,1 2,9	12 13,3± 0,1 2,8	9 13,4± 0,1 2,7	3 13,2± 0,09 1,2	2 13,4± 0,3 2,7	1 13,1 —
3 1,657± 0,02 2,4	3 1,670± 0,0 —	3 1,667± 0,03 3,0	2 1,700± 0,0 —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —
2 17,5± 0,2 1,6	2 17,6± 0,2 1,3	2 17,3± 0,2 1,3	2 17,3± 0,07 0,6	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —
2 13,3± 0,1 1,1	2 13,2± 0,07 0,8	2 13,2± 0,07 0,8	2 13,1± — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —

Морфологическая разнокачественность яиц

Размер полной клад- ки	Исследу- емый признак	Ста- тисти- ческие вели- чины	Очередность				
			1-е	2-е	3-е	4-е	5-е
10 яиц	Масса, г	<i>n</i>	7	7	7	6	7
		<i>M</i> ±	1,607±	1,671±	1,638±	1,690±	1,666±
		<i>C</i> %	0,05 8,1	0,06 8,8	0,06 9,6	0,07 9,3	0,05 8,3
Длина, мм	<i>n</i>	6	7	6	6	6	
	<i>M</i> ±	17,4±	17,9±	17,4±	17,5±	17,4±	
	<i>C</i> %	0,2 2,7	0,4 5,8	0,5 6,7	0,5 6,3	0,4 4,9	
Ширина, мм	<i>n</i>	6	7	6	6	6	
	<i>M</i> ±	13,0±	13,3±	13,3±	13,3±	13,3±	
	<i>C</i> %	0,06 1,2	0,1 2,0	0,2 3,1	0,1 2,4	0,2 2,8	
11 яиц	Масса, г	<i>n</i>	11	12	12	12	12
		<i>M</i> ±	1,630±	1,651±	1,679±	1,680±	1,690±
		<i>C</i> %	0,05 9,6	0,03 7,0	0,03 6,1	0,03 5,6	0,03 7,0
Длина, мм	<i>n</i>	8	10	9	10	12	
	<i>M</i> ±	17,7±	17,5±	17,5±	17,3±	17,3±	
	<i>C</i> %	0,3 5,3	0,2 4,5	0,3 5,2	0,3 4,8	0,3 4,4	
Ширина, мм	<i>n</i>	8	10	9	10	12	
	<i>M</i> ±	13,0±	13,1±	13,2±	13,4±	13,5±	
	<i>C</i> %	0,2 4,1	0,08 2,1	0,1 2,2	0,09 2,2	0,08 2,2	
12 яиц	Масса, г	<i>n</i>	10	10	10	10	10
		<i>M</i> ±	1,550±	1,587	1,627±	1,655±	1,611±
		<i>C</i> %	0,05 10,5	0,05 9,1	0,05 10,2	0,05 9,8	0,05 10,6
Длина, мм	<i>n</i>	6	8	8	7	9	
	<i>M</i> ±	17,4±	17,3±	17,5±	17,7±	17,5±	
	<i>C</i> %	0,4 5,6	0,2 4,0	0,3 4,8	0,4 5,6	0,2 3,9	
Ширина, мм	<i>n</i>	6	8	8	7	9	
	<i>M</i> ±	12,6±	12,9±	13,1±	13,1±	13,1±	
	<i>C</i> %	0,2 3,4	0,2 3,6	0,2 4,1	0,2 3,3	0,2 4,3	

в связи с размером кладки

снесения яиц						
6-е	7-е	8-е	9-е	10-е	11-е	12-е
7 1,649± 0,05 8,1	7 1,683± 0,06 9,0	6 1,700± 1,06 8,8	7 1,713± 0,06 8,6	5 1,726± 0,07 8,9	— — —	— — —
7 17,5± 0,3 4,0	6 17,4± 0,4 4,9	6 17,6± 0,4 4,8	4 17,4± 0,3 4,0	3 17,7± 0,5 4,9	— — —	— — —
7 13,2± 0,1 2,5	6 13,3± 0,2 3,1	6 13,4± 0,2 3,2	5 13,4± 0,2 2,8	4 13,4± 0,2 3,4	— — —	— — —
12 1,685± 0,03 6,6	12 1,681± 0,03 5,8	12 1,655± 0,02 4,5	12 1,673± 0,02 5,0	12 1,710± 0,02 3,1	11 1,735± 0,03 5,9	— — —
11 17,3± 0,2 3,4	11 17,3± 0,2 4,3	10 17,2± 0,2 4,6	11 17,3± 0,2 4,0	11 17,4± 0,2 3,1	10 17,4± 0,2 3,9	— — —
11 13,4± 0,08 2,0	11 13,4± 0,1 2,4	10 13,4± 0,1 2,3	11 13,4± 0,09 2,2	11 13,4± 0,1 2,6	10 13,5± 0,1 2,6	— — —
10 1,613± 0,05 9,5	10 1,604± 0,05 10,0	10 1,628± 0,05 8,8	10 1,629± 0,04 7,8	10 1,650± 0,04 6,8	10 1,672± 0,04 6,8	10 1,679± 0,03 6,4
10 17,6± 0,2 2,9	10 17,5± 0,2 3,8	10 17,5± 0,2 3,8	10 17,7± 0,1 2,2	10 17,7± 0,1 1,8	8 17,7± 0,1 1,8	8 17,7± 0,2 2,5
10 13,1± 0,2 4,2	10 13,2± 0,2 3,7	10 13,2± 0,1 3,6	10 13,2± 0,1 3,3	10 13,2± 0,1 2,5	8 13,3± 0,1 2,6	8 13,4± 0,1 2,3

Морфологическая разнокачественность яиц

Вид кладки	Исследуемый признак	Статистические величины	Очередность сне					
			1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е
Ритмичная	Масса, г	<i>n</i>	25	26	26	25	26	26
		<i>M</i> ±	1,601 ±	1,634 ±	1,651 ±	1,677 ±	1,635 ±	1,650 ±
		<i>C</i> %	0,03 8,9	0,03 8,0	0,03 8,9	0,03 7,6	0,03 8,9	0,03 8,2
Длина, мм	<i>n</i>	11	15	—	13	17	20	
	<i>M</i> ±	17,6 ±	17,6 ±	17,4 ±	17,3 ±	17,4 ±	17,6 ±	
	<i>C</i> %	0,2 3,0	0,1 2,5	0,2 3,5	0,1 3,3	0,1 3,1	0,1 3,2	
Ширина, мм	<i>n</i>	11	15	11	13	17	20	
	<i>M</i> ±	13,0 ±	13,1 ±	13,2 ±	13,3 ±	13,3 ±	13,3 ±	
	<i>C</i> %	0,08 2,1	0,08 2,4	0,08 2,1	0,1 2,9	0,09 2,8	0,07 2,3	
Аритмичная	Масса, г	<i>n</i>	6	6	6	5	6	6
		<i>M</i> ±	1,548 ±	1,575 ±	1,588 ±	1,637 ±	1,630	1,640 ±
		<i>C</i> %	0,09 14,5	0,06 8,7	0,05 7,4	0,05 6,9	0,05 7,0	0,04 6,2
Длина, мм	<i>n</i>	5	6	5	5	5	5	
	<i>M</i> ±	16,9 ±	17,1 ±	16,9 ±	17,0 ±	17,1 ±	17,0 ±	
	<i>C</i> %	0,3 4,3	0,3 4,3	0,4 5,6	0,4 4,8	0,4 5,1	0,2 2,9	
Ширина, мм	<i>n</i>	5	6	5	5	5	5	
	<i>M</i> ±	13,0 ±	13,0 ±	13,2 ±	13,4 ±	13,4 ±	13,2 ±	
	<i>C</i> %	0,3 4,9	0,2 2,9	0,2 2,6	0,1 2,1	0,1 2,2	0,09 1,4	

Период собственно насиживания (время откладки последнего яйца до вылупления первого птенца) в среднем продолжается 12,5 сут при колебании от 11 до 14 сут. Продолжительность инкубации отдельных яиц за время яйцекладки зависит от количества их в кладке. При величине кладки с 15 яиц 1-е яйцо инкубируется 15 сут, 2-е — 14 сут, а с появления последнего начинается период собственно насиживания. Первые 12—13 яиц подвергаются прерывистой инкубации. Развитие эмбрионов в них, особенно в первой группе из 7—9 яиц, замедленное, с длительными в течение суток диапазонами под воздействием пониженных температур. У 2—3 яиц, завершающих кладку, эмбриональное развитие идет непрерывно и в высоком темпе. Возникающая, таким образом, гетерохронность развития эмбрионов в одной кладке представляет собой важный механизм, обеспечивающий дружность вылупления птенцов. Продолжительность вылупления птенцов в кладках ($n=29$) колебалась от 0,5 до 2,5 сут.

В среднем за период инкубации ($n=200$) яйца теряют 15,3% массы при колебании показателя от 8,5 до 35,7%. Потеря массы имеет некоторую связь с порядком откладки (ранг яйца). Выявлена общая

ритмичных и аритмичных кладок

сеняя яиц

7-е	8-е	9-е	10-е	11-е	12-е	13-е	14-е	15-е
25 1,647± 0,03 8,4	26 1,637± 0,03 8,6	26 1,658± 0,02 7,5	23 1,672± 0,02 5,5	21 1,681± 0,0 6,4	14 1,667± 0,03 6,0	6 1,678± 0,03 4,3	2 1,695± 0,06 4,6	1 1,690 —
19 17,5± 0,1 2,6	19 17,6± 0,1 3,3	19 17,6± 0,1 3,4	18 17,6± 0,1 2,5	14 17,5± 0,1 2,2	10 17,5± 0,1 2,4	3 17,5± 0,2 1,5	2 17,6± 0,2 1,6	1 18,0 —
19 13,4± 0,08 2,6	19 13,4± 0,07 2,4	19 13,4± 0,07 2,4	18 13,4± 0,09 2,8	14 13,4± 0,1 2,6	10 13,4± 0,1 2,5	3 13,2± 0,09 1,2	2 13,4± 0,3 2,8	1 13,1 —
6 1,652± 0,04 6,4	5 1,638± 0,02 3,2	6 1,667± 0,03 4,1	6 1,672± 0,03 3,7	4 1,715± 0,06 7,3	1 1,670 —	— — —	— — —	— — —
5 16,8± 0,3 3,9	4 16,8± 0,4 4,7	4 17,0± 0,3 4,0	4 17,2± 0,3 3,0	2 16,9± 0,4 3,0	1 18,1 —	— — —	— — —	— — —
5 13,3± 0,1 2,1	4 13,3± 0,1 2,1	5 13,3± 0,08 1,4	5 13,3± 0,1 2,3	2 13,5± 0,4 4,3	1 13,1 —	— — —	— — —	— — —

тенденция потери массы от 1-го яйца (16,3% от исходной массы) с некоторым понижением показателя у 5-го яйца (14,3%). У 6-го яйца снижение массы возрастает до 15,0% и достигает максимума у 7-го (17,0%). С 1-го по 14-е яйцо отмечено постепенное снижение влагопотерь от 16,2 до 12,3% и некоторое возрастание влагопотерь у 15-го яйца (14,9%). Величина влагопотерь колеблется и в период инкубации. Выявлена прямая зависимость величины потерь массы яиц от степени их насыщенности. За время яйцекладки она составляет от 0,2 (13-е яйцо) до 3,4% (1-е). За первые 4 сут собственно насиживания величина потери массы возрастает от 1,2 (13-е яйцо) до 5,3% у 6-го яйца. За последние 4 сут инкубации потери массы составляют 5,0 (13-е яйцо) и 7,6% (7-е яйцо).

Средняя масса только что вылупившихся птенцов наиболее высокая у 3-го (1,227 г) — 5-го (1,283 г), 10-го (1,253 г) и 11-го (1,253 г). Минимальная — у 1-го (1,195 г), 6-го (1,197 г) и 7-го (1,062 г) птенца. Промежуточное положение занимает 2-й (1,207 г), 8-й (1,207 г) и 9-й (1,205 г) птенцы. При этом прослеживается закономерное повышение массы от 1-го до 5-го птенца с последующим ее понижением у 6—7-го.

Таблица 6

Морфологическая характеристика яиц в зависимости от очередности снесения

Исследуемый признак	Статистические величины	Очередность снесения яиц														
		1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е	7-е	8-е	9-е	10-е	11-е	12-е	13-е	14-е	15-е
Масса, г	<i>n</i>	48	49	48	46	48	45	44	43	39	32	27	16	6	2	1
	<i>M</i> ±	1,612 ±	1,651 ±	1,682 ±	1,695 ±	1,669 ±	1,674 ±	1,683 ±	1,675 ±	1,714 ±	1,675 ±	1,694 ±	1,672 ±	1,678 ±	1,695 ±	1,690
	<i>C</i> %	0,02 9,6	0,02 8,1	0,02 8,7	0,02 8,1	0,02 8,8	0,02 8,5	0,02 8,7	0,02 9,0	0,02 9,0	0,02 7,8	0,01 5,2	0,02 6,3	0,02 5,7	0,03 4,3	0,06 4,5
Длина, мм	<i>n</i>	38	44	39	40	44	46	44	42	35	30	24	14	3	2	1
	<i>M</i> %	17,5 ±	17,6 ±	17,6 ±	17,6 ±	17,4 ±	17,5 ±	17,4 ±	17,4 ±	17,5 ±	17,6 ±	17,5 ±	17,6 ±	17,5 ±	17,6 ±	18,0
	<i>C</i> %	0,1 4,3	0,1 4,2	0,2 5,3	0,1 4,9	0,1 4,3	0,9 3,7	0,1 4,2	0,1 4,3	0,1 4,3	0,1 3,4	0,9 2,7	0,1 2,9	0,1 2,4	0,2 1,5	0,03 0,2
Ширина, мм	<i>n</i>	38	44	38	40	44	46	44	42	36	31	24	14	3	2	1
	<i>M</i> ±	13,0 ±	13,1 ±	13,3 ±	13,4 ±	13,3 ±	13,3 ±	13,4 ±	13,4 ±	13,3 ±	13,3 ±	13,4 ±	13,4 ±	13,2 ±	13,4 ±	13,4 ±
	<i>C</i> %	0,07 3,3	0,06 2,8	0,06 3,0	0,05 2,5	0,06 3,1	0,06 3,0	0,06 3,0	0,06 3,0	0,06 3,0	0,06 2,6	0,06 2,6	0,07 2,6	0,08 2,3	0,09 1,2	0,3 2,7

У последних четырех птенцов масса опять нарастает. В первые 8 сут жизни наиболее интенсивно растут 1—6-й птенцы. К этому времени их масса превышает 12,100 г. Масса последующих птенцов находится в пределах от 9,262 (11-й птенец) до 11,567 г (7-й птенец). И лишь у 9-го он составил 12,014 г. В последние дни пребывания в гнезде (возраст 15 сут) масса первых 7 птенцов, за исключением 3-го, выше и находится в пределах от 18,850 (1-й птенец) до 19,350 г (6-й птенец). Масса последних четырех ниже — от 18,550 (11-й птенец) до 18,790 г (10-й птенец). Третий птенец имеет минимальную массу — 18,420 г.

Анализ относительного прироста за равные промежутки времени также дает возможность проследить гетерохронность роста птенцов большой синицы. С 1-х по 4-е сут гнездовой жизни масса первых 7 птенцов возросла на 460—498%, а последних 4 — лишь на 362—424%; с 5-х по 12-е сут наоборот, усредненный прирост у 7—11-го птенцов был выше, чем у 1—6-го (от 307 до 358% и от 274 до 292% соответственно). С 13-х по 18-е сут прирост всех птенцов выводка имел близкие значения (110—117%).

Результаты проведенного анализа позволяют разделить выводок большой синицы на две группы: основную и дополнительную. Основная включает 1—6-го птенцов, дополнительная — 7—11-го. В обеих группах наблюдается увеличение исходной массы птенцов от первого до последнего. Лишь у 6-го масса понижается. Эта закономерность позволяет относительно равномерно развиваться всем птенцам той или иной группы.

Прослеживается также взаимосвязь между характером прироста массы птенцов и их гибелью. Затаптывание слабых птенцов происходит в первые дни их жизни. В этот же период прирост массы более высокий в первой группе, что увеличивает процент выживаемости птенцов этой группы. В исследуемых выводках отмечались случаи гибели только птенцов второй группы. С 5-х по 12-е сут более высокий прирост массы птенцов второй группы позволяет оставшимся птенцам догнать в росте особей первой группы. В последние дни гнездовой жизни развитие всех птенцов идет на близких уровнях.

Определенный интерес представляет анализ успешности размножения большой синицы. Кладку синицы бросают редко. Чаще всего в гнездах встречаются яйца-болтуны. В эту группу элиминации входят неоплодотворенные и яйца с рано замерзшими эмбрионами. Из 50 контролируемых гнезд в 20 (40,0%) встречены яйца указанной категории. Их было в среднем 0,7 на одну самку. При этом они чаще встречаются в первом репродуктивном периоде (40,6%), чем во втором цикле размножения (38,9%). Так, с одним болтуном в первом цикле размножения имелось 84,6% гнезд, с двумя болтунами — 15,4%. Во втором цикле размножения — соответственно 71,4 и 28,6% гнезд. Реже встречались кладки с элиминирующими эмбрионами на среднем и более позднем этапе инкубации. Таких кладок было 5, или 10,0% от всех контролируемых гнезд. Основной причиной элиминации явилось присыхание зародыша к подскорлуповым оболочкам. Одна кладка была целиком неполноценной: во всех 11 яйцах эмбрионы погибли в первый период инкубации.

В четырех гнездах первого цикла размножения обнаружены по 1—2 яйца с очень тонкой скорлупой; они элиминировали вследствие высыхания. Величина общей элиминации (ее можно отнести к категории избирательной) на одну семейную пару составила в первом цикле размножения 1,3 яйца и 0,6 во втором. Птенцы, погибшие в гнездовой период, отмечены в 15 гнездах из 50 контролируемых. Как правило,

в обоих циклах размножения затаптывались более слабые птенцы, вылупившиеся из последних яиц кладки. В пределах одного выводка элиминировали от 1 до 6 птенцов. Связь между числом погибших птенцов и количеством вылупившихся прослеживается слабо. В первом цикле размножения из 15 птенцов одного гнезда было затаптано 6. Одна из причин большой элиминации в этом случае — недружность вылупления птенцов, растянувшегося на 3 сут. Во втором цикле размножения по этой причине из 9 птенцов одного гнезда погибло 6, а из 12 птенцов другого гнезда элиминировал лишь 1. В одном гнезде отмечен один случай гибели по болезни (предположительный диагноз — орнитоз): птенцы ослабели, из ноздрей выделялась слизь. За 2—4 сут до вылета 5 птенцов из 9 погибли.

Успешность размножения выражается следующими параметрами. В изучаемом регионе репродуктивный период у большой синицы включает два цикла размножения. В первом одна пара семейных партнеров откладывает ($n=51$) в среднем 10,5 яиц при отклонении от 9 до 15. При втором цикле ($n=22$) в среднем 8,7 при отклонении от 7 до 12 яиц. Одна семейная пара за сезон выращивает до вылета из гнезда в среднем $8,9 \pm 0,4$ при $C=29,3\%$ птенца, что составляет 84,8% от общего числа отложенных яиц.

В заключение отметим длительность гнездового периода у большой синицы от начала гнездостроения до вылета птенцов. Этот параметр у одной семейной пары выражен ($n=11$) в среднем 47 сут при отклонении от 42 до 56 сут. У четырех семейных пар при двух циклах размножения длительность гнездового периода ($n=14$) в среднем равняется 94 сут при отклонении от 91 до 100 сут. Небезынтересно отметить меньшую продолжительность гнездовой жизни во втором цикле размножения. В среднем ($n=14$) она укладывается в 45,5 сут. Сокращение по сравнению с длительностью первого цикла размножения происходит за счет времени на продуцирование уменьшенной кладки и сокращения периода собственно насиживания до 11,7 сут.

У большой синицы Житомирского Полесья, как уже говорилось, зафиксировано на маркированных особях два цикла размножения. Ко второму приступает 37,2% семейных пар от общего числа, размножавшихся в первом цикле. Это выше, чем в окрестностях Ленинграда, где ко вторым кладкам приступало 27,6% (Смирнов, Тюрин, 1981), и ниже, чем в Южной Карелии, где данный показатель составил 56% (Зимин, 1978). Третьего цикла размножения в изучаемом регионе у большой синицы не обнаружено.

ЛИТЕРАТУРА

Болотников А. М., Пантелеев М. Ф., Шураков А. И. Основные параметры размножения большой синицы в Камском Предуралье//Мат-лы к III Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». — Вильнюс, 1980. — С. 87—88.

Зимин В. Г. Материалы по гнездованию большой синицы в Карелии//Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Петрозаводск, 1978.

Литвинов Н. А. Факторы насиживания и инкубации у некоторых видов диких и домашних птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1981.

Смирнов А. П., Тюрин В. М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области//Орнитология. — М., 1981. — Вып. 6. — С. 185—188.

BREEDING BIOLOGY OF GREAT TIT (*PARUS MAJOR*)

S u m m a r y

There are two cycles of breeding in Great Tit in Zhitomir forest region. 37,2% of Great Tits have the second clutch. The first cycle clutch consist of 9—15 eggs (in the average 11,4), the second of 7—12 eggs (in the everage 8,7). The average egg mass is $1,667 \pm 0,01$ g. In the second clutch eggs are bigger. The duration of nesting period with a single cycle of breeding is 47 days (from 42 to 56 days), with two cycles the reproductive period extends between 91 and 100 days.

С. Н. Баккал

О ПИТАНИИ И ВЫКАРМЛИВАНИИ ПТЕНЦОВ БЕЛОБРОВИКА В ЛАПЛАНДСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Наблюдения мы проводили в 1977—1978 и 1981—1982 гг. в Лапландском заповеднике в долине р. Чуны и в окрестностях Охтозера. Питание птенцов изучали методом наложения лигатур (Мальчевский, Кадочников, 1953). Обследовано 40 гнезд, собрано и определено 195 проб, изъятых у птенцов¹. Взрослых птиц мы не добывали, но некоторые сведения по составу их пищи на Кольском полуострове содержатся в работах М. И. Владимирской (1948) и Г. А. Новикова (1952). Анализ собранных нами материалов показал, что более половины всего корма птенцов белобровика (в июне — июле) составляют насекомые (57% по числу экз. — табл.). Чаще всего это жесткокрылые и перепончатокрылые (соответственно 44 и 25% по числу экз.). Среди жесткокрылых наиболее характерны Elateridae (шелкуны) и Chrysomelidae (листоеды), среди перепончатокрылых — различные муравьи. Жесткокрылые встречались в корме птенцов во всех обследованных гнездах.

Несколько меньшее значение в питании птенцов имели веснянки, ручейники и чешуекрылые, которые в общем составляли 10%. Причем веснянки и ручейники встречались только в июне, а чешуекрылые — гусеницы совок (Noctuidae) и пядениц (Geometridae) — попадались в июне и в июле. Доля гусениц в питании дроздов невелика, поскольку последние добывают корма преимущественно с наземной поверхности, где травостой низкий. Весьма обычны в питании птенцов пауки. Встречаемость их довольно высока (из 40 гнезд пауки были обнаружены в 33). Доля прочих групп беспозвоночных животных незначительная (табл.). Птенцов выкармливают в основном взрослыми беспозвоночными; личиночные формы составляют в их пище в среднем 14,5%.

С возрастом птенцов характер пищевых объектов заметно меняется. В первые 2—3 дня большую часть рациона птенцов составляют мелкие формы жесткокрылых (о наличии в пище которых можно судить не только после изъятия корма из пищеводов, но и по остаткам хитина в фекальных капсулах птенцов) и различные пауки. С увеличением возраста птенцов выкармливают более крупными насекомыми, при этом добыча часто расчленяется: так у ос, стрекоз и древесных муравьев (*Camponotus*) взрослые птицы перед скормливанием добычи отчленили головы. В единственном случае, когда в пищеводе 7-дневного птенца была обнаружена ящерица, хвост ее у основания был отчленен. Птенцам в возрасте 4—6 дней взрослые птицы приносили слизней (*Arion* sp.). Большой интерес представил факт выкармливания

¹ Большую помощь в определении содержимого проб гнездовых птенцов оказала О. Г. Овчинникова, которой выражаем глубокую благодарность.

Состав пищи гнездовых птенцов белобровика по 195 пробам (40 гнезд)

Объекты питания	Июнь, 110 проб, 24 гнезда				Июль, 85 проб, 16 гнезд			
	количество		встречаемость		количество		встречаемость	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Животные корма:								
Класс Паукообразные								
Отр. Паукообразные								
Пауки-волки, Lycosidae	19	7,4	16	66,6	9	6,3	6	37,5
Пауки-скакуны, Salticidae	—	—	—	—	5	3,5	4	25,0
Пауки-бокоходы, Thomisidae	18	7,0	15	62,5	6	4,2	3	18,8
Всего по классу:	37	14,4	20	83,3	20	14,0	13	81,3
Класс насекомые								
Отр. Веснянки, Веснянковые	8	3,1	3	12,5	—	—	—	—
Отр. Ручейники	6	2,3	3	12,5	—	—	—	—
Отр. Стрекозы, Коромысла	4	1,6	4	16,6	4	2,8	4	25,0
Отр. Жесткокрылые								
Скакуны	4	1,6	3	12,5	—	—	—	—
Жужулицы	3	1,2	2	8,3	—	—	—	—
Шелкуны (имаго)	21	8,2	17	70,8	8	5,6	4	25,0
Шелкуны (личинки)	9	3,5	6	25,0	—	—	—	—
Склонники, Скосары	8	3,1	5	20,8	—	—	—	—
Узконадкрылки	—	—	—	—	3	2,1	2	12,5
Усачи черные	—	—	—	—	4	2,8	3	18,8
Усачи рогги	5	1,9	5	20,8	5	3,5	3	18,8
Усачи скрипуны	—	—	—	—	4	2,8	2	12,5
Листоеды	16	6,2	12	50,0	4	2,8	3	18,8
Плавунцы (личинки)	6	2,3	5	20,8	—	—	—	—
Всего по отряду:	72	28,0	24	100,0	28	19,7	16	100,0
Отр. Чешуекрылые								
Совки (гусеницы)	—	—	—	—	4	2,8	3	18,8
Пяденицы (гусеницы)	6	2,3	5	20,8	3	2,1	3	18,8
Всего по отряду:	6	2,3	5	20,8	7	4,9	5	31,3
Отр. Перепончатокрылые								
Муравьи:								
Camponotus	—	—	—	—	7	4,9	4	25,0
Formica	13	5,1	9	37,5	8	5,6	6	37,5
Murgica	10	3,9	8	33,3	6	4,2	5	31,3
Складчатокрылые, Vespula sp.	5	1,9	5	20,8	3	2,1	3	18,8
Пилильщики (ложногусеницы)	2	0,8	1	4,2	3	2,1	3	18,8
Всего по отряду:	30	11,7	17	70,8	27	19,0	13	81,3
Отр. Двукрылые								
Комары-долгоножки	3	1,2	2	8,3	3	2,1	3	18,8
Прочие насекомые	14	5,4	6	25,0	15	10,6	5	31,3
Всего по классу:	143	55,6	24	100,0	84	59,1	16	100,0
Класс Малощетинковые черви								
Дождевые черви, Lumbricus sp.	4	1,6	4	16,6	6	4,2	6	37,5
Класс Брюхоногие моллюски, Arion sp.	13	5,1	10	41,6	3	2,1	1	6,3
Класс Пресмыкающиеся, Lacerta vivipara Jacq.	1	0,4	1	4,2	—	—	—	—
Растительные корма:								
Мох (Pleurosium, Dicranum)	7	2,7	6	25,0	4	2,8	3	18,8
Кукушкин лен	3	1,2	3	12,5	1	0,7	1	6,3
Хвоя ели	10	3,9	3	12,5	4	2,8	4	25,0
Листья карликовой березы	2	0,8	2	8,3	2	1,4	2	12,5
Семена Vaccinium sp.	16	6,2	6	25,0	—	—	—	—
Листья багульника	—	—	—	—	2	1,4	2	12,5
Листья черники	3	1,2	3	12,5	—	—	—	—
Флоды:								
Брусники	13	5,1	13	54,2	13	9,2	13	81,3
Вороники	5	1,9	5	20,8	3	2,1	3	18,8
Всего:	257	100,0	—	—	142	100,0	—	—

птенцов дождевыми червями (*Lumbricus* sp.), что прежде не наблюдалось. Впоследствии на основе визуальных наблюдений нами установлено, что подобный корм является довольно обычным и для взрослых птиц.

Не менее важное значение в выкармливании птенцов имеют растительные корма. Некоторые из них безусловно являются сопутствующим кормом, но такие элементы, как семена *Vaccinium*, плоды брусники и вороники, хвоя ели, вместе с насекомыми и другими бесспорными служат основным кормом (табл.). В фекальных капсулах 1—3-дневных птенцов (когда наложение лигатур на пищеводы еще неэффективно) наряду с хитиновыми остатками насекомых были обнаружены вышеперечисленные растительные объекты. Для птенцов-слетков растительный корм в июне — июле менее характерен.

На важное значение растительных кормов для птиц Лапландского заповедника указывал еще Г. А. Новиков (1952), которым с 8/V по 12/IX 1938 г. была проделана значительная работа по изучению питания птиц Кольского полуострова на основе содержимого их желудков. В первой половине лета (июнь) белобровики кормят птенцов жесткокрылыми и брюхоногими моллюсками чаще, чем в июле, а во второй половине лета (июль) в пищевых пробах в большем количестве встречаются чешуекрылые, перепончатокрылые и дождевые черви. В остальном различие корма по месяцам у птенцов белобровика не отмечено. О питании птенцов в августе имеются лишь фрагментарные данные, указывающие на некоторое увеличение встречаемости растительных кормов в их рационе.

Нами проведены круглосуточные дежурства у 5 гнезд общей продолжительностью 186 ч¹. Вопрос об активности мелких воробьиных птиц за Полярным кругом в условиях летнего круглосуточного освещения интересовал многих исследователей (Дунаева, Кучерук, 1941; Новиков, 1949, 1956; Касаткин, 1963; Успенский, 1969; Артамонова и др., 1970; Palmgren, 1935; Karplus, 1952). Суточная активность некоторых дроздовых птиц изучалась М. Н. Денисовой (1959, 1963, 1965) и отчасти Н. М. Чуркиной (1959). К сожалению, большинство авторов изучали суточную активность только по интенсивности пения птиц в течение суток, которая, по-видимому, не может в условиях Заполярья служить показателем их суточной активности в целом. На наш взгляд, изменение интенсивности выкармливания птенцов в северных широтах является наиболее конкретным показателем суточной активности. Уже первые данные, полученные нами в июне 1978 г., показали, что «рабочий день» белобровиков в период выкармливания птенцов может превышать 21,5 ч, тогда как в средних широтах он не бывает более 18,5 ч (Птушенко, Иноземцев, 1968). Увеличение периода суточной активности птиц за счет удлиненного светового «дня» определяет возможность птиц в отношении поиска пищи. К 20 ч наблюдается резкий спад активности, а к 1 ч ночи — резкий подъем (рис. 1, 2). Количество прилетов с кормом зависит от возраста птенцов (рис. 2). По нашим данным, интенсивность кормления птенцов на севере арела значительно выше, чем в более южных районах. В Лапландском заповеднике белобровик кормит птенцов 130—350 раз в сутки, а в средних широтах — 120—220 раз (Благосклонов, 1957). Вопросы, связанные с увеличением на севере суточного количества кормлений птенцов, выясне-

¹ Наблюдения проводились из переносного укрытия с расстояния 13—15 м от гнезд. Выражаем благодарность Е. В. Щеголевой за помощь при проведении круглосуточных дежурств.

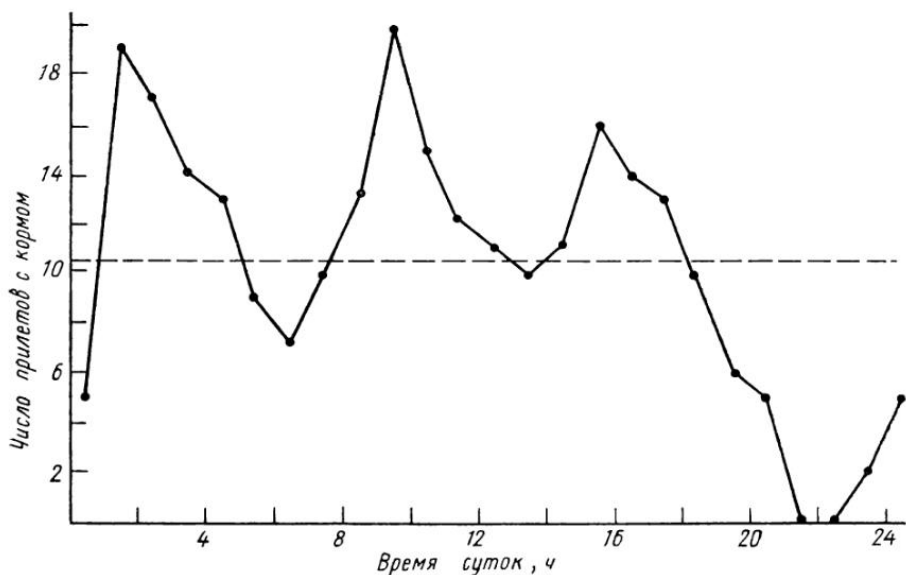


Рис. 1. Интенсивность кормления 4 птенцов белобровика в возрасте 7—8 сут (Лапландский заповедник, 26—27/VI 1978 г.). Прерывистая линия — среднее число прилетов за 1 ч

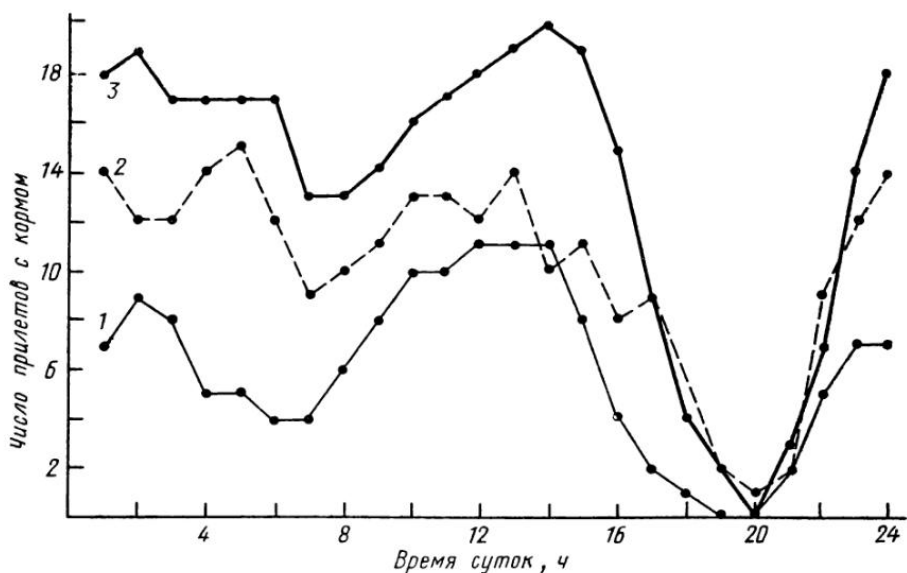
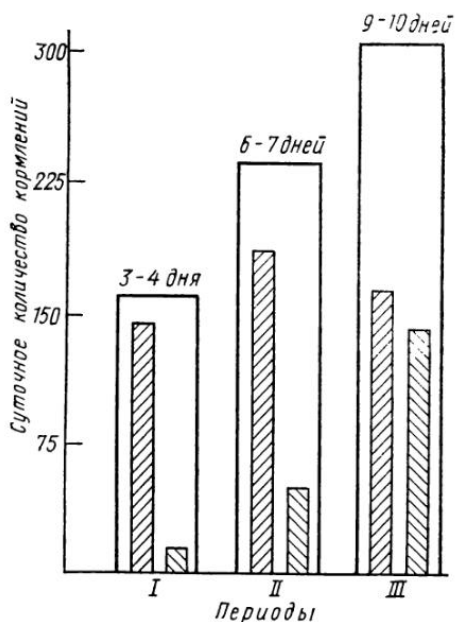


Рис. 2. Зависимость частоты кормления от возраста птенцов белобровика: 1 — 3—4-й день выкармливания (4 гнезда); 2 — 6—7-й день (3 гнезда); 3 — 9—10-й день (5 гнезд); Лапландский заповедник

ны недостаточно, а некоторые авторы даже отрицают такую возможность (Wagner, 1958).

В выкармливании птенцов в гнездовой период принимают участие оба партнера, но у белобровиков в Лапландском заповеднике самец в любом случае оказывался деятельнее самки независимо от возраста птенцов и погодных условий. По наблюдениям за тремя парами нам

удалось проследить активность обоих родителей за весь период нахождения птенцов в гнезде (рис. 3). Самка в начальный период (I) от 60 до 80% времени проводит на гнезде, обогревая птенцов, а самец в этот период приносит корм в 8—10 раз чаще самки. В дальнейшем (до 6—7-дневного возраста) самка по-прежнему обогревает птенцов (II) и до 40% времени проводит на гнезде. В конце гнездовой жизни птенцов (III), перед оставлением ими гнезда, в активности родителей по выкармливанию молодых наблюдалось почти равновесие. На осно-



вании наблюдений за 42 гнездами белобровиков установлено, что птенцы покидали гнезда на 11-й день, после чего родители в течение 7—12 дней докармливали птенцов-слетков.

Количество птенцов в гнезде существенно не влияет на число прилетов с кормом, но в ненастную погоду интенсивность кормления уменьшается в 1,5—2 раза. В период продолжительных «морян» — сильных северных или северо-западных ветров, приносящих в июне

Рис. 3. Изменение интенсивности кормления птенцов белобровика самцом и самкой в различные периоды гнездовой жизни (Лапландский заповедник):

I период соответствует возрасту птенцов в 3—4 дня, II период — 6—7 дней, III период — 9—10 дней. Все левые заштрихованные столбцы — самцы, правые — самки

обильные осадки (дождь, снег) и холод (температура снижается до -2°), — из-за малой доступности пищи количество кормлений снижается в 5—6 раз, что является причиной массовой гибели потомства. В июне 1978 г. в Лапландском заповеднике нами был установлен факт гибели птенцов белобровиков от личинок паразитических мух (Diptera, Calliphoridae, Protocalliphora sp.). Вялость сильно пораженных паразитами птенцов снижала активность взрослых птиц в несколько раз (Баккал, 1980).

Подводя итог сказанному, следует отметить, что в состав пищи птенцов белобровиков входят многие из тех объектов, которые указаны Г. А. Новиковым (1952) для взрослых птиц. Основу питания птенцов с июня по июль, так же как и взрослых птиц, составляют жуки: 100% по встречаемости и 44% по количеству экз. Животные корма в питании птенцов имеют первостепенное значение и составляют 64%. Важной отличительной особенностью питания гнездовых птенцов белобровика на севере ареала является потребление довольно большого количества растительных кормов.

В разные годы в конце июня наблюдался определенный ритм суточной активности взрослых белобровиков по выкармливанию разновозрастных птенцов в гнездах. Максимальное количество прилетов с кормом наблюдается с 10 до 15 ч и с 23 до 3 ч ночи. Период покоя — с 19—20 до 22 ч (см. рис. 2). Интенсивность кормления белобровиками

своих птенцов в Лапландском заповеднике значительно выше, чем в средних широтах. Самец в период нахождения птенцов в гнезде прилетает с кормом в 2,5 раза чаще самки (см. рис. 3). Постепенное увеличение активности взрослых птиц при выкармливании птенцов связано с увеличением их роста (возраста); временное снижение активности вызывается неблагоприятными погодными условиями или вялостью пораженных паразитами птенцов.

ЛИТЕРАТУРА

- Артамонова З. В., Давыдова А. С., Муркина Н. В., Подаруева В. И. Особенности суточной активности птиц в Заполярье // Продуктивность биогеоценозов Субарктики. — Свердловск, 1970.
- Баккал С. Н. О гибели птенцов воробьиных птиц от паразитических мух // Вестн. Ленингр. ун-та. — 1980. — № 9.
- Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение полезных птиц. — М., 1957.
- Владимирская М. И. Птицы Лапландского заповедника // Тр. Лапланд. гос. заповедн. — 1948. — Вып. 3.
- Денисова М. Н. Суточная активность некоторых дроздовых птиц // Тез. докл. II Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1959. — Т. 2.
- Денисова М. Н. Систематическое значение особенностей суточной активности пения у дроздовых // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. — 1963. — Т. 126, вып. 6.
- Денисова М. Н. Суточный ритм пения у видов одного рода // Мат-лы IV Всесоюз. орнитол. конф. — Алма-Ата, 1965. — Т. 1.
- Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Мат-лы к позн. флоры и фауны СССР. Нов. сер., отд. зоол. — М., 1941. — Вып. 4 (19).
- Касаткин В. И. О суточной активности птиц в гнездовой период в условиях Заполярья // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, № 2.
- Новиков Г. А. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике // Зоол. журн. — 1949. — Т. 28, № 5.
- Новиков Г. А. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1952. — Т. 9.
- Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. — М., 1956.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М., 1968.
- Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц. — М., 1969.
- Чуркина Н. М. Роль освещенности в суточной активности мелких птиц // Тез. докл. II Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1959. — Т. 2.
- Karplus M. Bird activity in the continuous day light of the arctic summer // Ecology. — 1952. — Vol. 33.
- Palmgren P. Über den Tagesrhythmus der Vögel in arktischen Sommer // Ornis Fenn. — 1935. — Vol. 12.
- Wagner G. Beobachtungen über fütterungsrhythmus und Nestlingsentwicklung bei Sigvögeln im arktischen Sommer // Ornit. Beobach. — 1958. — Vol. 55, N 2.

S. N. Bakkał

DIET AND FEEDING NESTLINGS IN REDWING (TURDUS ILIACUS) IN LAPLAND RESERVE

Summary

Feeding of nestlings and day activity rhythm in the Redwings (*Turdus iliacus* L.) in Lapland reserve is described.

ЭКОЛОГИЯ ЛИНЬКИ

Н. В. Лапшин

ПОСЛЕБРАЧНАЯ ЛИНЬКА ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ СССР

Исследование линьки птиц позволяет проследить адаптации всего жизненного цикла к среде обитания в разных ландшафтно-географических зонах (Носков, 1975). Сведения по послебрачной смене оперения у пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) — одного из самых массовых видов воробьиных птиц лесной зоны Евразии — содержатся в ряде работ советских и зарубежных авторов (Птушенко, 1954; Блюменталь, Дольник, 1966; Лапшин, 1981; Salomonsen, 1945; Williamson, 1962; Stresemann E., Stresemann V., 1966; Evans, 1971; Haukioja, 1971a, 1971b; Haukioja, Kalinainen, 1968; Tiainen, 1981; Bub, 1984). Тем не менее она изучена еще не достаточно полно, на что особо обратил внимание М. Шенфельд (Schönfeld, 1982) в специальной работе, посвященной этому виду. Прежде всего это касается последовательности смены оперения, ее сроков и темпов у отдельных особей и у популяции в целом, географических различий линьки и т. д.

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты отловов и прижизненного обследования птиц на протяжении всего периода смены оперения в ряде пунктов южной и средней Карелии, а также на севере Ленинградской обл. в 1968—1978 гг.¹ Некоторые данные, в частности уточнение схемы линьки и соотношения процессов гнездования и линьки, собирались и позднее.

Отлов производили всеми доступными методами: большими стационарными ловушками «Рыбачинского» типа, паутинными сетями, а во время выкармливания птенцов — автоматическими ловушками, установленными непосредственно у гнезда. Прижизненный анализ птиц осуществляли по известным методикам (Гагинская, Рымкевич, 1973; Виноградова и др., 1976). Индивидуальные особенности смены оперения изучали на повторно отловленных особях и птицах, содержащихся в уличных вольерах в условиях естественного для района наблюдений в июне — августе фотопериода. В сезоны линьки, с июня по октябрь, исследовано 1879 взрослых птиц, из них с регенерирующим оперением 769 особей. Повторно обследовано 109 пеночек-весничек, а 10 вольерных птиц обрабатывались с интервалом 4—5 дней в течение всей линьки.

Так как у птиц существует определенная последовательность смены оперения, то появляется возможность выделить некоторое число стадий линьки (не связанных с какими-либо физиологическими изменениями в организме), необходимых для периодизации всего процесса

¹ В работе по отлову и прижизненной обработке птиц помимо автора принимали участие орнитологи Ленинградского университета и Карельского филиала АН СССР. Считаю своим приятным долгом выразить им свою признательность.

(Носков, 1975). Этот прием был использован и нами при анализе линьки у веснички. Расположение перьев у рассматриваемого вида сходно с тем, что указывают для других воробьиных птиц (рис. 1).

Последовательность смены оперения

Взрослые веснички имеют две полные линьки в году: предбрачную на зимовке и послебрачную на местах гнездования. Такой способ обновления оперения, как справедливо замечает Л. Свенсон (Svensson, 1975), редко встречается у воробьиных птиц. Наши сведения относятся только к послебрачной линьке.

Во время полной линьки замена перьев на определенных участках туловища довольно строго скоррелирована по времени с выпадением маховых. Это позволило разбить весь процесс на 12 стадий, различающихся между собой по участию в линьке тех или иных участков оперения (рис. 2).

Смена оперения, как и у большинства других воробьиных, начинается с выпадения внутреннего (10-го) первостепенного махового (ПМ) — 1-я стадия. Далее до 5—6-й стадии процесс замены маховых распространяется к дистальному концу крыла. У части особей выпадение и отрастание 10-го, 9-го, а иногда и 8-го ПМ происходит одновременно, т. е. I—III стадии совмещаются, однако обычно между ними существует интервал 1—2 дня. Параллельно маховым заменяются соответствующие им большие верхние кроющие (БВКПМ). В редких случаях на III стадии линяющие перья можно отметить на грудном и шейном отделах брюшной, и в межлопаточной части спинной, а также на плечевой птерилиях и среди нижних кроющих хвоста (НКХ).

После выпадения 7-го ПМ (IV стадия) появляются линяющие перья на крестцовом (крест.) отделе спинной, поствентральном отделе брюшной птерилий, на верхних кроющих хвоста (ВКХ), на голенной и бедренной птерилиях; начинают заменяться большие, а несколько позднее средние верхние кроющие второстепенных маховых (БВКВМ и СВКВМ) и карпальное кроющее (КК). У части птиц на этой стадии линька распространяется на третьестепенные маховые (ТМ) — выпадает 18-е маховое.

С выпадением 6-го ПМ (V стадия) в линьку вступают большинство птерилий туловища и рулевые перья — выпадает центральная пара. Рулевые заменяются центрифугально и последовательно, но нередко большая их часть теряется и отрастает одновременно. Кроме продолжающих линять участков трубочки растущего оперения образуются на затылочном, челюстном и межчелюстном участках головной, на подмышечном отделе брюшной и на анальной птерилиях; начинают обновляться отдельные перья верхних и нижних кроющих кисти (ВКК и НКК), верхние кроющие пропотагиальной складки (ВК ПРОП). У некоторых особей на V стадии в линьку включаются глазной, ушной и коронарный отделы головной птерилии, средние нижние кроющие второстепенных маховых (СНКВМ), нижние кроющие пропотагиальной складки (НК ПРОП). Иногда на этой стадии выпадает 11-е (второстепенное, ВМ) маховое, а у самок начинает зарастать пухом наседное пятно.

V стадия характеризуется выпадением 5-го ПМ и синхронно с ним 11-го ВМ, 17-го, а несколько позднее — 19-го ТМ. У всех особей вступают в линьку головная птерилия, малые верхние кроющие второстепенных маховых (СНКВМ), НК ПРОП и нижние кроющие третьестепенных маховых (НКТМ). Иногда на VI стадии, но чаще на VII, вы-

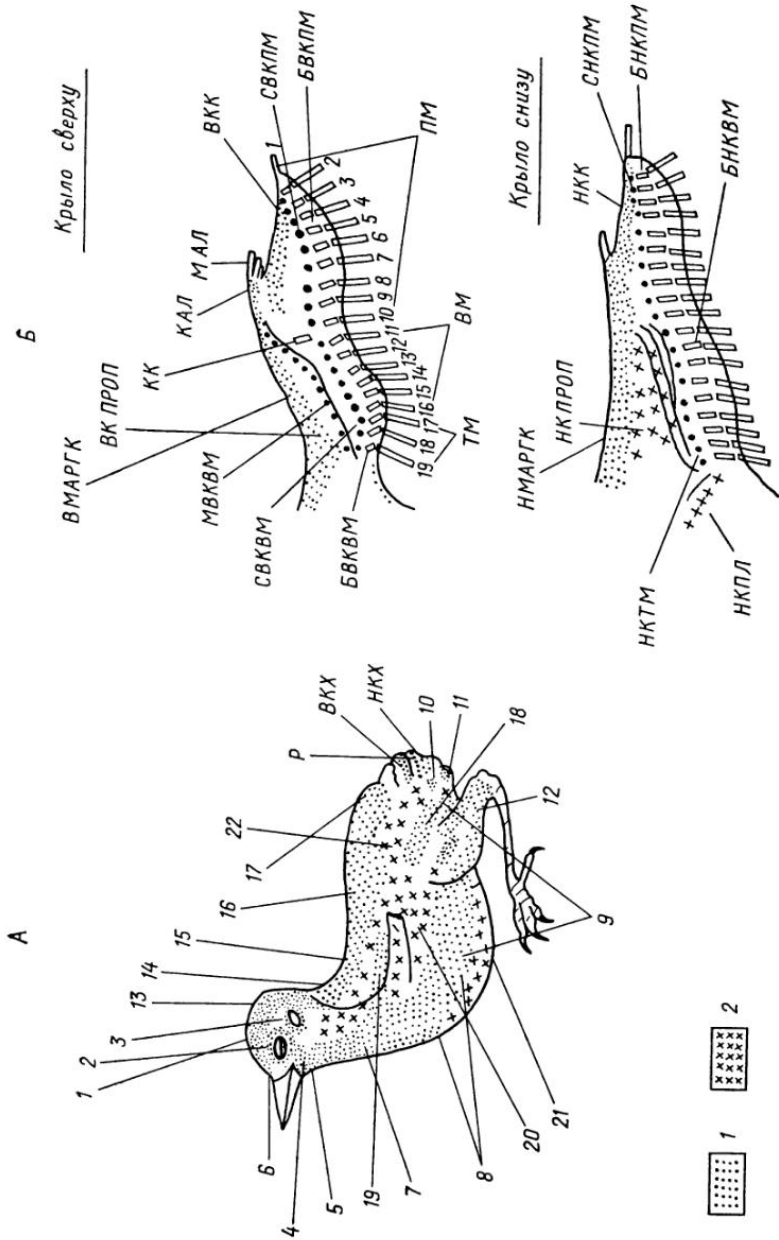


Рис. 1. Схема расположения участков оперения на воробьиной птице (из Носков, Рымкевич, 1977)

А — схема расположения аптерий, птерилей и их отделов: головная — 1 — коронарный, 2 — глазной, 3 — ушной, 4 — челюстной, 5 — межчелюстной, 6 — лобный; брюшная — 7 шейный, 8 — грудной, 9 — вентральный, 10 — поствентральный; 11 — анальная птерилия, 12 — голенная птерилия; хвостовая — ВКХ — верхние кроющие хвоста, Р — рулевые, НКХ — нижние кроющие хвоста; спинная — 13 — затылочный, 14 — шейный, 15 — межлопатоочный, 16 — дорсальный, 17 — крестцовый, 18 — бедренная птерилия, 19 — плечевая птерилия, 20 — боковая аптерия, 21 — брюшная аптерия, 22 — спинная аптерия.

Б — расположение перьев на крыле. Обозначения см. в тексте.

1 — перо на птерилиях, 2 — пух и пуковидное перо на аптериях

Птерилии и их отделы		Стадии линьки											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Головная	коронарный												
	глазной												
Брюшная	ушной												
	челюстной												
Анальная	межчелюстной												
	шейный												
Голенная	вентральный												
	поствентральный												
Хвостовая	Спинальная												
	НКХ												
Крыловая	Рулевые												
	ВКХ												
Первоствольные	Спинальная												
	Бедренная												
Маховые	Плечевая												
	БВКВМ												
1	СВКВМ												
	МВКВМ												
2	К К												
	ВК ПРОП												
3	М АЛ												
	К АЛ												
4	ВКК												
	НКК												
5	1												
	2												
6	3												
	4												
7	5												
	6												
8	7												
	8												
9	9												
	10												
10	Второстеп. мах.												
	Третьестеп. мах.												
11	БНК ПМ												
	БНК ВМ												
12	БНК ТМ												
	СНК ПМ												
13	СНК ВМ												
	НК ПРОП												
14	НК МАРГ К												
	НК ПЛ												
15	Брюшная												
	Боковая												
16	Спинальная												
	Эпидермис												
Продолжительность, дни		1-20		4-10	6-7	3-5	3-5	2-5	4-5	5-7	6-8	5-7	

— 1 - - - 2

Рис. 2. Схема послебрачной линьки пеночки-веснички:
1 — перо заменяется у всех особей, **2** — перо заменяется у части особей. Обозначения см. в тексте

падают кроющие крылышка (К АЛ), нижние кроющие плеча (НК ПЛ) и пух на боковой и спинной аптериях, а также большие нижние кроющие первостепенных и второстепенных маховых (БНКПМ и БНКВМ), средние нижние кроющие первостепенных маховых (СНКПМ). К этому времени практически заканчивается рост 8—10-го ПМ и карпального кроющего.

VII стадия определяется по выпадению 4-го ПМ и 12-го ВМ. Продолжается рост 5—7-го ПМ, 11-го ВМ и 17—19-го ТМ. Одновременно заменяются все или большая часть рулевых, верхние и нижние кроющие крыла, продолжается рост перьев на всех птерилиях туловища.

В течение VIII стадии обычно заканчивается формирование верхних и нижних кроющих крыла и кисти. Стадия характеризуется синхронным ростом наибольшего числа маховых и рулевых перьев: выпадают 3-е ПМ и 13-е ВМ, продолжают расти 4—7-е ПМ, 12-е ВМ и 17—19-е ТМ (всего 11 маховых). Одновременно с ними в линьку включаются нижние маргинальные кроющие (Н МАРГ К).

В самый разгар линьки (VII—IX стадии) пенычки-веснички ведут чрезвычайно скрытный и малоподвижный образ жизни. Их летные способности ухудшаются настолько, что на несколько дней они практически теряют способность к активному полету и, обитая в густых зарослях, чаще всего в еловом молодняке, просто совершают прыжки с ветки на ветку. Вместе с тем интенсивно линяющие взрослые птицы очень «разговорчивы» и почти непрерывно издают позывы тревоги «фюньт», по которым их легко можно определить в природе. На VII—IX стадиях за все годы наблюдений удалось поймать не более двух десятков птиц.

2-е ПМ выпадает вместе с 14-м ВМ — IX стадия. Начинается линька маховых перьев крылышка (М АЛ). Далее, спустя 2—5 дней, выпадает и быстро отрастает 1-е (рудиментарное) ПМ — X стадия. Как правило, вместе с ним начинают заменяться 15—16-е ВМ. На X стадии 6—10-е и 18-е маховые уже заканчивают свой рост, 5-е, 11—12-е, 17-е и 19-е имеют роговые чехлики, 3—4-е и 13—14-е достигают 2/3 окончательной длины. На большинстве птерилий туловища оперение переходит во II стадию dorastания. В этот период летные свойства крыла в значительной степени восстанавливаются и у птиц увеличивается активность перемещений, а самцы начинают вновь петь.

XI стадия характеризуется ростом 2-го ПМ и 15—16-го ВМ. Прочие маховые либо уже полностью восстанавливаются, либо некоторые из них еще сохраняют у основания очина небольшие роговые чехлики. На данной стадии, кроме того, линяют некоторые отделы головной, брюшной и спинной птерилий, заканчивается замена пуха на аптериях, а у самок полностью зарастает наседное пятно.

На последней (XII) стадии заканчивается рост 15—16-го ВМ и у некоторых особей — 2-го ПМ и оперения туловища. Роговой слой эпидермиса кожи заменяется во время VI—XII стадий линьки и еще некоторое время после ее завершения.

Продолжительность каждой стадии представлена на схеме линьки (рис. 2). Необходимо отметить, что среди птиц, заканчивающих линять (X стадия и позднее, просмотрено 408 особей), у 8,3% (до 21% в отдельные годы) оперение обновлялось не полностью. Обычно старыми оставались 1-е, 15-е и 16-е, реже — 12—16-е маховые, часть МВКВМ и СВКВМ, ВК ПРОП, ВКК и К АЛ. У единичных особей старые, резко контрастирующие по окраске с остальными, перья встречались на всех птерилиях тела. Такие птицы отлавливались с конца августа до октября. Среди них 71% составляли самки и 29% самцы. Очевидно, это особи,

поздно приступившие к линьке, чему причиной может быть запоздалое (повторное) размножение. Кроме того, установлено, что в исследуемом регионе у всех взрослых пеночек-весничек во время послебрачной линьки на некоторых птерилиях оперение вообще не обновляется, либо вылинивает лишь частично. К таким участкам относятся: верхние маргинальные кроющие (ВМАРГК), средние верхние кроющие первостепенных маховых (СВКПМ) и некоторые нижние кроющие крыла.

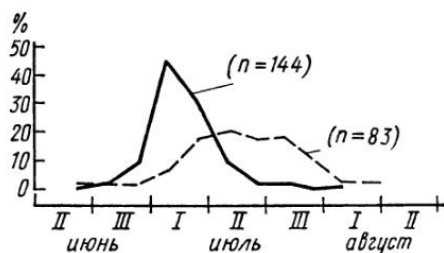
Индивидуальная продолжительность линьки

Индивидуальная продолжительность регенерации оперения у взрослых пеночек-весничек, по нашим данным, составляет в среднем 55 дней, причем темпы линьки у самок более высокие, чем у самцов. Первостепенные маховые у первых отрастают за 40—45, а у вторых — за 47—54 дня. Установлено, что темпы замены оперения не остаются постоянными в течение всего периода, а увеличиваются к середине и замедляются к концу линьки. Медленнее всего протекают первые стадии. В известной мере это зависит от того, совмещает ли данная особь смену оперения с гнездованием или нет. Так, у самок, приступивших к размножению в поздние сроки (повторно), I—III стадии растягиваются до 20 дней, поэтому ко времени выпадения 7-го ПМ ранее выпавшие перья успевают почти полностью вырасти. В сравнении с ними у птиц, начавших линьку после гнездования или при вождении выводка, последовательное выпадение маховых происходит равномерно, без значительных задержек.

Сроки послебрачной линьки

В Ленинградской обл. и Карелии линяющие взрослые веснички отмечаются с середины июня до начала октября (рис. 3). Первые особи, заменяющие оперение (самцы и самки), отловлены 16/VI. В конце июля — I декаде августа подавляющее большинство или все птицы находятся в состоянии линьки, но со второй половины августа

Рис. 3. Соотношение сроков начала линьки у самцов (сплошная линия) и самок (пунктир). По оси ординат — % от общего числа птиц каждого пола с I—II стадиями линьки, по оси абсцисс — даты



встречаются особи в новом оперении. В то же время среди птиц, отловленных в конце сентября — начале октября, т. е. в период полного исчезновения вида из нашего региона, было зарегистрировано 43% особей, еще не закончивших смену оперения. Сравнение сроков начала линьки у птиц разного пола выявило определенные закономерности. Хотя для тех и других птиц самые ранние даты совпадают, тем не менее большая часть самок приступает к регенерации оперения на 10—15 дней позднее относительно самцов (рис. 3). Кроме того, период, в течение которого встречаются начавшие линять самки, более продолжительный. Очевидно это обусловлено тем, что они дольше заняты воспитанием потомства. Местные линяющие птицы начинают встречаться со II декады июня и в основном заканчивают смену оперения к началу миграции на зимовку — во второй половине августа (самцы и самки, раз-

множавшиеся успешно). Повторные обследования одних и тех же особей на протяжении нескольких лет свидетельствуют о тенденции к стабилизации сроков начала линьки. В то же время известны случаи, когда даты начала обновления оперения в разные годы существенно различались. Например, 6/VII 1975 г. у самца отмечена III стадия линьки, в следующем году 3/VII — II стадия; у другого самца 3/VII была зафиксирована III стадия линьки в 1976 и 1978 гг. В противоположность тому у самки, обследованной 20/VII 1976 г., отмечена II стадия, а на следующий год 8/VII уже IV стадия смены оперения.

Сроки линьки у разных подвидов и популяций веснички существенно различаются между собой. У подвида *trochilus* в Нидерландах линяющих особей наблюдали уже 9 и 10/VI (Herjoelen, Meiren, 1966), причем добывали их до середины августа (Baker, Osiek, 1978). В Англии линька весничек происходит с третьей недели июня до середины августа (Williamson, 1962), но в Шотландии на одну-две недели позднее, чем в юго-западной части острова (Thorne, 1972). По исследованиям в ГДР (Schönfeld, 1982), гнездящиеся там птицы приступают к смене оперения в последней декаде июня. В сравнении с этим подвид *acredula* начинает линьку неделей позже в южной и двумя — в северной Финляндии (Haukioja, Kalinainen, 1968; Haukioja, 1971). В Норвежской Лапландии (Evans, 1971) смена оперения у вида происходит на месяц позднее, чем в Англии, и соответственно на три и две недели позднее, чем в южной и северной Финляндии. Для Калининградской обл. (Куршская коса) Т. И. Блюменталь (1971) указывает сроки линьки вида с начала июля до конца августа. Необходимо подчеркнуть, что представить полную картину смены оперения у веснички на всем протяжении ее ареала пока невозможно, что объясняется прежде всего существенными различиями в методиках сбора материала и разным его объеме.

Совмещение циклов гнездования и послебрачной линьки

Весничку относят к группе видов, для которых известно совмещение послебрачной линьки и гнездования (Блюменталь, Зимин, 1966; Зимин, Лапшин, 1974; Лапшин, 1981; Tiainen, 1981). Совмещение этих фаз годового цикла обычно отмечали у северных популяций вида. Подобную закономерность объясняют более коротким периодом благоприятных условий для птиц, обитающих в северных частях ареала. К тому же у периферийных популяций и более дальний миграционный путь на зимовку и обратно, что несомненно укорачивает период пребывания вида на местах гнездования.

Наши исследования показали, что среди отловленных у гнезд самцов 107 особей (32% от числа обследованных), размножающихся в обычные для данного года и местообитания сроки, линяли. Самки в меньшей степени совмещали рассматриваемые фазы, и только при позднем (повторном) гнездовании (рис. 4, 5). Таких птиц обнаружено 36 (7% всех просмотренных у гнезд). Самцы, начавшие заменять оперение, встречаются у гнезд уже в начале II декады июня, к концу месяца их количество возрастает и остается высоким в I декаде июля. В более поздние сроки у гнезд обычно присутствуют только самки, так как их партнеры переходят в стадию интенсивной линьки и больше не участвуют в воспитании потомства, хотя их присутствие на гнездовом участке не вызывает сомнения. Самки, совмещающие эти фазы, отмечаются с начала III декады июня и продолжают встречаться до конца периода размножения.

Хотя сроки начала размножения у особей разного пола, совмещающих гнездование и линьку, существенно разобщены (рис. 4), тем не менее сроки начала линьки значительно сближены (рис. 5). Это достигается тем, что самцы и самки приступают к смене оперения, находясь на разных стадиях гнездования. 34 из 35 самок (97,8%) начали линять во время насиживания кладки (размножающиеся в поздние сроки и, очевидно, повторно!), причем большая часть — сразу же после ее завершения. Выпадение первостепенных маховых у отдельных особей могло произойти и до начала яйцекладки, но приостановиться на период формирования яиц, как имело место у одной самки мухоловки-

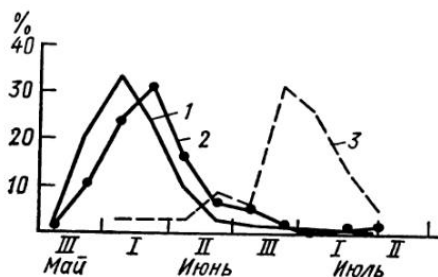


Рис. 4. Сроки начала размножения печочки-веснички на северо-западе РСФСР:

1 — вида в целом (514 гнезд), 2 — самцов (107 гнезд) и 3 — самок (36 гнезд), совмещающих гнездование и линьку. По оси ординат — количество гнезд с отложенным первым яйцом (%), по оси абсцисс — даты

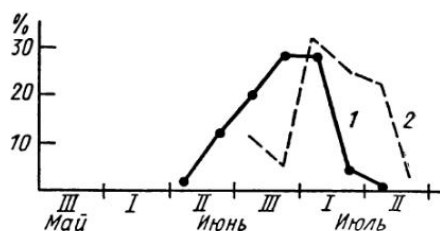


Рис. 5. Сроки начала линьки самцов (1) и самок (2), совмещающих гнездование и смену оперения (по датам выпадения 10-го первостепенного махового). По оси ординат — количество птиц, приступивших к линьке (%), по оси абсцисс — даты

пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) в наших наблюдениях. Таким образом, у самок начало линьки и первые ее стадии приходятся на наименее энергоемкую часть гнездового периода — насиживание. Ко времени интенсивного выкармливания растущие перья обычно уже достигают окончательной длины. В противоположность самкам подавляющая часть самцов приступает к смене оперения во второй половине гнездового цикла — при выкармливании птенцов — 68,9% особей и лишь 31,1% — в период насиживания.

В случае совмещения гнездования и линьки как у самцов, так и у самок выпадают и отрастают от 1 до 3, реже до 6 маховых в каждом крыле. При этом часто обнаруживается нарушение синхронности в восстановлении оперения. Совмещенная с гнездованием линька обычно касается только первостепенных маховых. Оперение туловища заменяли только 33% самцов и 19% самок. Обследование таких птиц выявило некоторые отклонения от приведенной выше схемы (см. рис. 2). Они касаются времени вступления в линьку новых периллий. Оперение на них заменяется либо позднее обычного, либо наоборот — некоторые группы перьев туловища и кроющие крыла и хвоста вылинивают раньше срока, характерного для большинства особей.

Самцы, приступающие к регенерации оперения на ранних стадиях гнездования (но в поздние сроки!), обычно прекращают кормить птенцов и дальнейшего участия в воспитании потомства не принимают, хотя и остаются на своих гнездовых участках. Самки же, напротив, начав линять во время насиживания кладки, продолжают в одиночку,

но вполне успешно, заботиться о птенцах, а линьку временно приостанавливают. Лишь ранее выпавшие перья продолжают отрастать. В результате к концу периода выкармливания рост 1—3-го первостепенных маховых у них практически завершается или подходит к концу, а остальное оперение остается старым: обновление его начнется только после освобождения птицы от родительских забот. Из сказанного следует, что при совмещении гнездования и линьки наблюдается известное угнетение связанных с ними процессов, о чем ранее уже упоминалось в литературе (Войткевич, 1962).

Совмещение гнездования и линьки, как показали данные кольцевания, присуще всем возрастным группам птиц. Кроме того, было установлено, что оно не является свойством каких-то отдельных особей: в один год совмещение у птицы может иметь место, в другой — отсутствовать. В одни гнездовые сезоны это явление имеет массовый характер, в другие — свойственно лишь отдельным особям. Вероятнее всего причина возникновения совмещения последовательных фаз кроется в особенностях индивидуальных годовых циклов и определяется сроками прилета в гнездовую область, началом и успешностью размножения в каждом конкретном году.

Важно отметить, что частичное совмещение двух фаз годового цикла не отражается на успешности размножения и выживаемости взрослых птиц и их потомства за период от конца гнездового сезона до следующего года. У птиц, совмещающих гнездование и линьку, успешность размножения (отношение числа вылетевших птенцов к числу отложенных яиц, в %) равнялось 81,7% (121 гнездо), а у несовмещающих — 79,6% (230 гнезд). Среди возвращающихся на следующий год пеночек-весничек всегда есть особи, которые в предыдущем сезоне совмещали фазы гнездования и линьки, а также их птенцы. Так, у самцов таких особей примерно треть от числа вернувшихся.

* * *

Подводя итог изложенному, необходимо подчеркнуть, что пеночка-весничка имеет ряд важных адаптивных особенностей, позволяющих этому дальнему трансэкваториальному мигранту дважды в год полностью или практически полностью обновлять оперение. Среди них следует упомянуть: высокие темпы послебрачной линьки, которые, вероятно, в периферийных частях гнездового ареала еще выше; способность совмещать гнездование и линьку и, таким образом, сокращать общий период протекания этих процессов; частичное сокращение объема сменяющегося оперения за счет переноса линьки менее подвергающихся износу и, вероятно, не играющих важной роли во время миграции участков оперения и отдельных перьев на более удобное время. Эти особенности наряду с другими чертами биологии пеночки-веснички, которые обсуждались в предыдущих публикациях (Лапшин, 1976, 1978, 1983; Лапшин, Лапшина, 1981), позволили виду завоевать огромный ареал, простирающийся через всю умеренную и частично субарктическую зоны Евразии, обитать в самых разнообразных условиях от лесостепей до кустарниковой тундры, от заболоченных низин до горной лесотундры; на большей части гнездового ареала поддерживать высокую и довольно стабильную численность, часто являясь доминирующим видом во многих биоценозах; эффективно использовать благоприятный для размножения период, имея при этом высокую величину кладки и выводка; оставаясь моноциклическим видом, успешно размножаться повторно после гибели гнезда или выводка.

- Блюменталь Т. И. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект)//Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц/Тр. ЗИН АН СССР. — 1971. — Т. 50.
- Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Географические и внутрипопуляционные различия в сроках размножения, линьки и миграции у некоторых перелетных воробьиных птиц//Внутрипопуляционная изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. — Свердловск, 1966.
- Блюменталь Т. И., Зимин В. Б. Широкие географические различия в особенностях размножения и линьки у трех видов воробьиных птиц в Прибалтике//Мат-лы VI Прибалт. орнитол. конф. — Вильнюс, 1966.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. — М., 1976.
- Войткевич А. А. Перо птицы. — М., 1962.
- Гагинская А. Р., Рымкевич Т. А. Методические указания к прижизненной обработке птиц//Мат-лы V заседания Межсекц. рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». — Вильнюс, 1973.
- Зимин В. Б., Лапшин Н. В. О совмещении сроков размножения и линьки у некоторых воробьиных птиц в южной Карелии//Науч. конф. биологов Карелии, посвященная 250-летию АН СССР. — Петрозаводск, 1974.
- Лапшин Н. В. Биология гнездования пеночки-веснички в южной Карелии//Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. — Петрозаводск, 1976.
- Лапшин Н. В. Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период//Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Петрозаводск, 1978.
- Лапшин Н. В. Соотношение циклов размножения и линьки у веснички на Северо-Западе РСФСР//X Прибал. орнитол. конф. — Рига, 1981. — Ч. 1.
- Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях Северо-Запада РСФСР//Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. — Петрозаводск, 1983.
- Лапшин Н. В., Лапшина Л. В. Постэмбриональный рост и развитие веснички на Северо-Западе СССР//Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. — Петрозаводск, 1981.
- Носков Г. А. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*)//Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, № 3.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц//Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1977.
- Птушенко Е. С. Славковые//Птицы Советского Союза. — М., 1954. — Т. 6.
- Vub H. Kennzeichen und Mauser europäischer Singvögel, 3 Teil//N. Brehm-Büch., 1984. — Bd 511.
- Buker J. B., Osiek E. R. Vangprojekt Oostvaardersdijk: Werkwijze en enige Resultaten//Vinketouw. — 1978. — Bd 32.
- Evans P. Moulting seasons of Willow Warblers and Bramblings in Norwegian Lapland//Orn. Fenn. — 1971. — Vol. 48.
- Haukioja E. Flightlessness in some moulting passerines in northern Europe//Ornis. Fenn. — 1971a. — Vol. 48.
- Haukioja E. Summer shedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult//Turun yuliop. julk., Ser. II. Biol. — 1971b. — Vol. 46.
- Haukioja E., Kalinainen P. On the postnuptial moult of the Willow Warbler (*Ph. trochilus*), the Whitethroat (*S. communis*) and the Meadow Pipit (*Anth. pratensis*)//Ann. Rep. Ornithol. Soc. Por. — 1968. — Vol. 2.
- Herroelen P., Meiren P. Vroege rui en onderbroken rui bij de Fitis, *Phylloscopus trochilus*//Gerfaut. — 1966. — Vol. 56.
- Salomonsen F. Notes on the variation and moult in the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*)//Arkiv for Zool. — 1945. — Vol. 36A.
- Schönfeld M. Der Fitislaubsänger//N. Brehm-Büch. — 1982. — Bd 511.
- Stresemann E., Stresemann V. Die Mauser der Vögel//J. Ornithol.—1966.— Bd 107.
- Svensson L. Identification Guide to European Passerines. 2. — Stockholm, 1975.
- Tiainen J. Timing of the onset of postnuptial moult in the Willow Warbler *Ph. trochilus* in relation to breeding in southern Finland//Ornis. Fenn. — 1981. — Vol. 58.
- Thorne C. J. R. Some notes on Wrens//Wicken Fan Group. — 1972. — Vol. 4.
- Williamson K. Identification for Ringers, 2. The Genus *Phylloscopus*//Brit. Trust for Ornithol. Field Guide. — Oxford, 1962.

N. V. Lapshin

**POSTNUPTIAL MOULT IN WILLOW WARBLER (PHYLLOSCOPUS TROCHILUS)
AT THE NORTHWEST USSR**

S u m m a r y

The schedule, pattern and rate of the postnuptual molt in Willow Warbler at the Northwest USSR are described. Postnuptual molt is shown to have some adaptations leading to successful realization of transequatorial migrations. The main adaptations are the high rate of postnuptual molt, especially at the north limit of the area, bringing the molt into coincidence with the nesting period, partial reducing of moulting plumage during staying in the nesting area.

Ф. С. Столбова, Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСТЮВЕНАЛЬНОЙ ЛИНЬКИ СЛАВКИ-ЧЕРНОГОЛОВКИ

Вопрос об особенностях внутривидовой изменчивости линьки птиц уже не раз поднимался в литературе (Носков, 1975а, б; Нейфельдт, 1978; Stresemann E., 1966, 1969; Stresemann E., Stresemann V., 1966, 1968; Gwinner et al., 1972; Berthold, Querner, 1982). Интерес к этому явлению объясняется прежде всего тем, что процесс линьки оказывается очень чувствительным к особенностям среды обитания и в то же время испытывает на себе сильное воздействие других сезонных явлений годового цикла. Поэтому многие параметры линьки тончайшим образом скоррелированы с темпами роста и развития, продолжительностью времени года, пригодного для обитания в гнездовой части ареала, сроками отлета, продолжительностью и дальностью миграций, климатическими особенностями мест зимовок, наличием зимних миграций, сроками возвращения в гнездовую часть ареала, продолжительностью половой активности. Все это приводит к тому, что процессы линек становятся своеобразным индикатором годового цикла особей из той или иной популяции. Бóльшая или меньшая степень изменчивости линек в пределах вида свидетельствует о бóльшей или меньшей степени внутривидовой дифференциации или панмиксии. Сопоставление особенностей линек близких видов нередко проливает свет на историю возникновения, пути расселения и основные движущие факторы микроэволюционного процесса.

Славка-черноголовка на гнездовании встречается от островов Зеленого Мыса и Северной Африки до Северной Европы (69° с. ш.) и долины Оби. В условиях Центральной и Западной Европы этот вид принято рассматривать как мигранта со средней дальностью передвижений (Berthold, 1976). На севере и востоке своего ареала черноголовка должна считаться типичным представителем перелетных птиц, совершающим регулярные дальние миграции, но зимующим в пределах зоны субтропиков северного полушария.

Материалы и методика

Изучение процесса постювенальной линьки проводили в трех точках ареала: в южном Приладожье (Ленинградская обл., Ладожский орнитологический стационар, 60°30' с. ш., 31° в. д.), в заповеднике «Лес на Ворскле» (Белгородская обл., 50° с. ш., 36° в. д.) и в Южном Крыму (44° с. ш., 33° в. д.). Фрагментарные данные получены из Азербайджанской ССР и Кировской обл. Линьку регистрировали по методике, основанной на оценке стадии роста пера и количества растущих перьев на разных птерилиях (Носков, Гагинская, 1972; Носков, Рым-

кевич, 1977). Птиц отлавливали паутинными сетями и большими стационарными ловушками. В общей сложности проанализировано состояние оперения 334 птиц из Ленинградской обл. (1968—1984 гг.), 35 особей из Белгородской обл. (1972, 1980, 1983 гг.), 88 славков из Крыма (1972, 1984 гг.), 27 птиц из Азербайджанской ССР (1975 г.) и 8 особей из Кировской обл. (1981, 1982 гг.).

Кроме того, детальное изучение линьки молодых черноголовков проводилось в 1983 и 1984 гг. на птицах, содержавшихся в условиях неволи. Использованы 32 птицы из Ленинградской, 10 из Белгородской и 8 из Крымской областей. 28 из них были взяты птенцами в 4—8-дневном возрасте, а остальные отловлены на 20—35-й день жизни. Птенцов выкармливали вручную и с помощью взрослых птиц-кормилиц, отловленных у гнезд. В качестве таковых использовали славков-черноголовков, мухоловок-пеструшек и лесных завирушек. Птиц содержали при естественных для их родины фотопериодических условиях. Техника содержания описана ранее (Носков, 1975а; Носков и др., 1984; Столбова, 1985). В своем развитии славки не обнаружили отличий от свободноживущих птиц как по темпам роста, так и по качеству формирующегося пера.

Последовательность смены оперения

Последовательность постювенальной линьки черноголовков из южного Приладожья обсуждалась ранее (Столбова, 1985). Ее сравнение с крымскими и белгородскими птицами обнаружило большое сходство с ними. Взаимоотношение замены пера с процессом формирования дополнительного юношеского оперения во всех трех обследованных точках оказалось одинаковым.

Линька начинается с замены перьев голенной птерилии, либо грудного отдела брюшной птерилии, либо некоторых участков крыловой птерилии или на нескольких указанных участках одновременно (рис. 1). Подобная изменчивость в участках начала линьки отмечена и для черноголовков из западных частей ареала (Berthold et al., 1970). Помимо перечисленных во время первой стадии могут начать заменяться перья на спинной и плечевой птерилиях, а также некоторые из верхних кроющих крыла. Если набор и число линяющих участков во время первой стадии могут сильно варьировать, то относительно небольшое общее количество заменяющихся перьев и практически полное совмещение этой стадии с формированием дополнительной части юношеской генерации характерно для всех птиц.

После начала линьки на указанных выше участках наступает период, когда другие перья не выпадают, а начавшие заменяться отрастают полностью. Полная приостановка в линьке наблюдается редко, так как одиночные перья почти всегда продолжают свой рост. Поэтому стадию замедления в замене пера мы предложили обозначать II стадией линьки (Столбова, 1985). Во время III стадии начинают или возобновляют замену пера все отделы птерилий, участвующие в постювенальной линьке. На IV стадии продолжается смена пера на всех туловищных птерилиях и завершают рост линяющие перья крыла. На V стадии заканчивается формирование нового пера на голенной и анальной птерилиях, иногда на головной и хвостовой. К VI стадии число линяющих участков заметно сокращается, и все перо на них находится на III стадии роста. Постювенальная линька обычно завершается дорастанием перьев на бедренной, брюшной и спинной птерилиях.

Птерилии и их участки	Стадии линьки					
	I	II	III	IV	V	VI
Головная						
— коронарный					
— глазной			-----			
— ушной			-----			
— межчелюстной и челюстной					
Брюшная						
— шейный			-----		
— грудной			-----		
— вентральный		-----			
— поствентральный		-----			
— боковой				
Голенная			-----			
Анальная			-----			
Хвостовая						
ВКХ, НКХ			-----			
Спинная						
— межлопаточный		-----			
— поясничный		-----			
— крестцовый		-----			
Плечевая			-----			
Бедренная		-----			
Крыловая						
СВКПМ			-----	-----		
БВКВМ, СВКВМ			-----	-----	
МВКВМ			-----	-----	
КК			-----	-----	
КМ			-----	-----	
ВК ПРОП		-----	-----	-----	
АЛ		-----	-----	-----	
АЛ		-----	-----	-----	
ВКАЛ, НККАЛ		-----	-----	-----	
СНКВМ		-----	-----	-----	
НКТМ		-----	-----	-----	
НК ПРОП		-----	-----	-----	
НК ПЛ		-----	-----	-----	
НК ПЕКТ		-----	-----	-----	
К МЕТ		-----	-----	-----	

фаза экстенсивной линьки
фаза интенсивной линьки

— 1
- - 2
..... 3

Рис. 1. Схема постювенальной линьки славки-черноголовки:
1 — перо растет у всех особей, 2 — у части особей, 3 — у отдельных птиц

Таким образом, весь процесс линьки черноголовки складывается из двух фаз: начальной, или фазы экстенсивной линьки, и основной, или фазы интенсивной линьки. Во время экстенсивной фазы (I и II стадии) заменяется незначительное число перьев, составляющее обычно 0,05—0,1 от общего их количества. Во время нее, как отмечалось, может наступать перерыв или резкое замедление в темпах выпадения перьев. Для нее характерно также сочетание линьки с дорастанием дополнительных юношеских перьев, которое может длиться либо всю фазу экстенсивной линьки, либо совмещаться только с ее I стадией.

Фаза интенсивной линьки (III—VI стадии) характеризуется заменой основной массы пера. При этом, в редких случаях частично, могут заменяться перья, перелинявшие в течение I фазы. Размах изменчивости и сама последовательность линьки разных птерилий в обследованных частях ареала оказались одинаковыми.

Возраст начала и окончания линьки. Ее продолжительность

У всех содержащихся в условиях неволи птиц линька начиналась на 18—25-й день жизни независимо от места происхождения той или иной особи (табл. 1). Сведения, полученные на птицах, отловленных

Таблица 1

Возраст и продолжительность (в днях) постювенальной линьки*

Район	n	Возраст		Продолжительность		
		начала	окончания	экстенсивной фазы	интенсивной фазы	общая
Южное Приладожье	8	$20,9 \pm 0,7$	$69,6 \pm 1,3$	$19,9 \pm 1,0$	$28,9 \pm 0,5$	$48,8 \pm 1,1$
		19—25	63—73	15—23	26—30	44—52
«Лес на Ворскле»	9	$20,2 \pm 1,5$	$73,4 \pm 0,9$	$22,0 \pm 0,6$	$31,1 \pm 0,5$	$53,1 \pm 0,4$
		18—25	70—78	20—24	29—34	51—55
Крым	8	$20,9 \pm 0,4$	$80,0 \pm 1,6$	$28,8 \pm 1,0$	$30,4 \pm 1,5$	$59,0 \pm 1,3$
		20—23	74—87	26—34	25—37	54—64

* В числителе $M \pm n$, в знаменателе lim.

в природе, также указывают на отсутствие различий в возрасте начала линьки птиц. Так, 3 черноголовки, отловленные в Приладожье 6 и 7/VII 1984 г., начали линьку в возрасте 19—20 дней. Еще одна птица, окольцованная в гнезде и отловленная 31/VII 1980 г. в возрасте 34 дней, имела II стадию линьки, т. е. замена оперения у нее началась в возрасте 21—23 дней. Одна славка, отловленная в Заповеднике 16/VI 1983 г., начала линьку в 20 дней. 10 птиц, отловленных в Крыму 22—24/VI 1984 г. на I—II стадиях линьки, начинали линять в возрасте 18—23 дней.

Возраст начала интенсивной фазы линьки у ленинградских черноголовков составляет 34—45 дней, у белгородских — 40—45, а у крымских — 48—55 дней. У южноладожских птиц поздних сроков рождения интенсивная линька начинается в возрасте 34—41 дней, а ранних — 39—45 сут. Продолжительность экстенсивной фазы была минимальной у южноладожских птиц, максимальной — у крымских (табл. 1). Различия оказались достоверными между южноладожскими и крымскими, а также между белгородскими и крымскими (табл. 2). Продолжитель-

ность интенсивной фазы линьки у всех птиц оказалась примерно одинаковой и колебалась в пределах 25—37 сут. В возрасте окончания и продолжительности линьки у птиц из разных точек ареала обнаружены существенные различия: между южноладожскими и крымскими птицами они составляют около 10 сут.

Таблица 2

Критерий Стьюдента и уровень достоверности различий во временных характеристиках линьки птиц из разных точек ареала

Район	Возраст		Продолжительность		
	начала	окончания	экстенсивной фазы	интенсивной фазы	общая
Южное Приладожье — «Лес на Ворскле»	0,42 $P > 0,05$	2,40 $P < 0,05$	1,80 $P > 0,05$	0,44 $P > 0,05$	3,67 $P < 0,01$
«Лес на Ворскле» — Крым	0,45 $P > 0,05$	3,60 $P < 0,01$	5,83 $P < 0,001$	0,43 $P > 0,05$	4,34 $P < 0,001$
Южное Приладожье — Крым	0 $P > 0,05$	5,04 $P < 0,001$	6,29 $P < 0,001$	0,95 $P > 0,05$	5,99 $P < 0,001$

Таким образом, экстенсивная фаза линьки у всех птиц наступала в возрасте 18—25 дней. Продолжительность ее оказалась различной в разных частях ареала: она была меньше у северных птиц и больше у южных. В связи с этим фаза интенсивной линьки у птиц южного происхождения начиналась в более старшем возрасте по сравнению с птицами северного происхождения. То есть географическая изменчивость продолжительности экстенсивной фазы линьки при относительном постоянстве фазы интенсивной линьки определяла географические вариации продолжительности и возраста окончания линьки.

Календарные сроки линьки

Первые линяющие птицы в южном Приладожье были отловлены 4/VII 1983 г. и 6—7/VII 1984 г. (16 лет наблюдений). В Белгородской и Крымской областях первые линяющие черноголовки отлавливались во II декаде июня. Таким образом, начало линьки в более южных частях ареала приходится на более ранние сроки. Эти различия составляют около 20 дней.

В течение июля и августа линяющие черноголовки встречаются во всех точках ареала. Наибольший процент линяющих птиц отлавливается в августе (рис. 2). Первые перелинявшие особи в южном Приладожье появляются с середины августа. В III декаде августа и I декаде сентября перелинявшие особи составляли в отловах около 24% (26 птиц). В эти же сроки в Крыму перелинявшие черноголовки составили 41% (36 птиц). Эти различия в сроках линьки оказываются достоверными при $P=0,05$. Примерно половина крымских птиц уже имеет высокий балл жирности («много» и «очень много»). Линька среди местных птиц в Крыму и Белгородской обл. заканчивается в сентябре. Наряду с местными птицами здесь встречается значительный процент пролетных черноголовков. В Азербайджане после 10/IX отлавливались только перелинявшие птицы. Из них более половины (52%) имели большие запасы жира. По всей видимости, как и в Крыму, это были пролетные особи. Самая поздняя встреча линяющей молодой

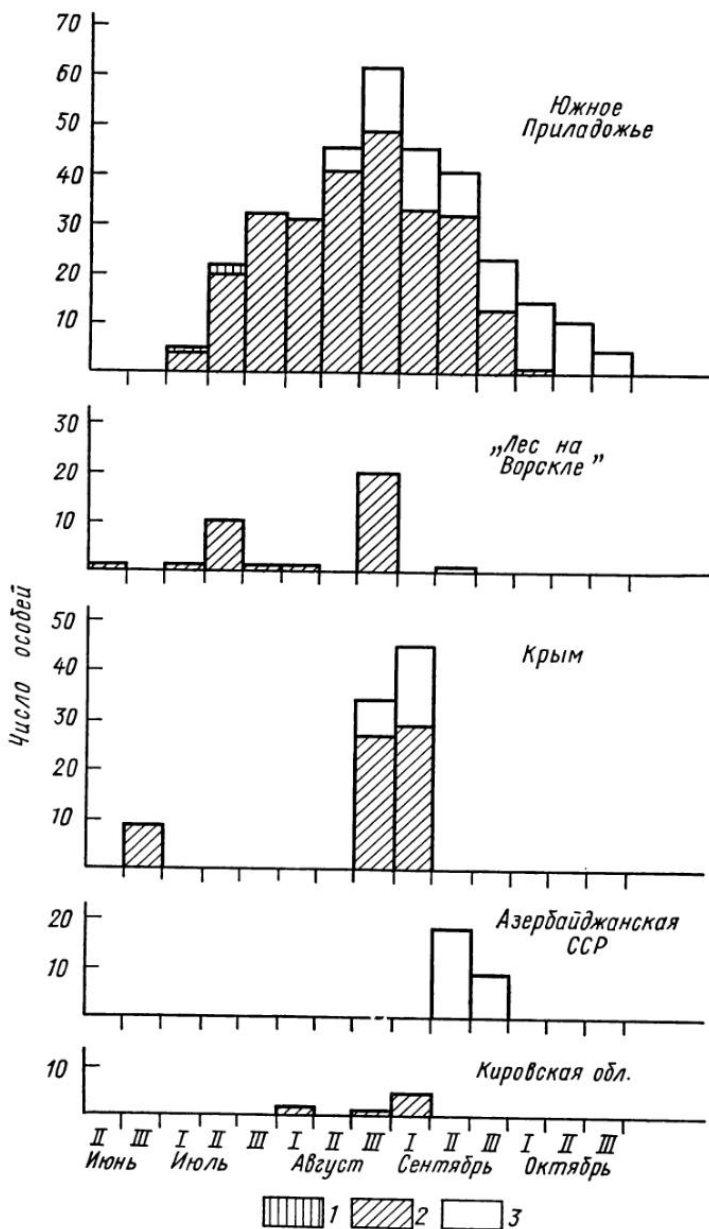


Рис. 2. Сроки линьки славок-черноголовок по данным отловов:
 1 — птицы с достигающим оперением, без линьки, 2 — линяющие птицы, 3 — перелинявшие

черноголовки известна из Ленинградской обл.: 2/X 1974 г. поймана птица на V стадии линьки.

Таким образом, в более южных частях ареала постювенальная линька заканчивается в более ранние сроки. На севере ареала птицы приступают к миграции на последних стадиях линьки (Столбова, 1986). В южных частях такого совмещения не происходит.

Полнота линьки

Постювенальная линька славки-черноголовки частичная (Волчанецкий, 1954; Witherby et al., 1945; Williamson, 1968). У всех обследованных нами птиц никогда не линяли рулевые перья, часть нижних кроющих крыла: маргинальные, большие кроющие первостепенных и второстепенных маховых, средние кроющие первостепенных маховых. Полностью заменялись перья на головной птерилии, верхние и нижние кроющие хвоста, средние верхние кроющие второстепенных маховых, нижние кроющие третьестепенных маховых. У подавляющего большинства птиц заменялись все перья на шейном и поствентральном отделах брюшной птерилии, на голенной птерилии, кроющие крылышка. На остальных участках количество линяющих перьев варьировало (табл. 3). Наибольшая индивидуальная вариабельность отмечена для средних верхних кроющих первостепенных маховых, кроющих кисти, нижних кроющих плеча и метапотагиальной складки, анальной птерилии. На указанных участках перья могли заменяться полностью, частично или не заменяться вовсе.

На грудном и вентральном отделах брюшной птерилии обычно заменялось все гнездовое оперение и два из трех периферических рядов, формирующихся в послегнездовой период жизни. В поздних выводках южноладожских птиц на грудном отделе часто заменялось лишь по одному периферическому ряду с каждой стороны. На бедренной птерилии чаще всего не заменялся один проксимальный ряд. На плечевой — примерно у 50% особей перья линяли полностью, причем для крымских птиц этот процент был большим. На спинной птерилии изменчивость полноты линьки была незначительной.

У черноголовок может заменяться значительная часть больших верхних кроющих второстепенных маховых: чаще всего 7—8 проксимальных перьев. Все перья заменялись у 5 из 75 обследованных южноладожских птиц (6%), у 3 из 20 белгородских (15%), у 2 из 20 крымских (10%) и такой же части азербайджанских черноголовок. У одной крымской славки частично заменились маховые: на левом крыле — 13-е и 18-е, на правом — с 16-го по 18-е. Полнота линьки кроющих крыла подвержена наиболее сильной индивидуальной изменчивости по сравнению с полнотой линьки других участков.

Зависимости полноты линьки от возраста, в котором она завершается, у молодых черноголовок не отмечено. В то же время у славок с более поздними сроками рождения среди южноладожских и белгородских птиц обнаружена тенденция заменять меньше кроющих крыла.

Сравнивая полноту линьки славок из разных частей ареала, следует отметить, что для большинства птерилий и их участков достоверных отличий нам обнаружить не удалось. Тем не менее полнота замены перьев на некоторых участках имела достоверные различия. К числу таковых могут быть отнесены грудной и вентральный отделы брюшной птерилии, крестцовый — спинной, а на крыле — малые верхние кроющие второстепенных маховых, маховые крылышка, нижние кроющие пропотагиальной складки и кроющие метапотагиума. Изменчивость линьки у птиц из разных частей ареала могла затрагивать разные участки оперения, но полнота в среднем обычно была меньшей на севере. Так, на брюшной птерилии, крылышке полнота линьки южноладожских птиц была достоверно меньшей по сравнению с белгородскими и крымскими, в то время как между двумя последними пунктами достоверных различий не обнаружено. Полнота линьки перь-

Полнота линьки участков оперения*

Птерилии и их участки	Доля новых перьев у птиц из			Птерилии и их участки	Доля новых перьев у птиц из		
	Южного Приладожья	«Леса на Ворскле»	Крыма		Южного Приладожья	«Леса на Ворскле»	Крыма
Брюшная грудной	$0,8 \pm 0,04$	$0,9 \pm 0$	$0,9 \pm 0$	Крыловая карпальное	$0,19 \pm 0,14$	$0,06 \pm 0,06$	0
	$0,7-0,9$	$0,9$	$0,9$		$0-1,0$	$0-1,0$	0
вентральный	$0,7 \pm 0$	$0,81 \pm 0,03$	$0,77 \pm 0,02$	В ПРОП	$0,52 \pm 0,03$	$0,51 \pm 0,04$	$0,69 \pm 0,24$
	$0,7$	$0,7-1,0$	$0,7-0,9$		$0,5-0,7$	$0,3-0,7$	$0,5-1,0$
боковой	0	$0,02 \pm 0,03$	$0,27 \pm 0,18$	К АЛ	$1,0 \pm 0$	$0,94 \pm 0,07$	$1,0 \pm 0$
	0	$0-0,2$	$0-1,0$		$1,0$	$0,5-1,0$	$1,0$
Анальная	$0,42 \pm 0,11$	$0,45 \pm 0,04$	$0,66 \pm 0,1$	М АЛ	0	$0,18 \pm 0,05$	$0,21 \pm 0,06$
	$0,3-1,0$	$0,3-0,5$	$0,3-1,0$		0	$0-0,3$	$0-0,3$
Спинальная дорсальный	$0,7 \pm 0$	$0,7 \pm 0,02$	$0,8 \pm 0,06$	ВКК	$0,66 \pm 0,09$	$0,69 \pm 0,09$	$0,5 \pm 0$
	$0,7$	$0,5-0,8$	$0,5-0,9$		$0,5-1,0$	$0,5-1,0$	$0,5$
крестцовый	$0,66 \pm 0,04$	$0,7 \pm 0$	$0,79 \pm 0,03$	НКК	$0,72 \pm 0,09$	$0,47 \pm 0,08$	$0,5 \pm 0,08$
	$0,5-0,7$	$0,7$	$0,7-0,9$		$0,5-1,0$	$0-0,7$	$0,3-0,8$
Бедренная	$0,79 \pm 0,03$	$0,85 \pm 0,04$	$0,71 \pm 0,04$	В МАРГ	$1,0 \pm 0$	$0,95 \pm 0,05$	$0,91 \pm 0,04$
	$0,7-0,9$	$0,7-1,0$	$0,5-0,8$		$1,0$	$0,5-1,0$	$0,7-1,0$
Плечевая	$0,9 \pm 0,04$	$0,96 \pm 0,02$	$0,97 \pm 0,02$	Н ПРОП	0	0	$0,41 \pm 0,04$
	$0,7-1,0$	$0,9-1,0$	$0,9-1,0$		0	0	$0,3-0,5$
Крыловая маховые	0	0	$0,02 \pm 0,02$	СНКВМ	0	$0,02 \pm 0,03$	$0,03 \pm 0,03$
	0	0	$0-0,1$		0	$0-0,3$	$0-0,3$
БВКВМ	$0,86 \pm 0,03$	$0,83 \pm 0,06$	$0,80 \pm 0,04$	НК ПЛ	$0,79 \pm 0,14$	$0,95 \pm 0,05$	$0,88 \pm 0,09$
	$0,7-1,0$	$0,5-1,0$	$0,7-1,0$		$0-1,0$	$0,5-1,0$	$0,5-1,0$
МВКВМ	$0,88 \pm 0,08$	$0,53 \pm 0,12$	$0,56 \pm 0,04$	К ПЕКТ	$1,0 \pm 0$	$0,9 \pm 0,11$	$1,0 \pm 0$
	$0,5-1,0$	$0,3-1,0$	$0,5-0,7$		$1,0$	$0-1,0$	$1,0$
СВКПМ	$0,84 \pm 0,1$	$0,69 \pm 0,13$	$0,95 \pm 0,04$	К МЕТА	0	$0,06 \pm 0,06$	$0,41 \pm 0,14$
	$0,3-1,0$	$0-1,0$	$0,7-1,0$		0	$0-1,0$	$0-1,0$

Примечание. У всех птиц полностью заменяется оперение головной и голенной птерилий, поствентрального отдела брюшной птерилии, а также верхние и нижние кроющие хвоста; ни у кого не линяют рулевые, первостепенные маховые и их большие верхние и нижние кроющие, средние нижние кроющие первостепенных, большие нижние кроющие второстепенных маховых, а также нижние маргинальные кроющие.

* В числителе $M \pm m$, в знаменателе \lim .

ев на крестце, пропотагнальной и метапотагнальной складках была достоверно большей у крымских птиц, и этим они отличались от белгородских и южноладожских, в то время как птицы из последних двух точек ареала различий в полноте линьки этих участков не имели.

Наряду с этим у крымских птиц по сравнению с южноладожскими заменялось меньше малых верхних кроющих второстепенных маховых, верхних и нижних кроющих кисти.

По данным П. Бертольда (Berthold, 1970), на юго-западе ФРГ (49° с. ш., 10° в. д.) черноголовки, как правило, также не меняют большие нижние кроющие крыла. Однако у многих из них происходит замена третьестепенных маховых и реже — от 1 до 6 второстепенных маховых (20 из 36 птиц, в среднем по $2,5 \pm 1,39$). Кроме того, птицы из ФРГ заменяли большую часть перьев дополнительного юношеского оперения. Таким образом, во всех трех обследованных точках ареала полнота линьки оказалась меньшей, чем у птиц из ФРГ. В то же время черноголовки из Крыма имели большую полноту линьки, чем славки из Белгородской и Ленинградской областей.

Обсуждение

Последовательность смены оперения у черноголовок из разных частей ареала оказалась практически одинаковой. Изучение процесса постювенальной линьки выявило наличие закономерной приостановки в замене пера вскоре после ее начала. Эта приостановка, описанная для птиц из Ленинградской обл. (Столбова, 1986), обнаружена у славков из Белгородской и Крымской областей. Возраст начала линьки также оказался примерно одинаковым и составил 18—25 дней. Продолжительность экстенсивной фазы линьки достоверно различалась в разных частях ареала: она была меньшей у северных птиц и большей у южных. Кроме того, славки из Ленинградской и Белгородской областей, как правило, лишь затормаживали процесс, в то время как крымские черноголовки почти всегда имели полную остановку в линьке, достигавшую 10—15 сут. Продолжительность интенсивной фазы линьки была примерно одинаковой у птиц северного и южного происхождения. То есть географическая изменчивость общей продолжительности линьки и возраста ее окончания определялась географической изменчивостью продолжительности ее экстенсивной фазы.

Сроки начала линьки славков в Ленинградской обл. были более поздними по сравнению с Крымом и Белгородской обл. Эти различия достигали 20 дней. Время окончания линьки на большей части ареала оказалось примерно одинаковым: замена пера заканчивается в сентябре. В полноте линьки черноголовок достоверные различия обнаружены лишь для незначительной части оперения. На большинстве этих участков полнота линьки была достоверно меньшей на севере. В то же время в обследованной нами более восточной части ареала (как на севере, так и на юге) полнота линьки была меньшей, чем у птиц из ФРГ.

Таким образом, принципиальной особенностью постювенальной линьки данного вида может считаться наличие приостановки в начавшейся замене пера. Эта приостановка во многом определяет и другие параметры процесса линьки. Подобная приостановка на начальных этапах замены юношеского пера неизвестна для других видов воробьиных. Возникает вопрос: в чем же состоит значение такой стратегии линьки и как она могла возникнуть в эволюции данного вида?

Известно, что у всех видов славков формирование дополнительных участков юношеского пера практически полностью совмещается с начальными стадиями постювенальной линьки. Это приводит к максимальному сокращению времени между рождением и наступлением миграционной активности, а следовательно, к началу миграции в мини-

мальном возрасте. Такая стратегия жизни молодой особи может считаться общим правилом для рода славок. Она диктуется необходимостью раннего попадания в область зимовок — в экваториальную зону земного шара.

Однако образ жизни черноголовки несколько отличается от такового большинства представителей рода *Sylvia*. Основная зона зимовок этого вида расположена в зоне Средиземноморья и северной окраины Сахары. Можно предполагать, что такие различия в местах зимовок в значительной степени обусловлены плодоядностью вида и хорошей обеспеченностью ягодными кормами побережий бывшего моря Тетис, а ныне берегов Средиземного, Черного и Красного морей (Jordano, Herrera, 1981).

Изменение зоны зимнего пребывания, по-видимому, было вторичным и произошло после формирования годовых циклов рода славок. Поэтому уменьшение дальности миграций и использование возможности увеличения времени пребывания на местах рождения не смогло произойти на старой менее специализированной основе: путем увеличения возраста начала линьки и разделения во времени процессов дорастания и линьки юношеского пера. Генетическая основа подобных преобразований у славок оказалась утраченной. Поэтому увеличение времени пребывания в гнездовой части ареала пошло за счет новой стратегии — приобретения паузы после начала смены оперения. Появление такой паузы, по-видимому, оказалось выгодным для плодоядного вида, поскольку к ней стали приурочены перемещения в поисках обильных источников корма во второй половине лета. То есть промежуток времени, приходящийся на паузу в постювенальной линьке, по своему адаптивному значению стал выполнять функции расселения молодняка, занимающий у других видов период между началом самостоятельной жизни и началом постювенальной линьки.

Возраст начала линьки, как известно, у всех видов славок генетически связан с возрастом дорастания юношеского оперения. Эта связь обусловлена одинаковым, относительно низким уровнем гормонов в крови, необходимых для начальных стадий замены и дополнительного формирования перьев юношеской генерации. Черноголовкам не удалось разорвать эту устоявшуюся у всей группы славок связь. Поэтому возраст начала линьки, по нашим данным, оказался одинаковым в разных точках ареала: птицы везде начинали линять на 18—25-й день жизни.

Анализ материалов, приводимых немецкими авторами, показывает, что линька финских птиц также начинается примерно на 20-й день жизни (Berthold, Querner, 1982). Значительно более старший возраст, приводимый ими для начала линьки славок из более южных точек ареала (табл. 4), по-видимому, не отражает реальные сроки начала этого процесса. За ее начало могло быть принято начало фазы интенсивной линьки, наступающей после стадии торможения. Возможно, эти данные свидетельствуют о достаточно позднем начале фазы интенсивной линьки у французских и канарских птиц, наступающей примерно на 55-й и 65-й дни жизни. Следует вспомнить, что достаточно позднее начало этой стадии отмечено нами и у крымских черноголовков.

Таким образом, на примере постювенальной линьки черноголовки удалось познакомиться с не описанным ранее в литературе весьма своеобразным способом контроля продолжительности этого процесса. Этот контроль осуществляется за счет появления и регуляции продолжительности паузы на начальных стадиях линьки. Эта пауза дала

Возраст начала, окончания и продолжительность постювенальной линьки славки-черноголовки в Западной Европе

Место рождения	Количество птиц в эксперименте	Возраст в днях		Продолжительность	Литературный источник	Дата вылупления
		начало	конец			
SW ФРГ (49°30' с. ш., 10° в. д.)	35 7	27* 20*	122 74	95 54	Berthold et al., 1970	26/V 1968 г. 6/VIII 1969 г.
SW ФРГ (47° с. ш.)	95 25**	17—69 28*	71—134	52—106 82	Тот же Berthold, Querner, 1982	общий 10/V »
S Франция (43° с. ш.)	25**	55*	115	60	Тот же	»
S Финляндия (60° с. ш.)	26**	20*	90	70	»	»
Канарские острова (28° с. ш.)	26**	63*	125	62	»	»

* Количественные показатели взяты из рисунков.

** Птицы содержались при естественных для места рождения фотопериодических условиях до 50-дневного возраста, далее при ФП 12.5С: 11.5т.

возможность виду решить ставшую актуальной проблему «возврата» к годовому циклу, характерному для «мигранта средней дальности». Адаптивные преобразования годового цикла, связанные с изменением продолжительности времени пребывания молодых птиц в разных зонах гнездовой части ареала, также сводятся в основном к сокращению или увеличению паузы в замене юношеского оперения в соответствии с кормовыми и климатическими особенностями местности и ее удаленностью от зоны зимовок.

ЛИТЕРАТУРА

- Волчанецкий И. Б. Род славки — *Sylvia*//Птицы Советского Союза. — М., 1954. — Т. 6. — С. 330—388.
- Нейфельдт И. А. Послегнездовая линька восточноазиатского сорокопута (*Lanius cristatus* Linnaeus)//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1978. — Т. 68. — С. 176—227.
- Носков Г. А. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*)//Зоол. журн. — 1975а. — Т. 54, вып. 3. — С. 413—424.
- Носков Г. А. К вопросу об эколого-физиологической целостности вида у птиц//Исследование продуктивности вида в ареале. — Вильнюс, 1975б. — С. 106—118.
- Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц//Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц. — 1972. — Вып. 7. — С. 154—163.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц//Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1977. — Ч. 1. — С. 37—48.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Смирнов О. П. Ловля и содержание птиц. — Сер. «Жизнь наших птиц и зверей». — Л., 1984. — Вып. 6. — 280 с.
- Столбова Ф. С. Формирование юношеского наряда и постювенальная линька славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla* L.) в южном Приладожье//Вестн. Ленингр. ун-та. — 1985. — № 10. — С. 28—35; — 1986. — № 3. — С. 16—24.
- Berthold P. Endogenous factors involved in bird migration//Миграции птиц.— Таллин, 1976. — С. 45—59.
- Berthold P., Gwinner E., Klein H. Vergleichende Untersuchung der Jugendentwicklung eines ausgeprägten Zugvogels *Sylvia borin*, und eines weniger ausgeprägten Zugvogels, *S. atricapilla*//Vogelwarte. — 1970. — Bd 25, H. 4. — S. 297—331.
- Berthold P., Querner U. Genetic basis of moult, wing length and body weight in a migratory bird species, *Sylvia atricapilla*//Experientia. — 1982. — Vol. 38, N 7. — P. 801—802.
- Gwinner E., Berthold P., Klein H. Untersuchungen zur Jahresperiodic von Laubsängern. III. Die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugenruhe südwestdeutscher und skandinavischer Fitisse (*Phylloscopus trochilus trochilus* und *Ph. t. acredula*)//J. Ornithol. — 1972. — Bd 113.

Jordano P., Herrera C. M. The frugivorous diet of Blackcap population *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain//Ibis. — 1981. — Vol. 123, N 4. — P. 502—507.

Stresemann E. Die Mauser einiger Emberiza-Arten//J. Ornithol. — 1969. — Bd 110. — S. 291—313.

Stresemann E. Inheritance and adaptation in moult//Proceedings of the XIV th International Ornithological Congress. — Oxford; Edinburgh, 1966. — P. 75—80.

Stresemann E. und V. Die Mauser der Vögel//J. Ornithol. — 1966. — Bd 107.— S. 3—448.

Stresemann E., Stresemann V. Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis*//J. Ornithol. — 1968. — Bd 109. — S. 303—314.

Witherby H. et al. Family Sylviidae//The Handbook of British birds. — L., 1945. — Vol. 2. — P. 1—104.

Williamson K. Identification for ringers. 3. The genus *Sylvia*//British trust for ornithology. — Tring. Hertfordshire, 1968. — P. 3—75.

F. S. Stolbova, G. A. Noskov, T. A. Rymkevich

GEOGRAPHIC VARIABILITY OF POSTJUVENILE MOULT IN BLACKCAP (SYLVIA ATRICAPILLA)

Summary

The postjuvenile moult was studied in Blackcaps in Leningrad, Belgorod and Crimea regions. The age of the moult onset and moult continuity are identical in Blackcaps from all studied area points. The process of the moult has two phases — the beginning one or extensive and the main one, or intensive. During the extensive phase only a small part of juvenile plumage is renewed, and then a delay in falling feathers comes. The duration of the extensive phase is significantly shorter in northern birds. The duration of the intensive phase is equal in all Blackcaps. Thus the geographic variability in moult duration and the age of moult termination are determined by the duration of the extensive phase, namely by the onset duration. Adaptive variabilities in the moult duration in Blackcaps from different points of the area are due to variabilities in duration of the delay in extensive phase of moult.

МИГРАЦИИ

*П. В. Пфандер***МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ ВОЛН ОСЕННЕГО ПРОЛЕТА
ХИЩНЫХ ПТИЦ И ИХ СВЯЗЬ С ПОГОДОЙ**

Вопрос о влиянии погоды на миграцию птиц затрагивается во многих статьях, посвященных общим проблемам миграции. Немало и специальных работ. Идея о том, что волна осеннего пролета, наблюдаемая в конкретной точке, вызывается ухудшением погоды к северу от наблюдателя, высказывалась давно (Галахов, 1937; Исаков, 1940). В последующем она была забыта, и в настоящее время литература о миграциях птиц переполнена сообщениями о корреляциях пролета с метеофакторами и синоптическими процессами в точке наблюдения. Несмотря на это до сих пор не только нет единого мнения о характере и механизме воздействия метеофакторов на пролет, но и оспаривается сама возможность такой зависимости. Например, Е. А. Черногаев (1980), М. М. Остапенко и др. (1984), Е. Н. Джурабаева и др. (1980) пишут об отсутствии корреляции между интенсивностью пролета и погодой, отмечая при этом, что осадки, туман и сильные ветры ослабляют пролет. Б. М. Губин и А. С. Левин (1980) не нашли зависимости пролета от облачности и ветра, Э. И. Гаврилов и В. В. Хроков (1976) и Б. М. Губин (1976) — от облачности, А. М. Сема (1982) весной — от синоптических процессов, В. В. Хроков и Э. И. Гаврилов (1976) — от ветровой ситуации. В. Р. Дольник (1975) назвал птиц всепогодными летательными аппаратами.

Наряду с этим многие исследователи нашли определенную зависимость интенсивности пролета от тех или иных метеофакторов: от направления ветра в горных районах (Гисцов, 1976; Губин, 1976; Гаврилов, 1979), изменений среднесуточной температуры (Жалакявичюс, 1978) и давления (Полуда, 1978), формы облаков (Жалакявичюс, 1984). Выявлена определенная связь волн пролета с синоптическими процессами (Пузанов и др., 1960; Пузанов, Назаренко, 1965; Назаренко, Амонский, 1977; Джурабаева, Янушевич, 1980; Назаренко, 1980; Сема, 1982; Джурабаева и др., 1984; Сема и др., 1984). Установлена преимущественная миграция чаек и куликов при значительной облачности, а вьюрковых — в ясную погоду (Остапенко и др., 1984).

Рассматривая влияние погоды на пролет птиц в точке наблюдения, т. е. на уже летящих птиц, можно выявить лишь отрицательное ее действие, блокирующее пролет. На самом деле мнения большинства авторов сходятся в том, что осадки, сильный ветер, туман блокируют миграцию. Погода же, вызвавшая волну, действует раньше и не в точке наблюдения, а перед ней (по ходу пролета). Наблюдатель видит результат этого действия уже спустя некоторое время и зачастую при изменившейся погоде. Что же касается установленных незначительных, нередко противоречивых корреляций волн пролета с пого-

дой в точке наблюдения, то они могут быть объяснены различно. Например, снижением и тем самым увеличением заметности птиц при встречных ветрах (Гаврилов, 1979). Зачастую желаемое выдается за действительное и пишется о наличии зависимости там, где ее нет. Так, Д. Ю. Кашкаров (1962) указывает, что волны пролета предшествуют похолоданиям. Но на графике 2 из 4 волн, выделенных автором, не соответствуют этому: в одном случае после волны наблюдалось потепление, в другом — похолодание наступило перед волной. Е. Н. Джурабаева и др. (1984, с. 70) пишут: «За пять сезонов наблюдений отмечено, что воробьи летели ежедневно, без перерывов, хотя погода неоднократно менялась: шел ливневый дождь (21—24/V 1973 г., 29/V 1975 г.), наблюдалась мгла (18/V 1973 г.) и гроза (21/V 1973 г., 15/V 1974 г. и 14—15/V 1976 г.)». И непонятен последующий вывод: «Таким образом, интенсивность миграций в начале мая зависит от синоптических процессов».

Характерно, что в специальных работах, как правило, авторы оперируют понятиями глобальных синоптических процессов (по-прежнему рассматривая их действие лишь в точке наблюдения) и пренебрегают конкретными их проявлениями. На наш взгляд, такой подход не способствует пониманию изучаемого явления. При одних и тех же синоптических процессах метеоусловия могут быть различными. Птицам не важно, является ли, например, циклон Мургабским или Южно-Каспийским и находится ли центр антициклона в Монголии или другом географическом пункте. Напротив, дожди, вызванные прохождением фронта циклона и местными атмосферными явлениями, будут иметь одно и то же действие.

Известно, что корреляцию можно обнаружить между самыми различными явлениями (в нашем случае между погодой и интенсивностью пролета) и ее наличие еще не означает причинно-следственной связи. Необходимо объяснить причину корреляции. Во время написания работ Н. Н. Галаховым (1937) и Ю. А. Исаковым (1940) теория миграционного состояния не была достаточно разработана. Вероятно, поэтому названные исследователи причиной отлета птиц под действием неблагоприятной погоды считали ухудшение кормовых условий, что справедливо лишь отчасти для некоторых птиц (например, замерзание водоемов для водоплавающих) и никак не объясняет поведение особей тех видов, которые отлетают рано, при благоприятных условиях. А. М. Полуда (1978) корреляцию между интенсивностью пролета зябликов и атмосферным давлением объясняет стремлением птиц пролететь во время циклона и избежать следующего затем вторжения холодных масс воздуха. Подобное объяснение вызывает большие сомнения по нескольким причинам. Прежде всего, длина миграционного броска и скорость полета тех же зябликов не настолько велика, чтобы избежать крупномасштабных атмосферных явлений, поскольку массы воздуха могут двигаться также с боковых и встречных направлений. В большинстве остальных работ, как правило, корреляция не объясняется.

Знакомство с литературой, посвященной влиянию метеофакторов и синоптических процессов в точке наблюдения на интенсивность пролета, позволяет сделать лишь два определенных вывода: пролета может не быть абсолютно при любой погоде; волна пролета так же может быть при любой погоде, за исключением той, когда миграционный полет вообще затруднителен или невозможен. Таким образом, причина (метеоусловия), вызывающая миграционный бросок, остается не выявленной.

Мнение о том, что волна пролета может быть вызвана прохождением определенной популяции, половой или возрастной группы, (Гаврилов, 1979) мало вероятно. Во-первых, волна проходит за небольшим промежутком времени (обычно 1—2 сут). Трудно предположить, что вся популяция или демографическая группа начинает миграцию одновременно, перемещается на большие расстояния, не рассеиваясь, и пролетает за такой сжатый срок мимо наблюдателя. Во-вторых, волнообразный характер миграции присущ и тем видам птиц, которые распространены недискретно и не имеют различий в сроках пролета половых и возрастных групп. В-третьих, волну пролета нередко образуют многие виды, например околородные (Исаков, 1940), хищные, аисты (рис. 1). Подобная синхронизация пролета самых различных птиц с точки зрения указанной гипотезы совершенно невероятна. По нашему мнению, географическое распространение, различие в миграции половозрастных групп может оказать влияние на общие сроки пролета, состав и численность особей в волну. Однако сама волна образуется не за счет относительно равномерно движущихся, дискретных на протяжении трассы пролета групп птиц, а за счет синхронизации миграционных бросков сразу большого числа особей. Такого же мнения придерживается В. Р. Дольник (1975), но его гипотеза механизма образования волны пролета основывается на синхронизации внутренних ритмов, энергетическом состоянии и явлении увлечения немигрирующих особей пролетающими над ними стаями. Каким образом происходит эта синхронизация, по-прежнему остается неясным. Данная гипотеза, разработанная в основном на выюрковых, неприменима для птиц, мигрирующих в одиночку, на больших высотах, а также неперекликающихся ночных мигрантов.

Наблюдения за пролетом хищных птиц проводились осенью 1983 и 1984 гг. на перевале Чокпак (между хребтами Таласский Алатау и Боролдай). Динамика миграций сопоставлялась с метеоданными как в точке наблюдения, так и в районах, пролетаемых птицами до их появления на перевале. Учет проводился в 1984 г. с одного наблюдательного пункта, с 10 до 12 ч ежедневно в период с 21/VIII по 3/IX и с 19/IX по 31/X, в 1983 г. — менее регулярно. Птиц учитывали в пределах видимости. Для анализа метеофакторов использовались кольцевые карты погоды¹.

Для каждого мигрирующего вида, очевидно, существует определенный календарный срок, когда в результате действия первичных и вторичных факторов среды (Михеев, 1971; Дольник, 1975) птица приходит в миграционное состояние. Это состояние при воздействии дополнительного пускового стимула вызывает стремление мигрировать, реализующееся посредством миграционного полета. Во время полета расходуются запасы жира и миграционное стремление удовлетворяется. Затем птицы отдыхают, жируют, миграционное состояние увеличивается и под очередным действием стимула миграционный бросок возобновляется. Пусковой стимул, по-видимому, неспецифичный, аналогичен известному обнимательному рефлексу лягушки, который в брачный период можно вызвать самыми разнообразными раздражителями. У птиц стремление к миграции, вероятно, также могут вызвать многие сильные раздражители, например пролетающий низко самолет и т. д. И чем более интенсивно миграционное состояние, чем соответственно ниже порог чувствительности, тем более незначительным мо-

¹ Автор выражает благодарность А. И. Левиной, А. М. Семе, Э. И. Гаврилову за помощь в работе.

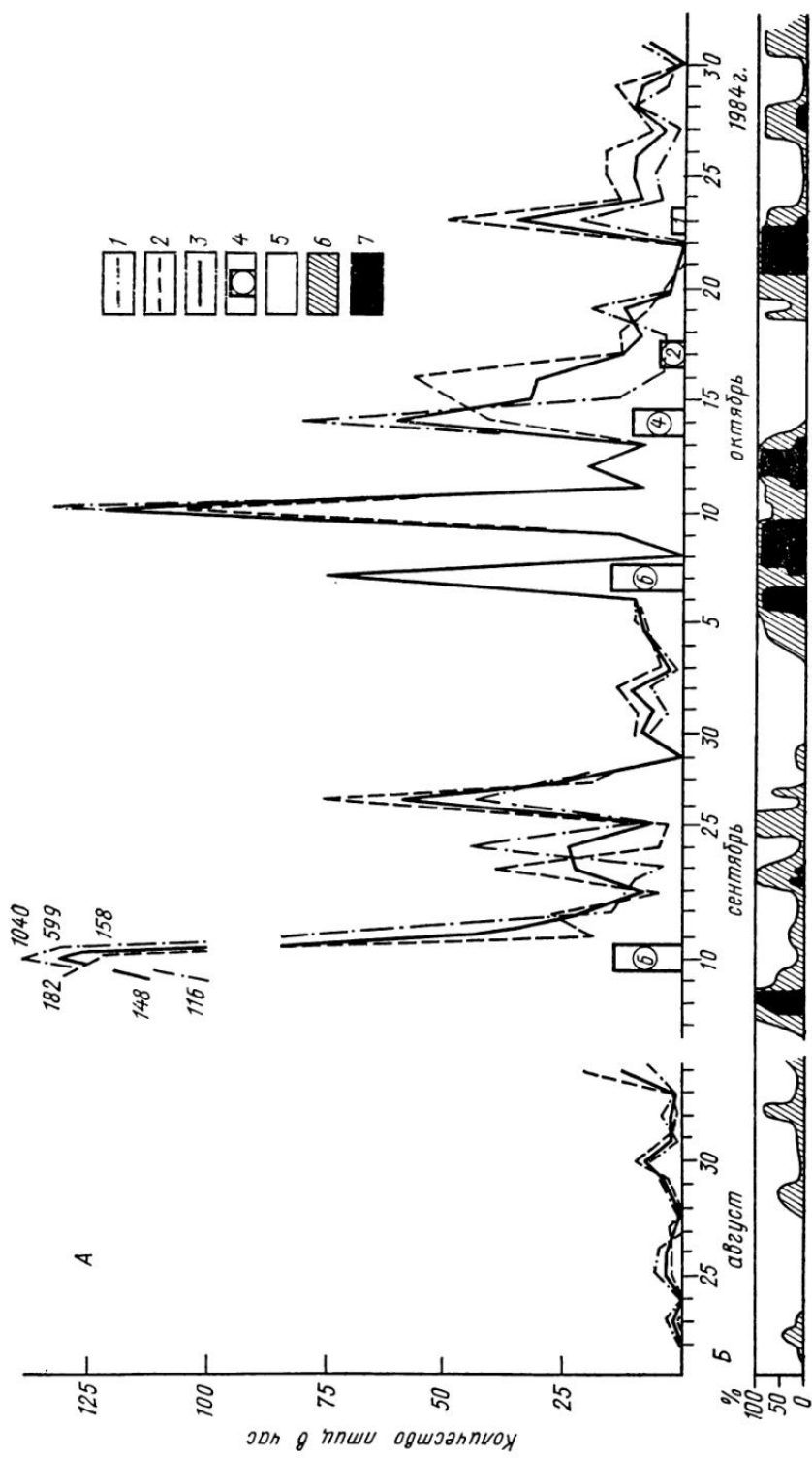


Рис. 1. Динамика интенсивности осеннего пролета хищных птиц и черных аистов в 1984 г. на Чоклакском перевале (А) в зависимости от погоды в зоне волны (Б): 1 — за первый час учета, 2 — за второй час учета, 3 — в среднем за учет, 4 — количество черных аистов, 5 — ясно, 6 — облачно, 7 — осадки

жет быть раздражитель. Однако большинство таких стимулов носит случайный, локальный характер, и вызванный ими пролет отдельных особей не может быть причиной волны. Лишь погодные условия и другие крупномасштабные факторы, действующие на обширных площадях на большое количество птиц, могут заставить их одновременно подняться в воздух и, пролетев над наблюдателем, создать у него впечатление массового пролета. Подтверждением этого служат случаи отлета птиц под действием массовой ружейной охоты (Згерская, 1978; Яновский, Блинов, 1978).

По действию, оказываемому на интенсивность осеннего пролета, метеофакторы можно классифицировать следующим образом: 1) стимулирующие, вызывающие стремление к миграционному полету — ухудшение погоды (увеличение облачности, осадки); 2) негативные, действующие на уже летящих птиц во время миграционного броска (осадки, туман и сильные встречные ветры), 3) индифферентные (температура воздуха и др.). Таким образом, мы приходим к выводу, что действие погоды на интенсивность пролета двоякое, нередко противоположное по значению (осадки вызывают стремление к миграции, но затрудняют сам пролет) и разорванное во времени и пространстве. Раз начавшись под действием стимулирующей погоды, миграционный бросок в дальнейшем будет определяться пригодностью метеофакторов для полета. И в этом случае, уже при наличии стремления к миграции, погода будет оказывать положительное или отрицательное действие так же, как, скажем, рельеф местности и другие физические свойства среды. Теперь становится понятным отсутствие четкой зависимости интенсивности пролета от метеофакторов в точке наблюдения, так как в этом случае исследователи смешивали оба противоположных действия погоды, а поскольку они разорваны во времени и пространстве, то к моменту прохождения волны над наблюдателем погода может быть самой различной.

Рассмотрим на конкретном примере влияние погоды на интенсивность пролета. Прежде всего определим район, из которого стартуют птицы, образующие волну на нашем стационаре. Для этого необходимо знать направление, с которого летят мигранты, скорость их полета и продолжительность волны. Анализ возвратов колец от хищников и других птиц, отловленных на Чокпакском перевале, позволил определить этот сектор, крайними направлениями которого являются почти строго северное и восточное (рис. 2).

Мы определили скорость полета 14 видов хищных птиц, измеряя время, за которое они пролетали 1 км. Все хищные птицы (а крупные большекрылые особенно) стараются использовать восходящие потоки воздуха для пассивного набора высоты и последующего планирования. При этом многие из них могут лететь в сторону или назад, даже тертя при этом высоту, чтобы оказаться в восходящем «столбе». В ветреную погоду они используют наветренную сторону холмов, где струи воздуха текут вверх по склону, для набора высоты и планирования к следующему холму. В штиль и при слабом ветре в ясную погоду, когда много восходящих токов воздуха от нагретой земли, все хищные птицы охотно их используют и в этом случае скорости их полета примерно одинаковы. В сильный встречный ветер восходящие токи воздуха имеются лишь на наветренных сторонах холмов, но и они при определенной силе ветра уже не могут обеспечить планирования до следующего холма. Виды, способные к быстрому, активному полету, перестают планировать и летят относительно быстрее. Примечательно, что при этом скорость у них может быть выше, чем в штиль, хотя

затрачивается, несомненно, гораздо больше усилий. Наиболее пассивные летуны вообще не способны к продвижению вперед. Они часами парят с наветренной стороны холмов, набирая максимально возможную высоту, пытаются планировать против ветра, но быстро снижаются и вынуждены вновь возвращаться к холму. Иногда они (например, орлы) тяжело летят машущим полетом над самой землей, присаживаясь для отдыха в среднем каждые 100 м.

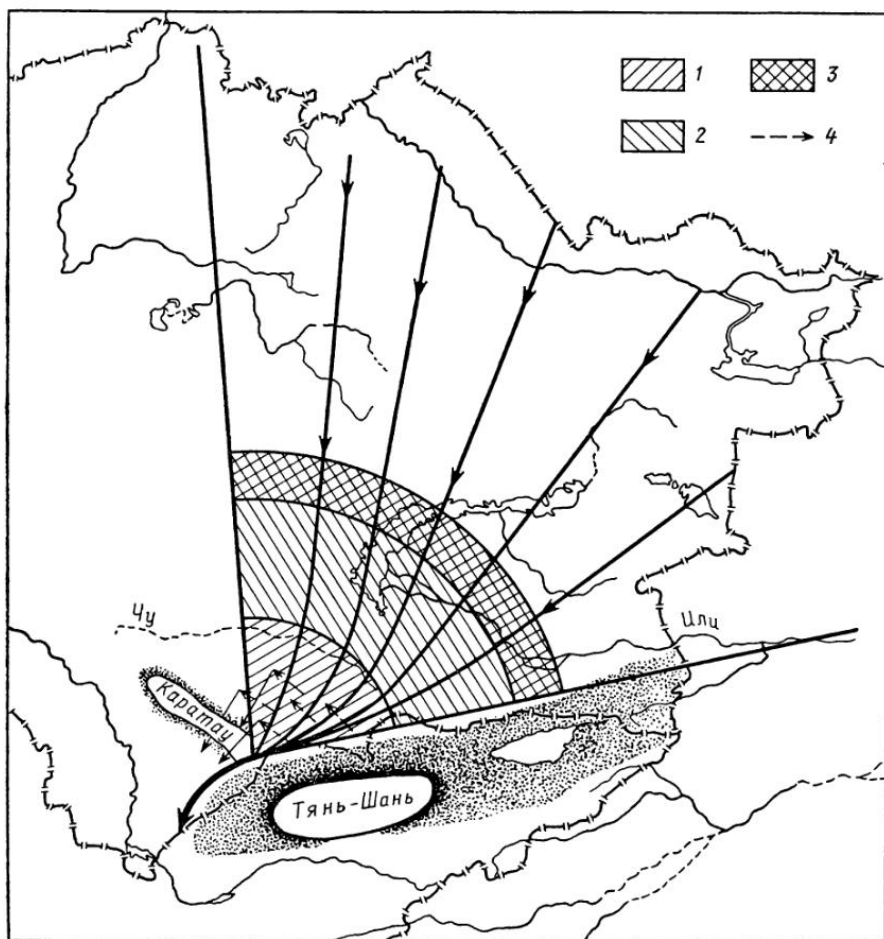


Рис. 2. Картограмма осеннего пролета хищных птиц через перевал Чокпак. Птицы, находившиеся в заштрихованном секторе (зоне волны), пролетают стационар в первый (1), второй (2) и третий (3) дни волны; 4 — предположительное рассредоточение перенаселенного потока мигрантов по окончании миграционного броска

В целом по способности преодолевать сопротивление ветра, скорости и частоте использования активного полета хищных птиц можно расположить примерно в следующей последовательности (по убывающей): соколы, ястребы, луны, канюки, осоеды, коршуны, орлы. Учитывая вышесказанное и несмотря на сравнительно большое количество измерений (175), мы получили довольно пеструю картину скорости (рис. 3). Но принимая во внимание, что обычно волна пролета про-

ходит при слабых, чаще попутных ветрах, для большинства ястребиных можно считать среднюю скорость около 20 км/ч. А так как на перевале птицы еще вынуждены набирать высоту, то эта скорость на протяжении трассы пролета должна быть несколько больше. Таким образом, за световой день преодолевается около 250 км, 250-километровая зона в северо-восточном секторе означает примерный район, из которого хищные птицы будут лететь в первый день волны. Эта зона ограничена с северо-востока р. Чу. Птицы, находившиеся за р. Чу

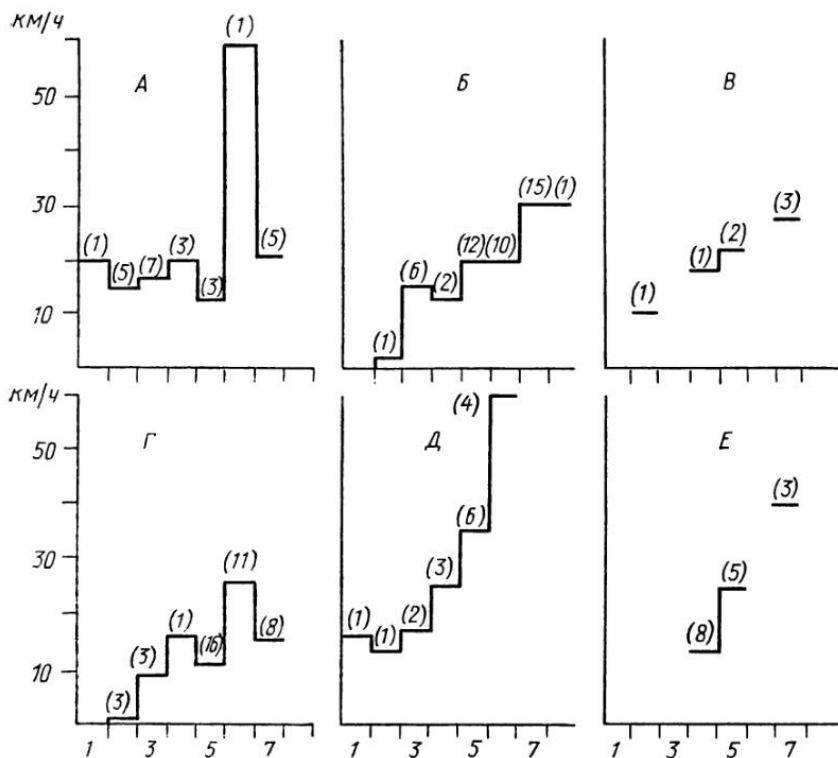


Рис. 3. Средняя скорость полета некоторых хищных птиц на осеннем пролете в зависимости от силы и направления ветра (от сильного встречного — 1 до сильного попутного — 8):

А — обыкновенный канюк, Б — курганник, В — змеяяд, Г — степной орел, Д — луны, Е — перепелятник

(на расстоянии от 250 до 500 км), будут пролетать на второй день волны и т. д. Наиболее выраженные волны у хищных птиц могут длиться до 2,5—3 световых дней (Бутьев и др., 1983; наши данные), поэтому зоной волны можно считать 600—650-километровый сектор (рис. 2). Птицы же, стартовавшие, например, с берегов оз. Алаколь (около 900 км от стационара), после завершения броска осядут в Чу-Илийском междуречье и пролетят над Чокпацким перевалом на второй день следующего своего броска.

Поскольку большинство хищных птиц (по крайней мере ястребиные) мигрируют днем, а действие погоды, стимулирующее бросок, может произойти в любое время суток, то и волна может как начаться,

так и кончиться в любое время дня. Если плохой погодой была охвачена лишь 250—600-километровая зона, то волна будет наблюдаться спустя сутки и длиться 1—1,5 дня. Наоборот, птицы, подвергшиеся непогоде только в 250-километровой зоне, пролетят в первый же день и на этом пролет временно прекратится. Сказанное относится к пролету ястребиных при сравнительно благоприятных метеоусловиях на миграционной трассе.

Единичные измерения скорости полета пустельг и наблюдения за мигрирующими чеглоками и дербниками позволяют считать быстроту их полета в 2—3 раза выше таковой других хищных птиц. Что соответственно во столько же раз должно увеличить зону, пролетаемую за день. Поэтому пики полета мелких соколов должны несколько опережать волны других хищников, что мы и видим в действительности (рис. 4). Однако продолжительность волны у соколов меньше и составляет около 1 сут, тем более что для них не исключена ночная миграция.

Для понимания причин изменения интенсивности полета необходимо иметь в виду еще один момент. Чем дольше на участке миграционной трассы стояла хорошая погода, тем большее количество птиц с высокой степенью миграционного состояния скопилось на ней как за счет пришедших за это время в миграционное состояние местных птиц, так и за счет мигрантов, прибывающих с северо-востока, где за этот период могли идти дожди и другая непогода. Наоборот, ненастье, наступившее вскоре повторно на той же территории, может вызвать незначительную волну, в этом месте осталось мало птиц, находящихся в миграционном состоянии, а мигрирующие в слабом миграционном состоянии особи завершат бросок спустя не 2,5 дня, а раньше, не долетев до наблюдательного пункта. Такая волна будет и короче. Вообще продолжительность броска у хищных птиц максимум 2—3 дня, выявленная наблюдениями за пролетом, вряд ли определяется истощением жировых запасов, как это имеет место у мелких воробьиных птиц (Дольник, 1975). Крупные ястребиные на пролете пользуются преимущественно неэнергоемким пассивным полетом, а опыт их содержания в неволе показывает, что эти хищники способны длительно голодать, заметно не худея. По-видимому, удовлетворение миграционного стремления у них наступает по другим причинам, возможно спустя определенное время или расстояние после начала броска.

Следуя широким фронтом с северо-восточных направлений, птицы из-за естественной преграды, которой является Тянь-Шань, двигаются вдоль его северных подножий, все более сужая фронт полета. В перерывах между волнами и уже в конце миграционного броска, выбирая место для остановки, мигранты должны расселиться более широко, чтобы избежать конкуренции и пополнить свои жировые резервы. Для этого они, по-видимому, разлетаются в северных и других направлениях. В следующий миграционный бросок ближайшие особи, вероятно, пересекают невысокий хребет Каратау, минуя перевал Чокпак, и вылетают на основную трассу полета западнее стационара (см. рис. 2). Этим можно объяснить отсутствие больших скоплений птиц в промежутках между волнами, которые были бы неизбежны в случае, если бы птицы останавливались там, где заканчивается миграционный бросок. По этой же причине интенсивность полета во время волны нарастает постепенно. Возможно некоторые птицы не прекращают полет до тех пор, пока не минуют узкий и, следовательно, перенаселенный участок трассы, каким в наших условиях являются предгорья Западного Тянь-Шаня. В этом случае протяженность миграционного брос-

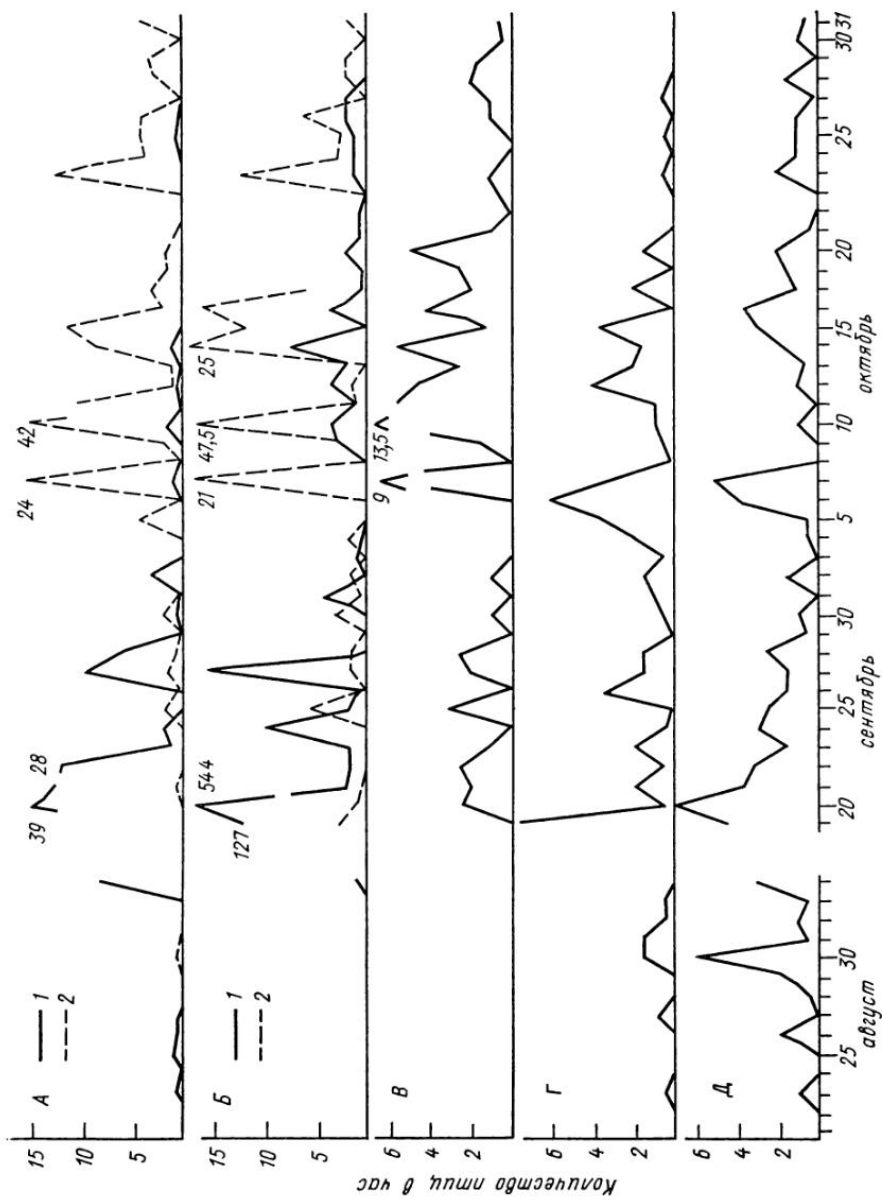


Рис. 4. Динамика интенсивности осеннего пролета наиболее массовых видов хищных птиц: А — черный коршун (1) и степной орел (2); Б — обыкновенный кашок (1) и курганник (2); В — перепелятник; Г — мелкие соколы; Д — луни

ка должна быть большей, а наблюдатель, находящийся дальше к западу, будет регистрировать более продолжительные волны.

Рассмотрим теперь в свете изложенной гипотезы ход пролета хищных птиц осенью 1984 г. (см. рис. 1). В III декаде августа и начале сентября только начинается миграция хищников, а погода в зоне волны стояла преимущественно хорошая, поэтому интенсивность пролета была низкой. За этот период отмечены 3 слабые волны: 25—26/VIII, 30/VIII и 3/IX. Первая из них была вызвана прохождением 23/VIII неглубокого циклона по северному Прибалхашью. Связанные с ним фронты воздушных масс прошли над Чу-Илийским междуречьем. При этом произошло увеличение облачности, выпадения осадков не наблюдалось. Такое слабое ухудшение погоды тем не менее вызвало незначительную миграцию хищных птиц. Во время этой волны 24—26 и до 28/VIII на трассе пролета стояла благоприятная антициклонная погода (ясно, слабые попутные ветры) и птицы пролетали над стационаром 25 и 26/VIII. С 28 по 30/VIII картина погодных условий и пролета была сходной с предыдущей волной. Более выраженная волна пролета 3/IX была обусловлена ухудшением погоды в Чу-Илийском междуречье и во всем Семиречье, наступившим 1/IX и приведшим в ночь с 1 на 2/IX к ливневым дождям в районе Алма-Аты и по долине Или. Стартовавшие отсюда птицы летели 2 и 3/IX при благоприятной антициклональной погоде и достигли стационара 3/IX. Примечательно, что все это время в районе самого стационара стояла хорошая погода.

С 4 по 18/IX специальные учеты хищных птиц не проводились. С 12 по 17/IX в зоне волны стояла хорошая, устойчивая погода. В то же время на обширной территории в Центральном и Северном Казахстане и на юге Западной Сибири многократно проходили дожди, что способствовало отлету хищников из этих мест и накоплению их в зоне волны. Резкое ухудшение погоды с дождями по всей восточной половине Казахстана, включая зону волны, наступившее 18/IX, вызвало отлет хищных птиц с этих территорий, что и было причиной мощнейшей волны на Чокпакском стационаре 19 и 20/IX. Волна началась уже с раннего утра 19/IX, хотя было еще облачно и встречно-боковой (северо-западный) умеренный ветер затруднял полет. На второй день волна проходила при исключительно благоприятной погоде (попутно-боковым слабым ветре и ясном небе) и достигла своего максимума. 21/IX к началу учета (11 ч) волна уже заканчивалась. С 20 по 23/IX в зоне волны стояла хорошая погода. В ночь с 23 на 24/IX в связи с прохождением циклона над Центральным Казахстаном погода резко ухудшилась и в зоне волны. Задули умеренные северо-западные ветры, появилась сплошная облачность, местами прошли дожди. Это вызвало очередную волну, которая началась в 12 ч 24/IX при переменной облачности и умеренном встречно-боковом ветре и закончилась 25/IX около 11—12 ч в ясную погоду при умеренном попутно-боковом ветре. В ночь на 26/IX погода вновь резко ухудшилась, однако усиление облачности не сопровождалось осадками. Результатом этого ухудшения погоды была волна 27/IX, проходившая при благоприятной погоде в первую половину дня и при увеличении облачности к вечеру, что способствовало сохранению сравнительно высокой интенсивности пролета на следующий день. Волны 24, 25 и 27/IX характеризовались сравнительно невысокой напряженностью пролета, во-первых, из-за слабого воздействия погоды (преимущественно без осадков), а во-вторых, из-за того, что они следовали сразу за волной 19—20/IX, когда основная часть птиц из этого района уже отлетела.

Период с 28/IX по 5/X характеризовался в основном антициклональной погодой. Некоторое увеличение облачности над ограниченными районами определило в этот период соответственно слабые увеличения численности мигрантов 30/IX, 2 и 5/X. По всему сектору волны 6/X прошли дожди, в результате 7/X наблюдался интенсивный пролет при облачной погоде без осадков. Обложные и ливневые дожди 8 и 9/X, сопровождавшиеся сильными ветрами, сделали пролет хищных

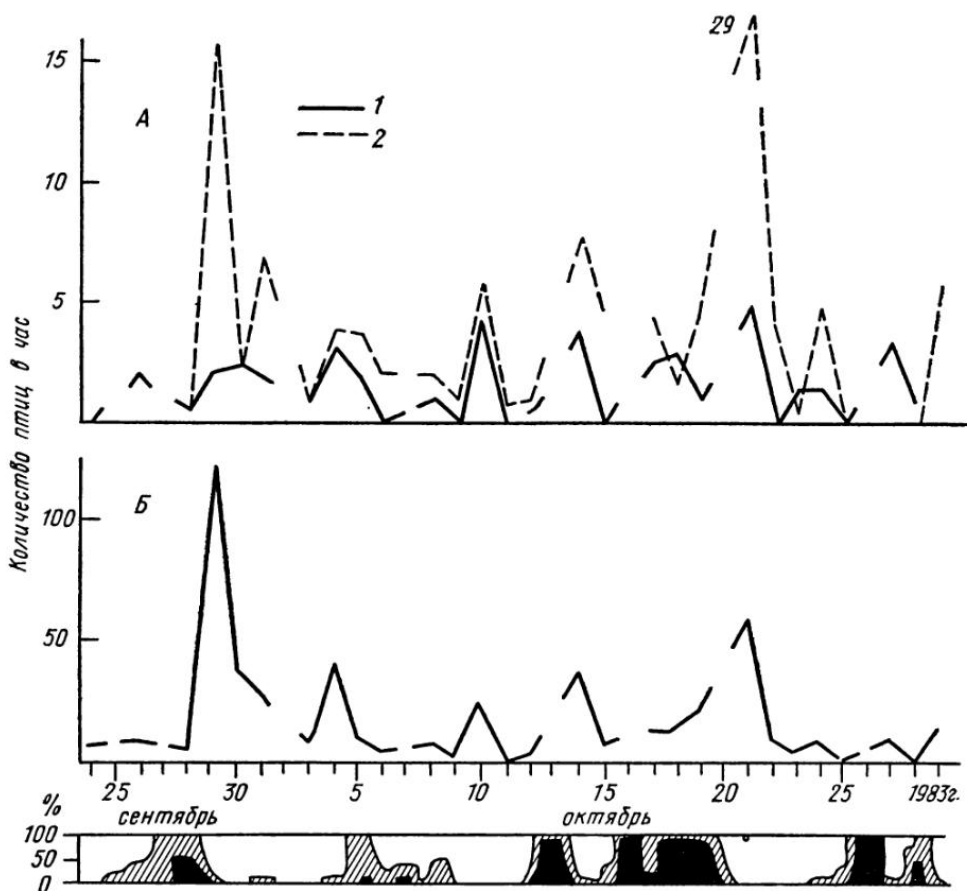


Рис. 5. Динамика интенсивности осеннего пролета хищных птиц на Чокпакском перевале в 1983 г. в зависимости от погоды в зоне волны: А — перепелятник (1) и степной орел (2); Б — все хищники. Остальные обозначения, как на рис. 1

птиц почти невозможным. Интенсивная миграция восстановилась лишь 10/X при очень благоприятных метеоусловиях (ясно, слабый попутный ветер). Период 6—10/X является наглядным примером взаимодействия стимулирующего и препятствующего действия погоды. Пики пролета 7 и 10/X являются, по существу, одной волной, разорванной на две части из-за нелетной погоды 8—9/X. Будь 8/X погода летной, мы бы имели одну—двухдневную волну. Приведенные схемы изменения погоды в секторе волны наглядно показывают запаздывание волн пролета после наступления непогоды (рис. 1, 5). Только одна волна 4/X 1983 г. была вызвана непогодными условиями.

Ход интенсивности пролета хищных птиц осенью 1983 и 1984 гг. был различным (рис. 1, 5). Особенно отличался пролет степных орлов (рис. 4 и 5). В 1983 г. значительная волна этих хищников наблюдалась уже 29/IX, и в дальнейшем численность этого вида сохранялась довольно высокой, изменяясь синхронно с другими видами. В 1984 г. в последнюю сентябрьскую волну (27/IX), когда летели другие виды, степных орлов не было. Они появились сразу в большом числе в следующую волну (7/X). Для объяснения этого необходимо знать метеосостояние на протяжении всей трассы пролета вида от мест гнездования до стационара в миграционный период. Несомненно лишь то, что до 26/IX 1984 г. степные орлы еще не достигли 600-километровой зоны к северо-востоку от стационара. А затем до 6/X пролета не было из-за отсутствия в этой зоне плохой погоды. Это подтверждает неприуроченность волн к определенным календарным срокам и несостоятельность выделения периодов прохождения волн (Джурабаева и др., 1984; Сема и др., 1984).

Анализ интенсивности пролета до сих пор мы проводили на основе рис. 1, где суммированы все виды хищных птиц. Поскольку наиболее массовыми из них являются канюки (обыкновенный и курганник), степной орел и коршун, то этот рисунок отражает динамику численности на пролете именно этих хищников. Малочисленные виды поглощены и не могут выделиться даже если бы имели совершенно иную динамику пролета. Каждый вид хищных птиц имеет свои сроки пролета, численность и особенности реакции на те или иные метеофакторы. В целом динамика пролета ястребиных синхронна (рис. 4, 5). Лишь при сильных встречных ветрах ястребы могут лететь в большом числе, в то время как большескрылые парители вынуждены ждать более благоприятной погоды (например, 11/X 1984 г. и 18/X 1983 г.). Как уже говорилось, соколы летят быстрее, и поэтому пики их пролета обычно опережают таковые других хищных птиц примерно на 1 сут (рис. 4).

Хотя все хищники увеличивают интенсивность пролета после воздействия плохой погоды, степень этой реакции у них неодинакова. Численность канюков, осоедов, орлов, коршунов, змеяеядов может возрастать в сотни и даже тысячи раз и падать до нуля. У луней, соколов и ястребов интенсивность пролета изменяется незначительно, так что в промежутках между волнами эти немногочисленные в общем виды нередко составляют большинство мигрантов.

Суточная активность хищных птиц на пролете нами специально не изучалась. В отличие от большинства других птиц, прежде всего мелких воробьиных, имеющих утренний и иногда вечерний пики активности, у хищников, в особенности крупных, дневная активность начинается позже и не имеет выраженных пиков (Бутьев и др., 1983; Чернышов и др., 1983; наши данные). Выбранное нами время проведения учетов (с 10 до 12 ч) примерно приходится на максимальную активность хищных птиц. Если бы в этот период происходили увеличение или спад активности, то интенсивность пролета в первый час учета была бы устойчиво меньше или больше, чем во второй, но этого не наблюдается (см. рис. 1). Так как волна пролета может начаться в любое время дня, то это и определяет прежде всего дневную динамику численности мигрантов. Если учет проводился в день нарастания волны, то во второй час учитывалось большее количество птиц (19, 24, 27/IX) и наоборот (20, 29/IX, 13/X). Рисунок 1 отражает суммарные данные учета, и поэтому на нем не видно времени начала и окончания волны. Например, волна 24—25/IX началась после первого часа

учета 24 и заканчивалась ко второму часу 25/IX. Учет 13/X показал отсутствие пролета, но вскоре после его окончания началась волна, которая продолжалась и 14/X, но уже начала ослабевать. На рисунке же волна отмечена лишь 14/X. Таким образом, собственно суточную динамику интенсивности пролета хищных птиц трудно определить даже при проведении полных дневных учетов, так как на нее накладывается волновой характер сезонной динамики.

Описанный нами механизм образования и прохождения волн пролета разработан для одной группы птиц, на одном стационаре и только в осенний миграционный период. Несомненно, что для многих других птиц связь метеоусловий с интенсивностью пролета должна быть другой: может изменяться длина броска, продолжительность волны, протяженность зоны волны. Метеофакторы, блокирующие пролет одних видов, могут быть вполне летными для других. Эти различия должны быть обусловлены в основном неодинаковыми летными качествами видов: скоростью полета и способностью преодолевать неблагоприятное действие метеофакторов. Принцип же влияния погоды на интенсивность пролета может быть тот же. Птицы-парители, сходные по летным качествам с крупными хищниками, должны таким же образом реагировать на метеоусловия. Например, одновременный учет черных аистов в 1984 г. показал, что пики их пролета полностью совпадают с таковыми хищников (см. рис. 1).

Наши наблюдения проведены на суше с относительно благоприятными экологическими условиями. Совершенно очевидно, что для видов, имеющих сильно разрозненные, локальные участки с пригодными для существования условиями, длина миграционного броска не может быть относительно постоянной, как это мы видели у хищных птиц. Например, у водоплавающих, мигрирующих над сушей, протяженность броска будет зависеть от расстояний между водоемами. Принципиально действие погоды может отличаться при миграции через экологические барьеры. Так, у Фальстербо (Швеция) при циклонах скапливается большое количество сарычей, которые всегда ждут хорошей погоды, чтобы перелететь через море (Кай Карри-Линдал, 1984). Вероятны отличия и от весеннего пролета.

В заключение попытаемся объяснить возникновение рассмотренного выше механизма, вызывающего миграционное стремление. На самом деле вполне естественно возникает вопрос, почему именно ухудшение погоды, а не ее улучшение или какие-нибудь другие метеофакторы побуждают птиц к очередному миграционному броску. Ведь многие рано отлетающие виды покидают места гнездования и мигрируют при благоприятных экологических условиях, при которых временное ухудшение погоды не только не губительно, но аналогично многим подобным же метеоусловиям в период гнездования, когда птицы не только выживали, но и успешно размножались. На наш взгляд, становление механизма осеннего пролета по типу «бегства от плохой погоды» могло быть следующим. Оседлый вид, совершающий лишь небольшие сезонные перемещения в пределах своего ареала, населяет область, к северу от которой он не может ни гнездиться, ни зимовать, а к югу находятся места, где размножение невозможно, но зимовать условия позволяют. Если расстояние до этих мест невелико (скажем, не превышает несколько сот километров), то в случае наступления особо не-

благоприятных условий, в том числе и погодных, в районе обычных зимовок оставшиеся особи обречены на гибель, а отлетевшим в южные районы обеспечено выживание. Такое поведение, имеющее, несомненно, адаптивное значение, легко могло закрепиться естественным отбором.

По мере удаления мест гнездования от зимовок (например, при осенней более северных областей у наших палеарктических птиц) осенний отлет мог совершаться не одним, а несколькими миграционными бросками, когда ухудшение погоды в буквальном смысле отгоняло птиц на то или иное расстояние. Подобную картину мы можем сейчас наблюдать у многих зимующих в средних широтах птиц, границы зимовок которых существенно меняются по годам в зависимости от суровости зимы. И наконец, у дальних мигрантов, область зимовок которых постоянна, миграционное состояние наступает прежде, чем экологические условия заметно ухудшатся. Но отлет по типу «бегства от плохой погоды» сохраняется, выполняя уже функции регуляции чередования миграционных бросков и отдыха. При этом действие ухудшения погоды нужно считать первичным, а влияние других неспецифичных стимулов (ружейная охота и т. д.) — как наслоение на уже имеющуюся систему возникновения и регуляции миграционного стремления.

Описанный механизм возникновения волн осеннего пролета позволяет с большей точностью предсказывать интенсивность миграции. Использование для этого сведений об уже прошедшей погоде, а не ее прогноза уменьшает возможные ошибки. Разработанный подход к проблеме волнового характера пролета может быть полезным для выяснения других аспектов миграции. Например, зная точно сроки и место наступления непогоды, можно по времени прохождения волны через наблюдателя определить скорость миграционного полета птиц. В случае, если непогодой была охвачена лишь часть зоны волны, по составу мигрантов можно установить, какие именно и сколько птиц находилось в этих районах. Влияние погоды на осенний пролет, по крайней мере хищных птиц, настолько четкое, что от наличия той или иной погоды могут меняться общие сроки пролета.

ЛИТЕРАТУРА

- Бутьев В. Т., Михеев А. В., Шубин А. О. Сезонный пролет хищных птиц по западному побережью Каспийского моря//Экология хищных птиц. — М., 1983.
- Гаврилов Э. И. Сезонные миграции птиц на территории Казахстана. — Алма-Ата, 1979.
- Гаврилов Э. И., Хроков В. В. Весенний пролет птиц в Джунгарских воротах//Миграции птиц в Азии. — Алма-Ата, 1976.
- Галахов Н. Н. Осенний пролет журавлей и гусей как индикатор волн холода//Природа. — 1937. — № 12.
- Гисцов А. П. Миграции птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня в 1973 г.//Миграции птиц в Азии. — Алма-Ата, 1976.
- Губин Б. М. Пролет птиц в Таласском Алатау (Западный Тянь-Шань)//Миграции птиц в Азии. — Алма-Ата, 1976.
- Губин Б. М., Левин А. С. Сезонные миграции птиц в среднем течении Урала (Казахстан)//Миграции птиц в Азии. — Душанбе, 1980.
- Джуррабаева Е. Н., Умрихина Г. С., Осташенко А. Н. Зависимость весенней миграции некоторых видов птиц в Чуйской долине от синоптической обстановки//Миграции птиц в Азии. — Фрунзе, 1984.
- Джуррабаева Е. Н., Янушевич А. И. Ход миграций некоторых птиц и влияние метеофакторов (Киргизия)//Миграции птиц в Азии. — Душанбе, 1980.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. — М., 1975.
- Жалакявичюс М. М. Миграция птиц и температура воздуха//Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц. — Алма-Ата, 1978. — Ч. I.

Жалакявичюс М. М. Изучение сезонных миграций птиц в Литовской ССР с целью их краткосрочного прогнозирования. I. Зависимость интенсивности осенней миграции от погоды по данным радиолокационных исследований // *Авиационно-орнитологические исследования в Литве.* — Вильнюс, 1984.

Згерская Л. П. Влияние спортивной охоты на перемещения птиц // *Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц.* — Алма-Ата, 1978. — Ч. 1.

Исаков Ю. А. Экология зимовки водоплавающих птиц на Южном Каспии // *Тр. Всесоюз. орнитол. заповедника Гасан-Кули.* — М., 1940. — Вып. 1.

Кай Карри-Линдал. Птицы над сушей и морем. — М., 1984.

Кашкаров Д. Ю. Некоторые данные по экологии осеннего пролета пластинчатоклювых в среднем течении Сырдарьи // *Науч. тр. Ташкент. гос. ун-та. Биология.* — Ташкент, 1962.

Михеев А. В. Перелеты птиц. — М., 1971.

Назаренко Л. Ф. Прогнозирование миграций птиц с помощью синоптических методов // *Миграции и практическое значение птиц Молдавии.* — Кишинев, 1980.

Назаренко Л. Ф., Амонский Л. А. Синоптические процессы, влияющие на интенсивность миграций птиц // *Методы изучения миграций птиц.* — М., 1977.

Остапенко М. М., Шерназаров Э., Гончаров Г. Ф., Лановенко Е. Н. Весенняя миграция птиц на Айдарских разливах // *Миграции птиц в Азии.* — Фрунзе, 1984.

Полуда А. М. Влияние атмосферного давления на осенний пролет зяблика // *Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц.* — Алма-Ата, 1978. — Ч. 1.

Пузанов И. И., Назаренко Л. Ф. Применение данных синоптической метеорологии при изучении перелетов птиц // *Миграции птиц и млекопитающих.* — М., 1965.

Пузанов И. И., Назаренко Л. Ф., Якубовский М. И. О влиянии синоптических условий на пролет птиц в окрестностях Одессы // *Тр. проблем. и темат. совещ. АН СССР.* — 1960. — Вып. 9.

Сема А. М. Связь массовых миграций птиц в Западном Тянь-Шане с синоптическими условиями // *Животный мир Казахстана и проблемы его охраны.* — Алма-Ата, 1982.

Сема А. М., Гаврилов Э. И., Гисцов А. П. Зависимость весенней миграции птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня от синоптической обстановки // *Миграции птиц в Азии.* — Фрунзе, 1984.

Хроков В. В., Гаврилов Э. И. Пролет птиц в низовьях р. Урал // *Миграции птиц в Азии.* — Алма-Ата, 1976.

Черногаев Е. А. Влияние погоды на динамику весеннего пролета птиц в юго-восточной оконечности Нуратинского хребта (Узбекистан) // *Миграции птиц в Азии.* — Душанбе, 1980.

Чернышов В. М., Блинова Т. К., Блинов В. Н. Сравнительная характеристика сезонных миграций хищных птиц на юге Барабы и в Верхнем Приобье // *Экология хищных птиц.* — М., 1983.

Яновский А. П., Блинов В. Н. Ружейная охота как фактор, вызывающий массовый отлет водоплавающих птиц // *Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц.* — Алма-Ата, 1978. — Ч. 1.

P. V. Pfinder

MECHANISM OF THE FORMATION OF RAPTORS AUTUMN MIGRATION WAVES IN RELATION TO THE WEATHER

Summary

The models of meteocondition influences on raptors migration in Kazakhstan are described. The intensity of migration is shown to increase after the bad weather. The level of such reaction is various in different species of raptors. On the basis of data obtained it is possible to predict the change of the raptors migration intensity.

ЗИМОВКИ

С. В. Тархов

ЗИМНЕЕ ПИТАНИЕ КАМЕННОГО ГЛУХАРЯ В СВЯЗИ С
ЭКОЛОГИЕЙ ЛИСТВЕННИЦЫ

Основным зимним кормом каменного глухаря *Tetrao urogalloides* как типичного представителя семейства Tetraonidae на большей части ареала является веточный корм — побеги лиственницы: ауксибласты (удлиненные побеги), брахибласты (укороченные побеги), а также побеги 2—3-летнего возраста (Потапов, 1974). Регулярные кормежки птиц на одних и тех же деревьях в определенных местах влияют на архитектуру лиственниц, придавая их вершинам специфичную форму подстриженных парковых деревьев (Меженный, 1957; Егоров и др., 1959; Андреев, 1979, 1980). Причины, определяющие привязанность глухарей к определенным «кормовым» деревьям, специфика роста и развития таких деревьев, как и вообще вопросы взаимосвязи каменного глухаря и лиственницы — основного поставщика его зимнего корма, до сих пор остались не выясненными, что и явилось стимулом для настоящего исследования. В задачу данной работы входило: выявление мест зимней концентрации каменного глухаря, изучение реакции деревьев на ежегодное объедание кроны, выяснение причин многолетнего использования для питания одних и тех же деревьев.

Наблюдения проводили в зимний и ранневесенний периоды с апреля 1981 по январь 1985 г. Основной район наблюдения — Кава-Челомджинский участок заповедника «Магаданский», расположенный в 200 км западнее г. Магадана, а также в долине р. Омчак (окрестности г. Магадана). Описываемый район входит в состав округа редкостойной тайги возвышенностей побережья Охотского моря Восточно-Сибирской провинции северотаежной подзоны (Курнаев, 1973). Он характеризуется широким распространением редкостойных лиственничников. Различные их типы — сфагновые, бруснично-зеленомошные, багульниково-сфагновые и лишайниковые — являются обычной стацией обитания каменного глухаря, находящегося здесь в наиболее суровых условиях существования.

Участки для наблюдения определяли в зимний период в процессе рекогносцировочных маршрутов или на мотонартах. Из них визуальным или троплением определяли места кормления глухарей — «сады» (группа молодых деревьев с измененной глухарями кроной). В «садах» и на неповрежденных птицами участках закладывались экспериментальные площадки размером 10×10 м, где проводился сплошной пересчет древостоя с замером диаметров и высоты стволов, определением возраста. Параллельно велись наблюдения по зимней экологии питания глухаря: сроки, степень, характер объедания кормовых растений.

В весенне-летний период проводились исследования микрорельефа выделенных участков. В зависимости от качественного состояния деревьев и их приуроченности к определенным формам рельефа все деревья делились на три категории.

1. «Карлики» — деревья, долгое время подверженные объеданию глухарей и, как правило, растущие на кочках.

2. «Бывшие карлики» — деревья, быстро вышедшие из-под контроля глухарей и растущие в местах перехода кочкарной поверхности в ровные участки.

3. «Нормальные» — деревья, не объедаемые глухарями, растущие на участках с ровным рельефом и большой плотностью древостоя.

Для определения компенсаторной реакции кроны лиственницы на объедание каменным глухарем в августе определяли длину хвоинок у «карликов», объединенных в последнюю зиму; у «карликов», не объединенных в последнюю зиму; у «нормальных», не подверженных объеданию. Кроме этого у «карликов» изучали характер ветвления кроны. Изучали влияние объедания глухарями лиственниц на задержку верхинного прироста в зависимости от возраста эксплуатируемого дерева. Для этого выбирали деревья с хорошо сохранившимися следами глухариных скусов на центральном стволе. Каждый скус верхинного побега сопровождался сменой вершины и пенькообразным выступом на этом участке ствола. Дерево срезали и каждый участок с пеньком от скуса выпиливали, а по разнице годовых колец нижнего и верхнего спилов устанавливали задержку прироста дерева в годах.

Для определения степени густоты ауксибластов в кроне дерева в осенний период (на выделенных площадках после опадения хвои, но до начала эксплуатации их глухарями) для каждого дерева вычисляли объем кроны с учетом ее формы, а также определяли (путем срезания) количество и размеры (диаметр и длину) ауксибластов. Кроме этого проводили измерение ширины годовых колец древесины по спилам деревьев, сделанным на уровне шейки корня, с целью изучения влияния глухарей на прирост древесины. Измерения проводили с помощью штангенциркуля с точностью до 0,01 мм. Для этого на спиле визуальным путем определяли соответствующие зоны, затем каждую из них измеряли по диаметрально противоположным участкам и полученную среднюю величину делили на соответствующее количество колец каждой зоны.

На северо-востоке ареала каменные глухари в течение зимнего сезона питаются побегами молодого подростка лиственницы в редкостойных лиственничниках, по шлейфам гор и надпойменным террасам. По нашим наблюдениям, в этих биотопах птицы концентрируются на узких заболоченных участках с хорошим возобновлением лиственничного подростка, возникшего на местах лесных пожаров. Рядом с молодым лиственничником обычно растут уцелевшие после пожара спелые деревья. Схема такого участка представлена на рис. 1. На этом участке молодой подросток относится к одному классу возраста, но глухари эксплуатируют только определенную его часть. По степени использования этого подростка птицами мы условно разделили его на четыре категории (рис. 1): *A* — глухарями для питания не используется (эти деревья мы условно называем «нормальные»); *B* и *B* — используются глухарями — это «карлики», *C* — неповрежденные семенники.

В процессе развития древостоя часть «карликов» категории *B* выходит из-под влияния глухарей и в дальнейшем не используется ими для питания. Эту категорию мы назовем «бывшие карлики». Также из рис. 1 видно, что каждая категория расположена в определенной зоне

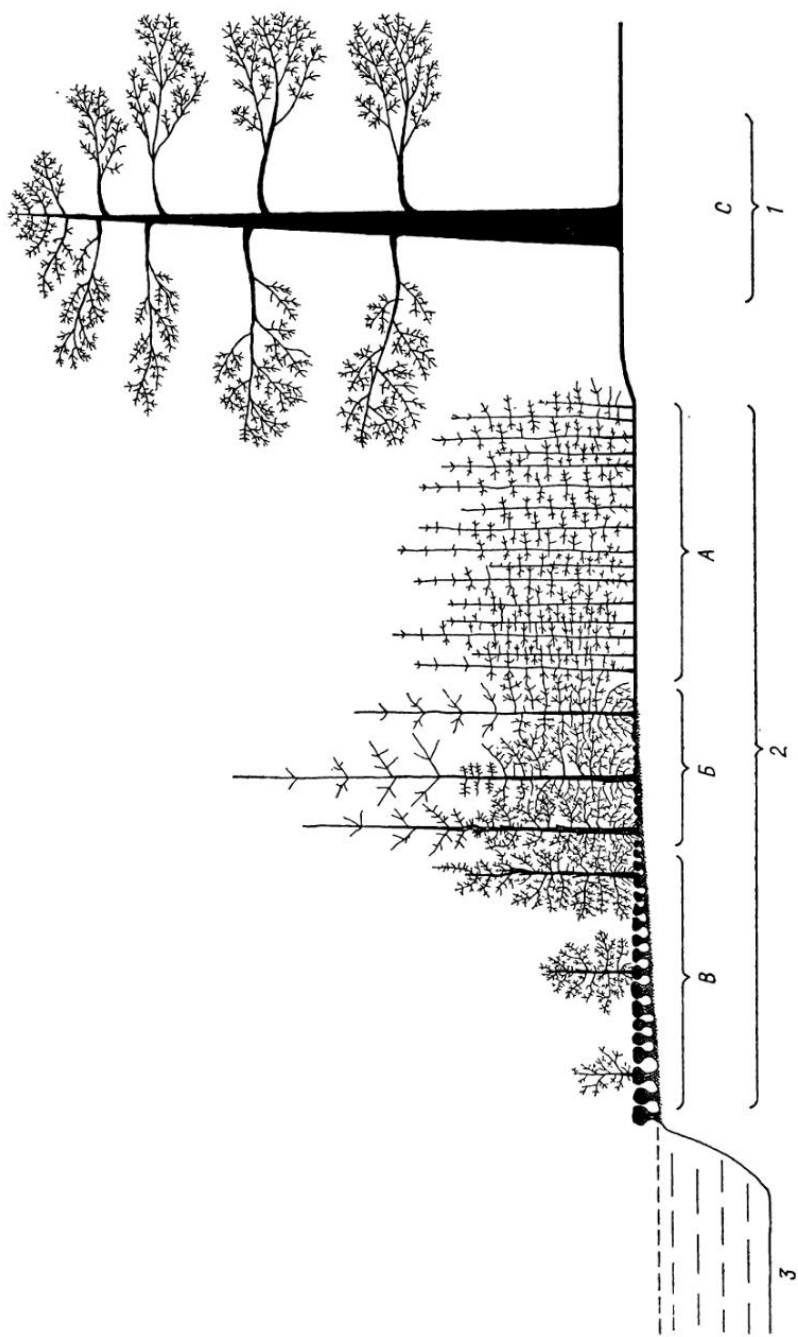


Рис. 1. Схема поперечного разреза заболоченного участка послепожарного подроста лиственных породы даурской, подвергнутой обезлесению каменным глухарем:

1 — материнские деревья — «семенники», 2 — подрост лиственных, 3 — озеро, болото

рассматриваемого участка и связана с определенной формой микро-рельефа. «Карлики» произрастают на кочках, «бывшие карлики» — на переходном участке, где ровная поверхность переходит в кочки, а «нормальные» — на ровном участке.

Все категории молодого подроста имеют различные характеристики древостоя, часть которых представлена в табл. 1. По данным этой таблицы видно, что плотность древостоя каждого из выделенных участков значительно различается. У «нормальной» части подроста плотность древостоя наибольшая — 35—70 тыс. шт./га. У категории древостоя «бывшие карлики» плотность снижается до 15—17 тыс. шт./га, а у «карликов» плотность еще ниже — 2,5—7,0 тыс. шт./га.

Теперь когда мы знакомы с характеристиками древостоя каждой категории подроста (табл. 1), попробуем проследить влияние глухарей на деревьях каждой из них с момента начала роста. После прохождения лесного пожара, а в Магаданской обл. они в основном низовые (Стариков, 1958), уцелевшие деревья начинают усиленно плодоносить (Поздняков, 1975, 1980; Плешанов, 1982). Через некоторое время появляются участки самосева лиственницы, которые вскоре начнут поедаться глухарями. Это влияет на развитие деревьев. Как известно, каменные глухари переходят на питание веточным кормом только в зимний период, а сроки перехода на этот корм зависят от ряда причин: урожая шиповника, срока выпадения и высоты первого снега, а также периодичности снегопадов.

На северо-востоке ареала основной осенний корм глухаря — ягоды шиповника, которые они добывают, переходя от куста к кусту (Андреев, 1980). Доступными для них являются те ягоды, до которых они способны дотянуться с земли. При длительном отсутствии снегопада птицы, использовав весь доступный запас ягод, вынуждены переходить на веточный корм. В случае частых снегопадов верхний предел доступности ягод повышается на высоту выпавшего снега. Поэтому при хорошем урожае шиповника и частых снегопадах птицы переходят на питание побегами лиственниц только в феврале—марте. К этому времени обычно успевает накопиться 40—50 см снега, который скрывает молодые лиственницы. Поэтому глухари могут объесть незначительную часть кроны наиболее высоких лиственниц. Это подтверждается нашими наблюдениями для заповедника (1983—1984 гг.) и данными А. В. Андреева (1980) для центральных районов области.

При низком урожае шиповника и малоснежной осени глухари начинают эксплуатировать молодой подрост лиственницы уже в ноябре. Так, по нашим наблюдениям, 25/XI 1984 г. самец каменного глухаря в утренние часы на берегу р. Кавы кормился подростом лиственницы высотой 30—40 см. Снега в этот период было очень мало, и большая часть кроны была открыта. Глухарь обошел в первой половине дня 53 лиственницы и объел с каждого дерева по 1—3 самых верхних ауксибластов. Как только глухари начинают объедать кроны молодых лиственниц, деревья начинают восстанавливать объединенную глухарями крону за счет отрастания дополнительных ауксибластов из брахибластов — крона начинает куститься. Кроме того, ауксибласты отрастают из спящих почек на стволе дерева, что увеличивает количество ветвей. Также увеличивается количество ауксибластов в нижней части кроны дерева. В некоторых случаях наблюдается ветвление верхушечных ауксибластов. В местах частого повреждения (на вершинах) значительно разрастаются в диаметре спящие почки, что позволяет дереву выпускать из них ауксибласты большего диаметра. Кроме этого происходит увеличение размеров хвои у деревьев, под-

Некоторые показатели различных категорий подроста

Категория деревьев	Возраст, лет	Густота, шт./га	Ствол дерева		Размеры ауксибластов по частям кроны, мм							
			высота, м	диаметр, мм	вершинная		центральная		нижняя			
					длина	диаметр	длина	диаметр	длина	диаметр		
Неповрежденные «се- менники»	150—200	8—110	8—14	120—280	—	—	—	—	—	—	—	—
Неповрежденные «нор- мальные»	25—35	35 000—70 000	1,0—6	13—56	15—95*	0,7—2,0	10—62**	0,6—1,2	31—38***	0,8—1,0		
Поврежденные «бывшие карлики»	25—35	15 000—17 000	3,5—8	65—130	91—710	2,5—10,5	71—110	1,1—2,8	38—60****	1—1,2		
Поврежденные «карли- ки»	25—35	2 500—7 000	0,5—2,5	17—60	71—245	1,5—4,5	16—132	0,8—2,0	20—80	0,8—1,7		

* У 7 из 20 деревьев верхушечный прирост отсутствует.

** У 1 из 20 деревьев прироста на средней части кроны нет.

*** У 12 из 20 деревьев прирост на нижней части кроны отсутствует.

**** У 2 из 20 деревьев прирост на ветках нижней части кроны отсутствует.

верженных частому объеданию. У «нормальных» деревьев средняя длина хвоинок 22,4, у «карликов» она увеличена до 36,96 мм.

Все изменения, происходящие в поврежденных деревьях и направленные на максимальное восстановление объединенной части кроны (фотосинтезирующего аппарата), связаны с большими затратами запасенных питательных веществ. Поэтому сильно поврежденные лиственницы резко сокращают прирост ствольной древесины, что отражается на ширине годового кольца. Аналогичным образом лиственницы реагируют и на дефолиацию насекомыми (Плешанов, 1982). В табл. 2

Таблица 2

Изменение ширины годовых колец лиственниц в зависимости от периода роста и эксплуатации глухарями

Категория деревьев	Начальный период роста	Ширина годового кольца, мм	Период интенсивной эксплуатации	Ширина годового кольца, мм	Дальнейший рост	Ширина годового кольца, мм
«Карлики»	до объедания, 6—9 лет	$0,55 \pm 0,15$	интенсивное объедание с 7 до 16 лет	$0,34 \pm 0,12$	дальнейшее объедание с 16 до 30 лет	$0,6 \pm 0,25$
«Бывшие карлики»	до объедания, 9—11 лет	$0,89 \pm 0,1$	интенсивное объедание с 10 до 17 лет	$0,60 \pm 0,18$	выход из-под контроля глухарей с 17 до 30 лет	$1,13 \pm 0,22$
«Нормальные»	1—10 лет	$0,75 \pm 0,1$	продолжение роста, 11—20 лет	$0,32 \pm 0,02$	рост с возрастанием конкуренции, 21—30 лет	$0,15 \pm 0,06$

представлены данные по ширине годовых колец молодых лиственниц трех категорий: «карликов», «бывших карликов», «нормальных». Для каждой категории подроста ширина годового слоя древесины изменяется, и связано это с внешними условиями роста.

В период интенсивного объедания дерева время возобновления вершинного побега у объединенной лиственницы зависит от ее возраста (рис. 2). При скусывании вершины дерева в возрасте 6—10 лет происходит задержка вершинного прироста на 8—5 лет. При скусывании 15—20-летнего дерева задержка прироста сокращается до 1 года. По данным Л. Г. Динесмана (1959), при объедании вершинного побега лиственницы зайцем-беляком задержка прироста вершины несколько больше, что связано с большим повреждением деревьев этими животными (рис. 2).

Деревья категории «бывшие карлики» в возрасте 15—20 лет начинают выходить из-под контроля глухарей. Это происходит следующим образом: глухарь объедает дерево «карлик» снизу, подходя по снегу, и сверху, садясь на его верхнюю часть и при этом ломая вершину толщиной до 1 см. В летний период одна из спящих почек на стволу под сломом дает новую вершину длиной 30—40 см, а иногда и более. Диаметр этих побегов у основания 8—10, в некоторых случаях 12 мм. В следующий зимний сезон глухарь опять садится на вершину, но не на вновь выросший побег, а на место прошлогоднего сломы, которое заведомо выдержит его массу и удобно для посадки. Но так как пло-

щадь этого слома мала, то глухарь опирается на него только одной ногой и переносит на нее центр тяжести своего тела, а второй придерживается за боковые ветви. Затем он неспеша объедает новый урожай ауксибластов по всей вершине, не упуская возможность скушать и вновь образовавшиеся вершины, но только до диаметра 4—5 мм, так как больший диаметр побега его клюву не под силу. Оставшаяся, не скушенная часть побега

является вершинным годовым приростом, из спящей почки которого через год вновь будет расти побег, который зачастую не бывает объеден глухарем из-за того, что глухарь

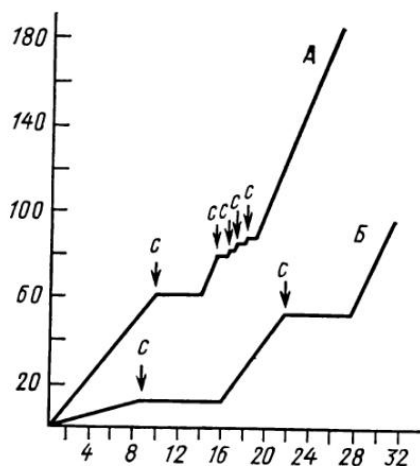


Рис. 2. Зависимость задержки роста в высоту лиственницы даурской от объедания верхушечного ауксибласта каменным глухарем и зайцем-беляком:

А — задержка роста в высоту при многократном объедании каменным глухарем верхушечного ауксибласта у «бывшего карлика»; Б — задержка роста в высоту при двукратном объедании зайцем-беляком (Динесман, 1959); с — место скуса. По оси абсцисс — возраст (годы), по оси ординат — высота дерева (см)

уже не может дотянуться до доступной его клюву части. После того как в течение 2—3 лет вершинный побег не объедался, прирост ауксибластов на загущенной части кроны замедляется и со временем прекращается вообще. С этого времени кормовая ценность дерева для глухаря падает, и он прекращает на нем кормиться.

Описанная выше ситуация является упрощенной, но тем не менее к возрасту 20—25 лет зона с деревьями «бывшие карлики» уже формируется. С этого времени трофический интерес для глухарей представляют деревья только зоны «карликов». Причиной тому является густая крона с обилием корма.

В период, когда побеги лиственницы составляют единственный корм каменного глухаря, немаловажное значение для него имеет концентрация этого корма. По нашим данным, концентрация сырой массы ауксибластов в кубическом метре кроны у всех трех категорий подроста следующая: у «карликов» — 170 г, у «бывших карликов» — 11,8, у «нормальных» — 1,9 г. Кроме этого качество корма (ауксибластов) неодинаково и изменяется в зависимости от принадлежности категории подроста, его возраста и местоположения в кроне. Так, у «карликов» наиболее сочные ауксибласты (средняя влажность 41%) сосредоточены в верхней части кроны, и по мере снижения местоположения в кроне их влажность уменьшается в середине до 37, а внизу до 36%. У нормальной части подроста эта закономерность сохраняется, и к тому же ауксибласты значительно суше: верхние — 32%, средние — 29, нижние — 27%.

Влажность побегов в одной части кроны деревьев разного возраста также изменяется: у «карликов» в верхней части кроны ауксибласты имеют влажность 41%, двулетние побеги — 38, трехлетние — 36%. В средней части кроны: ауксибласты — 37%, двулетние — 36, трехлетние — 35%. В нижней части кроны: ауксибласты — 36%, двулетние — 35, трехлетние — 29%. У подроста категории «нормальных» деревьев

для верхней части кроны влажность побегов следующая: у ауксибластов — 32%, у двулетних — 28%. Для средней части кроны: у ауксибластов — 29%, у двулетних — 28%. Для нижней части кроны: у ауксибластов — 27%, у двулетних побегов — 26%.

Каменные глухари в зимний период концентрируются на участках с хорошим лиственничным подростом, который, как правило, возникает вследствие лесных пожаров. Такие участки обычно приурочены к определенным формам рельефа: определенным участкам склонов гор, берегам ручьев, стариц, озер. На этих участках молодые деревья лиственницы находятся в разных условиях роста (изменение микрорельефа, различная плотность древостоя), что отражается на индивидуальной продуктивности деревьев и на их реакции на скусывание побегов.

В поисках корма глухари отыскивают торчащие из-под снега верхушки молодых деревьев, отдавая предпочтение наиболее сочным побегам деревьев, растущих на участках с кочками, и скусывают их. Это скусывание вызывает у лиственниц определенные компенсаторные реакции, которые направлены на восстановление утраченного фотосинтезирующего аппарата. Одна из этих реакций связана с отращиванием удлинённых побегов — ауксибластов. Последние, как было сказано выше, являются первосортным кормом для глухарей. Так как концентрация корма на обьедаемых лиственницах увеличивается в 80—100 раз по сравнению с перегушенной частью подростка или в 15—20 раз по сравнению с быстрорастущими («бывшими карликами») деревьями, то глухари стремятся держаться в суровый зимний период года возле этой естественной кормушки.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А. В. Материалы по биологии тетеревиных птиц Северо-Восточной Азии в зимний период//Птицы северо-востока Азии. — Владивосток, 1979. — С. 36—49.
- Андреев А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. — М., 1980. — С. 30—36.
- Динесман Л. Г. Влияние зайца-беляка на возобновление лиственничных лесов Центральной Якутии//Бюл. МОИП. — 1959. — Т. 64 (5). — С. 17—25.
- Егоров О. В., Лабутин Ю. В., Меженный А. А. Материалы по биологии каменного глухаря в Якутии//Тр. Ин-та биол. Якут. фил. СО АН СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 97—105.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. — М., 1973. — С. 133—136.
- Меженный А. А. Влияние каменного глухаря на архитектуру кроны лиственницы//Бот. журн. — 1957. — Т. 42, вып. 1.
- Плешанов А. И. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. — Новосибирск, 1982. — С. 24—50.
- Поздняков А. К. Даурская лиственница. — М., 1975. — 312 с.
- Поздняков А. К. Строение перегушенных лиственничных молодняков в Якутии//Лесоведение. — 1980. — № 4. — С. 46—55.
- Потапов Р. Л. Адаптация семейств Tetraonidae к зимнему сезону//Исследования по биологии птиц. — Л., 1974. — С. 207—251.
- Стариков Г. Ф. Возобновление на гарях и вырубках Магаданской области//Естественное возобновление лесов Дальнего Востока//Мат-лы прак. совещ. по вопр. естест. возобновл. лесов Дальнего Востока. — Долинск, 1958. — 129 с.

S. V. Tarchov

**WINTER DIET OF BLACK-BILLED CAPERCOILLIE (*TETRAO PARVIROSTRIS*)
IN RELATION TO THE ECOLOGY OF LARCH SIBERIAN (*LARIX SIBIRICA*)**

S u m m a r y

The sites of Capercoillie winter accumulations in Magadan reserve and the reaction of larch siberian to annual cutting off its crown by feeding Capercoillies are described. Reasons of repeated year after year using the same trees for feeding are discussed.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

В. А. Родионов

ГИСТОХИМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГРУДНОЙ МЫШЦЫ
КУРООБРАЗНЫХ И ГУСЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ

Целью настоящей работы является анализ состава основной летательной мышцы у курообразных и гусеобразных птиц в связи с особенностями их полета, а также сопоставление некоторых качественных характеристик гистохимической структуры грудной мышцы птиц этих двух отрядов с имеющимися в нашем распоряжении собственными и литературными материалами по структуре мышцы примерно у 200 видов 12 других отрядов птиц.

Методика

Известно, что необходимую для работы энергию мышца получает либо за счет процессов окисления, связанных с потреблением кислорода, либо за счет гликолиза, проходящего при недостатке или отсутствии кислорода. Для определения окислительной способности мышечных волокон были использованы гистохимические методики выявления активности сукцинат-(СДГ) и НАДН-дегидрогеназы — ферментов тесно связанных с основным окислительным циклом в клетке — циклом трикарбоновых кислот (циклом Кребса). Из ферментов, связанных с гликолизом, выявляли активность α -глицерофосфат-(ГФДГ) и лактат-дегидрогеназы (ЛДГ). Кроме того, гистохимически определяли содержание миоглобина, основного дыхательного пигмента в мышце, и липидов, являющихся вместе с гликогеном основными субстратами окисления. Были применены следующие методики.

Липиды. Спиртовой раствор судана черного Б по Б. Ромейсу (1953) с последующей кратковременной (10—30 с) дифференцировкой срезов в 70%-ном спирте.

Миоглобин. Бензидин-пероксидазная реакция по П. А. Верболовичу с сотр. (1961).

Ферменты. Инкубационная среда содержала вещества в следующих конечных концентрациях:

специфический субстрат (сукцинат, НАДН, лактат или α -глицерофосфат)	— 50 мМ,
кофактор (НАД, добавлялся только при выявлении ЛДГ и ГФДГ)	— 1—2 мМ,
фосфатный буфер (рН 7,2)	— 50 мМ,
тетранитросиний тетразолий	— 0,02—0,03 %.

Состав использованных инкубационных сред близок к рекомендованным Р. Лилли (1969), но отличался от них несколько большей концентрацией фосфатного буфера и тетразолия, как это было предложено Нахласом с сотр. (Nachlas et al., 1957), разработавшими этот ме-

тод. Ингибиторов дыхания не добавляли, так как применение современных солей тетразолия этого не требует (Nachlas et al., 1957; Лилли, 1969), тем более что тетранитросиний тетразолий является одной из лучших солей, используемых в гистохимии дегидрогеназ (Bogitsh, 1980). При выявлении ГФДГ и ЛДГ в инкубационную среду не добавляли феназинметосульфата, так как он вызывает иногда неспецифическое отложение формазана (Garbarsch et al., 1978). Контрольные срезы инкубировали в среде такого же состава, но без специфического субстрата.

Срезы, приготовленные на замораживающем микротоме, в течение 30 мин промывали в физиологическом растворе для удаления эндогенных субстратов, затем натягивали на стекла и подсушивали при комнатной температуре. После этого срезы помещали в инкубационные среды при 37°. Ход реакции периодически контролировали под микроскопом. Время инкубации (до появления достаточной по интенсивности окраски) являлось косвенным признаком уровня активности ферментов в мышце. Гистохимическая структура грудной мышцы исследована у следующих видов птиц¹.

Galliformes: рябчик (*Tetrastes bonasia*), кеклик (*Alectoris chukar*), серая куропатка (*Perdix perdix*), перепел (*Coturnix coturnix*), японский перепел (*Coturnix japonica*).

Anseriformes: пеганка (*Tadorna tadorna*), кряква (*Anas platyrhynchos*), чирок-свиистунок (*A. crecca*), чирок-трескунок (*A. querquedula*), красноносый нырок (*Netta rufina*), красноголовая чернеть (*Aythya ferina*), хохлатая чернеть (*A. fuligula*), очковая гага (*Somateria fischeri*), длинноносый крохаль (*Mergus serrator*).

Добытых птиц взвешивали, вырезали у них грудную мышцу (m. pectoralis), которую также взвешивали, затем из средней части мышцы брали 2 кусочка, один из которых до обработки хранили несколько часов при температуре около 0°, а другой фиксировали в 10%-ном формалине, приготовленном на физиологическом растворе.

Специальной серией опытов было проверено, как длительное хранение мышц на холоду при температуре около 0° влияет на последующее выявление в них СДГ гистохимическим методом. Обнаружено, что даже через неделю характер распределения активности фермента в мышечных волокнах остается таким же. Однако для достижения такой же интенсивности окрашивания, какая была в 1-й день, время инкубации приходилось увеличивать примерно на 10% по сравнению с первоначальным. В мышцах измеряли диаметры не менее чем у 30 волокон каждого типа, равномерно взятых из разных участков среза. У каждого волокна измеряли максимальный и минимальный диаметры. Среднюю от этих двух измерений принимали за диаметр мышечного волокна. На нескольких полях зрения, равномерно взятых на разных по глубине уровнях поперечного среза мышцы, подсчитывали соотношение волокон разных типов. На основании полученных данных рассчитывали процентное содержание волокон разных типов на площадь поперечного сечения среза. При этом принимали, что площадь поперечного сечения мышечного волокна равна площади круга с таким же диаметром и что количество волокон разных типов в мышце

¹ Русские названия птиц отечественной фауны даны по Л. С. Степаняну (1975). Пользуясь случаем, выражаю глубокую благодарность сотрудникам экспедиции, руководимой А. П. Гисцовым (Ин-т зоологии АН КазССР), С. М. Смиренскому, Л. И. Барсовой, В. В. Чернову за предоставление материала для исследования и Е. С. Родионовой за помощь в его обработке.

равно их процентному соотношению. Расчет проводился по формуле

$$S (\text{К, Б или П}) = \frac{\frac{\pi D^2}{4} \% (\text{К, Б или П})}{\frac{\pi D^2}{4} \% \text{К} + \frac{\pi D^2}{4} \% \text{П} + \frac{\pi D^2}{4} \% \text{Б}} \cdot 100 \%,$$

где S — относительная площадь волокон какого-либо типа; D — средние диаметры волокон каждого типа, а $\% \text{К}$, $\% \text{Б}$ и $\% \text{П}$ — количество красных, белых и промежуточных волокон, выраженное в процентах от общего количества подсчитанных волокон в мышце.

Сведения о поле, возрасте, массе тела и грудных мышц и содержании волокон разных типов в грудных мышцах некоторых птиц приведены в табл. 1—3.

Результаты

Грудная мышца всех исследованных курообразных птиц, кроме белой куропатки (*Lagopus lagopus*), была гетерогенной. У перепела, а также у не достигших половой зрелости серых куропаток и кеклика можно было выделить два типа мышечных волокон: с высокой и низкой активностью СДГ. У остальных птиц можно было выделить еще один тип волокон — с промежуточным (средним) уровнем активности фермента. Во всех мышцах диаметр волокон с низкой активностью СДГ (белых) был больше диаметра волокон с высокой активностью фермента (красных). Средний диаметр промежуточных волокон был, как правило, меньше, чем у белых, но больше, чем у красных волокон (табл. 1). Достоверные различия в диаметрах мышечных волокон разных типов в грудной мышце японского перепела и обыкновенного фазана (*Phasianus colchicus*) отмечены В. Ф. Сычом (1979).

У всех куриных красные волокна обладали по сравнению с белыми мышечными волокнами более высокой активностью окислительных ферментов (СДГ и НАДН-ДГ) и более высоким содержанием липидов и миоглобина. Необходимо отметить, что у перепела содержание ферментов, липидов и миоглобина в красных волокнах было заметно большим, чем в таких же волокнах других курообразных птиц. Что касается гликолитических ферментов (ГФДГ и ЛДГ), то их активность в красных мышечных волокнах была у перепела значительно выше, чем в белых, в то время как у рябчика, серой куропатки и кеклика активность этих ферментов во всех мышечных волокнах была примерно одинаковой.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что у рябчика, воротничкового рябчика (*Bonasa umbellus*), канадской дикуши (*Canachites canadensis*), кеклика и серой куропатки содержание белых волокон в грудной мышце было очень велико — более 80% площади поперечного сечения мышцы. У обыкновенного фазана грудная мышца состояла в основном также из белых волокон (Сыч, 1980; Kaiser, George, 1973; Uhrin, 1985). У обоих видов перепелов, наоборот, преобладающими в мышце были красные волокна, на долю которых приходилось около 3/4 площади поперечного сечения мышцы.

По литературным данным, у турача (*Francolinus pondicerianus*), глухаря (*Tetrao urogallus*) и домашней цесарки (*Numida meleagris*) грудная мышца также была гетерогенной и содержала все 3 типа волокон, причем у турача и цесарки преобладали белые, а у глухаря — промежуточные мышечные волокна (Сыч, 1983; Chino, Kshatriya,

Диаметр и содержание мышечных волокон с высоким (В), средним (С) и низким (Н) уровнем активности сукцинатдегидрогеназы в грудной мышце курообразных птиц

Вид	Пол	Возраст	Масса тела, г	Масса грудных мышц		Диаметр волокон (M ± SE, мкм)		Содержание в процентах от												
				г	% от массы тела	В	С	Н	общего количества волокон			площади поперечного сечения среза								
									В	С	Н	В	С	Н						
<i>Сем. Tetraonidae — Тетеревиные</i>																				
<i>Lagopus lagopus</i> *			521						100											
<i>Bonasa umbellus</i> **			367			37,3	31,4		22,3	4,9	72,8	7,5				100	4,2			88,3
<i>Tetrastes bonasia</i>	♂	ad.	300	94,0	25,61	58,0 ± 12,0	54,0 ± 10,1	71,0	7,9	6,9	85,2	4,3					3,3			92,4
	♀	ad.	380			41,2 ± 6,5	47,5 ± 7,6	56,2 ± 14,2	7,4	5,6	87,0	4,2					4,2			91,6
	♀	ad.				56,2 ± 7,1	55,4 ± 6,5	66,7 ± 8,0	4,8	5,6	89,6	3,5					4,0			92,5
<i>Canachites (Falci- penis) canadensis</i> **						20,0	26,9	32,0	9,2	12,3	78,5	3,9					9,5			86,6
<i>Сем. Phasianidae — Фазановые</i>																				
<i>Alectoris chukar</i>	♀	ad.	420	72,4	17,24	48,3 ± 6,2	62,3 ± 9,8	71,2 ± 10,6	1,0	0,4	98,6	0,5					0,3			99,2
	♂	subad.	375	55,0	14,67	33,0 ± 4,6	—	42,4 ± 5,9	9,4	—	90,6	5,9					—			94,1
	♀	subad.	320	37,6	11,75	39,9 ± 4,1	—	58,4 ± 8,2	8,1	—	91,9	4,0					—			96,0
<i>Perdix perdix</i>	♀	subad.	335	32,8	9,79	46,1 ± 10,8	—	72,8 ± 12,4	8,0	—	92,0	3,4					—			96,6
	♂	ad.	380	71,4	18,79	48,8 ± 8,0	58,8 ± 14,2	65,4 ± 9,5	6,1	6,2	87,7	3,5					5,3			91,2
<i>Coturnix coturnix</i>	♀	ad.	98,7	15,8	16,01	35,0 ± 8,1	—	58,2 ± 11,3	88,5	—	11,5	73,6					—			26,4
<i>C. japonica</i> **						21,3	—	47,3	93,8	—	6,2	75,5					—			24,5
<i>Phasianus colchicus</i> **						47,3	58,9	74,7	13,6	14,1	72,3	6,3					10,1			83,6

* Grammel'tvedt, 1978.

** Kaiser, George, 1973.

1980; Uhrin, 1985). Из всех исследованных курообразных птиц только у белой куропатки была обнаружена гомогенная грудная мышца, состоящая из красных волокон с окислительно-гликолитическим типом метаболизма (Grammeltvedt, 1978).

У гусеобразных птиц грудная мышца состояла из двух достаточно резко различавшихся типов мышечных волокон: красных с высокой активностью окислительных и гликолитических ферментов, высоким содержанием липидов и миоглобина и белых — с низким содержанием ферментов, липидов и миоглобина. Средние диаметры белых волокон были у птиц разных видов в 1,3—2,1 раза больше, чем у красных волокон в той же мышце (табл. 2).

Содержание белых волокон у гусеобразных варьировало в значительных пределах. Меньше всего их было у малого гоголя *Vulpes phala albeola* (около 7% площади поперечного сечения мышцы), чирка-трескунка N 4 (около 13%) и американского крохала *Lophodytes cucullatus* (15,5%), а больше всего — у крякв (54—55%), канадской казарки N1 *Branta canadensis* и у молодого самца чирка-трескунка N2 (45—46%). В среднем по всем птицам, сведения о которых приведены в табл. 2, на долю белых волокон у гусеобразных птиц приходилось около 1/3 площади поперечного сечения грудной мышцы.

Изучение гистохимической структуры грудных мышц очковой гаги и японского перепела было проведено на пробах, фиксированных в 10%-м формалине. Для выявления разнокачественности мышечных волокон были использованы методики обработки срезов раствором судана черного Б по Б. Ромейсу (1953) и бензидином по П. А. Верболовичу с сотр. (1961). Обнаружено, что у обеих гаг грудная мышца состояла из волокон, богатых миоглобином и липидами (рис., К, Л). У гаги № 1 очень незначительное количество волокон содержало мало липидов, т. е. оставалось светлоокрашенным после обработки срезов суданом. Однако диаметры светло- и темноокрашенных волокон практически не отличались (табл. 3).

Поскольку высокое содержание липидов и миоглобина присуще обычно мышечным волокнам с высокой окислительной способностью, то волокна грудной мышцы гаг должны быть отнесены к типу «красных» с высоким окислительным потенциалом. Что касается светлых волокон гаги № 1, то они, вероятно, относятся к тому же типу, но находились на иной стадии метаболизма: они, вероятно, интенсивно «сжигали» липиды в период, предшествовавший гибели птицы. В пользу такого вывода может служить тот факт, что у птиц с гомогенной грудной мышцей волокна могут значительно различаться по содержанию липидов. Например, у домового воробья (*Passer domesticus*) грудная мышца состоит только из волокон с высокой активностью СДГ. Однако в разное время суток выявлялось разное количество светлоокрашенных волокон в мышцах, обработанных жировым красным О, хотя активность фермента во всех волокнах была примерно одинаковой (Jones, 1980). Заметим, что диаметры светло- и темноокрашенных волокон в этом случае также не различались.

У японских перепелов грудная мышца состояла из двух типов волокон — с высоким и низким содержанием липидов и миоглобина. При этом диаметр светлых волокон был в 1,9 и 2,2 раза больше, чем темных (табл. 3). Поскольку сходную картину распределения липидов и миоглобина и соотношение диаметров волокон разных типов мы наблюдали и у европейского перепела, то светлые и темные мышечные волокна японского перепела можно с уверенностью отнести к «белому» и «красному» типам.

Диаметр и содержание мышечных волокон с высоким (В) и низким (Н) уровнем активности сукцинатдегидрогеназы в грудной мышце гусеобразных птиц

Вид	Пол	Возраст	Масса тела, г	Масса грудных мышц		Диаметр волокон (M ± SE, мкм)		Содержание в процентах от			
				г	% от мас-сы тела	В	Н	общего количества волокон		площади поперечно-го сечения среза	
								В	Н	В	Н
<i>Branta canadensis</i>	№ 1*	—	—	—	—	46,2±	75,8	24,2	75,8	53,8	46,2
	№ 2*	—	—	—	—	32,4	54,9	9,4	91,6	79,1	20,9
	№ 3*	—	—	—	—	32,7	55,0	8,5	91,5	79,2	20,8
<i>Anas platyrhynchos</i>	№ 1	ad.	1000	21,00	—	25,0±7,2	46,3±6,8	25,4	74,6	46,2	53,8
	№ 2	ad.	—	—	—	19,1±3,0	34,8±5,6	26,8	73,2	45,1	54,9
<i>A. crecca</i>	№ 1	ad.	217	14,75	—	16,6±4,2	34,6±8,0	15,0	85,0	56,7	43,3
	№ 2	ad.	—	—	—	16,2±2,6	32,6±4,4	13,7	86,3	60,8	39,2
<i>A. carolinensis</i> *	№ 3	juv.**	221	8,69	—	15,0±3,1	25,2±5,7	16,9	83,1	63,5	36,5
	—	—	—	—	—	25,8	35,1	7,3	92,7	87,4	12,6
<i>A. querquedula</i>	№ 1	ad.	219	14,25	—	18,5±4,5	31,7±4,2	11,3	88,7	72,8	27,2
	№ 2	2 мес	229	—	—	13,9±2,3	25,9±5,4	19,3	80,7	54,7	45,3
<i>A. (Spatula) discors</i> *	—	—	—	—	—	21,4	39,2	7,1	92,9	79,6	20,4
<i>A. (Spatula) clypeata</i> *	—	—	—	—	—	23,4	37,9	6,7	93,3	84,1	15,9
<i>Aythya collaris</i> *	—	—	—	—	—	28,4	45,1	9,1	90,9	79,8	20,2
<i>Bucephala (Glaucionetta) albeola</i> *	—	—	—	—	—	26,4	33,0	4,3	95,7	93,4	6,6
<i>Lophodytes cucullatus</i> *	—	—	—	—	—	25,9	48,9	4,9	95,1	84,5	15,5

* Kaiser, George, 1973.

** Плохо летающий.

У всех исследованных видов птиц с гетерогенной грудной мышцей распределение белых волокон было очень неравномерным: поверхностные слои мышц содержали волокон этого типа значительно больше, чем глубокие. На приводимых микрофотографиях поперечных срезов грудных мышц разных видов птиц это хорошо видно (рис., Б, В, Г). По литературным и нашим данным, такой градиент уменьшения белых волокон по мере углубления в мышцу характерен не только для птиц, но и для млекопитающих, как летающих (рукокрылые), так и не летающих (Родионов, 1979а, б, 1984, 1985; George, Berger, 1966 и др.).

Таблица 3

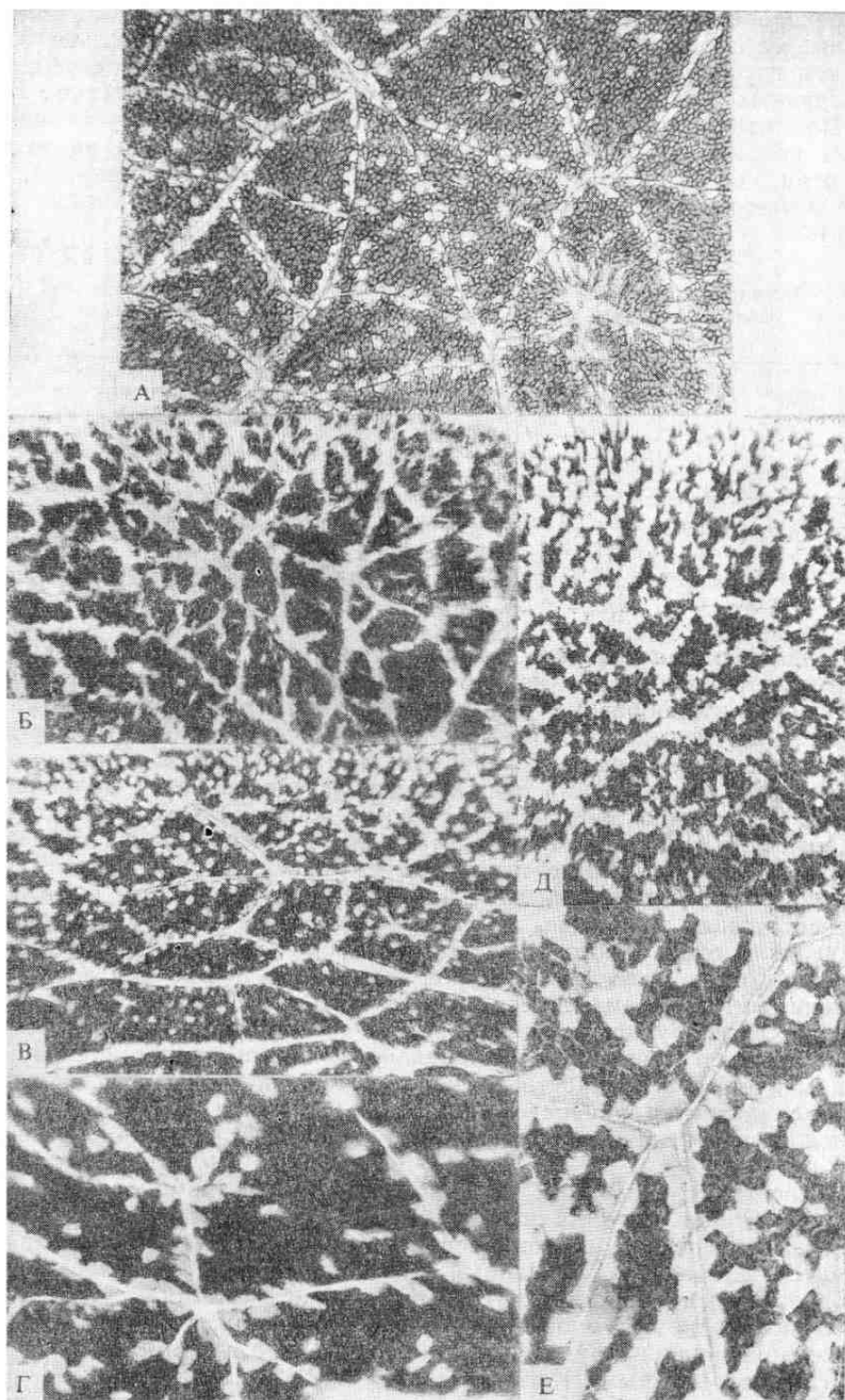
Диаметр и содержание волокон с высоким (В) и низким (Н) содержанием липидов в грудной мышце половозрелых самцов японского перепела *Coturnix japonica* и очковой гаги *Somateria fischeri*

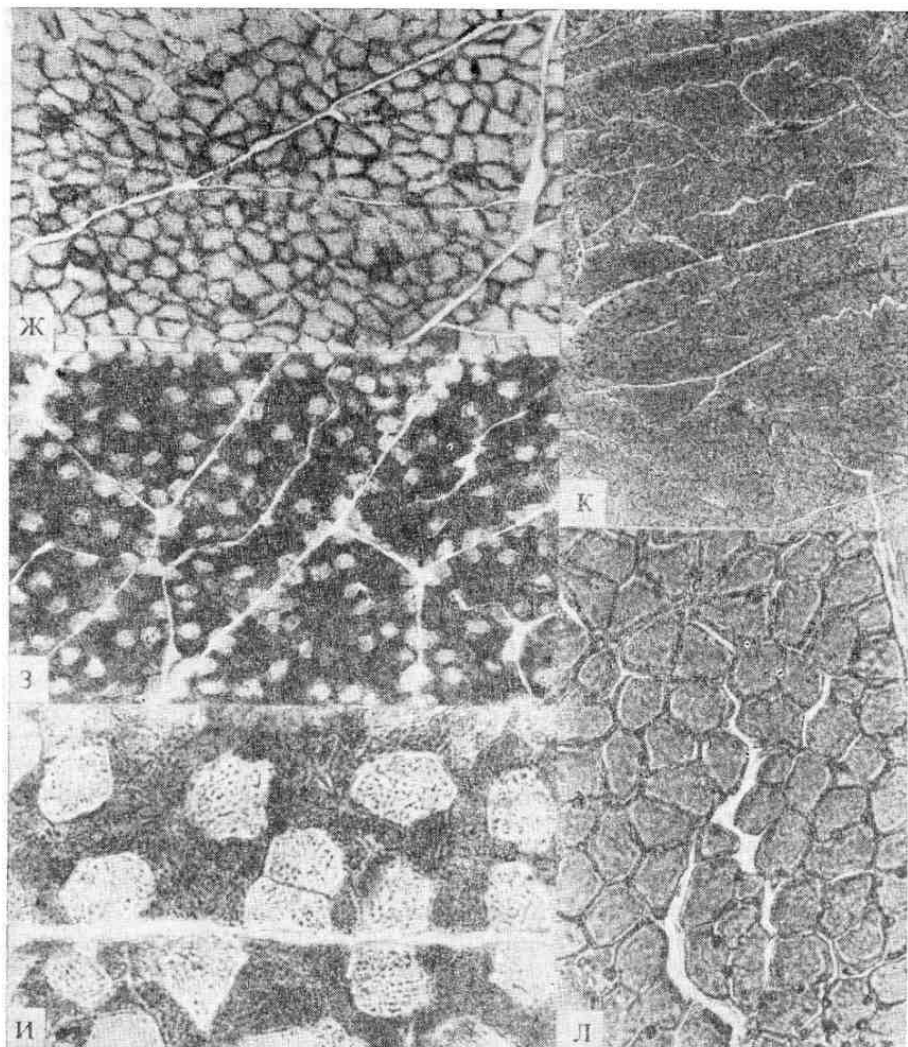
Вид		Диаметр, мкм ($M \pm SE$)		Содержание в процентах от			
				общего количества волокон		площади поперечного сечения среза	
		В	Н	В	Н	В	Н
<i>Coturnix japonica</i>	№ 1	20,1 \pm 3,7	38,7 \pm 8,2	82,2	17,8	55,5	44,5
	№ 2	14,1 \pm 3,4	31,0 \pm 4,0	88,6	11,4	61,8	38,2
<i>Somateria fischeri</i>	№ 1	31,8 \pm 4,6	30,0 \pm 3,7	99,9	0,1	99,9	0,1
	№ 2	27,1 \pm 3,5	—	100,0	—	100,0	—

Наиболее пристального рассмотрения заслуживают особенности взаимного расположения волокон разных типов в пучках мышечных волокон. У курообразных птиц, грудная мышца которых состояла в основном из белых волокон, красные мышечные волокна поодиночке или небольшими группами разрозненно располагались в толще «белой» мышцы (рис., Ж). У обоих видов перепелов белые волокна занимали периферию, а красные волокна — центральные участки пучков мышечных волокон. В результате этого белые волокна образовывали на поперечном срезе мышцы характерный рисунок (рис., Б). Из исследованных видов птиц этот рисунок лучше всего был выражен у голубеобразных птиц (рис., А). В поверхностных слоях, где белых волокон было очень много, и в самых глубоких слоях, где белых волокон было очень мало, этот рисунок становился трудно или вообще не различимым. На приводимых микрофотографиях (рис., Д—Е) поперечного среза грудной мышцы горлицы хорошо видно, что количество белых волокон убывает по направлению от поверхности к глубине мышцы и что в поверхностных участках этот рисунок сильно нарушен. Сходный характер распределения белых волокон в грудной мышце японского перепела был описан ранее (Bosiger-Ensner, 1961; Boesiger, 1965, 1968, 1969).

У всех исследованных гусеобразных птиц, кроме очковой гаги, грудная мышца состояла из двух типов волокон, причем во многих участках поперечных срезов распределение белых волокон создавало характерный рисунок, описанный выше для мышц перепелов и голубеобразных птиц (рис., В). И точно так же в участках мышцы, где белых волокон было много или мало, эта особенность взаимного расположения волокон двух типов становилась неразличимой.

По литературным (Kaiser, George, 1973) и нашим данным, кроме перечисленных в табл. 2 видов, гетерогенную грудную мышцу, часто с характерным размещением белых волокон по периферии пучков,





Поперечные срезы грудной мышцы птиц:

А — *Columba livia*, ♂, adultus, липиды (судан черный Б); Б—И — сукцинатдегидрогеназа, Б — *Coturnix coturnix*, ♀, subadultus; В — *Porzana porzana*, ♂, adultus; Г — *Scolopax rusticola*, ♀, adultus; Д, Е — *Streptopelia senegalensis*, ♂, adultus; Ж — *Perdix perdix*, ♀, subadultus; З, И — *Anas crecca*, juvenes; К, Л — *Somateria fischeri*, ♂, adultus мнгоглобин (бензидин-пероксидазная реакция) Увеличение: А — $\times 37$; Б—Д, З, И, К — $\times 32$; Е, Л — $\times 100$

имели следующие виды гусеобразных птиц: *Anas bahamensis*, *A. rubriceps*, *A. strepera*, *Aix gallericulata*, *Aix sponsa*, *Netta rufina*, *Aythya marila*, *A. ferina*, *A. fuligula*, *Mergus serrator*, *M. merganser*, *Glauconetta clangula*, *Tadorna tadorna* и *Dendrocygna autumnalis*. У домашнего гуся (*Anser domesticus*) грудная мышца также состояла из волокон 2 типов — с высокой и низкой активностью СДГ (Swatland, 1984). Особенности распределения белых волокон не описаны, но на приведенной микрофотографии видно, что красные волокна лежат плотной группой, причем диаметр белых волокон примерно вдвое больше, чем красных.

Таким образом, у всех курообразных птиц, кроме белой куропатки, и гусеобразных птиц, кроме очковой гаги, грудная мышца была гетерогенной по составу, причем у всех видов родов *Coturnix* (2 вида), *Branta* (1), *Anas* (8), *Aix* (2), *Aythya* (4), *Netta* (1), *Mergus* (2), *Bucephala* (2), *Lophodytes* (1), *Tadorna* (1) и *Dendrocygna* (1) распределение белых волокон имело характерные особенности.

Обсуждение

У исследованных видов гусеобразных и курообразных птиц грудные мышцы развиты очень хорошо. У взрослых речных уток (табл. 2) на мышцы обеих сторон тела приходилось 14—15% всей массы тела (у чирков свистунка № 1 и трескунка № 1) и даже 21% — у кряквы № 1. У взрослых курообразных птиц масса грудных мышц варьировала от 16% у перепела, 17—19% у кеклика и серой куропатки до 25% у белой куропатки, воротничкового рябчика, рябчика и канадской дикуши (Aulie, 1976; Thomas, 1985; табл. 1).

Из 25 видов гусеобразных птиц только у очковой гаги грудные мышцы состояли из одного типа мышечных волокон — с высоким содержанием липидов и миоглобина. Остальные птицы обладали гетерогенной мышцей, состоявшей из волокон двух типов: красных с высоким и белых с низким содержанием ферментов, липидов и миоглобина. Все исследованные гусеобразные птицы способны быстро и подолгу летать, преодолевая сотни километров. Все они совершают сезонные миграции. Эта способность птиц к дальним перелетам, несомненно, обеспечивается работой красных мышечных волокон, имеющих окислительно-гликолитический тип метаболизма. Содержание красных волокон в основной летательной мышце у гусеобразных птиц достаточно велико. Оно варьирует от 45—46% у кряквы до 93% у малого гоголя (табл. 2).

В качественном отношении гистохимическая структура грудных мышц у гусеобразных исключительно сходна. У всех видов, кроме гаги, грудная мышца состоит из волокон двух типов, причем распределение белых волокон в толще мышцы имеет свои характерные особенности. Сходство структуры подразумевает и сходство выполняемой функции. И действительно, Б. К. Штерман (1950), исследовавший полет птиц, писал: «Гусеобразные представляют один из редких случаев, когда в пределах одного отряда наблюдается в отношении полета в общем одно направление адаптации. Разнообразие же в морфологии летательного аппарата и в летных качествах является результатом влияния конкурирующего приспособления к нырянию».

Иную картину мы наблюдаем в отряде курообразных птиц. Состав грудных мышц у разных видов этого отряда резко различается. У белой куропатки мышца целиком состоит из красных волокон с окислительно-гликолитическим типом обмена (Grammeltvedt, 1978). Как известно, волокна этого типа адаптированы к выполнению длительной работы. У перепелов на красные волокна приходится около 3/4 грудной мышцы. У глухаря преобладающими в мышце были промежуточные мышечные волокна (Сыч, 1983). Что касается рябчиков, канадской дикуши, серой куропатки, кекликов, обыкновенного фазана, домашней курицы и цесарки, то их грудные мышцы на 80 и более процентов состояли из белых волокон, как известно не способных к сколько-нибудь продолжительной работе (Сыч, 1983; George, Berger, 1966; Kaiser, George, 1973; Narang, Talesara, 1979; Uhrin, 1985; табл. 1).

Полученная картина гистохимической структуры грудных мышц

в общем согласуется с литературными данными о летных способностях исследованных видов. Белая куропатка совершает достаточно дальние перелеты во время кочевок по тундре (Кузьмина, 1977). По наблюдениям О. И. Семенова-Тян-Шанского (1959), глухари осенью охотно летают высоко над землей, часто перелетают озера шириной 1 км, а «иногда летят над горной тундрой на такой высоте, что трудно даже сообразить, что это за птица, особенно если глухарь несется не шевеля крыльями, так что ветер свистит в перьях».

Летные способности домашней курицы и цесарки хорошо известны. Дальность полета рябчика, видимо, не превышает 150—200 м (Кузьмина, 1977). Воротничковые рябчики, которых выпускали над водой на расстоянии 0,5 км от берега, не долетали до берега и падали в воду (Palmer, 1962). Хотя состав грудной мышцы у канадской дикуши был примерно такой же, как у воротничкового рябчика (Kaiser, George, 1973), она, вероятно, способна к более продолжительному полету, поскольку содержание миоглобина в грудной мышце у нее было в 15 раз, а относительная масса сердца в 3 раза больше, чем у рябчика (Thomas, 1985).

Обычный полет серой куропатки — 200—300 м, но иногда они способны и на более значительные перелеты (Штегман, 1953; Кузьмина, 1977). Кеклики обычно планируют. Перелеты на большие расстояния представляют для них значительные трудности. А. В. Попов (1960) описывает перелет кекликов через долину р. Иляк, которую они вынуждены преодолевать, совершая миграции между Гиссарским и Каратегинским хребтами. Ширина долины 2 км. Пускаясь в полет с вершин одного берега к подножию другого, птицы теряли в высоте около 200 м. При этом не все кеклики преодолевали долину. Часть из них опускалась сразу за рекой, часть — на том же берегу, чтобы вернуться назад пешком и на следующий день повторить попытку.

Обыкновенный фазан обычно совершает перелеты дальностью 200—300 м. Однако некоторые птицы способны преодолевать 0,5—1 км, а в Венгрии фазаны слетались к выкладываемой подкормке с расстояния до 3 км (Кузьмина, 1977). Что касается перепелов, то гистохимическая структура их грудной мышцы исключительно сходна с таковой гусеобразных птиц. Интересно, что, как и гусеобразные, перепел способен к дальним перелетам. Это легко доказывается тем обстоятельством, что во время миграции перепел без отдыха пересекает Черное и Средиземное моря.

Таким образом, в отряде курообразных птиц разные виды демонстрируют существенно различные способности к полету. Одни из них могут преодолевать сотни метров, другие километры и, наконец, третьи способны совершать настоящие миграции, пролетая без остановки сотни километров. Выше уже было отмечено, что в грудной мышце птиц и рукокрылых и в других мышцах наземных млекопитающих белые мышечные волокна распределяются очень неравномерно: количество белых волокон уменьшается по направлению от поверхностных к глубоким участкам мышцы, а красных волокон, наоборот, становится больше по мере углубления в мышцу. Красные волокна концентрируются также и вокруг сосудов (Родионов, 1979а). Такое распределение белых мышечных волокон является закономерностью, общей для мышц птиц и млекопитающих. Объяснить его можно двумя основными причинами.

Во-первых, тем, что обеспечить бесперебойное и достаточное снабжение кровью периферийные (поверхностные) и далеко лежащие от сосудов участки мышцы, вероятно, труднее, чем более глубокие и при-

лежащие к сосудам. Во-вторых, тем, что сокращение белых волокон, которые включаются в работу при максимальных и субмаксимальных напряжениях мышцы, ведет к образованию огромного количества тепла, которое, конечно же, легче рассеять с поверхности тела, чем с глубины.

Анализ особенностей гистохимической структуры грудной мышцы у более чем 200 видов воробьиных и неворобьиных птиц, проведенный по собственным и литературным данным, позволил установить, что у птиц, как правило, все виды одного рода, обладают сходной структурой мышцы. Ранее эта закономерность была обнаружена при изучении основных летательных мышц рукокрылых (Родионов, 1984, 1985). Таким образом, гистохимическая структура мышц у птиц и млекопитающих обладает заметным консерватизмом, что и является, вероятно, причиной сходства гомологичных мышц у всех видов одного рода. С другой стороны, у птиц и млекопитающих структура мышц у видов, принадлежащих к разным родам одного семейства, может быть сходной, а может и существенно различаться. Это свидетельствует об известной пластичности внутренней структуры мышцы.

У изученных видов птиц встречаются два основных типа распределения белых волокон внутри пучков: более или менее равномерное и по периферии пучков. Различный характер взаимного расположения белых и красных волокон в грудных мышцах японского перепела и скворца уже отмечен в литературе (Boesiger, 1969). Сходство гистохимической структуры мышцы позволило Кайзеру и Джорджу (Kaiser, George, 1973) высказать предположение о родстве куро-, гусе- и голубеобразных птиц. По нашим данным, гетерогенной грудной мышцей с равномерным распределением белых волокон в пучках мышечных волокон обладают некоторые виды птиц отрядов Falconi-, Cuculi-, Coli- и Passeriformes.

Гетерогенная грудная мышца с характерным распределением белых волокон по периферии пучков обнаружена, кроме перепелов и гусеобразных птиц, у голубей, горлиц и чернобрюхого рябка (отряд Columbiformes) (рис., А, Д), у погоньша *Porzana porzana* (Gruiformes, рис., В) и вальдшнепа *Scolopax rusticola* (Charadriiformes, рис., Г). Очевидно, что эта особенность строения мышцы сохранилась у птиц от их далекого общего предка. Следует отметить, что далеко не все птицы этих отрядов обладают такой гистохимической структурой грудной мышцы. Расселяясь и осваивая новые места обитания, многие из них утрачивали какие-то особенности полета, требовавшие именно такой структуры мышцы, и вследствие этого приобрели грудную мышцу качественно иного строения. Ясно, что такой «предковый» тип строения грудной мышцы могли сохранить только те виды птиц, полет которых существенно не менялся на протяжении всего периода эволюции этой ветви птиц. Следовательно, сохранение такой структуры мышцы на столь длительном отрезке времени объясняется не консерватизмом, а ее исключительно высокими структурно-функциональными характеристиками. Отсюда можно предположить, что грудная мышца предковой группы птиц, давшей начало ветви Galli-, Anseri-, Gru-, Charadrii- и Columbiformes, состояла из мышечных волокон разных типов, определенным образом расположенных в толще мышцы. А сам полет этих птиц должен быть сходен с полетом современных птиц, сохранивших эту структуру грудной мышцы: активным, машущим, быстрым и продолжительным по времени.

Полученные нами данные не могут служить достаточным основанием для решения вопроса о филогенетических взаимоотношениях раз-

личных отрядов птиц, но мы все же надеемся, что они окажутся полезными при оценке сходства и различия отдельных групп птиц между собой. Здесь необходимо отметить только, что сходство курообразных и гусеобразных, журавлеобразных, ржанкообразных и голубеобразных птиц с иных позиций и на ином материале обосновывается многими исследователями (Штегман, 1958; Юдин, 1964, 1965; Дзержинский, 1982; Huxley, 1867; Fürbringer, 1888; Gadov, 1893; Cracraft, 1981 и мн. др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Верболович П. А., Танана Г. Ф., Плешкова С. М. О гистохимическом методе определения миоглобина//Здравоохранение Казахстана. — 1961. — № 12. — С. 29—33.
- Дзержинский Ф. Я. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда//Зоол. журн.—1982.— Т. 61, вып. 7. — С. 1030—1041.
- Кузьмина М. А. Тетеревиные и фазановые СССР. — Алма-Ата, 1977. — 295 с.
- Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. — М., 1969. — 646 с.
- Попов А. В. Миграции кеклика в Таджикистане//Тр. проблем. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. — 1960. — Вып. 9. — С. 169—174.
- Родионов В. А. Гистохимическое изучение распределения миоглобина в мышцах некоторых млекопитающих//Дыхательные белки некоторых групп современных животных. — М., 1979а.
- Родионов В. А. Сравнительно-гистохимическое исследование летательной мускулатуры некоторых птиц//Состояние и перспективы развития морфологии. — М., 1979б. — 214 с.
- Родионов В. А. Сравнительное исследование гистохимической структуры летательных мышц рукокрылых (Chiroptera)//Докл. АН СССР. — 1984. — Т. 275, № 5. — С. 1260—1263.
- Родионов В. А. Гистохимическая структура летательных мышц у обыкновенных (сем. Vespertilionidae) и подковоносых (сем. Rhinolophidae) летучих мышей//Зоол. журн. — 1985. — Т. 64, № 7. — С. 1044—1052.
- Ремейс Б. Микроскопическая техника. — М., 1953. — 718 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц//Тр. Лапланд. гос. заповед. — 1959. — Вып. 5. — 317 с.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные Non-Passeriformes. — М., 1975. — 370 с.
- Сыч В. Ф. Некоторые данные о строении и гистохимических особенностях мускулатуры грудной конечности *Phasianus colchicus* и *Coturnix japonica*//Докл. АН УССР. — Сер. Б. — 1979. — № 10. — С. 867—871.
- Сыч В. Ф. Функциональная оценка типов гистохимической структуры мышц крыла некоторых Phasianidae//Вестн. зоол. — 1980. — № 3. — С. 8—13.
- Сыч В. Ф. О морфофункциональных особенностях мускулатуры крыла тетеревиных птиц//Морфологические особенности позвоночных животных Украины. — Киев, 1983. — С. 114—121.
- Штегман Б. К. Исследования о полете птиц//Памяти акад. П. П. Сушкина.— М.; Л., 1950. — С. 237—265.
- Штегман Б. К. Особенности летных качеств серой и каменной куропаток//Зоол. журн. — 1953. — Т. 32, № 4. — С. 677—683.
- Штегман Б. К. Филогенетические соотношения между голубями и рябками и положение этих птиц в системе//Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1958. — Т. 63, № 4. — С. 25—36.
- Юдин К. А. Пропатагинальный аппарат ржанкообразных (Charadriiformes, Aves)//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1964. — Т. 33. — С. 212—255.
- Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных//Фауна СССР. Птицы. — М., 1965. — Т. 2, вып. 1, ч. 1. — 262 с.
- Aulie A. The shivering pattern in an arctic (*Willow ptarmigan*) and a tropical bird (*bantam hen*)//Compar. Biochem. and Physiol. — 1976. — Vol. A 53, N 4. — P. 347—350.
- Boesiger B. Comparaison des terminaisons nerveuses motrices du muscle pectoralis major et du muscle latissimus dorsi animal chez la caille japonaise, *Coturnix coturnix japonica*//Arch. Anat. Microsc. et Morphol. Exp. — 1965. — Vol. 54, N 3. — P. 823—846.

- Boesiger B. Comparaison morphologique, histochimique et biometrique des fibres musculaires et de leurs terminaison nerveuses motrices de differents muscles de la caille japonaise, *Coturnix coturnix japonica*//Acta Anatom. — 1968. — Vol. 71, N 2. — P. 274—310.
- Boesiger B. Comparaison morphologique, histochimique et biometrique des fibres musculaires et de leurs terminaison nerveuses motrices de differents muscles de la caille japonaise, *Coturnix coturnix japonica* et de l'etourneau, *Sturnus sturnus vulgaris*//Bull. Biol. France et Belgique. — 1969. — Vol. 103, N 3—4. — P. 261—283.
- Bösiger-Ensner B. Comparaison de la repartion et du calibre des fibres lentes et rapides du muscle pectoral chez *Coturnix coturnix coturnix* et la sous-espèce semi-domestiquée, *Coturnix coturnix japonica*//Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. — 1961. — Vol. 253, N 22. — P. 2606—2608.
- Bogitsh B. J. Oxidative enzyme histochemistry//Trans. Amer. Microscop. Soc. — 1980. — Vol. 99, N 2. — P. 239—240.
- Chinoy N. J., Kshatriya A. M. Studies on adaptive modifications in vertebrate skeletal muscle. 1. Evidences for the occurrence of structural and metabolic evolutionary trends in vertebrate skeletal muscles//J. Anim. Morphol. and Physiol. — 1980. — Vol. 27, N 1—2. — P. 220—233.
- Cracraft J. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves)//Auk. — 1981. — Vol. 98, N 4. — P. 681—714.
- Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Sistematik der Vögel. Amsterdam, 1888. — Th. 2. — S. 835—1751.
- Gadov H. Vögel. 2. Sistematischer Teil//Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. — Leipzig, 1893. — Bd 6. — Abt. 4. — 303 S.
- Garbarsch C., Andersen H., Høyer P. E. Succinate dehydrogenase activity in the wall of rabbit aorta. The histochemical use of PMS and exogenous coenzyme Q₁₀ as intermediate carriers//Histochemistry. — 1978. — Vol. 57, N 4. — P. 297—304.
- Grammeltvedt R. Atrophy of a breast muscle with a single fibre type (m. pectoralis) in fasting willow grouse, *Lagopus lagopus* (L.)//J. Exp. Zool. — 1978. — Vol. 205, N 2. — P. 195—204.
- George J. C., Berger A. J. Avian myology. — N. Y.; L., 1966. — 500 p.
- Huxley T. H. On the classification of birds, and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class//Proc. Zool. Soc. — L., 1867. — P. 415—472.
- Jones M. M. Diurnal variation in the distribution of lipid in the pectoralis muscle of the house sparrow (*Passer domesticus*)//J. Zool. — 1980. — Vol. 191, N 4. — P. 475—486.
- Kaiser C. E., George J. C. Interrelationship amongst the avian orders Galliformes, Columbiformes and Anseriformes as evinced by the fiber types in the pectoralis muscle//Can. J. Zool. — 1973. — Vol. 51, N 8. — P. 887—892.
- Nachlas M. M. et al. Cytochemical demonstration of succinic dehydrogenase by the use of a new p-nitrophenyl-substituted ditetrasole//J. Histochem. and Cytochem. — 1957. — Vol. 5, N 4. — P. 420—436.
- Narang V., Talesara C. L. Histochemical profile of certain avian and mammalian skeletal muscles in relation to their varying functional load//Indian J. Exp. Biol. — 1979. — Vol. 17, N 10. — P. 1087—1090.
- Palmer W. L. Ruffed grouse flight capability over water//J. Wildl. Manag. — 1962. — Vol. 26, N 3. — P. 338—339.
- Swatland H. J. Intracellular distribution of succinate dehydrogenase activity in skeletal muscle fibers of geese//Can. J. Zool. — 1984. — Vol. 62, N 2. — P. 235—240.
- Thomas V. G. Myoglobin levels and mATPase activity in pectoral muscles of spruce and ruffed grouse (Aves: Tetraoninae)//Compar. Biochem. and Physiol. — 1985. — Vol. 81 A, N 1. — P. 181—184.
- Uhrin V. Histologická a histochemická stavba niektorých svalov vtákov. Biologia (Bratislava). — 1985. — Vol. 40, N 6. — P. 547—556.

V. A. Rodionov

HISTOCHEMICAL STRUCTURE OF PECTORAL MUSCLE IN GALLIFORMES AND ANSERIFORMES

Summary

Types of muscle fibers are determined by the relation between ferment activities in Galliformes and Anseriformes. Adaptations to flight and phylogenesis are discussed.

А. Н. Борисов

ЭНДОКРИННЫЙ ОТВЕТ НА ФОТОСТИМУЛЯЦИЮ У САМЦОВ И САМОК КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ

Регуляция размножения у птиц включает два комплекса явлений, имеющих сезонную циклику и играющих ведущую роль в контроле этого процесса. Это экзогенные и эндогенные факторы, сочетание и взаимодействие которых является основой, на которой строятся, как правило, годовые циклы репродуктивных процессов у птиц. Из внешних факторов основное значение в контроле размножения играет продолжительность дня. К настоящему времени фотопериодический контроль регуляции сезонных явлений, в том числе размножения, доказан для 60 видов птиц (Farner, Wingfield, 1980). Представляются важными реакции на фотостимуляцию различных звеньев эндокринной системы, проявляющиеся в увеличении секреции соответствующих гормонов и, как следствие, различных процессов управляемых гормонов. Это позволяет установить иерархию звеньев, контролирующих размножение у птиц.

Материал и методы

Выбор краснозобой казарки в качестве изучаемого вида объясняется несколькими причинами. Краснозобая казарка (*Rufibrenta ruficollis*) — эндемик фауны СССР, с трудом разводится в зоопарках нашей страны (за послевоенные годы получено всего 5 выводков, последний из них в 1970 г. в Московском зоопарке). Неблагоприятная обстановка, сложившаяся в последнее время вокруг дикой популяции вида, определенные трудности отлова краснозобых казарок в природе, а также безуспешные попытки добиться регулярного размножения в неволе заставили нас предпринять попытку стимуляции репродуктивных процессов у краснозобых казарок, содержащихся в Московском зоопарке.

С этой целью половозрелых краснозобых казарок содержали в двух вольерах: в первом — 2 ♂♂ и 2 ♀♀, где искусственно поддерживали фотопериод, эквивалентный таковому на Таймыре, и во втором — 5 ♂♂ и 4 ♀♀, где освещение оставалось естественным для широты Москвы (рис. 1). Используя методику зависимости сроков начала яйцекладки от географической широты ареала вида (Murton, Keag, 1973), а также данные о размножении гусей и казарок в Московском зоопарке, были определены наиболее вероятные сроки откладки яиц краснозобыми казарками — I декада мая (рис. 2).

У отловленных в первой половине дня птиц образцы крови брали из плечевой вены гепаринизированным пластиковым шприцем в количестве 4—5 мл³. Плазму отделяли центрифугированием (2500 об/мин в течение 10 мин) и хранили до проведения анализа на содержание гормонов при —20°.

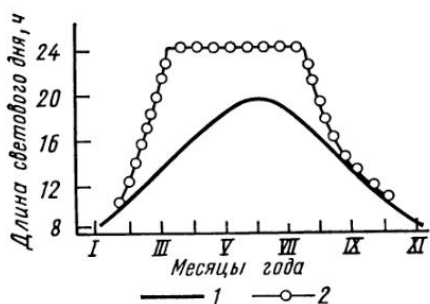


Рис. 1. Продолжительность светового дня на широте Москвы (1) и в местах обитания диких казарок в течение года (2), который использовали в качестве стимулирующего

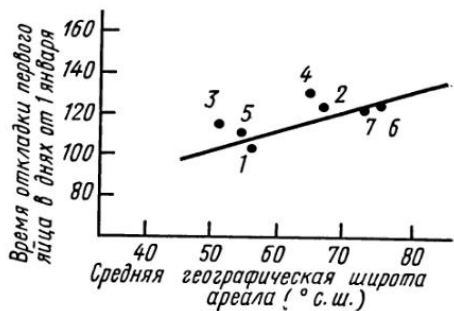


Рис. 2. Зависимость средней даты откладки первого яйца некоторыми видами гусей и казарок от средней широты гнездового ареала вида (по данным Московского зоопарка): 1 — серый гусь, 2 — гуменник, 3 — сухонос, 4 — белый гусь, 5 — канадская казарка, 6 — белошекая казарка, 7 — краснозобая казарка

Содержание гормонов в плазме: тестостерона и эстрадиола измеряли радиоиммунным методом с использованием коммерческих тест-наборов для определения гормонов в плазме крови человека по схемам, прилагаемым к каждому набору.

Результаты и обсуждение

Содержание птиц при фотопериоде, эквивалентном таймырскому, привело к заметным изменениям уровней гормонов. Так, у самцов очевидно повышение концентрации тестостерона. К сожалению, первое взятие крови пришлось уже на спад тестикулярной активности, что отразилось на результатах. Титр тестостерона падает с 2190 пг/мл в последней декаде апреля до 229 пг/мл на первой неделе июня, когда уже началась линька (рис. 3). Примечательно, что с момента наступления искусственного полярного дня прошло 7—8 недель. Концентрация эстрадиола варьировала незначительно (35,9—27 пг/мл).

В группе без фотостимуляции у самцов титр тестостерона имеет существенное понижение в середине мая (727—427—706 пг/мл). Колебания уровня эстрадиола были незначительными (39—34,6 пг/мл). Линька началась в последних числах июня.

Изменения уровней гормонов у самок в этой группе имели ту же тенденцию, что и у самцов (рис. 4). Титр тестостерона изменялся, имея понижение в середине мая (492,8—289,5—417 пг/мл), концентрация эстрадиола незначительно повысилась (41—45 пг/мл).

Полученные результаты подтверждают ведущую роль сезонных изменений продолжительности светлой части суток в инициации репродуктивных процессов. Ранняя фотостимуляция и более длинный световой день (соответствующий длине дня в местах естественного гнездования) приводят к существенным изменениям уровня тестостерона как у самцов, так и самок краснозобых казарок. Увеличение уровня тестостерона у фотостимулированных самцов может свидетельствовать о готовности к размножению. Уровень эстрадиола у фотостимулированных самок изменился незначительно по сравнению с контрольными птицами и свидетельствует о менее выраженной реакции самок на фотостимуляцию.

Максимальные значения уровня тестостерона в 8—9 раз выше таковых накануне линьки, что хорошо согласуется с аналогичными результатами, полученными на других видах (Akesson, Raveling, 1981; Balthazart, Hendrick, 1976; Dittami, 1981; Donham, 1979; Jallageas et al., 1978). Из данных этих работ следует, что предгнездовое повышение концентрации андрогена длится 2—3 мес. Следовательно, пик уровня тестостерона у краснозобой казарки в зоопарке должен иметь место в то время, когда фенологическая обстановка в Москве не позволяет это осуществить. С другой стороны, можно предположить, что для казарки сроки подобного подъема могут быть более сжатыми, поскольку из-за обитания в высоких широтах казарка проходит весь цикл размножения за 70—80 дней.

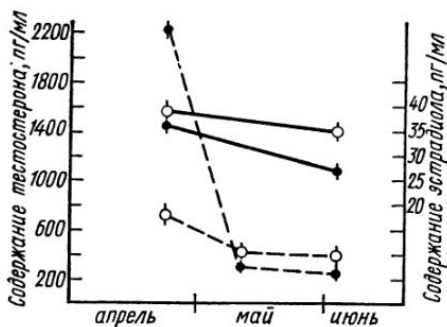


Рис. 3. Изменение содержания тестостерона (прерывистые линии) и эстрадиола (сплошные линии) у самцов краснозобых казарок при таймырском (светлые знаки) и московском (темные знаки) фотопериодах. Вертикальные линии при знаках — величина SE

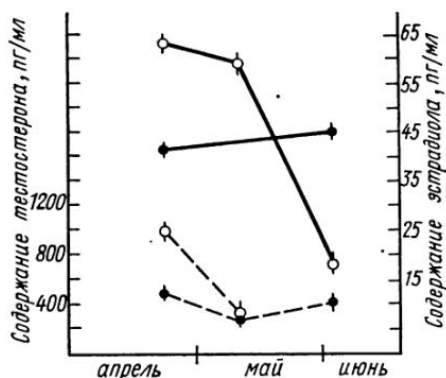


Рис. 4. Изменение содержания тестостерона (прерывистые линии) и эстрадиола (сплошные линии) у самок краснозобых казарок при таймырском (светлые знаки) и московском (темные знаки) фотопериодах. Вертикальные линии при знаках — величина SE

Максимальные значения уровня эстрадиола у самок, стимулированных фотопериодом, находились в интервале 50—70 пг/мл, что может быть связано с некоторым подъемом репродуктивной активности, так как они выше базальных в 3 раза. Сведения в литературе по этому вопросу носят противоречивый характер. Например, у размножавшихся самок канадских казарок зафиксировано 4—5-кратное повышение уровня эстрадиола в течение 3 недель, при этом у неразмножавшихся самок титр гормона существенно не изменялся (Akesson, Raveling, 1981). Схожая ситуация наблюдалась у кряквы (Bluhm et al., 1983a), в то время как у североамериканского краснозобого нырка отмечены минимальные различия в уровнях эстрадиола между размножающимися и неразмножающимися самками (Bluhm et al., 1983b).

В этом свете особенно ценна информация об уровне эстрадиола у самок краснозобых казарок, размножающихся в гнездовом ареале — на Таймыре. И. О. Костин сообщает, что в начале яйцекладки титр эстрадиола у самок равен 63,5 пг/мл, у самок с полными кладками — 260 и 105 пг/мл, тогда как у контрольных самок — в среднем 10—15 пг/мл. Наши данные показывают, что начальные этапы секреции эстрадиола у фотостимулированных птиц хорошо согласуются с природными данными, но в дальнейшем резкого повышения уровня эстрадиола у них не произошло.

Вариации гормонов у краснозобых казарок без фотостимуляции практически не связаны с репродуктивным поведением.

Таким образом, краснозобые казарки в условиях зоопарка реагируют на фотостимуляцию смещением гормональной активности на более ранние сроки как у самцов, так и у самок. Повышение уровня тестостерона у фотостимулированных самцов свидетельствует о достижении ими репродуктивной готовности. Значения концентрации эстрадиола в плазме самок находящейся в области, не обеспечивающей полную репродуктивную активность.

ЛИТЕРАТУРА

Akesson T. R., Raveling D. G. Endocrine and body weight changes of nesting and non-nesting Canada geese//Biol. Reprod. — 1981. — Vol. 25. — P. 792—804.

Balthazard J., Hendrick J. Annual variation in reproduction behaviour, testosterone and plasma FSH levels in the Rouen duck, *Anas platyrhynchos*//Gen. Compar. Endocr. — 1976. — Vol. 28. — P. 171—183.

Bluhm C. K., Phillips R. E., Burke W. H. Serum levels of luteinizing hormone, prolactin, estradiol and progesterone in laying and non-laying mallards (*Anas platyrhynchos*)//Biol. Reprod. — 1983a. — Vol. 28. — P. 295—305.

Bluhm C. K., Phillips R. E., Burke W. H. Serum levels of luteinizing hormone, prolactin, estradiol and progesterone in laying and non-laying canvasback duck (*Aythya valisineria*)//Gen. Compar. Endocr. — 1983b. — Vol. 52. — P. 1—16.

Dittami J. P. Seasonal changes in the behaviour and plasma titers of various hormones in barheaded geese, *Anser indicus*//Z. Tierpsychol. — 1981. — Vol. 55. — P. 289—324.

Donham R. S. Annual cycles of plasma luteinizing hormones and sex hormones in male and female mallards (*Anas platyrhynchos*)//Biol. Reprod. — 1979. — Vol. 21. — P. 1273—1285.

Farner D. S., Wingfield J. C. Reproductive endocrinology of birds//Ann. Rev. Physiol. — 1980. — Vol. 42. — P. 457—472.

Jallageas M., Tamisier A., Assenmacher I. A comparative study of the annual cycles in sexual thyroid function in male pecking duck (*Anas platyrhynchos*) and teal (*Anas crecca*)//Gen. Compar. Endocr. — 1978. — Vol. 36. — P. 201—210.

Murton B. K., Kear J. The influence of daylight in the breeding of diving ducks//Int. Zoo Yb. — 1973. — Vol. 13. — P. 19—23.

A. N. Borisov

ENDOCRINE RESPONSE TO PHOTOSTIMULATION IN MALES AND FEMALES OF RED-BREASTED GOOSE (*BRANTA RUFICOLLIS*)

Summary

Previous photostimulation leads to increasing of testosterone level in the males of Red-breasted Goose in comparison with the control birds. In females the content of estradiol remains practically identical with such of control birds.

СИГНАЛИЗАЦИЯ ПТИЦ

*И. Р. Бёме***ФОРМИРОВАНИЕ ЗВУКОВЫХ РЕПЕРТУАРОВ
ДРОЗДА-БЕЛОБРОВИКА И ПЕВЧЕГО ДРОЗДА**

Изучение акустических репертуаров близких видов птиц позволяет выявлять черты сходства и различий, связанные с особенностями их биологии. Акустический репертуар дрозда-белобровика был исследован А. С. Мальчевским (1982), а развитие сигналов в онтогенезе у белобровика и певчего дрозда — автором настоящей работы (Бёме, 1976). Однако в перечисленных работах отсутствовал детальный анализ сигналов, в частности не приводились физические характеристики. Далее, неполное описание отдельных сигналов дроздов приведено в книге Г. Бергмана и Г. Хельба (Bergmann, Helb, 1982). В настоящей работе исследовано формирование звуковых сигналов в процессе индивидуального развития, приведены разработанные схемы формирования акустического репертуара у двух видов дроздов и подробные описания позывов и ювенильных песен.

Птенцов выращивали в изоляции от взрослых птиц своего вида по методике «каспаргаузер, тип БЗ» (Lanyon, 1960). Регистрация сигналов, издаваемых птенцами в различных ситуациях, проводилась ежедневно. Полученные магнитофонные записи в дальнейшем проанализированы на осциллографе С-1 и спектрографе «Спектр-1». Для каждого сигнала определяли частотный диапазон, рисунок частотной модуляции и временную структуру позывов.

Развитие акустических сигналов дрозда-белобровика проанализировано на птенцах, взятых из двух гнезд в Подмоскowie в возрасте 5 и 10 дней. В первые 6 дней жизни у птенцов отмечается только пищевой сигнал («пищевой I»), который издается перед и во время кормления и звучит как «чри-чи-чи». После насыщения птенцы засыпают и молчат до следующего кормления. Частотный диапазон этого сигнала 2,0—6,5 кГц, длительность 127 мс. Интервалы между позывами меняются в широких пределах (от 20 до 940 мс) без определенной закономерности (рис. 1, а).

На 7-й день после вылупления у птенцов появляется новый позыв «во сне», который издается непосредственно после насыщения птенцов. Он представляет собой отдельные тихие посылки, буквенно его можно передавать как «чи... пень». Частотный диапазон сигнала 1,0—4,9 кГц, длительность 139 мс, интервал между посылками 277 мс.

На 8-й день жизни у птенцов появляется сигнал «слетка» (рис. 1, б) — одиночный звонкий позыв, который в этом возрасте издается перед кормлением и после него. Он звучит как «чррр». Частотный диапазон 2,3—6,6 кГц, длительность 183 мс, интервал между сигналами 282 мс. Сигнал «слетка» формируется в репертуаре птенцов за 2—4 дня до вылета из гнезда. Таким образом, наблюдается опере-

жающее становление структуры сигнала по отношению к его биологическим функциям. У птенцов, выращенных в большой группе, позыв «слетка» исчезает из репертуара на 14-й день, у одиночно выращенных птенцов он остается и сохраняется до 1,5-месячного возраста.

На 9-й день жизни у птенцов происходит замена сигнала «пищевой I» на «пищевой II», который представляет собой модулированный позыв, имеющий большое число вариаций. Он издается во время кормления и при виде корма. Наибольшую интенсивность сигнал имеет во время первого утреннего кормления. В этот период в состав пищевого позыва входят разнообразные звуки, некоторые из них в дальнейшем

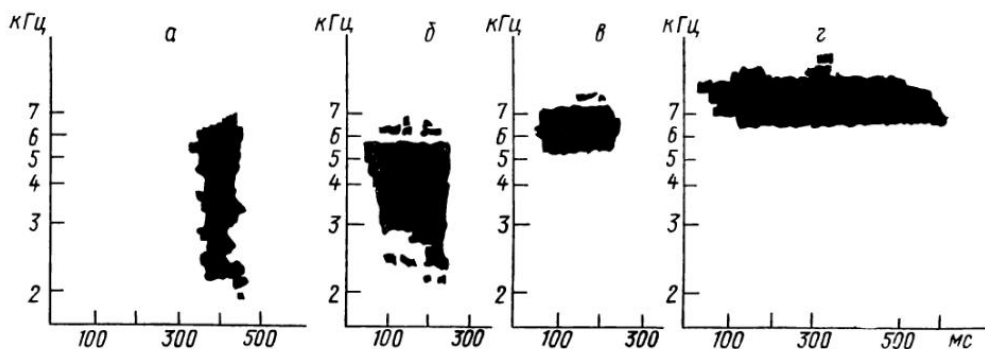


Рис. 1. Спектрограммы позывов дрозда-белобровика:
а — «пищевой I», б — «слетка», в — «крика покинутого», г — «тревога III»

преобразуются в самостоятельные сигналы. Позыв звучит как «пчи-чрр», «джирр». Частотный диапазон его — 3,3—7,8 кГц, длительность одного элемента — 150 мс. На 9-й же день жизни у птенцов появился сигнал «во сне» — ворчащие звуки. Частотный диапазон 1,5—8,5 кГц, длительность 1575 мс.

На 10-й день после вылупления птенцы белобровика покидают гнездо, а уже на 11-й день в их звуковом репертуаре появляется первый тревожный позыв — «крик покинутого», звучащий как «пьи» (рис. 1, в). Его издает птенец, отделенный от выводка. Частотный диапазон сигнала 5,2—7,9 кГц, длительность 145 мс, интервал между сигналами 1525 мс. В этот же день у птенцов формируется новый пищевой сигнал — «ленивого выпрашивания пищи», который издают птенцы после насыщения при дальнейшем продолжении предъявления корма. Как правило, сигналы объединены в серии. Частотный диапазон 1,9—7,5 кГц. Длительность одного элемента 213 мс, интервал между элементами 278 мс, длительность серий 4040 мс.

Сигнал «слетка» после вылета птенцов из гнезда приобретает две основные функции: 1) призыва родителей и маркировки местоположения птенца; 2) контактного сигнала молодых птиц.

На 13-й день жизни у слетков появляется «птенцовое бормотание». Оно издается после кормления и, вероятно, является производным сигналов «во сне» и «ворчания». «Птенцовое бормотание» имеет комфортное значение. Его частотный диапазон 1,0—8,0 кГц, длительность более 1 мин.

Сразу после вылета птенцов из гнезда и перехода к самостоятельной жизни в их акустическом репертуаре число сигналов значительно возрастает и одновременно увеличивается число функций каждого из

них. Сигналы становятся мультифункциональными. Это свидетельствует о становлении более тонкой реакции птиц на изменения, происходящие во внешней среде. Особенно характерно появление у слетков в короткий промежуток времени нескольких тревожных сигналов, используемых в различных ситуациях.

На 19-й день жизни у дроздов-белобровиков формируется первый тревожный позыв — «тревога I» (рис. 2, а). Это характерный для многих дроздов треск. Впервые его издал птенец, оказавшийся в незнакомой обстановке, в дальнейшем этот же сигнал птенцы издавали при виде сыча или собаки. Голосовой сигнал часто сопровождается пощел-

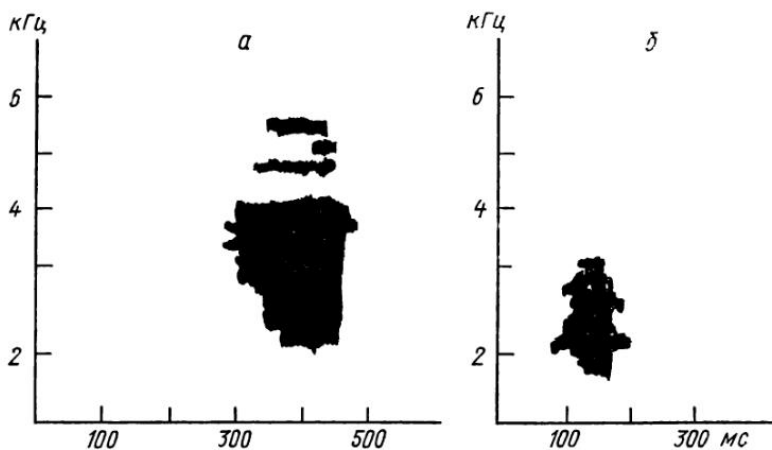


Рис. 2. Спектрограммы позывов дрозда-белобровика: а — «тревога I», б — «вечернего беспокойства»

киваниями клюва. Частотный диапазон «тревоги I» 1,9—5,6 кГц, длительность 290 мс. Интервал между позывами 100 мс. Отдельные сигналы часто сливаются в длинные трели.

На 24-й день жизни у слетков формируется второй тревожный сигнал, который издают и взрослые птицы при виде хищника возле гнезда, — «тревога II». Это громкий крик, сопровождающийся пощелкиваниями клюва. Его частотный диапазон 4,3—9,8 кГц, длительность 202 мс, средний интервал между сигналами 130 мс. Птенцы используют сигнал в момент максимального возбуждения.

В этот же день у молодых белобровиков появляется еще один тревожный позыв, так называемый сигнал «на ястреба», — «цзии» («тревога III»). В наших условиях птенцы издавали его без всякой внешней мотивации или при общем беспокойстве. Частотный диапазон сигнала 6,0—9,1 кГц, длительность 500 мс (рис. 1, г).

В возрасте 4 нед у птенцов впервые наблюдаются конфликтные взаимодействия, которые, как правило, возникают при спорах за корм. Это жужжащие звуки, имеющие одинаковые характеристики с сигналом «ленивого выпрашивания пищи».

Ко 2-му месяцу жизни из репертуара дроздов полностью исчезают пищевые сигналы, сигналы «слетка» и «крик покинутого». В этом возрасте усиливаются агонистические взаимодействия птиц. Учащаются случаи споров за корм, удобное место на жердочке и т. д. Перечисленные ситуации сопровождаются сигналом «тревога II», который могут

издавать как атакующий, так и защищающийся птенцы. Возрастание числа конфликтных ситуаций совпадает со временем распада выводков у белобровика. В этот же период у всех птиц формируется «осенняя подпесня», имеющая индивидуальный характер у каждой особи. Ее частотный диапазон 1,2—8,0 кГц, длительность более 5 мин. Через месяц после появления подпесни в ее структуру начинают включаться тревожные позывы. В 4-месячном возрасте птицы перестают издавать подпесню, что совпадает с периодом линьки и миграционной активностью.

К началу 3-го месяца жизни по вечерам можно слышать крики «вечернего беспокойства» — «чек», которые, вероятно, являются стайным сигналом и служат для поддержания контактов между птенцами, находящимися в группе. Частотный диапазон сигнала 1,7—3,0 кГц, длительность 120 мс, интервал между позывами 230 мс (рис. 2, б).

В возрасте 5 месяцев у белобровиков формируется еще один стайный сигнал — «пролетный крик». Его появление совпадает с усилением миграционной активности. Он издается только в ночное время суток. «Крик» состоит из двух сигналов — «беспокойства» и особого сигнала «ттии» («тревога IV»). Частотный диапазон последнего 1,7—3,0 кГц, длительность 122 мс. «Пролетный крик» исчезает из репертуара птиц в 6-месячном возрасте, что по времени совпадает с окончанием миграционного беспокойства. Схема развития сигналов акустического репертуара дрозда-белобровика в онтогенезе приведена на рис. 3.

Развитие сигналов певчего дрозда прослежено у 7 птенцов в возрасте 5 дней, взятых в Подмоскovie из двух гнезд. В течение первых 5 дней жизни птенцы издают только пищевой сигнал («пищевой I») в самых разнообразных ситуациях и в ответ на любое внешнее или внутреннее раздражение. Это модулированный, звучащий как «тюрити» позыв с диапазоном частот 2,8—8,2 кГц, длительностью 70—200 мс (в среднем около 95 мс). Интервалы между отдельными сигналами меняются в широких пределах, но в среднем равны 270 мс.

На 6-й день в репертуаре птенцов появляются сразу два новых сигнала: «во сне» и «крик покинутого». Первый из них, монотонное повсвистывание «ти-ти-ти», птенцы издают после кормления, обычно с закрытыми глазами. Сигнал издается отдельными импульсами в диапазоне частот 3,2—4,6 кГц. Длительность импульса в среднем равна 64 мс, а интервалов между импульсами — 240 мс. «Крик покинутого» издает птенец, оставшийся в гнезде в одиночестве. Он звучит как «чень». Частотный диапазон позыва 2,3—8,1 кГц, средняя длительность 118 мс, интервал между криками более 1400 мс. Одновременное появление двух специализированных сигналов, имеющих резко различный, в ряде случаев противоположный смысл, свидетельствует о новом этапе перестройки функциональных систем организма птенца, обеспечивающей более высокий уровень дифференциации явлений внешней среды.

На 9-й день после вылупления у птенцов происходит замена сигнала «пищевой I» на сигнал «пищевой II». Это более громкий и звонкий позыв, чаще всего издаваемый сериями, которые включают различное число элементов — от 4 до 20 (рис. 4, б). Он звучит, как «чвичии». Частотный диапазон сигналов 4,2—5,5 кГц, длительность единичного элемента в серии 294 мс, длительность серии 4243 мс, интервалы между элементами 135 мс, между сериями — 330 мс.

В этот же день у певчих дроздов появляется сигнал «слетка». Это одиночный звонкий модулированный позыв, звучащий, как «пчи», издаваемый до и после кормления. Сигнал формируется в репертуаре

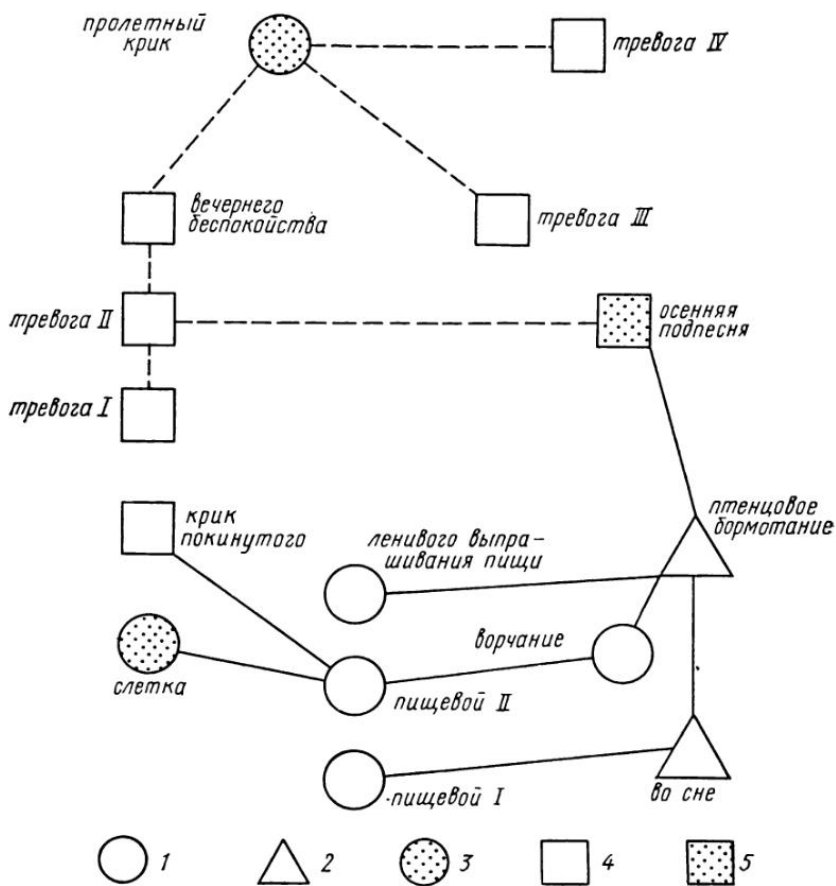


Рис. 3. Схема развития акустических сигналов дрозда-белобровика: 1 — пищевые позывы, 2 — комфортные, 3 — групповые, 4 — оборонительные, 5 — сексуальные

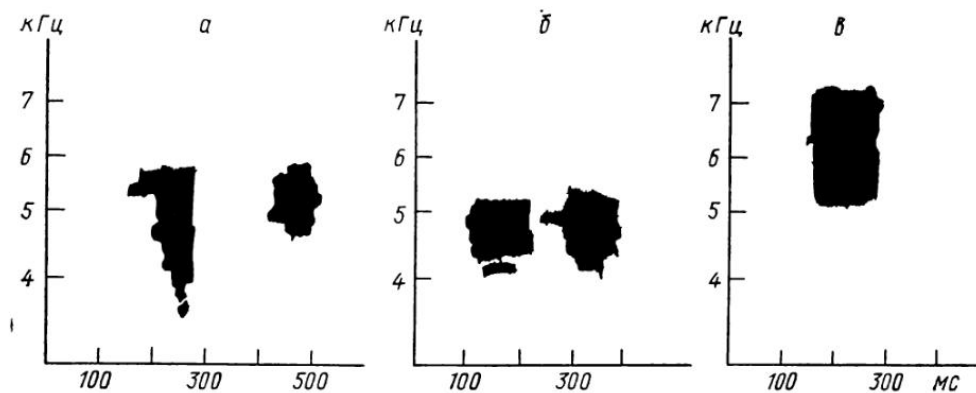


Рис. 4. Спектрограммы позывов певчего дрозда: а — «ленивого выпрашивания пищи», б — «пищевой II», в — «пролетного крика»

птенцов до момента вылета их из гнезда. Это может рассматриваться в качестве свидетельства опережающего развития структуры позыва по отношению к его биологическим функциям. Описываемый сигнал характеризуется диапазоном частот 5,2—7,8 кГц, длительностью 100—180 мс (в среднем 128 мс) и интервалами между отдельными посылками 900 мс.

На 10-й день жизни в сигнализации птенцов певчего дрозда появляется весьма характерная деталь: после насыщения, в отличие от аналогичных ситуаций предшествующих дней, птенцы не замолкают, а некоторое время продолжают выпрашивать корм, используя при этом

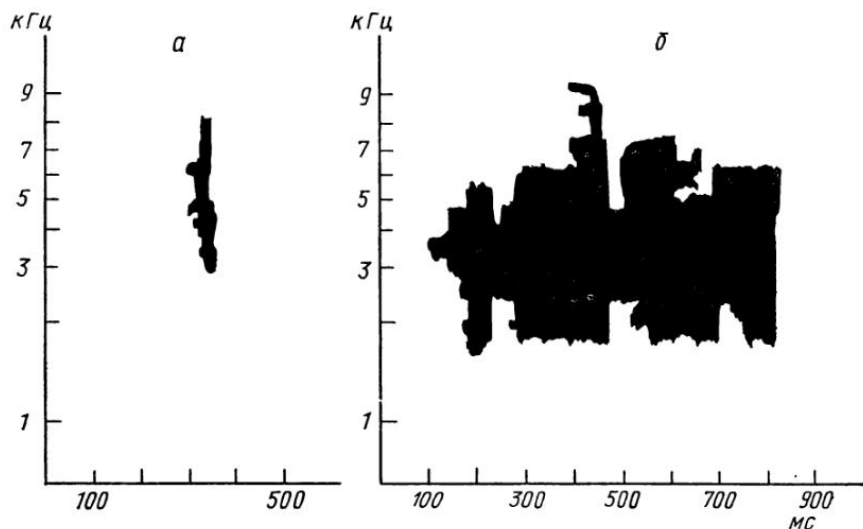


Рис. 5. Спектрограммы позывов певчего дрозда: а — «тревога I», б — «тревога III»

трещащие звуки, которые мы рассматриваем как отдельный позыв «ленивый пищевой» (рис. 4, а), или «ленивого выпрашивания пищи». Это модулированные звуки с диапазоном частот 3,5—5,4 кГц, длительностью около 115 мс, интервалами, меняющимися от 60 мс до 4 с (в среднем 650 мс).

На 12-й день жизни у птенцов формируется комфортный сигнал «птенцовое бормотание», состоящий из тихих ворчащих звуков. Частотный диапазон «бормотания» 1,0—9,0 кГц, длительность более 1 мин. Как и у описанного ранее вида, «бормотание» издают только сытые птенцы, часто при этом с закрытыми глазами.

На 10—12-й день жизни птенцы певчего дрозда покидают гнездо, а на 14-й день у них появляется первый тревожный позыв. Это сигнал «тревога I». Рассматриваемый период жизни дроздов характеризуется новым расширением эмоциональной отзывчивости птенцов и появлением у них следующей группы сигналов на отдельные объекты. Позыв «тревога I» (рис. 5, а), звучащий как «чок», имеет диапазон частот 3,0—8,0 кГц и длительность 10—30 мс. Он представляет собой резкий крик, сопровождающийся пощелкиваниями клюва и прыжками птенцов с распушенными крыльями по клетке.

На 17-й день жизни птенцов в их акустическом репертуаре появляется новый тревожный позыв — сигнал «тревога II», или «на ястреба». В наших условиях этот сигнал птенцы издавали при внезапных

резких движениях человека или при появлении собаки. Аналогичная ситуация возникала и тогда, когда за окном помещения внезапно мелькал силуэт пролетающей птицы. Позыв «тревога II» — модулированный, звучащий как резкое и долгое высокое «цiii», имеет две частотные составляющие. Первую — с диапазоном частот 1,1—1,5 кГц, вторую — 6,8—10,0 кГц. Длительность сигнала около 300 мс. Птица, издавая этот позыв, сидит неподвижно с вытянутой шеей и плотно прижатыми перьями. В более позднем возрасте (более 3 мес) этот сигнал претерпевает структурные изменения. В нем исчезает низкочастотная составляющая, основная частота сигнала около 8 кГц, а длительность 250 мс. Вероятно, происходит процесс постепенного «дозревания» вокальной системы молодой птицы, сопровождающийся становлением окончательной структуры этого как акустического, так и «функционально» крайне специализированного позыва.

На 20-й день формируется «крик бедствия». Впервые его издал раненый птенец. Это громкий, резкий крик.

У певчего дрозда по сравнению с другими близкими видами сигналы тревоги, имеющие различное значение, появляются раньше, чем «крик бедствия». Характерным также является и то, что все эти сигналы формируются у певчего дрозда после вылета птенцов из гнезда. У других видов дроздовых мы чаще наблюдаем противоположную картину: сигналы бедствия и тревоги формируются еще когда птенцы находятся в гнезде. Эту особенность развития сигналов певчего дрозда, по-видимому, можно связать с одиночным образом жизни птиц этого вида, более скрытым расположением гнезд и более осторожным поведением слетков.

На 23-й день жизни при споре за корм или удобное место слетки начинают издавать объединенные вместе сигналы «на ястреба» и «тревога I». Они отмечаются у всех вступающих в конфликт птиц. Наши наблюдения показывают, что представления П. Марлера (Marler, 1956) о высоком свисте как специализированном и универсальном для многих видов сигнале «на ястреба» следует рассматривать как слишком сильную метафору. По-видимому, более прав А. С. Мальчевский (1976), определивший подобные звуки как сигналы «замаскированной тревоги».

В возрасте 24 дней у одного из наших птенцов появился особый «крик кормления», который сопровождался специфическим поведением: птенец берет корм в клюв, разворачивает крылья, мелко ими трепещет, переступает лапками и пытается накормить другого птенца. «Крик кормления» — тихий дребезжащий звук с частотным диапазоном 1,3—4,0 кГц, длительностью 201 мс и интервалами между отдельными сигналами 115 мс. Этот же сигнал в сходной ситуации издавала другая птица в возрасте 3,5 мес. Данное явление, вероятно, можно рассматривать как элементы родительского поведения у птенцов и молодых птиц женского пола и брачного поведения у самцов.

На 25-й день жизни в структуру «птенцового бормотания» певчих дроздов помимо ворчащих звуков и тресков включаются и элементы тревожных сигналов.

К концу 1-го месяца жизни из репертуара молодых певчих дроздов исчезают сигналы «слетка», «во сне», пищевые, а остаются только тревожные. Этот период характеризуется переходом птенцов к самостоятельному питанию и отделением выводка от взрослых птиц.

К 2-месячному возрасту у птенцов появляется булькающий (пульсирующий) сигнал тревоги — «тревога III». Впервые птенцы издали его при ссаживании двух выводков, содержавшихся ранее отдельно.

В дальнейшем этот позыв сопровождается многие ситуации: драки, резкие движения человека, внезапные вспышки света и т. д. Однако он всегда появляется лишь при максимальном возбуждении птицы. Сигнал имеет частотный диапазон 5,6—9,0 кГц, длительность 710 мс (рис. 4, в).

В возрасте 3 мес из репертуара дроздов исчезает «птенцовое бормотание» и остаются лишь тревожные сигналы. Спустя 1,5 мес у певчих дроздов формируется «осенняя подпесня», которая играет важную роль в звуковой сигнализации птиц этого возраста. Подпесня имеет индивидуальные различия и может состоять из нескольких различающихся по громкости звучания частей. Частотный диапазон подпесни 1,2—8,0 кГц, длительность более 1 мин, в некоторых случаях более 1 ч. Период выпадения подпесни из звукового репертуара совпадает с осенней линькой птиц и началом миграционной активности.

На 2-м месяце жизни у певчих дроздов формируется «пролетный крик» (рис. 5, б), который сопровождается беспокойными прыжками по клетке. Птицы издают его только по ночам. Этот позыв обеспечивает контакт особей в стае при ночных перелетах. По звучанию и физическим характеристикам крик сходен с сигналом «слетка». После прекращения миграционной активности дроздов сигнал исчезает из репертуара. Развитие акустических сигналов певчего дрозда в онтогенезе приведено на рис. 6.

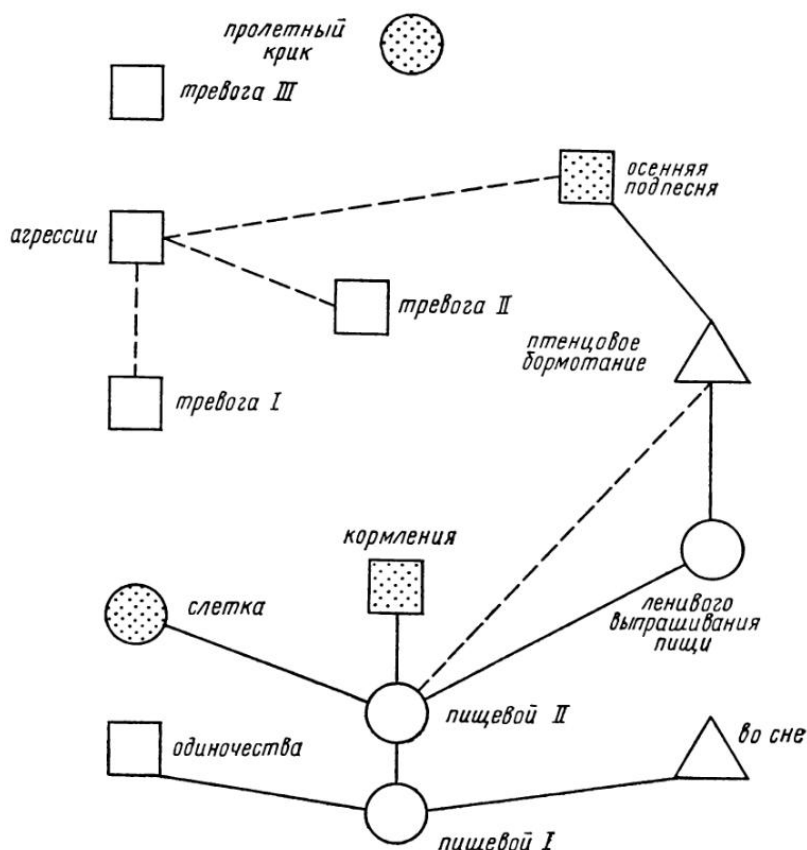


Рис. 6. Схема развития акустических сигналов певчего дрозда. Обозначения те же, что и на рис. 3

Из приведенного выше материала видно, что развитие акустических репертуаров двух видов дроздов — певчего и белобровика — весьма сходно. Полный репертуар позывов у птиц этих видов окончательно формируется к 5 мес. Пищевые сигналы появляются в одно и то же время, число их одинаково. Для исследованных видов дроздов характерно опережающее развитие структуры сигнала «слетка» по отношению к его биологическим функциям. При высоком уровне пищевой

Таблица

**Сравнение развития акустических сигналов у дроздов
певчего и белобровика**

Название сигнала	Время появления, дни	
	певчий дрозд	белобровик
«Пищевой I»	1	1
«Во сне»	6	7
«Крик покинутого»	6	11
«Пищевой II»	9	9
«Слетка»	9	8
«Ленивого выпрашивания пищи»	10	11
«Птенцовое бормотание»	12	13
«Тревога I» (треск)	14	19
«Тревога II» («циии»)	17	24
«Тревога» («чёрр-дзин»)	—	24
«Крик бедствия»	20	?
«Агрессии»	23	2 мес
«Кормления»	24	—
«Тревога III» (булькающий сигнал)	2 мес	—
«Вечернего беспокойства»	—	3 мес
«Тревога IV» («тциии»)	—	5 мес
«Осенняя подпесня»	25	2 мес
«Пролетный крик»	4 мес	5 мес

мотивации птенцы, издавая пищевые сигналы, как правило, чередуют их с другими позывами. По-видимому, в период максимального пищевого возбуждения большинство сигналов не несет смысловой нагрузки и действует только в эмоциональной сфере.

Наиболее разнообразно у обоих видов представлены тревожные позывы (табл.), которые, видимо, в свою очередь дают начало и агрессивным. Многие важнейшие моменты различия сигнальных систем этих двух видов определяются, на наш взгляд, полуколониальным образом жизни белобровика и «неколониальностью» певчего дрозда. Этими особенностями биологии можно, например, объяснить позднее становление тревожных позывов, а так же раннее проявление агрессии и появление агрессивных сигналов в выводах певчего дрозда.

ЛИТЕРАТУРА

- Бёме И. Р. К проблеме онтогенеза позывов дрозда-белобровика и певчего дрозда // Групповое поведение животных: Тез. докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. — М., 1976. — С. 25—27.
- Мальчевский А. С. Звуковое общение животных (на примере птиц) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. — 1976. — Вып. 4, № 21. — С. 19—30.
- Мальчевский А. С. Биологические основы звуковой коммуникации // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, № 7. — С. 1000—1008.
- Мальчевский А. С., Голованова Э. Н., Пукинский Ю. Б. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом. — Л., 1972. — 207 с.
- Bergmann H. H., Helb H.-W. Stimmen der Vögel Europas. — München; Wien; Zürich, 1982. — 416 S.

Lanyon W. E. The ontogeny of vocalization in birds//Animal sounds and communication//Ed. W. E. Lanyon, W. H. Tavolga. — Washington, 1960. — P. 321—347.

Marler P. The voice of the chaffinch and its functions as a language//Ibis. — 1956. — Vol. 98, N 1—4. — P. 231—261.

I. R. Boehme

**DEVELOPMENT OF SOUND REPERTOIRES IN REDWING
(TURDUS ILIACUS) AND SONG THRUSH (T. PHILOMELOS)**

S u m m a r y

The acoustic repertoire of nestlings bringing up in isolation from parents and other adults of their own species was studied day by day. The development of acoustic repertoire in Redwing and Song thrush is similar. Full repertoires form in 5 month age. The difference in schedules of sound repertoire development in these two species is explained by the level of their coloniality.

Г. Н. Симкин, М. В. Штейнбах

ПЕСНЯ ЗЯБЛИКА И ВОКАЛЬНЫЕ МИКРОГРУППИРОВКИ У ПТИЦ

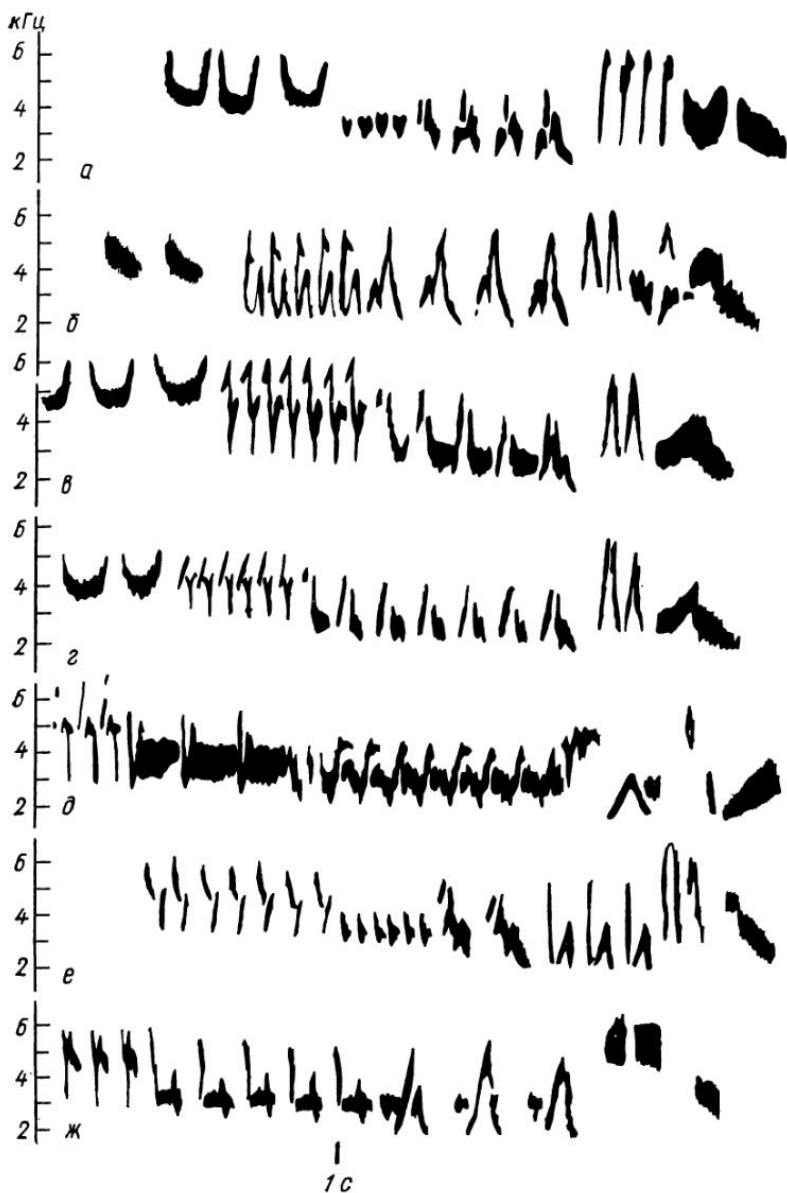
Изучению онтогенеза и особенностей организации песни зяблика посвящено немало работ. Классическими стали исследования В. Сорпе (Thorpe, 1954, 1958, 1961) и Ф. Ноттебома (Nottebohm, 1969, 1970) по онтогенезу песни, работы Н. Дергунова (1925а, б), А. Н. Промптова (1927, 1930), П. Марлера (Marler, 1952, 1956) и Р. Тильке (Thielcke, 1969), указывающие на типологическую организацию песни и основные черты ее географической изменчивости. Серия исследований посвящена географической изменчивости росчерка песни (Sick, 1939, 1950; Thielcke, 1969).

В 1978 г. мы обратили внимание на высокую изменчивость росчерка в отдельных микрогруппировках птиц. Было установлено, что самцы зяблика, гнездящиеся в непосредственном соседстве, часто, особенно в раннеутренние часы, используют для установления вокальной согласованной связи одинаковые типы песен и росчерков (Симкин, 1982, 1983). В дополнение к ранее опубликованным наблюдениям о наличии у каждого зяблика нескольких типов песен нам удалось показать, что в пределах поселений и отдельных микрогрупп зябликов встречаются птицы с разными по степени сложности песнями и разным числом типов песен и росчерков у одной птицы. Во многих группах из 5—7—10 самцов обнаружены особи с большим (до 5 и даже 7) числом типов песен, зяблики с двумя-тремя и, наконец, птицы с единственным типом песни.

Последующие наблюдения позволили нам прийти к заключению о том, что активное пение зябликов нередко выступает в качестве механизма сплочения, консолидации микрогруппы, а не «территориально-отталкивающего», «репеллентного» механизма, как со времен Г. Говарда (Howard, 1920, 1929) было принято в литературе.

Ожесточенные схватки самцов, по нашим данным, чаще имеют место либо в период становления поселения и весеннего формирования микрогрупп, либо в случаях попытки проникновения на территорию сложившейся микрогруппы новой птицы и особенно птиц со сложными тождественными местным самцам типами песен, а иногда и птицы с «чужим» напевом. Указанные факты подтверждают мультифункциональное значение песен птиц, о чем мы упоминали раньше (Симкин, 1972а, б).

Основываясь на различиях типов песен по степени их акустической сложности (рис.), мы обнаружили, что зяблики с наиболее сложными и совершенными типами песен обычно гнездятся на относительно больших (до 100—150 и даже 200 м) расстояниях друг от друга. Наоборот, самцы с наиболее простыми типами песен чаще образуют довольно



Сонограммы наиболее сложных, совершенных песен зябликов:
а — «двухтрелевая» песня еловых биоморф средней полосы СССР; **б** — «бабочка» березовых биоморф формации березово-еловых лесов; **в** — «бабочка» березовых биоморф (подгаечная, возможно, сосново-еловый вариант); **г** — «бабочка» березовых биоморф (сосновый вариант типа «грибок»); **д** — «многоверетенная» песня сосновых, по-видимому, неморальных биоморф; **е** — «особая» песня дубравных биоморф; **ж** — «пучковая длинная» песня глухих лесов

плотные микрогруппы и легко входят в непосредственный контакт как друг с другом, так и с самцами, вокальный репертуар которых включает помимо простых и сложные (совершенные) типы песен.

Таким образом, наметился основной принцип объединений зябликов: в отдельные микрогруппы допускаются либо самцы с простыми

типами песен, либо самцы с разными типами совершенных песен. Иными словами, выявился принцип частого многоступенчатого и иерархически организованного сплочения микрогрупп на основе разнокачественного по сложности вокального репертуара особей.

Различия в степени сложности песен заставили нас признать онтогенетическую (возрастную) природу этого явления. Однако последующие наблюдения показали, что типы песен зависят как от возраста, так и филогенетических тенденций. Нам удалось показать, что в лесу обычны (особенно в дневные, полуденные и предвечерние часы, на спаде вокальной активности) сеансы согласованного пения зябликов из разных вокальных микрогрупп. Эти связи, устанавливаемые уже не в пределах микрогруппы, а между отдельными вокальными группами, как правило, тоже осуществляются на основе подбора поющими партнерами сходных типов песен, но уже иных, чем при раннеутреннем внутригрупповом пении. Такую связь, как правило, поддерживают либо доминанты, старые самцы, имеющие в своем репертуаре наиболее сложные и совершенные типы песен, либо близкие к ним по активности пения, богатству вокального репертуара, сложности и числу типов песен взрослые самцы — субдоминанты.

Более масштабные сравнения типов напевов и росчерков у зябликов из окрестностей Звенигородской биологической станции МГУ и пос. Кратово Московско-Рязанской железной дороги на основе записей песен 1967—1979 гг., а затем и из других районов европейской части СССР, Западной Сибири и Кавказа (на конец 1986 г. обследовано более 60 областей) позволили установить еще более разительные факты. При огромном разнообразии росчерков и типов песен каждого из подмосковных поселений, удаленных на расстояние более 100 км, оказались общими не только наборы многих типов росчерков, но и соответствующие им (в подавляющем большинстве случаев довольно строго) многие типы песен. Высокая устойчивость типов песен и росчерков как в пространстве, так и во времени (записи за период примерно 20 лет), по нашему мнению, свидетельствует об относительно жесткой генетической детерминации типов песен при одновременной множественности типов песен у каждой особи.

Жесткая детерминация песни, особенно у зяблика, может изменить и наши представления об инстинкте. Возможно, что многие явления (и онтогенез песни зяблика в том числе), которые по общему мнению связываются со свободным условно-рефлекторным (копирующим) научением, в строгом смысле к категории подобных явлений не относятся. Ряд замечаний по этому поводу мы высказали в предшествующих работах (Симкин, 1973, 1985).

Многие особые формы онтогенетического «включения», активизации инстинктивных форм поведения и даже структурных элементов функциональных систем организма мы связали с описанным нами явлением сигнальной индукции. Под сигнальной индукцией мы понимаем пусковое, активирующее, а в ряде случаев синхронизирующее и интенсифицирующее воздействие стимуляции, специфичной для данной функциональной системы, на онтогенетическое формирование этой системы и ее свойства. Мы обращаем внимание на особые формы инстинктивной детерминации, которые в онтогенезе не включаются спонтанно и произвольно, а должны быть вызваны, включены, как правило, специфичной для данной системы, но в ряде случаев не специализированной афферентацией.

Иными словами, для включения данного типа звуков, элемента или типа песни, наконец, для включения данной функции или форми-

рования определенной структуры совершенно необходима естественная звуковая стимуляция со стороны партнеров по виду и популяции, как правило, старых опытных птиц, а в ряде случаев «самостимуляция» или голос других молодых птиц. Но эта специфичная стимуляция necessarily должна быть специализированной, т. е. тождественной вызываемой (индуцируемой) форме активности, типу звукового элемента или типу песни. Во многих случаях подобной стимуляции, видимо, не имеет места истинное копирующее (матричное) научение, а включаемый процесс развивается вполне автономно либо в совершенно особых, либо в отличных от стимулирующего звука формах. Чтобы запеть, молодой зяблик должен слышать и слушать старых или молодых партнеров по поселению, но, слушая старых птиц с особо сложными типами песен, он начинает петь совершенно иные песни и не может скопировать особо сложных песен старых и взрослых птиц.

На основе массового картирования и тщательных наблюдений за вокальной активностью зябликов с первых дней их прилета и до окончания периода пения мы пришли к заключению об отсутствии явного копирующего научения песне между соседними птицами в вокальных группах. Подавляющая масса зябликов покидает места гнездовых с теми же песнями, с которыми начинает весеннее пение по прилете. Это тем более разительный факт, что в каждой парцеллярной группе, как правило, объединяются птицы разного возраста и с типами песен разных уровней сложности, включая молодых, исполняющих один-два более простых типа песни. И эти птицы практически не меняют репертуара, в течение всего гнездового периода находясь в непосредственном соседстве со старыми и взрослыми самцами.

Важность звуковой стимуляции (но не истинного копирующего научения) необходимо допустить в связи с тем широкоизвестным фактом, согласно которому молодые зяблики, выросшие в условиях изоляции от взрослых птиц и других партнеров, либо не поют совсем, либо исполняют лишь деформированные, неразвитые песни (Thorpe, 1954, 1958, 1961).

В рассмотренной ситуации приходится допустить существование особой формы «скрытого импринтирования» все более сложных типов песен, которые птица начинает исполнять лишь в следующие годы жизни. При этом приходится «растянуть» период онтогенетического развертывания вокального репертуара и «обучения» песне на несколько лет, что противоречит современному представлению импринтирования песни зяблика в течение первого года жизни (Thorpe, 1961), к тому же совершенно не учитывающему факта множественности типов песен у каждой взрослой особи и резких различий песен по степени их акустической сложности и совершенства. Можно, наконец, постулировать и независимое от истинного копирующего научения многократное (многоступенчатое) саморазвертывание песен разной степени сложности.

Данные, которыми мы располагаем, допускают еще одну интерпретацию указанных явлений. Можно допустить относительно строгую в зависимости от возраста и генетического статуса схему «разрешения» обучению каждому из последовательно формирующихся в онтогенезе все более и более сложных типов песен. Иными словами: генетическое запрограммированное в строго определенное время разрешение обучению вполне определенному типу песни или спонтанное (индукционное) развертывание более совершенных типов песен очередной стадии вокального онтогенеза. Подобный механизм предусматривает множественный ступенчатый или стадийный импринтинг для каждого все более и более совершенного типа песни. При этом набор возможных типов

песен в вокальном репертуаре каждой особи достаточно строго регламентирован ее генетической историей как представителя данного класса биоморф, группы биоморф, популяции и, наконец, целой цепи гибридов.

При подобной интерпретации легче объясняется явление «иерархизма» при объединении зябликов в парцеллярные группировки, согласно которому предпочтительнее в группе птиц оказывается объединение особей с различными типами песен, как бы коллективно создающими более полный набор ведущих типов песен каждого класса биоморф, популяций или групп популяционных систем.

Аналогичные явления, видимо, имеют место и в случае межпопуляционных взаимодействий. В соседствующих материнских и дочерних популяциях обычно еще сохраняется возможность развертывания («включения») или обучения генетически наиболее близкородственным песням, хотя уже и запрещено обучение другим, видимо более древним типам песен. При генетических взаимодействиях популяций подобные явления, по-видимому, уже теряют тотальный характер и проявляются в форме дисперсного статистического процесса. При этом чем дальше в прошлое уходит как прямое, так и не прямое генетическое родство популяций, тем статистически реже встречается феномен «обучения» материнским типам песен, тем меньшее число материнских типов песен разрешается к «обучению» и тем резче выступает параллельный процесс «мутирования» и генетических модификаций родственных типов песен.

В любом случае приходится возражать против постулата «свободы» научения каждому типу песни, практически абсолютно доминирующего в науке наших дней. При свободном обучении песне как во времени, так и в пространстве было бы невозможно сохранение столь уникальной тонкости конструкции множества типов песен, сохранение мелких вокальных «мутаций», отчетливо проступающих в больших статистических сериях песен целых популяционных систем, сохранение четких границ распространения всех типов песен, наконец, в тех же больших сериях распространения должны были бы участвовать «ошибки» научения — случаи свободного комбинирования фрагментов из разных типов и классов песен.

В случае признания более строгой, чем принято считать в настоящее время, генетической детерминации каждого типа песни у разных особей и биоморф неожиданное объяснение приобретает и загадочный факт относительной свободы комбинирования песен, характеризующих разные биоморфы, в репертуарах отдельных птиц. Это явление следует рассматривать как результат относительной легкости скрещивания некоторых биоморф, при котором не совмещаются сами песни, а в полном и неизменном виде они передаются и включаются в репертуар гибридной особи. Одним из наиболее разительных примеров может служить наличие среди песен березовых биоморф зяблика типа «бабочка» весьма специализированных их вариантов, характерных для березовых зябликов, исторически связанных с еловыми формациями (песня типа «классическая еловая бабочка») и формациями сосновых лесов («бабочка сосновая типа «грибок»), изображенные на рисунке.

Таким образом, общая картина организации вокальных репертуаров зяблика носит, с одной стороны, строго детерминированный характер (в плане необычайно строгого и четкого рисунка каждого типа песни) и статистический характер — с другой (в плане частоты встречаемости каждого типа песни в репертуарах отдельных особей, морф и популяций).

Решающими аргументами в пользу изменения старой позиции свободного научения песне у зяблика мы считаем следующие:

1) исключительную типологическую строгость и чистоту практически всех типов песен в огромных популяциях и поселениях зяблика при множественности типов песен каждой популяции (до 80 типов песен для относительно небольшой территории в 700—1000 га) и каждой особи (от 2 до 5 типов песен);

2) отсутствие в микрогрупповых объединениях птиц особей с тождественными по рисунку песнями сложной, совершенной структуры;

3) устойчивость всех выявленных типов песен как во времени (более 20 лет), так и в пространстве (для некоторых типов песен от Урала до Испании, Франции и Италии включительно);

4) отсутствие явного обучающего влияния старых самцов на вокальный репертуар молодых птиц с простыми песнями, входящих вместе с ними в одну парцеллярную группировку (по наблюдениям за многими сотнями птиц ежегодно с первых дней их прилета на гнездовья и до вылета молодняка; практически все зяблики покидают гнездовые участки с теми же типами песен, с которыми прилетают весной);

5) отсутствие ошибок научения и смешивания фрагментов разных, даже весьма близких по ритмической и спектральной структуре типов песен, что было бы совершенно неизбежным в случае свободного научения песне;

6) отсутствие или крайне редкое появление в репертуарах птиц деформированных, искаженных научением или находящихся на различных стадиях обучения (формирования) новым типам песен вокальных структур;

7) даже отдельные типы песен южных и западных зябликов, изредка встречающиеся в полностью чуждом для них вокальном окружении в северных популяциях, сохраняются здесь в первоначальной чистоте, не растворяясь под действием обучающих эффектов онтогенеза песни;

8) одним из важнейших аргументов следует признать строго закономерный и крайне устойчивый в пространстве характер частных «мутаций» вокальных элементов и отдельных типов песни, а также строгое положение их границ в последовательно сменяющих друг друга популяциях птиц;

9) наличие строго закономерных и организованных «филогенетических» ветвей или рядов типов песен, обнаруживающих четкие линии развития от простых (и древних) типов ко все более и более сложным и, наконец, совершенным типам, характерным для птиц отдельных географических районов, но относящихся к одной биоморфе или родственным группам и классам биоморф;

10) отчетливое нисхождение северных совершенных типов песен в специфичных для них ветвях филогенезов ко все более и более простым древним песням, как правило, развертывающееся при движении к югу;

11) нередко наблюдающееся выпадение из вокального репертуара северных морф, их менее сложных или малых предковых форм песен, которые обнаруживаются на юге в репертуарах предковых морф; иными словами, нередкое освобождение морф-потомков от груза архаичных песен своей биоморфы или класса морф;

12) отчетливо раскрывающееся при движении от зон расселения северных, молодых и прогрессивных форм ко все более древним южным и горным формам и популяциям (Карпаты, Копетдаг, Кавказ) нисхождение основных элементов песни к системе позывов (в частности, ни-

схождение многих колен песни к социальному сигналу «пинь», а расчерка и многих типов трелевых элементов песни — к «дождевому» сигналу — рюменью и т. д.);

13) отчетливо проявляющийся процесс слияния в единые типы песен отдельных колен и фрагментов песни, на севере характеризующих совершенно разные биоморфы (свидетельство дивергентного развития, расщепления вокальных структур архаичных песен при дивергенции, обособлении все новых и новых морф и их ветвей);

14) наличие во многих случаях достаточно жесткой и отчетливой связи между вокальным репертуаром (типами и классами колен), с одной стороны, а с другой — окраской, типами гнезд и гнездовых (фитоценотически специализированных) микростаций (краснобрюхость некоторых сосновых морф, серобрюхость еловых и т. д.), что было бы невозможно в случае свободного научения песне;

15) практически осуществляемое запрещение использования имитонов при построении песни у зяблика и общее (генетическое) запрещение имитации звуков других видов птиц.

Эти принципы сформулированы при анализе многих тысяч песен из 60 районов и областей СССР. Они позволяют совершенно по-новому взглянуть на проблему происхождения, эволюции и географической изменчивости не только песни, но и многих других черт морфологического облика птиц. Указанные критерии могут быть применены (с соответствующими коррективами) к другим видам птиц. Они не только вновь подчеркивают огромную сложность феномена песни, но и очерчивают круг проблем и вопросов, на которых следует сосредоточить основное внимание при дальнейшем его изучении. Предложенный перечень может быть использован и как система методических приемов выявления основных принципов построения и географической изменчивости вокальных репертуаров птиц. Мы надеемся, что дальнейшее исследование и анализ свойств песни, охваченных нашим перечнем, будут способствовать решению одной из самых сложных и все еще таинственных проблем — проблемы генетической детерминации и обучения песне.

ЛИТЕРАТУРА

- Дергунов Н. Песня зяблика//Листки БЮН. — 1925а. — № 15.
Дергунов Н. К заметке «Песня зяблика»//Листки БЮН. — 1925б. — № 19.
Промптов А. Н. Фауна певчих птиц//Тр. по краеведению. — Звенигород, 1927. — Вып. 1.
Промптов А. Н. Географическая изменчивость пения в связи с общими вопросами перелетов птиц//Зоол. журн. 1930. — Т. 10, вып. 3.
Симкин Г. Н. О биологическом значении пения птиц//Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед. — 1972а. — № 1.
Симкин Г. Н. Акустические отношения у птиц//Орнитология. — М., 1972б. — Вып. 10.
Симкин Г. Н. Запечатление и модификационные формы поведения животных//Зоол. журн. — 1973. — Т. 52, вып. 10.
Симкин Г. Н. Парцеллярный анализ экологии животных и принцип модальных групп//Тез. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. — М., 1979.
Симкин Г. Н. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц//Орнитология. — М., 1982. — Вып. 17.
Симкин Г. Н. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц//Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1983. — Т. 88, вып. 1.
Симкин Г. Н. Инстинкт, сигнальная индукция, импринтинг//Орнитология. — М., 1985. — Вып. 20.
Howard H. Territory in the bird life. — L., 1920.
Howard H. An introduction to the study of bird behaviour. — Cambridge, 1929.
Marler P. Variation in the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*//Ibis. — 1952. — Vol. 94.
Marler P. The voice of the chaffinch and its function as language//Ibis. — 1956. — Vol. 98.

- Nottebohm F. The «critical period» for song learning//Ibis. — 1969. — Vol. 111, N 3.
- Nottebohm F. Ontogeny of bird song//Science. — 1970. — N 3920.
- Sick H. Über die Dialektbildung beim Regenzuf des Buchfinken//J. Ornithol. — 1939. — Bd 87.
- Sick H. Der Regenzuf des Buchfinken//Vogelwarte. — 1950. — Bd 15.
- Thielcke G. Geographic variation in bird vocalizations//Bird Vocalizations. R. A. Hinde (ed.). — Cambridge Univ. Press, 1969.
- Thorpe W. The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph//Nature. — 1954. — Vol. 173.
- Thorpe W. The learning of song patterns by birds, with special reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*//Ibis. — 1958. — Vol. 100.
- Thorpe W. Bird song. — L.: Cambridge Univ. Press, 1961.

G. N. Simkin, M. V. Schteinbakh

SONGS OF CHAFFINCH (*FRINGILLA COELEBS*) AND VOCAL MICROGROUPS IN BIRDS

S u m m a r y

The presented article shows that on a basis of analysis of Chaffinch songs sonograms it is possible to establish some microgroups of birds which are characterized by general origin.

ФАУНИСТИКА

*В. А. Зубакин, А. Л. Мищенко, Е. В. Абоносимова, О. Н. Волошина,
С. Ю. Ковальковский, Е. Д. Краснова, А. А. Могильнер,
Н. Г. Николаева, Н. А. Соболев, О. В. Суханова, Е. А. Шварц*

**ИЗМЕНЕНИЯ ОРНИТОФАУНЫ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ЗА
ПОСЛЕДНИЕ ДЕСЯТИЛЕТИЯ**

Настоящая работа представляет собой третью часть сообщения о редких видах птиц Московской обл. (первые две части, посвященные неворобьиным и воробьинообразным, опубликованы в выпусках 21 и 22 «Орнитологии»). К середине 80-х гг. в связи с интенсивной мелиорацией крайне тяжелое положение сложилось для птиц верховых болот: белой куропатки, большого кроншнепа и серого сорокопута (может быть, и большого улита). Серый сорокопут, возможно, вообще перестал гнездиться в области, на грани исчезновения оказалась и белая куропатка (не встречена с 1981 г.). Тревожной оказалась ситуация для этих видов не только в Московской области, но и на всей территории Центра, Запада и Северо-Запада европейской части СССР. Белая куропатка и серый сорокопут внесены в Красные книги Белоруссии, Латвии, Эстонии и список легкоуязвимых птиц Ленинградской обл. (Мальчевский, Пукинский, 1983); большой кроншнеп — в Красные книги Белоруссии, Латвии и Литвы и список редких видов, требующих неотложной и специальной охраны в Ленинградской обл. Все это требует незамедлительных мер по охране этих видов, главным образом по сохранению их местообитаний на территории лесной зоны всей европейской части СССР. Что касается Московской обл., то для ее верховых болот, по-видимому, самое худшее уже позади: большинство верховых и переходных болот осушены и разрабатываются, многие уже выработаны. Оставшиеся крупные болота во многих случаях взяты под охрану или намечены к охране, в том числе Дубненский болотный массив, на территории которого созданы заказники «Журавлиная родина» (1979 г., площадь 6200 га) и Дубненский бобровый вокруг оз. Заболотского (1983 г., площадь 3540 га).

Несколько иная ситуация сложилась с видами орнитокомплекса пойменных лугов и травяных болот. Здесь также есть виды, численность которых значительно снизилась, например дубровник и дупель. Численность дубровника нарастала до 40-х гг. нашего столетия (Птушенко, Иноземцев, 1968). В качестве мест его гнездования указывались Красные луга ниже Бородинского моста в черте Москвы, левобережье р. Москвы у Николо-Угрешского монастыря (ныне пос. Дзержинский Люберецкого р-на (Lorenz, 1894), пойменные луга в б. Бронницком, Коломенском, Подольском и Серпуховском уездах (Поляков, 1924). В большом количестве дубровник гнезвился в пойме Пахры у с. Ям (Воробьев, 1925), в пойме Оки между Прилуками и Лужками (Линдгольм, 1913), а также выше и ниже г. Каширы (Промптов, 1934; Мальцев, 1941), по лугам Москворецкой поймы от Москвы до Коломны (Евтюхов, 1941). В 1946 г. птицы этого вида отмечались на торфяных

карьерах Лосиногостовского острова (Смолин, 1948), до 1947 г. дубровник гнездился в Шиховском расширении поймы р. Москвы (западнее Звенигорода) (Птушенко, Иноземцев, 1968), в 50-е гг. отмечен в Орехово-Зуевском районе (Дерим, 1957), в 1953—1956 гг. достаточно высокой была численность дубровника на лугах на месте осушенных болот в долинах р. Яхромы (Леонович, Николаевский, 1981).

К 60-м гг. нашего столетия численность дубровника в области резко упала (Птушенко, Иноземцев, 1968). В настоящее время он стал редким видом области, спорадично распространенным небольшими групповыми поселениями и отдельными парами на остатках пойменных лугов Подмосковья. По сравнению с концом прошлого века резко уменьшилась численность дупеля. Он сохранился на гнездовье только в отдельных местах. Катастрофически снизилась в последние годы и численность перепела.

В то же время есть виды, явно увеличившие численность к концу 70-х гг.: травник и, возможно, большой веретенник. Тем не менее лугово-болотный орнитокомплекс также срочно нуждается в охране в связи с распашкой и мелиорированием большинства пойменных лугов, а также ранним сенокосением, губительно действующим на поздно гнездящиеся виды. Насущная необходимость — создание заказников в ряде мест поймы рек Москвы и Оки, где до настоящего времени сохранились остатки лугов. Наиболее богатый участок москворецких пойменных лугов — Виноградовская пойма — уже стал заказником (1986 г., площадь около 2000 га).

Что касается большинства видов околородного орнитокомплекса, куда входят виды водоемов и их побережий, то налицо их относительное благополучие, особенно по сравнению с видами перечисленных выше орнитокомплексов. Растет численность большой поганки, серой цапли, хохлатой и красноглазой чернетей, большинства видов чайковых птиц, камышницы и ряда других видов. За два десятилетия заселила область дроздовидная камышевка, впервые встреченная в Подмосковье в начале — середине 60-х гг. (Птушенко, Иноземцев, 1968; Леонович, Николаевский, 1981) и первый раз отмеченная на гнездовье в 1972 г. (Бутяев, 1978). Подобное возрождение околородного орнитокомплекса после его явного оскудения в качественном и количественном отношении к 50-м гг. нашего века очевидно во многом связано с созданием в области системы рыбхозов (Зубакин, 1981; Мищенко, 1983). В то же время численность ряда других видов этого комплекса, по-видимому, несколько снизилась. Уменьшилась, например, численность зимородка — очевидно, из-за загрязнения рек.

Со времени выхода в свет последней сводки несколько возросла численность видов, расселявшихся в Подмосковье в предыдущие десятилетия: мородунки (достоверно гнездится с начала 70-х гг.), желтоглавой трясогузки (появилась у границ области в окрестностях Спас-Клепиковских озер в 20-е гг., к 1963 г. заселила всю область — Бекштрём, 1927; Птушенко, Иноземцев, 1968; Спангенберг и др., 1976) и, возможно, садовой овсянки, хотя они по-прежнему остаются редкими видами. Появились на гнездовье новые, активно расселяющиеся виды: дроздовидная камышевка, горихвостка-чернушка и кольчатая горлица (Благосклонов, 1976). Таким образом, за два последних десятилетия в авифауне области появились 3 (с мородункой — 4)¹ новых гнездя-

¹ Недавно опубликовано сообщение о вероятном гнездовании в области овсянки-ремеза (Стернян, Матюхин, 1983). Пока трудно сказать, появился ли на гнездовье в области еще один активно расселяющийся вид, или мы имеем дело с изолированным гнездованием вдали от основного ареала.

щихся вида, в то же время перестали гнездиться, очевидно, 4 вида: скопа, змеяяд, сапсан и филин.

В заключение мы приводим список редких и находящихся под угрозой исчезновения видов птиц Московской обл., гнездящихся или когда-либо гнездившихся на ее территории. Он составлен с учетом наших данных и литературных источников и отражает ситуацию, сложившуюся к началу 80-х гг. нашего столетия.

1. *Виды, переставшие гнездиться в области*

- | | |
|----------------------|---------------------------|
| 1. Чернозобая гагара | 8. Орлан-белохвост |
| 2. Черный аист | 9. Сапсан |
| 3. Серый гусь | 10. Гаршнеп |
| 4. Лебедь-кликун | 11. Филин |
| 5. Скопа | 12. Ястребиная сова |
| 6. Змеяяд | 13. Длиннохвостая неясыть |
| 7. Беркут | 14. Кукша |

2. *Виды, численность которых на гнездовье резко сократилась*

2а. Вид стал настолько малочисленным, что может перестать гнездиться в области в ближайшие 10—20 лет

- | | |
|---------------------|------------------------|
| 1. Серая утка | 9. Серый журавль |
| 2. Полевой лунь | 10. Фифи |
| 3. Луговой лунь | 11. Большой улит |
| 4. Большой подорлик | 12. Дупель |
| 5. Малый подорлик | 13. Большой кроншнеп |
| 6. Дербник | 14. Серый сорокопут |
| 7. Кобчик | 15. Вертячая камышевка |
| 8. Белая куропатка | 16. Дубровник |

2б. Вид, численность которого снизилась, однако ее пока достаточно для поддержания гнездования на территории области

- | | |
|-----------------------|---------------------------|
| 1. Обыкновенный осоед | 5. Обыкновенный зимородок |
| 2. Тетерев | 6. Перепел ¹ |
| 3. Глухарь | 7. Лесной жаворонок |
| 4. Серая куропатка | |

3. *Редкие виды, численность которых более или менее стабильна*

3а. Крайне малочисленный, узко распространенный в области вид, что делает его легкоуязвимым при хозяйственном освоении области

- | | |
|-----------------|------------------------------------|
| 1. Кулик-сорока | 4. Большой веретенник ² |
| 2. Поручейник | 5. Малая крачка |
| 3. Турухтан | 6. Белая лазоревка |

3б. Широко распространенный малочисленный вид

- | | |
|------------------|-------------------------|
| 1. Большая выпь | 6. Седой дятел |
| 2. Малая выпь | 7. Белоспинный дятел |
| 3. Черная крачка | 8. Обыкновенный сверчок |
| 4. Сизоворонка | 9. Ястребиная славка |
| 5. Удод | 10. Вьюрок |

4. *Редкие виды, численность которых в настоящее время возрастает*

4а. Крайне малочисленный ныне вид, граница ареала которого проходит по Московской области; обладает в силу малочисленности и (или) особенностей биологии большой уязвимостью

¹ Не исключено, что перепела уже следует включить в группу 2а.

² Возможно, численность большого веретенника медленно увеличивается.

1. Черношейная поганка
2. Красношейная поганка

3. Белый аист
4. Мородунка

4б. Вид, численность которого возросла с начала или середины нашего века, но еще достаточно низка

1. Малая чайка
2. Белокрылая крачка
3. Речная крачка
4. Сплюшка

5. Домовый сыч
6. Обыкновенный дубонос
7. Садовая овсянка

4в. Вид стал гнездиться в области только в нашем веке и пока еще остается редким

1. Травник
2. Кольчатая горлица
3. Желтоголовая трясогузка

4. Горихвостка-чернушка
5. Дроздовидная камышевка

4г. Вид, численность которого возросла настолько, что в случае сохранения современных экологических условий его судьба в Подмосковье не внушает опасений

1. Большая поганка
2. Серая цапля
3. Красноголовая чернеть
4. Хохлатая чернеть
5. Черный коршун

6. Тетеревятник
7. Камышовый лунь
8. Чеглок
9. Камышница
10. Лысуха

4д. Бывший редкий вид, ставший обычным и даже многочисленным за последние два десятилетия

1. Озерная чайка
2. Сизая чайка

3. Ворон

5. *Нерегулярно гнездящиеся виды, для которых Московская обл. лежит вне пределов основного ареала*

1. Малая поганка
2. Серошекая поганка
3. Свиязь
4. Гоголь
5. Орел-карлик
6. Балобан

7. Малый погоньш
8. Золотистая шурка
9. Глухая кукушка
10. Черноголовый чекан
11. Обыкновенный ремез
12. Обыкновенная чечетка

6. *Редкие виды, слабая изученность которых не позволяет с уверенностью отнести их к одной из перечисленных групп*

1. Степной лунь
2. Пастушок
3. Мохноногий сыч
4. Воробьиный сыч
5. Трехпалый дятел
6. Кедровка
7. Лесная завирушка

8. Северная бормотушка
9. Мухоловка-белошейка
10. Деряба
11. Длиннохвостая синица
12. Овсянка-ремез
13. Обыкновенный снегирь

Таким образом, к числу редких и находящихся под угрозой исчезновения птиц Московской обл. (перечисленные выше группы видов, кроме 1, 4г, д и 6) мы относим 80 видов, еще 14 видов (группа 1) перестали гнездиться за период с середины XIX в. до начала 80-х гг. XX в. и 10 видов можно отнести к условно редким (группа 4г). Если использовать систему категорий, принятую во втором издании Красной книги СССР, то к I категории видов (виды, находящиеся под угрозой исчезновения) следует отнести группы 1, 2а, 4а (34 вида), ко II категории (виды, численность которых сокращается) — группу 2б (7 видов), к III (редкие виды) — группы 3а, 3б, 4б, 4в (28 видов), к IV (неопределенные виды) — группы 5 и 6 (25 видов; возможно, после дополни-

тельных исследований часть видов этой группы придется вообще исключить из числа редких), к V (восстановленные виды) — группу 4г (10 видов).

За состоянием популяций всех перечисленных групп видов в Московской обл. необходим постоянный контроль, а виды групп 1, 2а, 3а, 4а и некоторые другие нуждаются в специальных мероприятиях, направленных на увеличение численности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бекштрём Э. А. О фауне зверей и птиц Рязанской Мещеры//Мат-лы к изуч. флоры и фауны Центрально-промышленной обл. — М., 1927.
- Благосклонов К. Н. Некоторые новые и редкие гнездящиеся птицы Москвы//Бюл. МОИП, отд. биол. — 1976. — Т. 81, вып. 4.
- Бутьев В. Т. Птицы Теряевских прудов//Растительность и животное население Москвы и Подмосквья. — М., 1978.
- Воробьев К. А. Орнитологические исследования в Московской губернии. — М., 1925.
- Дерим Е. Н. Общий обзор фауны наземных позвоночных Орехово-Зуевского района//Уч. зап. Орехово-Зуев. пед. ин-та. — 1957. — Т. 8, вып. 1.
- Евтюхов Н. А. Основные черты распределения птиц в пойме р. Москвы//Природа и соц. хоз-во. — М., 1941. — Сб. 8, ч. 2.
- Зубакин В. А. Чайковые птицы Московской области и их адаптация к антропогенному ландшафту//Научные основы обследования колониальных гнездовий околоводных птиц. — М., 1981.
- Леонович В. В., Николаевский Л. А. Изменения в численности птиц Дмитровского района Московской области за 30 лет//Орнитология. — М., 1981. — Вып. 16.
- Линдгольм В. А. К распространению дубровника в Московской губернии//Орнитол. вестн. — 1913. — Вып. 3.
- Мальцев В. Гнездование и биология дубровника в пойме р. Оки//Природа и соц. хозяйство. — М., 1941. — Сб. 8, ч. 2.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. — Л., 1983. — Т. 1—2.
- Мищенко А. Л. Значение рыбопродуктивных прудов для сохранения орнитофауны в условиях антропогенного ландшафта Московской области//Бюл. МОИП, отд. биол.—1983. — Т. 88, вып. 4.
- Поляков Г. И. Фауна Богородского уезда Московской губернии. Птицы. — М., 1924. — Вып. 1.
- Промптов А. Н. Биология дубровника в связи с вопросом о расселении птиц//Зоол. журн. — 1934. — Т. 13, вып. 3.
- Пушненко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М., 1968.
- Смолин П. П. Птицы//Календарь русской природы. — М., 1948. — Т. 1.
- Степанян Л. С., Матюхин А. В. О встречах овсянки-ремеза в Московской области//Орнитология. — М., 1983. — Вып. 18.

*V. A. Zubakin, A. L. Mitchenko, E. V. Abonosimova, O. N. Voloschina,
S. Ju. Kovalkovsky, E. D. Krasnova, A. A. Mogilner, N. G. Nikolaeva,
N. A. Sobolev, O. B. Suthanova, E. A. Shwarz*

MODIFICATION OF MOSCOW REGION'S ORNITHOFAUNA DURING THE LAST DECADES

Summary

The tendency of ornithocomplexes changes in the Moscow region during the last decades is discussed. Rare and endangered birds for Moscow region are listed and some methods of their conservation are suggested.

П. С. Томкович

О СВОЕОБРАЗИИ БИОЛОГИИ БЕЛОХВОСТОГО ПЕСОЧНИКА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

Гнездовой ареал белохвостого песочника *Calidris temminckii* (Leisl.) почти везде простирается на север до побережья Северного Ледовитого океана. Только на Таймырском полуострове — наиболее выдающемся на север участке Евразии — прослеживается северная зональная граница распространения вида. Эта граница проводится через устье Енисея, низовья рек Пуры и Тареи, приближаясь с юга к оз. Таймыр и пересекая среднюю часть Хатангского залива (Козлова, 1962; Кречмар, 1966 и др.), т. е. не выходя за пределы подзоны типичных тундр. Нашими исследованиями в 1982—1984 гг. на северо-западе Таймыра установлено спорадическое гнездование белохвостого песочника в арктических тундрах, а собранные материалы позволяют выявить некоторые особенности жизни вида на северном пределе распространения.

Исследования выполнены на о-ве Диксон и в окрестностях пос. Диксон на побережье Таймыра в июне — начале июля 1982 г., а также в первой половине августа 1983 и 1984 гг., кроме того, в районе устья р. Убойной (60 км к востоку от Диксона) в июне — начале августа 1984 г. Определенный интерес представляет также наблюдение в низовьях р. Ленивой (в 30 км от устья вверх по реке) на берегу Харитона Лаптева одиночных токовавших самцов 28 и 29/VI и 4/VII 1983 г., что указывает на возможность гнездования вида в еще более высоких широтах, в частности в среднем или верхнем течении р. Ленивой, в долинах, закрытых от моря горами.

В результате наблюдений в первый год в окрестностях Диксона мы пришли к заключению, что белохвостый песочник проникает в арктические тундры только благодаря заселению антропогенного ландшафта (Вронский, Томкович, 1983). Действительно, гнездящиеся птицы этого вида встречаются там почти исключительно в поселках и на территориях полярных станций вблизи ручьев. Вместе с тем в 1984 г. 2 выводка белохвостого песочника встречены вне поселений человека в центральной части о-ва Диксон на сильно эродировавшем участке тундры, ограниченном ручьями. Там преобладал слабо задернованный суглинистый грунт с обилием глубоких луж. Возможно, однако, что такой участок образовался в результате нарушения целостности растительного покрова под влиянием деятельности человека.

В 1984 г. в районе устья р. Убойной белохвостых песочников удалось найти гнездящимися в естественных условиях. Собственно в устье р. Убойной вокруг участка тампового луга (заливной луг с галофильной растительностью, илистыми отмелями, лужами и небольшим озерцом) гнездились 6 пар этих куликов, располагая гнезда на разнотрав-

но-злаково-моховых склонах тундры на косе, отделяющей эстуарную часть реки и луг от моря. Один бесположившийся возле выводка песочник встречен также в долине р. Убойной в 7 км от моря. Кроме того, по 1—2 гнезда было к западу от устья р. Убойной при впадении в море крупных ручьев, где наблюдались отдельные токовавшие самцы, птицы, беспокоившиеся при выводках, и отловлены птенцы из одного выводка. Белохвостые песочники придерживались там значительных по размерам участков с оползнями на глинистых склонах. Среди оползней различной давности с разными условиями увлажнения и стадиями зарастания имеются необходимые этим птицам места для размещения гнезд и кормежки. При сравнении перечисленных местообитаний с занимаемыми видом в других частях ареала (Томкович, Фокин, 1983) прослеживается сходная привязанность птиц к нарушенным участкам тундры (ранние стадии сукцессии на мелкоструктурных грунтах) по берегам водоемов. Однако в арктических тундрах наблюдается крайнее выражение спорадичности распространения вида, уменьшающееся по направлению к южной тундре (выявляется при сравнении с нашими прежними материалами — Томкович, Фокин, 1983). В дополнение следует упомянуть предельно низкую плотность гнездования вида на севере ареала. Так, на о-ве Диксон площадью примерно 25 км² в августе 1984 г. учтено 9 выводков (судя по обследованности острова, их реальное число вряд ли заметно превышало 10). В районе устья р. Убойной на обследованной территории площадью более 80 км² было максимум 15 гнезд.

Появление первых белохвостых песочников зарегистрировано на двух полярных станциях близ Диксона 19 и 23/VI 1982 г. На побережье возле устья р. Убойной их наблюдали с 24/VI 1984 г., но, судя по срокам размножения, прилет первых птиц более вероятен в те же сроки, что и к Диксону. В любом случае ясно, что в арктические тундры белохвостые песочники прилетают примерно на две декады позже, чем в южные части ареала. В устье р. Убойной территориальная система самцов сложилась к последним числам июня; тогда же самцы были наиболее активны и происходило формирование пар. В первых числах июля стали постепенно исчезать холостые территориальные самцы (последний наблюдался 6/VII 1984 г.) и самцы, у которых загнездились самки (последний помеченный, кратко протоковавший, встречен 8/VII 1984 г.). Таким образом, период брачной активности самцов в районе исследований длился менее двух декад.

О сроках размножения имеются следующие ограниченные данные. В устье р. Убойной в 1984 г. в двух гнездах яйца были отложены с 4 по 8/VII (вылупление птенцов 1/VIII) и с 6 по 9/VII, еще в одном гнезде кладка завершена 5/VII (вылупление 29/VII); в 4-м гнезде птенцы вылупились 29/VII, в 5-м кладка насиживалась до гибели, по крайней мере до 30/VII. Кроме того, выводки птенцов в возрасте 1 сут найдены 22 и 27/VII (первый в 5 км к западу от устья р. Убойной). На о-ве Диксон откладка в гнездо первых двух яиц зарегистрирована 1 и 3/VII 1982 г., выводки плохо летавших молодых — 6/VIII 1983 г., однако еще 11/VIII 1984 г. пойман нелетный птенец в возрасте примерно 11 дней. На полярной станции близ Диксона гнездо с дообсыхавшими птенцами найдено 5/VIII 1983 г. Из этих сведений следует, во-первых, что длительность инкубационного периода двух кладок белохвостого песочника в 1984 г. была в пределах 24—24,5 сут (обе кладки насиживали самки), — существенно больше инкубационного периода в 21,5 сут на юге гнездового ареала вида (Hilden, 1965; Коханов, 1973). Во-вторых, с учетом такой длительности инкубации сроки вылупления птен-

цов в районе исследований растянуты с 21/VII по 5/VIII, а расчетные сроки откладки яиц — соответственно примерно с 22/VI по 12/VII. Учитывая, что на юге гнездового ареала белохвостого песочника массовое вылупление птенцов происходит в I декаде июля, а в более северных частях ареала сроки вылупления смещаются на II декаду июля (см. ссылки у Томковича, Фокина, 1983), то из наших материалов отчетливо видно дальнейшее смещение этих сроков в арктических тундрах Таймыра на конец III декады июля. Обращает на себя внимание то, что общая продолжительность периода вылупления птенцов растянута на севере Таймыра на 16 дней, а периода откладки яиц — примерно на 20 дней, что немного больше, чем для тех же показателей в более южных районах.

Мы не измеряли охраняемых белохвостыми песочниками индивидуальных территорий в арктических тундрах, однако даже «на глаз» было видно, что они значительно крупнее, чем в южных и типичных тундрах. Эта разница проявляется позднее в локальной плотности гнездования и в расстояниях между гнездами. В частности, в южных частях ареала белохвостые песочники нередко гнездятся с плотностью более 2 гнезд на 1 га, а расстояния между близкими гнездами не превышают 100 м (Коханов, 1973; Томкович, Фокин, 1983 и др.). В устье р. Убойной — в пункте наибольшей концентрации песочников — расстояния между двумя парами близко размещавшихся друг к другу гнезд были равны 100 и 108 м; остальные отстояли значительно дальше. Средняя же плотность гнездования в этом участке — примерно 1 гнездо на 2 га.

Что касается особенностей биологии белохвостых песочников на севере Таймыра в период гнездования, то мы уже указали на удлинение инкубационного периода кладок. К этому следует добавить удлинение в ряде случаев промежутков времени между поочередно откладываемыми самкой яйцами. Так, считается, что самки этого песочника ежедневно откладывают по 1 яйцу (Hilden, 1965; Коханов, 1973 и др.). В одном из двух гнезд, находившихся под наблюдением с момента откладки 1-го яйца в устье р. Убойной, яйца также появлялись в первой половине дня с промежутком в 1 сут. В другом гнезде этот промежуток был больше на несколько часов, так что между откладкой 1-го и 4-го яиц прошло не 3, а 4 сут. На о-ве Диксон в 1982 г. в найденном гнезде 2-е яйцо было отложено не менее чем через 1,5 сут после 1-го. Причина удлинения периода откладки яиц, так же как и причина удлинения периода инкубации, вероятно, одна. Мы видим ее в напряженности энергетического баланса птиц, что обусловлено усилением суровости климата в арктических тундрах. На это указывают наблюдения за режимом насиживания самки белохвостого песочника на одном из гнезд в 1984 г. с помощью суточного актографа с фотоспротивлением (методика: Кондратьев, 1982).

Полученные результаты для обычных дней насиживания сходны в целом с опубликованными нами ранее наблюдениями за насиживанием белохвостых песочников в типичных тундрах Якутии (Томкович, Фокин, 1983). Однако в продолжительные периоды непогоды, как например 8, 9 и 12/VII 1984 г., отмечены резкие нарушения в поведении насиживавшей птицы. Так, 8/VII, в день завершения кладки (4-е яйцо отложено утром), с началом обложного дождя днем самка сидела, не сходя с гнезда, 1 ч 10 мин, а затем не появлялась на гнезде 6 ч 45 мин, до окончания дождя. Вечером 9/VII и в ночь на 10/VII самка длительно отсутствовала на гнезде дважды: в течение 3 ч 40 мин и 3 ч 25 мин, а 12/VII при северном ветре и снегопаде (снег шел с 9 ч 30 мин до

15 ч 00 мин), засыпавшем тундру, самка утром не покидала гнезда по крайней мере 6 ч 35 мин, а затем отсутствовала на гнезде 9 ч 50 мин. В последнем случае при проверке яйца оказались холодными и слегка засыпанными снегом. Тогда же удалось встретить «лихорадочно» кормившуюся самку с того же гнезда на илистом берегу озера тампового луга. Длительные отлучки самки с гнезда отмечены нами также еще на одном гнезде. Все эти данные согласуются с наблюдениями О. Хилдена (Hilden, 1979) за белохвостыми песочниками в пургу на севере Скандинавии. Следствием удлинения периода инкубации в результате длительных охлаждений кладки является более длительное эмбриональное развитие птенцов. Вероятно, именно поэтому только что вылупившиеся птенцы из двух гнезд белохвостого песочника в устье р. Убойной имели более длинный клюв (7,3—8,1, в среднем $7,8 \pm 0,3$ мм, $n=6$) по сравнению с птенцами из типичных тундр Якутии (6,2—7,4, в среднем $6,8 \pm 0,3$ мм, $n=17$; Томкович, Фокин, 1983). Различия статистически высокостойковы ($t=7,5$; $P<0,001$). Длина клюва суточных птенцов из двух других выводков также заметно превышала длину клюва птенцов соответствующего возраста из Якутии. В то же время масса обсохших птенцов после вылупления в сравниваемых выборках не различалась.

Для белохвостого песочника известно «сдвоенное гнездование» — уникальный тип брачных отношений, когда самки откладывают в норме 2 кладки, одну из которых насиживает самец, другую — сама самка (Hilden, 1965; Коханов, 1973 и др.). С 4 по 6/VII 1984 г. в устье р. Убойной на пустых гнездовых ямках, используемых самцами для привлечения самок, нами отловлены и индивидуально помечены наборами цветных колец 3 самца и 2 самки белохвостого песочника и позднее на гнездах и возле выводков — еще 7 птиц. Определение пола мы производили по размерам и форме клоаки, массе, размерам птиц и по поведению в предгнездовой период. Помеченные на гнездовых ямках самки и один самец более не встречены, два других парных самца по-прежнему придерживались своих индивидуальных территорий, но через несколько дней откочевали (у них на гнездах остались самки). Насиживали кладки и заботились о выводках только одиночные птицы: среди отловленных были 2 самца и 6 самок, включая 1 самку, отловленную в окрестностях Диксона. В тех гнездах, где насиживали самцы, вылупление птенцов происходило 21 и 29/VII, на гнездах с самками — с 26/VII по 5/VIII, т. е. самцы заботились о несколько более ранних гнездах и выводках, самки — о более поздних. Все это соответствует «сдвоенному гнездованию» белохвостого песочника, хотя прямо не доказывает его. Несмотря на небольшой объем выборки, обращает внимание преобладание самок среди насиживавших птиц. Вероятно, это результат реализации последней возможности для самок приобрести собственное гнездо при поздних сроках размножения в регионе.

Поскольку, по данным О. Хилдена (Hilden, 1978), у белохвостого песочника часть старых самок и еще не размножавшиеся птицы обладают наименьшей привязанностью к местам гнездования (или рождения), то возможно к концу июня в арктические тундры Таймыра прикочевывают: 1) самки, отложившие свою первую кладку на юге и прилетевшие для продолжения размножения на север, 2) песочники, потерявшие гнезда в более южных частях ареала, 3) неопытные молодые птицы. Выяснить реальное положение отчасти позволяет осмотр наседных пятен песочников, поскольку наседные пятна птиц претерпевают ряд морфологических изменений, соответствующих определенным этапам размножения (Люлеева, 1967). На наличие наседных пятен нами

осмотрены 1 самка и 7 самцов белохвостого песочника, добытые или отловленные 28/VI—6/VII 1984 г. и еще явно не имевшие в тот момент отложенных яиц в районе исследований. У 4 самцов наседные пятна были на стадии формирования, на что указывали их малые размеры и отчетливые следы выпавших пуховых перьев. 4 остальных песочника обладали крупными наседными пятнами без следов выпавших перьев; кожа на поверхности пятен была непрозрачна и собрана в мелкие и средние по размерам складки. Такое состояние наседных пятен соответствует начальной стадии восстановления тканей кожи после состояния «отека», наблюдающегося в начале инкубации, и однозначно указывает на то, что эти птицы уже размножились в данном сезоне.

Таким образом, среди песочников в районе исследований были как неразмножавшиеся (предположительно годовалые), так и размножавшиеся ранее в том же сезоне птицы; последние могли появиться только из более южных частей ареала. Отсюда есть основание предполагать слабый гнездовой консерватизм и значительную сменяемость состава белохвостых песочников на северном пределе их распространения, что, однако, требует подтверждения многолетними наблюдениями за мечеными птицами.

Подводя итог сказанному, можно вкратце отметить, что в арктических тундрах Таймыра крайне обостряется спорадичность распространения белохвостого песочника и снижается плотность гнездования, птицам свойственны предельно поздние сроки прилета и размножения, повышена зависимость поведения песочников от погодных факторов, что оказывает влияние на ход инкубации и экстерьерные характеристики птенцов при вылуплении. Увеличена доля самок среди птиц, занятых насиживанием кладок и заботой о выводках. Популяционный состав предполагается из сравнительно молодых, не размножавшихся прежде птиц, а также из песочников, уже размножавшихся в том же сезоне и прикочевавших для продолжения размножения с юга. Этот перечень, во-первых, подтверждает высказанную нами ранее (Томкович, Фокин, 1983) точку зрения о повышенной вариабельности многих видовых биологических показателей белохвостого песочника в области гнездования и, во-вторых, характеризует одну из граней пластичности вида — грань, проявляющуюся в экстремально суровых условиях жизни на северном пределе распространения.

ЛИТЕРАТУРА

Вронский Н. В., Томкович П. С. Кулики в арктических тундрах окрестностей Диксона//Биол. проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпозиума. Животный мир.— Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 13—14.

Козлова Е. В. Ржанкообразные, подотряд кулики//Фауна СССР. Птицы. — М.; Л., 1962. — Т. 2, вып. 1. — Ч. 3. — 433 с.

Кондратьев А. Я. Биология куликов в тундрах северо-востока Азии. — М., 1982. — 192 с.

Коханов В. Д. Материалы по экологии белохвостого песочника в Кандалакшском заливе Белого моря//Фауна и экология куликов. — М., 1973. — Вып. 1. — С. 66—71.

Кречмар А. В. Птицы Западного Таймыра//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1966. — Т. 39. — С. 185—312.

Люлеева Д. С. О наседном пятне у воробьиных птиц//Экология млекопитающих и птиц. — М., 1967. — С. 301—308.

Томкович П. С., Фокин С. Ю. К экологии белохвостого песочника на северо-востоке Сибири//Орнитология. — М., 1983. — Вып. 18. — С. 40—56.

Hilden O. Zur Brutbiologie des Temminckstrandläufers *Calidris temminckii* (Leisl.)//Orn. Fenn. — 1965. — Vol. 42, N 1. — P. 1—5.

Hilden O. Population dynamics in Temminck's Stint *Calidris temminckii*//Oikos.— 1978. — Vol. 3, N 1. — P. 17—28.

Hilden O. Nesting of Temminck's Stint *Calidris temminckii* during an arctic snowstorm//Orn. Fenn. — 1979. — Vol. 56, N 1. — P. 30—32.

**ON THE ORIGINALITY OF BREEDING BIOLOGY OF TEMMINCK'S STINT
(CALIDRIS TEMMINCKII) AT THE NORTHERN LIMIT OF IT'S AREA**

S u m m a r y

Breeding of the Temminck's Stint was estimated in the anthropogenic landscape and in natural environment in arctic tundra subzone of Taimyr Peninsula. At the northern limit of the species area the distribution of breeding birds is extremely sporadic, breeding density is very low. The breeding schedule is the most late known one for the species. The behaviour of incubating birds is highly dependent on weather impacts. This induce lengthening of egg-laying and incubation periods. The chicks have longer bills at hatching in northern area. The females are more common among incubating and brooding birds. There are indications that the population consists of unexperienced birds have never nested previously, and of birds which bred in the same season somewhere before coming to arctic tundra.

Л. С. Богословская, Н. Б. Конюхов

ТРУБКОНОСЫЕ ВОСТОЧНОЙ ЧУКОТКИ

В водах, омывающих Чукотский полуостров, нами отмечены три вида из отряда трубконосых: сизая качурка (*Oceanodroma fuscata*), тонкоклювый буревестник (*Puffinus tenuirostris*) и глупыш (*Fulmarus glacialis*) светлой морфы. Первый вид встречен всего один раз, в июле 1979 г., у южной границы Анадырского залива. Два последних вида в количественном отношении — весьма значительный компонент морской орнитофауны региона. При картировании птичьих базаров Восточной Чукотки в 1978—1985 гг. мы постоянно регистрировали даты, места встреч и количество тонкоклювых буревестников и глупышей, что позволило дополнить описания биологии указанных видов, имеющиеся в литературе (Козлова, 1947; Судиловская, 1951; Портенко, 1972 и др.). Работы проводились в основном с конца июня до II декады ноября, в 1980 г. — с 11/IV, в 1984 г. — с 11/V. Осмотрены акватории от зал. Креста (Берингово море) до мыса Сердце-Камень (Чукотское море) с максимальным удалением от берега до 50 км, а также побережье от мыса Беринга (Берингово море) до мыса Сердце-Камень.

Тонкоклювый буревестник. Этот вид в летнее время обычен в северной части Берингова моря, Беринговом проливе и юго-западной части Чукотского моря. Одиночные птицы появляются в Анадырском заливе и в районе Берингова пролива в середине июня. В водах Аляски тонкоклювые буревестники также появляются в июне, но самая ранняя дата встречи — 16/V (Gabrielson, Lincoln, 1959). К августу их количество заметно возрастает, но максимума оно достигает в сентябре — октябре, именно тогда можно встретить огромные скопления в сотни тысяч птиц. Следует отметить, что наблюдать за этими птицами с берега чрезвычайно трудно, поскольку они редко приближаются к нему и избегают залетать в глубину бухт и лагун.

В сентябре — октябре 1980 г. с борта судна мы наблюдали распределение морских птиц в акватории от пос. Уэлькаль до мыса Литке (Берингов пролив). Тонкоклювый буревестник встречался здесь как небольшими группами в несколько особей, так и тысячными стаями. Миграция тонкоклювого буревестника в водах Чукотского полуострова происходит в одном направлении: птицы летят вдоль южного побережья полуострова на восток и поворачивают на север за мысом Чаплина. Большие стаи всегда идут непрерывным потоком, ширина которого порой достигает нескольких сот метров.

За все годы наблюдений наибольшие скопления тонкоклювого буревестника отмечены в III декаде октября 1979 г. 25/X к югу от мыса Аччен размеры скопления птиц определены с помощью навигационных приборов: длина — около 74 км, ширина — 30 км, высота — 60—100 м.

Птицы быстро спускались к воде, на мгновение присаживались и снова взлетали вверх. Упоминания о больших стаях тонкоклювого буревестника есть и в литературе. 3/IX 1938 г. в проливе Унимак (Аляска) встречена стая буревестников, занимающая площадь в 50 км² (Gabrielson, Lincoln, 1959). Численность птиц в подобных скоплениях трудно оценить даже приблизительно.

По сравнению со всеми остальными морскими птицами этого региона тонкоклювый буревестник отличается особой мобильностью — его скопления быстро образуются и рассеиваются, что зависит от состояния кормов в том или ином районе. Особенно характерна для него привязанность к «жировым пятнам»¹, которые притягивают и китов. Не случайно тонкоклювый буревестник прозван китобоями «финвалей птиц» — он является своеобразным индикатором наличия или скорого появления китов.

Глупыш. Возле берегов Восточной Чукотки можно встретить как кочующих, так и гнездящихся птиц. Кочевки негнездящихся глупышей на север, вплоть до островов Врангеля и Геральд, отмечены рядом авторов (Портенко, 1972; Томкович, Сорокин, 1983; Fisher, 1952). Небольшие группы и одиночных птиц мы ежегодно встречали с конца июня в разводьях и на открытой воде. В 1984 г. несколько птиц отмечено в последних числах июня между мысом Чаплина и о-вом Нунаган. Позже, в июле — сентябре, множество глупышей слетается во все поселки на места разделки китов и моржей. Как правило, большое количество кочующих особей кормится не только в северной части Берингова моря и Беринговом проливе, но и в Чукотском море, где во II декаде сентября 1978—1980 гг. и во II декаде августа 1985 г. они отмечены нами у мыса Сердце-Камень. Во время кочевок глупыши держатся с чайками, но могут образовывать и самостоятельные стаи различной величины, но обычно не более 500—700 особей.

На обследованном участке побережья гнездовые колонии этого вида располагаются двумя группами: восточная — от мыса Лесовского до мыса Ягночимло и западная — от мыса Гальган до мыса Энмелен. Колония на мысе Столетия обнаружена П. Т. Бутенко в 1938 г. (Портенко, 1972). Возможно, глупыши гнездятся и на мысе Чирикова, но это предстоит проверить. В литературе принято считать наиболее северными колонии на о-ве Святого Матвея, в 440 км к югу от найденных нами (Gabrielson, Lincoln, 1959; SOWLS et al., 1978). По нашим данным, самым северным гнездовьем этого вида является колония на мысе Энмелен (64°57' с. ш., 175°48' в. д.) (Конюхов, 1986; Bogoslovskaya, Konyukhov, 1986). На севере Анадырского залива гнездование глупыша установлено ранее (Fisher, 1952, с. 31).

Все обнаруженные колонии располагаются на скалистых обрывающихся в море участках побережья и практически недоступны с суши. По вертикали гнезда размещены от 8—10 до 350—400 м, и могут быть устроены как на голых скалах, так и на травянистых карнизах. В ряде случаев колонии являются весьма значительными и достаточно обособленными частями птичьих базаров, где глупыши соседствуют с другими видами, чаще всего с моевками, бургомистрами и топорками. Моевки занимают более узкие и, как правило, расположенные невысоко над водой карнизы, тогда как глупыши предпочитают широкие. Глупыши могут гнездиться и на склонах, поросших травой, где их гнезда размещаются в небольших нишах. На таких участках они об-

¹ «Жировое пятно» — скопление фитопланктона, на котором развивается зоопланктон — пища рыб, в свою очередь, привлекающих птиц и китов.

разуют смешанные колонии с топорками, и если склон не очень крут, то в колонию могут быть вкраплены гнезда бургомистров.

Морские охотники пос. Сиреники сообщили, что в районе гнездования глупыши начинают встречаться с середины апреля. Действительно, в 1980 г. первые птицы отмечены нами 15/IV на воде возле покинутого селения Кинлигак. В начале II декады мая 1984 г. глупыши были обычны в окрестностях пос. Сиреники и постоянно встречались как в море, так и на скалах. Там они располагались на освобожденных от снега участках, некоторые особи сидели на уступах, еще покрытых снегом. Прилетающие птицы занимали все новые и новые карнизы по мере освобождения их от снега. Количество птиц в колониях у пос. Сиреники (мысы Уляхпэн и Якун) стабилизировалось к середине июня. Численность глупышей в обследованных колониях оценена примерно (в тыс. пар): мыс Лесовского¹ — 1,0/1,0²; мыс Столетия — 10,0/15,0; мыс Агыхлик — 0/0,2, мыс Имтук — 0/1,5, мыс Уляхпэн — 6,0/6,5, мыс Якун — 6,0/4,0, мыс Ягночымло — 10,0/6,5, мыс Гальган — ?/1,0, мыс Скалистый — ?/1,5, мыс Ченлин — ?/0,7, мыс Ткэютун — ?/0,1, мыс Аччен — ?/0,5, мыс Чыпатын — ?/0,7, мыс Кекилин — ?/0,4 и мыс Энмелен — 3,0/0. Общая численность гнездящихся птиц соответственно составила 35—40 и 40—45 тыс. пар.

Глупыши светлой морфы среди гнездящихся птиц составляют практически 100%. Особи темной морфы встречаются 2—3 раза в сезон. Как показывают наши наблюдения и данные более ранних исследователей, светлая морфа абсолютно преобладает и у кочующих глупышей: «...в Беринговом проливе, у северных берегов Чукотской земли и у острова Врангеля Нельсон в 1883 и 1887 гг. между большим числом светлых птиц заметил только 2 темных». Также А. С. Бутурлин в 1925 г. видел у Уэлена и Наукана только светлых птиц (Бутурлин, 1936, с. 41). Местные жители всех прибрежных поселков утвердительно говорят о глупышах только светлой морфы.

К размножению глупыши приступают в конце мая; в 1984 г. спаривания птиц на гнездах наблюдались 28/V. В это время начинается откладка яиц, которая достигает пика к концу I декады июня. Сход птенцов со скал обычно происходит в конце сентября — начале октября, но в 1982 г. массовое появление на воде птенцов колонии с мыса Столетия началось 12/IX. Птенцы еще не умеют летать, и свое путешествие на юг они начинают, двигаясь вплавь в юго-восточном направлении. Интересно, что сроки размножения глупышей на побережье Восточной Чукотки близки к таковым на Курильских и Командорских островах (Судиловская, 1951; Шунтов, 1982) и на островах Прибылова и Святого Матвея (Fisher, 1952).

В обследованном районе глупыши активны преимущественно в светлое время суток, даже в период белых ночей большая часть птиц отдыхает, сидя на воде. Сидящих на воде птиц можно видеть и днем — обычно это стаи по 50—200 особей, в которых часть птиц спит, а часть чистится и купается. В море гнездящиеся глупыши распределяются следующим образом: наибольшее количество держится в радиусе 2—3 км от колонии, а на расстоянии 12—15 км встречаются только одиночные особи. Но между тем во льдах, где эскимосы добывают и разделяют ластоногих, за несколько минут отмечается от 2—3 до 15—20 птиц.

¹ Перечисление мысов идет с востока на запад.

² В числителе приведены данные 1984 г., в знаменателе — 1985 г.

Примечание. ? — колония в 1984 г. не обследовалась.

Возможность существования гнездовых колоний глупышей в столь высоких широтах Северной Пацифики, по нашему мнению, определяют два важных условия: подходящие для гнездования скалы и стационарная Сирениковская полынья (Богословская, Вотрогов, 1981). Полынья обеспечивает птиц кормом ранней весной, что позволяет им начать репродуктивный цикл в сроки, близкие к таковым более южных колоний. Гнездование глупышей на других участках побережья Восточной Чукотки сомнительно. Так, предположение Л. А. Портенко (1972) о существовании колоний глупышей близ мыса Дежнева и пос. Сешан не подтвердилось (Томкович, Сорокин, 1983; В. В. Леонович, устн. сообщ., 1983 г.; наши наблюдения, 1983, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Богословская Л. С., Вотрогов Л. М. Массовые зимовки птиц и китов в полыньях Берингова моря//Природа. — 1981. — № 1. — С. 42—43.
- Бутурлин С. А. Отряд трубконосые птицы//Полный определитель птиц СССР. — М.; Л., 1936. — Т. 3. — С. 13—41.
- Козлова Е. В. Трубконосые//Тр. ЗИН АН СССР. Нов. сер. Птицы. — 1947. — Т. 1, вып. 3. — С. 86—125.
- Конюхов Н. Б. К биологии глупыша в Северной Пацифике//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. — Л., 1986. — Ч. 1. — С. 313—314.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. — Л., 1972. — Ч. 1. — 423 с.
- Судиловская А. М. Отряд трубконосые, или буревестники//Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т. 2. — С. 287—340.
- Томкович П. С., Сорокин А. Г. Фауна птиц Восточной Чукотки//Распространение и систематика птиц. — М., 1983. — С. 77—159.
- Шунтов В. П. Отряд трубконосые//Птицы СССР. — М., 1982. — С. 357—427.
- Bogoslouskaya L. S., Konyukhov N. B. Breeding colonies of Fulmar of Anadyr Gulf//XIX Congr. Intern. Ornithol. — Ottawa, Canada, 1986. — Abstr. 633.
- Fisher J. The Fulmar: The new naturalist. — L., 1952. — 496 p.
- Gabrielson J. N., Lincoln S. A. The birds of Alaska. — Harrishburg, Washington, 1959. — 922 p.
- Sowls A. L., Hatch S. A., Linsink C. J. Catalog of Alaskan Seabird Colonies//Fish and Wildlife Serv. U. S. Dept. Interior. — 1978. — 356 p.

L. S. Bogoslouskaya, N. B. Konyukhov

PROCELLARIIFORMES OF THE EAST CHUKOTKA

Summary

The details of Fulmars and Leach's Petrel distribution and numbers in nesting period in the East of Chukotka are described.

АВИФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

О редких птицах северо-востока Свердловской обл. 22/VI 1984 г. на западном берегу Пельмского Тумана, в 2 км от устья р. Пельм, найдено гнездо орланов (*Haliaeetus albicilla*), располагавшееся на очень старой сосне на высоте 20 м от земли. Под гнездом были обнаружены остатки щучьих голов (5 экз.), перья чирка, кряквы и других водоплавающих. Еще одно жилое гнездо с двумя птенцами во втором гнездовом наряде было отмечено в 50 км ниже Пельмского Тумана. Гнездо орланов, обнаруженное на оз. Большелесенское, в 20 км выше Пельмского Тумана, оказалось нежилым. Каркас его был сделан из сухих веток сосны и березы, до 30 мм диаметром. В лотке — листья прошлогодней травы (злаков, осок). По сведениям, полученным от егерей, возраст гнезда — 10—12 лет и в апреле 1984 г. оно было занято одиночной птицей. По сообщению директора местного госпромхоза, за 5 последних лет по одному гнезду орланов появилось на озерах по левому берегу р. Пельм (Вотьпинском, Ах, Малом Шешен-Туре), после того, как здесь стали заниматься разведением ондатры (подпружены протоки и малые речки, вытекающие из этих озер). Скопа (*Pandion haliaetus*) в поисковом полете была встречена нами трижды: на большой высоте над Пельмским Туманом (южная половина акватории), на правом берегу Пельма (ниже устья р. Кондинки) и в районе отметки «190 км» на р. Тавде. На оз. Пельмский Туман 21/VI 1984 г., в одной из проток была встречена пара лебедей-кликун (*Cygnus cygnus*), вероятно, неразмножавшихся.

В. Н. Амеличев

К вопросу об обитании серпоклюва в Алакульской котловине. Впервые в Алакульской котловине серпоклюв (*Ibidorhyncha struthersii*) был обнаружен гнездящимся на галечниковых островах в пойме р. Тентек в 1964 г. (Грачев, 1965). В том же году птиц неоднократно встречали здесь в количестве 10—12 особей вплоть до января. В 1965 г. в 3 км от мест гнездования куликов было начато строительство поселка. С того времени серпоклювы здесь не гнездились и не зимовали. Одиночные особи встречались лишь весной и осенью во время миграций. Было высказано предположение, что кулики откочевали в верховья р. Тентек (Грачев, 1976).

В 1980—1986 гг. во время неоднократных экскурсий мы ежегодно в различные периоды посещали возможные места обитания серпоклюва в Алакульской котловине: обследованы долины практически всех крупных рек, включая верхнее и среднее течение р. Тентек. Ни разу птицы встречены не были. Опросные сведения дали те же результаты. По-видимому, есть все основания считать, что серпоклюв в настоящее время в Алакульской котловине не обитает.

Б. П. Анненков

Численность колониальных голенастых и веслоногих на юге Украины по данным учетов 1985 г.¹ На юге Украины колониально гнездятся 8 видов голенастых и 3 вида бакланов. Чаще всего поселения данных видов представляют собой поливидовые колонии, структура которых меняется в зависимости от биотопов. Следует отметить, что в последнее десятилетие в регионе наблюдалось расширение гнездового ареала некоторых видов указанных групп за счет заселения зоны рисосеяния.

¹ Кроме авторов неопубликованные данные любезно предоставили В. А. Панченко и С. А. Черный (для территории заповедника «Дунайские плавни»), Н. А. Гарина (для территории заповедника «Лебяжий острова»), В. В. Кеменов (для островов Каховского водохранилища и дельты р. Молочной), С. Л. Курочкин (для Джарылгачского залива).

Самым массовым видом на юге Украины является кваква (*Nycticorax nycticorax*). В 1984 г. учтено 3500 гнездящихся пар и более 4000 в 1985 г., т. е. численность вида по сравнению с 1984 г. увеличилась. Вид сравнительно равномерно распространен в регионе, основные поселения наблюдались на Восточном Сиваше и низовьях Днестра, Дуная и Днепра. Птицы одинаково охотно селятся на деревьях и тростниках. В дельте Днепра гнездятся только на деревьях или кустарнике козьей лозы среди тростниковых зарослей.

Желтая цапля (*Ardeola ralloides*). Самая малочисленная из всех цаплевых. В дельте Днепра количество гнездящихся пар в 80-х гг. сокращается. Всего в 1984 г. в регионе учтено 530 пар и 400 пар в 1985 г., из которых около половины гнездились на Восточном Сиваше, остальные, за небольшим исключением, в дельтах Днестра и Дуная.

Большая белая цапля (*Egretta alba*). Общая численность гнездящихся составила в 1984 г. 1200 пар, в 1985 г. — более 1100 пар, абсолютное большинство гнездились на Лебяжьих островах и на Днепре. Интересно отметить, что все поселения этого вида в регионе отмечены только в тростниковых зарослях.

Малая белая цапля (*Egretta garzetta*). Отмечено примерно 1160 гнездящихся пар в 1984 г. и 1200 в 1985 г., распределение по региону практически равномерное. Крупные поселения наблюдаются на Восточном Сиваше, Лебяжьих островах, а также в низовьях Днестра, Дуная и Днепра. В Черноморском заповеднике малая белая цапля гнездится в небольшом количестве и на суходольных участках: Соленоозерном (в смешанной грачево-цапельной колонии) и Волыжином лесу (вместе с серой цаплей и кваквой).

Серая цапля (*Ardea cinerea*). Численность гнездящихся составила в 1984 г. 3100 пар, в 1985 г. — примерно 2400 пар, из них большая часть гнездилась в плавнях Днепра. Кроме этого довольно крупные поселения существуют на Лебяжьих островах, в дельте р. Молочной и Каховском водохранилище. Серая цапля устраивает гнезда на деревьях (преимущественно в верхней части), в тростнике и на островах среди зарослей высокой травы (Каланчакские острова, Лебяжьи). Численность вида в 1985 г. заметно сократилась за счет снижения количества птиц, размножавшихся на островах заповедника Лебяжьих острова (учтено всего 506 гнезд).

Рыжая цапля (*Ardea purpurea*). Численность вида составила в 1984 г. 470 гнездящихся пар, в 1985 г. — приблизительно 400, наиболее крупные поселения располагаются на Восточном Сиваше и по Днепру — в плавнях у г. Запорожья и дельте. Все колонии наблюдались в тростниковых зарослях.

Колпица (*Platylea leucorodia*). Наблюдения показали наличие в регионе примерно 230 гнездящихся пар в 1984 г. и 750 пар в 1985 г. Абсолютное большинство птиц гнездится в трех крупных поселениях на Дунае. По несколько гнездовых пар отмечено в дельте Днестра и на Восточном Сиваше, где этот вид впервые для Крыма достоверно найден на гнездовании.

Каравайка (*Plegadis falcinellus*). Общая численность составила в 1984 г. свыше 2800 гнездящихся пар, в 1985 г. — 2400 пар, большая часть которых гнездилась в тростниковых зарослях Восточного Сиваша. Кроме этого крупные поселения существуют в дельтах Дуная, Днестра и меньше на Днепре.

Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*). Численность вида довольно высокая: приблизительно 5100 гнездящихся пар в 1984 г. и 3500 в 1985 г. Крупные поселения существуют на Восточном Сиваше, Лебяжьих островах, на Днепре и в дельте Днестра. Вид наносит известный вред рыбному хозяйству, поэтому в заповеднике Лебяжьих острова и на Днепре размножение искусственно лимитируется.

Хохлатый баклан (*Phalacrocorax aristotelis*). Отмечено примерно 600 гнезд. Все колонии расположены в пределах Крымского полуострова. Основное место гнездования мыс Тарханкут, незначительные поселения встречается на Южном берегу Крыма и обрывах горы Опук на Керченском полуострове. Вид нуждается в срочной охране.

Малый баклан (*Phalacrocorax pygmaeus*). Малочисленный вид. В 1984 г. учтено немногим более 180 гнездящихся пар, в 1985 г. — 230. Основное место гнездования — Дунайские плавни, встречается в небольшом количестве в поливидовых колониях дельты Днестра и на Восточном Сиваше. Нуждается в охране.

Т. Б. Ардамацкая, А. Б. Гринченко, И. В. Щеглов

Появление усатой синицы в верховьях Воронежского водохранилища. В конце сентября и октябре 1983 г. в верховьях Воронежского водохранилища нами были добыты 3 самца и 2 самки усатой синицы (*Panurus biarmicus*). Птицы находились в зарослях тростника (*Phragmites australis*) высотой 1,5—2 м. Вначале велось наблюдение за 5 экз. Через небольшой промежуток времени отмечен был перелет 2 стаяк в количестве 7—9 особей. По 2—3 птицы встречались там же в течение октября. На указанной территории этот вид синицы ранее не отмечался.

В. С. Афанасов, А. А. Чернов

Гнездящиеся кулики оз. Маркаколь. В 1978—1986 гг. в котловине оз. Маркаколь, расположенной в горно-лесной части Южного Алтая (Восточно-Казахстанская обл.), отмечено 9 видов гнездящихся куликов.

Малый зуек (Charadrius dubius). В 1978—1985 гг. на побережье оз. Маркаколь гнезилось по 1—2 паре зуйков. Прилет отмечен 30/V 1981 г. и 15/V 1982 г. В гнезде, осмотренном 11—12/VI 1982 г. на галечниковом бугре среди заболоченного берега у истока р. Кальджир (1450 м над ур. м.), птица насиживала 3 свежих яйца (4-е отложено 13/VI). Размеры яиц (4): 27,7—29,1×21,4—21,9, в среднем 28,7×21,7 мм. Масса яиц (4): 6,8—7,0, в среднем 6,9 г. Послегнездовые кочевки начинаются 13—30/VII. Последние кочующие птицы встречены 1/IX 1978 г., 10—11/IX 1979 г., 20/VIII 1980 г.

Хрустан (Charadrius morinellus). Гнездится на водоразделах Курчумского хребта и Сорвенковского белка, где в 1980—1985 гг. был редок (0,9 особей/км²). На Сорвенковском белке, в районе горы Кошалы (2000—2200 м над ур. м.), 14/VII 1981 г. в мохово-разнотравной тундре с многочисленными глыбняками встречена пара, отводившая от птенцов, а 28/VI 1984 г. С. В. Стариковым на этом участке найден выводок из 3 пуховичков. Размеры крыльев у 2 птенцов 17 и 18,8 мм, длина клюва соответственно 6,5 и 7 мм. Здесь же 28/VII 1985 г. отмечена семья с 4 уже летающими птенцами, а 27/VII 1985 г. на Курчумском хребте в истоках р. Верхней Еловки (2600 м над ур. м.) — с 4 хорошо летающими молодыми.

Чибис (Vanellus vanellus). В юго-западной части оз. Маркаколь, у истока р. Кальджир, на кочковатом лугу в 1980—1985 гг. гнезилось по 1—3 паре. В 1982 г. 1 пара найдена на болоте в верховьях р. Белезек (1700 м над ур. м.). Прилет чибисов отмечен в апреле. Пролет длится до 15—22/IV. У истока р. Кальджир 14/VI 1982 г. обнаружен выводок из 2 пуховичков в возрасте 3—4 сут. На болоте близ с. Успенка 14/VIII 1982 г. встречены 3 недоросших молодых чибиса.

Кроме гнездовых пар на оз. Маркаколь летом встречаются стаи явно неполовозрелых чибисов: 4 и 14/VII 1978 г. (10 и 5 особей), 8 и 10/VIII 1978 г. (10 и 10), 23/VII 1980 г. (5), 31/V 1982 г. (5), 12/VI 1982 г. (8, 20), 9/VII 1982 г. (9), 1/VII 1983 г. (10), 16/VI 1984 г. (30, 120). Последние птицы наблюдались на озере: в 1977 г. — 26/IX, в 1978 г. — 1/IX, в 1981 г. — 29/IX, в 1982 г. — 30/IX, в 1984 г. — 22/IX и в 1983 г. — 15/IX.

Фифи (Tringa glareola). Гнездование фифи на оз. Маркаколь впервые установил в 1966 г. Э. И. Гаврилов, наблюдавший здесь пары, токующие самцов и добывший 22/VI самку с наседным пятном (коллекция Ин-та зоол. АН КазССР). Нами в гнездовое время фифи встречен 13/VII 1982 г. и 29/VII 1983 г. Прилет фифи отмечен 27/V 1982 г. и в 1983 г. На осеннем пролете наблюдался 11/VIII — 1/IX 1978 г. (4 особи), 5/IX 1979 г. (1), 21—26/VIII 1980 г. (4), 15/VIII — 20/IX 1981 г. (3), 25/VIII—11/IX 1982 г. (4).

Травник (Tringa totanus). Редкий, периодически гнездящийся вид. За все время наблюдений лишь в 1982 г. 2 пары травников загнездились на кочковатом лугу у истока р. Кальджир (1450 м над ур. м.). Прилет отмечен в мае: в 1981 г. — 15-го, в 1982 — 13-го. Активное токование самцов и случаи спаривания наблюдали здесь 13/V 1982 г. Выводок из 4 пуховичков обнаружен 14/VI. Самец и самка (масса 106,6 и 121 г), добытые от выводка, имели наседные пятна. Во время послегнездовых кочевок одиночки и группы по 2—5 шт. (возможно, выводки) встречены 9/VII 1980 г., 27/VII 1983 г., 8—10/VIII 1978 г. Последних видели 26/IX 1982 г.

Перевозчик (Actitis hypoleucos). Обычен в котловине озера (1450—1900 м над ур. м.). Обитает по прибрежной песчано-галечниковой полосе с зарослями тальников (2 особи/км²), ельников (2,5) и березняков (2,9), а также в ивняковых поймах (26,7) и по руслам горных речек и ручьев (2). Прилет отмечался в апреле: в 1980 г. — 26, в 1983 г. — 29 и в мае: в 1981 г. — 3, в 1982 г. — 1, в 1984 и 1985 гг. — 4. Последние пролетные стайки по 5—15 особей встречены 22—31/V 1982—1983 гг. Первые токующие самцы наблюдались 7/V 1980 г. и 5/V 1981 г. Угасает ток в I декаде июня. Наиболее поздние встречи самцов, пролетающих с отрывистой песней 29/VI—11/VII 1983—1984 гг. Первые пары отмечались 3—7/V 1980—1982 гг., а с 10—15/V большинство пар уже держатся на выбранных гнездовых участках.

К гнездованию приступает в III декаде мая, основная же масса птиц — в I декаде июня. Гнезда обычного типа располагаются в 1—30 м от воды в траве под навесом кустарников (6), под стволами деревьев (3), на травянистых берегах (2), в огородах среди картофеля (1) и бурьяна (1). Одно гнездо птицы занимали на протяжении 4 лет. Размеры гнезд (6): высота 50—55 (в среднем 52,5 мм), внешний диаметр 112—155×115—130 (135,4×128), внутренний диаметр 80—106×80—110 (92,2×90,2), глубина лотка 38—70 мм (44,7). В 10 полных кладках было по 4 яйца. Размеры яиц (21): 32,0—39,3×24,7—26,1, в среднем 35,1×26,1 мм. Масса яиц (21): 9,80—12,20, в среднем 10,95 г.

В осмотренных гнездах содержалось: 15/VII 1979 г. — 3 «болтуна» и скорлупа 4-го яйца; 27/VI 1980 г. — 4 сильно насиженных яйца; 11/VII 1981 г. — 1 «болтун» и скорлупа 3 яиц; 9/VI 1982 г. — готовая ямка, еще без выстилки; 9/VI 1982 г. —

4 слабо насиженных яйца; 8/VI 1983 г.—4 слабо насиженных яйца, 12/VI гнездо брошено из-за бесплодия людьми; 13/VI 1983 г. — 4 слабо насиженных яйца (28/VI — 4 яйца); 22/VI — 4 яйца (21/VII — брошено из-за бесплодия людьми); 10/VI 1983 г. — 4 яйца; 4/VI 1984 г. — 4 почти свежие яйца (19/VI — 4 яйца); 6/VI 1984 г. — готовая ямка без выстилки; 12/VI 1984 г. — 4 яйца; 16/VI 1984 г. — 4 яйца; 26/VI 1985 г. — 4 сильно насиженных яйца.

Вылупление птенцов происходит в III декаде июня — I декаде июля. Взрослых, отводящих от птенцов, наблюдали 27/VI 1978 г. и 1984 г., 27—30/VI 1980 г., 9/VI 1982 г. Выводки с 2 и 3 недоросшими птенцами встречены 8/VII 1978 г. и 9/VII 1979 г., семьи с 2 и 4 летними молодыми — 26 и 29/VII 1982 г. Плохо летающий короткохвостый птенец, пойманный чеглоком, отмечен 31/VII 1979 г. Откожевка местных перевозчиков происходит в I декаде августа. Последние встречи в августе.

Бекас (*Gallinago gallinago*). Населяет прибрежные кочковатые болота в устьях Тихушки, Тополевки, у истока Кальджира (1450 м над ур. м.), а также верховые болота (р. Белезек, 1700 м над ур. м.). Число самцов на болотах в период токования 1—3 на 1 км². Средняя численность бекаса — 1,3 особи/км². Прилет отмечен 27/IV 1980 г. и 24/IV 1981 г. Самцов, совершающих токовые полеты в паре с самками, видели 7/V 1980 г. и 11/V 1981 г. Токут до 20—25/VI. В устье р. Тополевки среди залитого водой кочкарника на осоковой кочке 30/V 1981 г. осмотрено гнездо с кладкой из 4 насиженных яиц. Размеры яиц: 38,0×28,8; 39,3×27,9; 39,0×28,6; 38,0×28,6 мм. Первых колющих птиц добывали в июле. Последние встречи 6/X 1979 г., 9/IX 1980 г., 8/X 1981 г., 5/IX 1982 г.

Азиатский бекас (*Gallinago stenura*). Обитает на прибрежных кочкарниково-болотных (2 особи/км²) в поймах Тихушки, Листвяного ключа, Джиреньки, Глуховой и у истока Кальджира, а также на Верховых болотах (р. Белезек, 1700 м над ур. м.). Встречается по сырым низинкам в ерниковой тундре (1,7 особи/км²). По численности в большинстве мест доминирует над обыкновенным бекасом. На прибрежных болотах оз. Маркаколь (1450 м над ур. м.) учитывается по 1—3, в среднем 2,5 токующих самца на 1 км². В верховьях р. Белезек в 1978 г. 15/VI токовало до 10 самцов на 1 км².

Прилет отмечен 17/V 1980 г. и 18/V 1981 г., но прилетают, возможно, чуть раньше. Самец (масса 111,6 г), добытый в период снегопадов 27/V 1983 г. в устье р. Урунхайки, имел еще слабо увеличенные семенники (14,3×4,8 и 11,1×5,3 мм). В пойме р. Джиреньки (1450 м над ур. м.) 20—24/V 1981 г. активно токовал одиночный самец. Здесь же 14/VI 1981 г. держались и вяло токовали 3 самца. Птицы постоянно возвращались на одну и ту же илистую полянку, поросшую осокой, луком и чемерицей и расположенную на окраине ельника. Два добытых из них самца (масса 117 и 129,3 г) приступили к линке (у одного перья наспинались на спине, у второго — на шее, спине, пояснице и подхвостье). Семенники были еще сильно развитыми: у первого — 17,3×6,5 и 16,4×7,0 мм, у второго — 20,5×7,0 и 19,0×5,5 мм. В верховьях р. Белезек (1700 м над ур. м.) 16/VI 1978 г. на осоково-кочкарниковом лугу добыта самка (масса 128,2 г) с небольшим наседным пятном и формирующимся яйцом в оболочке (11×11 мм). На Сорвенковском белке (2000 м над ур. м.) на сухом альпийском лугу с порослой можжевельника 17/VII 1978 г. встречена отводящая птица и добыт полуоперенный птенец (крыло — 102, клюв — 38, плюсна — 31,5, хвост — 22 мм). На осоково-чемерицевом лугу у истока р. Кальджир (1450 м над ур. м.) 29/VII 1980 г. отмечена взрослая птица с плохо летающим птенцом.

Самцы активно токут до 20—25/VI. Наиболее поздняя встреча токующего 2/VII 1982 г. Послегнездовые кочевки начинаются в III декаде июля. Птицу, разбившуюся о провода, в с. Урунхайка нашли 26/VII 1979 г. Пролетную самку (114,6 г) добыли после сильных снегопадов на берегу оз. Маркаколь 24/VIII 1978 г.

Бекас-отшельник (*Gallinago solitaria*). Указан гнездящимся на хребтах, окружающих оз. Маркаколь (Яблонский, 1907; Долгушин, 1962). Нами встречен летом, в период летне-осенних кочевок и зимой. На Курчумском хребте (г. Торгаус, 2000 м над ур. м.) на ручье у верховья 31/VII 1979 г. добыт самец с семенниками в стадии угасания. Экземпляр сильно линял (сменялось контурное перо спины и брюшка). Осенью на побережье оз. Маркаколь (1450—1500 м над ур. м.) отшельники откожевывают с хребтов в августе, в 1985 г. разбившуюся о провода птицу в с. Урунхайка нашли уже 29/VII. На Курчумском хребте в истоках р. Сорвенко (2100—2300 м над ур. м.) отшельники часто встречались на альпийских озерах 29/VIII — 7/IX 1984 г.

В зимнее время держатся по травянистым и моховым руслу незамерзающих ручьев и родников. Одиночные отшельники отмечены: 10—21/XI 1979 г., 9/II 1980 г., 7/XI 1980 г., 20/XII 1982 г., 10/X 1982 г.

Лесной дупель (*Gallinago megala*). Обследование побережья оз. Маркаколь в 1978—1986 гг. убеждает нас в отсутствии здесь и в гнездовании этого дупеля. За все время мы не слышали его характерного токования и не добыли ни одного экземпляра, хотя собрали большую серию бекасов. В связи с этим указание Н. И. Яблонского (1907) о встрече нескольких особей «в сорах, по заросшим кустарником берегам ключей и рек, впадающих в Марка-Куль», считаем ошибочным, тем более что птицы не

были добыты. Вместе с тем Н. И. Яблонский (1902) указывает, что лесной дупель водится повсюду в горах Южного Алтая, и упоминает, что 10/IX 1900 г. в верховьях р. Курчум добыл 4 экз. Во всяком случае пребывание лесного дупеля в горах севернее оз. Маркаколь не исключено, но требует фактического подтверждения, тем более что он гнездится в соседней Бухтарминской долине.

Н. Н. Березовиков

Птицы из Красной книги СССР на территории Зауральской лесостепи. В апреле—октябре 1982—1984 гг. в долине Тобола и Тоболо-Ишимском междуречье маршрутными учетами обследована площадь свыше 1000 км². Учеты проводили раз в 2 недели. Протяженность маршрута по 5 км в каждом из 59 ландшафтных урочищ; всего пройдено 3 тыс. км. В северной лесостепи работали в окрестностях поселков Старо-Шадрино (Упоровский р-н) и Южно-Дубровное (Армизонский р-н) Тюменской обл., в южной — в окрестностях г. Макушино и с. Белое (Куртамышский р-н) Курганской обл.

Кудрявый пеликан (*Pelecanus crispus*). На плёсах и мелководьях оз. Черного в мае—августе пеликан был обычен (до 7 особей/км²). В августе 1983 г. здесь встречали скопления до 17 особей.

Тундряный лебедь (*Cygnus bewickii*). Встречается в лесостепном Зауралье только на пролете. Одна птица летела в стае лебедей-кликунов на высоте 1500 м в южном направлении 6/X 1982 г.; 4 тундряных лебедей пролетели 7/X 1984 г. также в стае кликунов на высоте 400 м на юг. На крупном соленом оз. Елнач в южной лесостепи видели 4 отдыхающих на воде особей 5/V 1984 г.

Краснозобая казарка (*Rufibrenta ruficollis*). 3 птицы встречались нам на пойменных полях 4/X 1982 г. и 1 — на крупном пресном озере 8/X 1984 г.

Савка (*Oxyura leucocephala*). 1—3 птицы (5 встреч) летом 1984 г. (с 7/VI по 13/VIII) отмечались на водораздельных крупных пресных и соленых озерах южной лесостепи. Характер пребывания не выяснен.

Скопа (*Pandion haliaetus*). Одна птица встречена на р. Тобол 10/IX 1982 г., 2 одиночные птицы летели в южном направлении в районе оз. Черного 7/IX 1983 г. на высоте 80 и 100 м.

Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). В долине Тобола отмечено 5 птиц в сентябре 1982 г. На междуречье орлана видели в сентябре 1983 и 1984 гг. 6 раз. В долине Тобола он, по-видимому, гнездится: в 1982 и 1984 гг. этот орлан 5 раз встречался летом в березово-сосновых лесах и их окрестностях.

Степной орел (*Aquila nipalensis*). В южной лесостепи (окрестности г. Макушино) встречен 1/IX 1984 г. над небольшим озером сплавинного типа зарастания и 11/IX 1984 г. — на остепненных лугах-выпасах.

Беркут (*Aquila chrysaetos*). В сентябре 1984 г. у с. Белого осмотрено пустое гнездо. По словам местных жителей, оно заселяется много лет. Здесь же 7 раз в течение лета наблюдали беркута на маршрутах. Не исключена возможность гнездования в северной подзоне, так как его видели там летом (одна встреча). На междуречье 27/IX 1984 г. отмечали одиночного беркута, летящего на юго-запад на высоте 400 м.

Сапсан (*Falco peregrinus*). Одну птицу видели в долине Тобола 22/VII 1982 г. летящей над крупным зарастающим оз. Веденяцким, другую — 25/V 1983 г. — в районе оз. Черного.

Азиатский бекасовидный веретенник (*Limnodromus semipalmatus*). Две птицы пролетели 12/VI 1982 г. над пойменными закустаренными болотами.

Т. К. Блинова, В. Н. Блинов

К авифауне Ульяновской обл. Довольно полный список птиц Ульяновской обл. опубликован в приложении к книге «Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные» (1978). Ниже приводятся материалы, дополняющие этот список, а также новые сведения о некоторых редких видах.

Большая белая цапля (*Egretta alba*). Держалась 27/IX 1984 г. вместе с серыми цаплями на прудах Ульяновского нерестово-выростного хозяйства (УНВХ) близ с. Рязаново Мелекесского района. Кроме того, мертвая птица найдена на пруду около с. Каргино Вешкаймского района в начале сентября 1984 г.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*). 11/VI 1981 г. в Барышском районе на р. Барыш браконьерами убиты 2 шипуна. Один из них был окольцован 17/VII 1980 г. в Аскании-Нова (кольцо № А-157256). В октябре 1983 г. на прудах УНВХ мы встретили 2 пары взрослых лебедей-шипун с летними выводками, состоящими из 5 и 7 молодых. По словам рыбоводов, в 1980—1982 гг. здесь гнездилась 1 пара, а в 1983 г. кроме 2 гнездящихся пар на этих прудах и труднодоступной старице р. Бирли держалось 18 неразмножавшихся птиц. В 1984 г. нами там же были найдены 2 гнездящиеся пары (вывели 7 и 4 молодых) и 9 негнездящихся особей. По сведениям рыбоведа В. Бухарского, количество холостых достигало 22, а выводков было 3.

Огарь (*Casarca ferruginea*). 27/VI 1979 г. в Старомайском заливе Куйбышевского водохранилища (у пос. Старая Майна) был замечен выводок огарей из 5—7 пу-

ховых утят с родителями. По данным рыбоведа УНВХ В. Бухарского, в 1981—1982 гг. 1 пара гнездилась на прудах этого хозяйства (вывели 5 и 7 молодых). По сведениям егеря И. П. Перунова, в 1983 г. 3 пары гнездились в 3 км южнее с. Новое Томышово Новоспасского района в запруженном овраге.

Тулес (*Squatarola squatarola*). 27—29/IX 1984 г. 3 пролетных тулеса отмечены на илтистых отмелях в Ульяновском нерестово-выростном хозяйстве.

Степная тиркушка (*Glareola nordmanni*) 17/VI 1984 г. на временном песчаном островке в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища (у с. Лебяжье) держалось 5 птиц. Здесь найдено гнездо с кладкой из 3 яиц. 14—16/VII 1984 г. возле прудов УНВХ наблюдали 6 степных тиркушек, которые, судя по их поведению, кормили птенцов, скрывавшихся на краю кукурузного поля.

Клуша (*Larus fuscus*). 1/V 1982 г. 5 клуш были встречены недалеко от пос. Старая Майна.

Черноголовый хохотун (*Larus ichthyaetus*). На прудах УНВХ 15/VII 1984 г. 2 особи держались вместе с серебристыми чайками.

Белошекая крачка (*Chlidonia hibrida*). 20/VI 1984 г. на окраине пос. Чердаклы на болоте встречена одиночная особь белошей крачки. Она была замечена над колонией малых чаек, черных и светлокрылых крачек.

Люрик (*Alle alle*). В Зоологическом музее Ульяновского педагогического института хранится чучело люрика, добытого осенью 1962 г. в Юрманском заливе Куйбышевского водохранилища (Чердаклинский р-н).

Кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*). Впервые отмечена в области в мае 1978 г. в пос. Сурское (Спирidonов, 1978). Сейчас гнездится и в населенных пунктах: городах Ульяновске (с 1979 г.), Сенгилее (с 1979 г.), Новоульяновске (с 1980 г.) и поселках Кузоватово и Радищево. В Ульяновске, Сенгилее и пос. Сурском кольчатые горлицы отмечены и в зимнее время. Везде редки, лишь в г. Сенгилее относительно обычны.

Черный жаворонок (*Melanocorypha yeltoniensis*). В фондах Ульяновского краеведческого музея хранится чучело самца (инв. № В-2071/7), добытого в феврале или марте 1973 г. у с. Паньшино Радищевского района таксидермистом музея В. С. Кожевниковым.

Черноголовая трясогузка (*Motacilla flava feldegg*). Относящийся к этому подвиду желтой трясогузки самец в брачном оперении был встречен 13/VI 1975 г. на пустыре окраины г. Ульяновска.

Полевой конек (*Anthus campestris*). Несколько самцов постоянно пели на остепненных склонах балок у с. Свирино Новоспасского района в I—II декадах июля 1982 г.

Крапивник (*Troglodytes troglodytes*). Встречен 4/X 1981 г. в сквере г. Ульяновска.

Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*). С 19/V по 30/V 1980 г. поющий самец держался на крыше недостроенного 13-этажного дома в Ульяновске, отгоняя от этого места других мелких птиц. 26/VI 1984 г. в Ульяновске самец горихвостки-чернушки пел на строящемся 2-этажном кирпичном здании, летал среди куч строительного мусора.

Каменка-пласунья (*Oenanthe isabellina*). 3 поющих самца встречены на пустоши недалеко от с. Большие Ключицы Ульяновского района 10/IV 1983 г.

Усатая синица (*Panurus biarmicus*). Стайка (до 9 птиц) обнаружена 27/IX 1984 г. в тростниковых зарослях на одном из прудов УНВХ (Мелекесский р-н). Все дни наблюдения (27—29/IX) эти птицы держались на одном и том же небольшом участке.

Ремез (*Remiz pendulinus*). В мае 1982 г. отмечена попытка гнездования пары в густом ивняке в пойме р. Свияги в г. Ульяновске около автовокзала. В 1984 г. на прудах УНВХ на ивах было найдено 5 гнезд, из них 2 недостроенных. 15/VII в одном из гнезд ремезы еще насиживали кладку. В тот же день там же наблюдали нераспавшийся выводок, состоящий из 7 молодых, 2 гнезда хранятся в фондах Ульяновского краеведческого музея и 1 — в Зоологическом музее Пермского пединститута.

Овсянка-ремез (*Emberiza rustica*). Чучело самца (№ В-2290/V), добытого в апреле—мае 1975 г. в Ульяновской обл. (точное место не указано) таксидермистом Ульяновского краеведческого музея В. С. Кожевниковым, хранится в фондах этого музея. Интересно, что большинство новых для области гнездящихся и залетных видов птиц проникают сюда с юга и лишь несколько видов — с запада и севера. Очевидна возрастающая роль Ульяновского нерестово-выростного хозяйства как своеобразного резервата редких видов птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. — М., 1978. — С. 227—246.
Спирidonов А. С. Кольчатая горлица в Ульяновской области // Охота и охот. хоз-во. — 1978. — № 12. — 45 с.

О. В. Борodin

О некоторых редких куликах Ворошиловградской и Ростовской областей. Материал собран с 1982 по 1986 г. на территории Ворошиловградской и прилегающих районов Ростовской обл.

Степная тиркушка (*Glareola nordmanni*). В 1985 г. в пределах Ворошиловградской обл. впервые встречена пара, вероятно, негнездящихся птиц у с. Золотаревка (Станично-Луганский р-н). В 1986 г. встречи участились. 26/V на р. Северский Донец отмечено 6 летящих на север тиркушек, у с. Богдановка Ростовской обл. 2 кочующие пары наблюдались в Ворошиловградской обл. 12/VI у пос. Беловодск и 29/V у пос. Станично-Луганское. 27/V в окрестностях ст. Митякинской Ростовской обл. у рыбо-разводного пруда на террасе р. Северский Донец найдена небольшая колония из 4 пар, расположенная на голой песчаной пашне. Найдены 2 еще пустые гнездовые ямки, из которых взлетели птицы и начали сильно беспокоиться. 17/VI эта пашня оказалась прокультивирована, и на ней взошли всходы кукурузы высотой 10—15 см. Но тиркушки, очевидно, все же успели вывести птенцов, поскольку на участке площадью 24 га отмечено 14 пар. Тиркушки сильно тревожились (с громкими криками летали над головой, имитировали раненых птиц).

Кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). Впервые отмечен 29/IV 1985 г. в Станично-Луганском рыбхозе, где на одном из полупущенных прудов с песчаным дном более месяца держалась одиночная птица. Там же одиночная птица отмечена 26/IV 1986 г. У ст. Митякинской одиночный кулик-сорока встречен 4/V 1986 г., а 27/V 1986 отмечена пара, видимо, пытавшихся загнеститься птиц. Отдельные птицы отмечались в 1986 г. также ниже по р. Северский Донец у ст. Калитвенская и пос. Нижнесиновский в Каменском районе Ростовской обл.

Ходулочник (*Himantopus himantopus*). В 1981—1983 и в 1986 гг. в Ворошиловградской обл. на гнездовании не отмечен. В 1984 г. гнездился в двух местах: 10—15 пар — в Станично-Луганском рыбхозе и 1 пара — у с. Мусиевка Меловского района. В 1985 г. численность ходулочника в рыбхозе снизилась до 5—7 пар, еще 3 гнездящиеся пары найдены в Новопсковском районе у с. Рыбнянцево и пара — у пос. Старобельск.

Кречетка (*Chettusia gregaria*). Стайка из 12—15 птиц отмечена 25/IX 1982 г. в степи близ г. Молодогвардейска Краснодонского района Ворошиловградской обл.

Большой кроншнеп (*Numenius arquata*). Единственная кочующая стайка из 5 птиц наблюдалась 8/VIII 1983 г. у г. Счастье Станично-Луганского района.

В. В. Ветров, С. П. Литвиненко

Кулики острова Октябрьской Революции (Северная Земля). Наблюдения проводились в июле—сентябре 1985 г. на о-ве Октябрьской Революции в зоне полярных пустынь. Из 29 видов птиц, известных для Северной Земли, куликов только 4 вида. Основное местообитание куликов — приморские низменности с пятнистой травяно-лишайниково-моховой растительностью. В первой половине июля на 10 км маршрута здесь приходилось 12—20 особей песочников, 20% которых составляли песчанки, 80% — морские песочники. 23/VII на островке площадью 2,2 км² отмечено 7 выводков морских песочников и 1 — песчанок. На участках междуречий с хорошо развитой растительностью на 10 км маршрута в первой половине июля встречалось 2—6 особей песочников. Встречи куликов на бедных растительностью плакорах были единичны. Гнездятся кулики в местах с развитым растительным покровом и умеренным увлажнением.

Морской песочник (*Calidris maritima*) распространен в разнообразных местах с развитой растительностью, кормившиеся кулики встречались на мелководьях, пересохших водотоках, по берегам озерков. 4/VII найдено гнездо, первый выводок птенцов встречен 16/VII. Тогда же отмечены и первые стайки кочующих песочников из 3—4 особей. 6 выводков включали по 2—4 птенца. Минимальное расстояние между соседними выводками 300 м.

Песчанка (*Calidris alba*). Первый выводок (не менее 2 пуховичков) отмечен 20/VII. 24/VII найдено гнездо с 2 птенцами и 2 проклевнутыми яйцами. Второе гнездо было найдено 27/VII, в одном из 4 яиц шел проклев.

Исландский песочник (*Calidris canutus*). 3/VII один кормящийся кулик встречен на берегу залива Панфиловцев.

Острохвостый песочник (*Calidris acuminata*). Новый для архипелага вид. Пара токующих птиц встречена 4/VII на юго-западном побережье острова в 0,5 км от берега моря в полигональной ивово-злаково-мохово-лишайниковой пустыне.

М. В. Гаврило

О характере пребывания грязовика в Тенгиз-Кургальджинской впадине. Несмотря на хорошую изученность орнитофауны этого района, грязовика (*Limicola falcinellus*) до последнего времени здесь не встречали (Долгушин, 1962). Лишь 8—10/IX

1969 г. В. В. Хроков поймал в паутинную сеть 3 птиц на оз. Аккошкар, что дало основание считать его залетным, возможно, редким пролетным видом (Хроков и др., 1977; Кривицкий и др., 1985).

В 1983 г. на оз. Кипшак (30 км юго-западнее оз. Тенгиз) одного грязовика видели 9/VII, в первый же день, а до 27/VII почти ежедневно регистрировали до 7 особей (всего 26 встреч). С 11/VII по 11/VIII в паутинные сети отловили 13 взрослых куликов (численность составила 1,6 птиц/100 сетко-суток), последнего взрослого поймали 5/VIII. С 12 по 24/VIII отлов проводили в дельте р. Нуры, у впадения ее в оз. Тенгиз. С 16 по 23/VIII поймано 8 сеголетов, а численность составила 2,4 птиц/100 сетко-суток. Поскольку пролет куликов в 1983 г. был обычным для этих мест, а увидеть одиночных грязовиков в крупных стаях кормящихся или пролетающих песочников очень трудно, мы считаем его обычным, хотя и немногочисленным на осеннем пролете видом Тенгиз-Кургальджинской впадины.

ЛИТЕРАТУРА

Долгушин И. А. Отряд куликов//Птицы Казахстана. — Алма-Ата, 1962. — Т. 2. — С. 40—245.

Кривицкий И. А., Хроков В. В., Волков Е. Н., Жулий В. А. Птицы Кургальджинского заповедника. — Алма-Ата, 1985. — 195 с.

Хроков В. В., Моисеев А. П., Москалев А. Г. О новых и редких птицах Кургальджинского заповедника//Миграции птиц в Азии. — Новосибирск, 1977. — С. 212—215.

А. Э. Гаврилов, В. Г. Березовский

Весенняя находка кулика-лопатня на западном побережье Камчатки. 6/VI 1983 г. в устье р. Морочечной обнаружен запутавшийся в сети погибший кулик-лопатень (*Eurynorhynchus pygmaeus*). Это была самка с гроздевидным яичником размером 6,2×5,3 мм и наибольшим фолликулом — 1,9 мм. Там же 7/VI 1983 г. подлетевшая с юга смешанная стая куликов численностью до 200 особей оказалась по крайней мере наполовину состоящей из лопатней. Весенняя миграция лопатней на западном побережье Камчатки отмечается впервые.

Н. Н. Герасимов

Гнездование могильника в Забайкалье. Сведения о распространении могильника (*Aquila heliaca*) в Забайкалье ограничиваются находками гнезд в конце прошлого века в окрестностях г. Кяхта (Моллесон, 1895) и в 1908 г. у ст. Ага (Stegmann, 1929). Более поздние данные о гнездовании его в регионе отсутствуют (Панчешникова, 1983). Одиночные особи встречены летом 1976 и 1982 гг. в долинах рек Киран и Чикой (Смирнов и др., 1983). 8/IX 1982 г. мы наблюдали одиночную птицу во втором наряде в устье р. Енда (Кыринский р-н). В. Н. Сметанин (1985) отмечал могильников дважды в сентябре 1981 и 1982 гг. тоже в Кыринском районе в степной части долины р. Киркун и в Алтано-Кыринской котловине. Кроме того, в его работе упомянуты два гнезда мохноногого курганника (*Buteo hemilasius*), описания которых характерны скорее для гнезд могильника. Так, оба гнезда располагались в нетипичном для курганника биотопе — на вершинах лиственниц среди массивов леса на гребнях сопок. Лоток одного из них был выстлан зелеными ветками лиственницы, что также несвойственно курганнику, зато характерно для большинства представителей рода *Aquila*, в том числе и могильника. Все яйца в кладке были белыми, в то время как у курганника депигментированными бывают лишь отдельные яйца в кладке (Пешков, 1967; наши данные). Размеры кладки (3 яйца) также не являются препятствием для того, чтобы считать эти гнезда гнездами могильника (Брагин, 1983). Кроме того, наличие большого количества перьев в одном из гнезд свидетельствует о значительной доле птиц в рационе его хозяев. Этот вид корма нехарактерен для курганника, но является довольно обычным компонентом питания могильника, особенно в лесных и лесостепных районах (Корелов, 1962; Коровин, 1983). Сказанное свидетельствует о большой вероятности ошибки в определении видовой принадлежности указанных гнезд. Она могла быть вызвана сходным характером оперенности цевки птенцов обоих видов.

Нами в 1985 г. в урочище Усть-Караганатуй в нижнем течении р. Букукун (Кыринский р-н) было обнаружено жилое гнездо могильника. Оно находилось в группе старых сосен, растущих на крутом каменистом склоне восточной экспозиции среди лиственничного леса. Южнее склоны приобретали остепненный характер. Противоположный борт долины был покрыт сплошной лиственнично-березовой тайгой. Гнездо располагалось на боковых ветках у ствола 17-метровой сосны, на высоте 12 м. Диаметр гнезда 120 см, высота — 70 см. Лоток был выстлан зелеными ветками сосны. Гнездо использовалось не первый год, о чем свидетельствовали его размеры и обнару-

женные рядом прошлогодние остатки птенца могильника, у которого маховые достигли 2/3 нормальной длины. 26/V в гнезде находился пуховый птенец в возрасте примерно 10 дней. К 3/VI колодочки первостепенных маховых у него достигли 3 см, появились колодочки на плечевых и спинных птерилиях, прорезались второстепенные маховые и кроющие крыла.

Обе взрослые птицы были в окончательном (V) наряде с ярко выраженными белыми пятнами на плечах и золотистой головой. В течение дня орлы появлялись у гнезда не более 2—3 раз и при осмотре его человеком особой тревоги не проявляли. Птицы добывали корм на остепненных участках в 5 км от гнезда, а также регулярно охотились на длиннохвостых сусликов (*Citellus undulatus*) в долине реки в непосредственной близости от гнезда. Собранные погадки полностью состояли из шерсти и костей этих грызунов. В гнезде был обнаружен труп даурской лисицы (*Ochotona daurica*). В числе прошлогодних остатков пищи встречены кости длиннохвостого суслика, зайца-беляка (*Lepus timidus*), даурского ежа (*Erinaceus dauricus*) и каменного глухаря (*Tetrao parvirostris*).

ЛИТЕРАТУРА

Брагин Е. А. Экология могильника в островных лесах Кустанайской степи//Охрана хищных птиц: Мат-лы I совещ. по экологии и охране хищных птиц. — М., 1983. — С. 92—97.

Корелов М. Н. Отряд Хищные птицы//Птицы Казахстана. — Алма-Ата, 1962. — Т. 2. — С. 488—707.

Коровин В. А. К экологии могильника на северной границе ареала//Охрана хищных птиц: Мат-лы I совещ. по экологии и охране хищных птиц. — М., 1983. — С. 123—124.

Моллесон В. С. Краткие сведения о распространении птиц в окрестностях г. Троицкосавска: Сообщ. в общем собрании Троицкосавско-Кяхтинского отд. Приамурского отд. ИРГО 21 апр. 1895 года «Протокол (общ. собр.) Троицкосавско-Кяхтинского отд. Приамур. отд. РГО». — 1895. — № 5, прилож. 2. — С. 27—46.

Панчешникова Е. Е. Гнездовой ареал могильника на территории Советского Союза во второй половине XIX — начале XX в.//Охрана хищных птиц: Мат-лы I совещ. по экологии и охране хищных птиц. — М., 1983. — С. 146—149.

Пешков Б. И. К биологии центральноазиатского канюка//Носители и переносчики возбудителей особо опасных инфекций Сибири и Дальнего Востока/Изв. Иркут. гос. науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. — 1967. — Т. 27. — С. 167—174.

Сметанин В. Н. Дневные хищные птицы и совы Сохондинского заповедника//Хищные птицы и совы в заповедниках РСФСР. — М., 1985. — С. 79—89.

Смирнов А. Ю. и др. Материалы по распространению и экологии хищных птиц юго-западного Забайкалья//Экология хищных птиц: Мат-лы I совещ. по экологии и охране хищных птиц. — М., 1983. — С. 141—143.

Stegmann V. Die Vögel Sud-Ost Transbaikaliens//Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР. — 1929. — С. 83—242.

М. И. Головушкин, М. А. Осипова

Редкие залетные и пролетные кулики Шацкого национального парка. Осенью 1985 и 1986 гг. проводилось специальное слежение за залетными видами куликов и чаек на озерах Шацкого национального парка и на прудах рыбных хозяйств буферной зоны парка.

Поручейник (*Tringa stagnatilis*). 7/IX 1985 г. 3 поручейников наблюдали на прудах рыбхоза возле с. Пища Любимольского района Волынской обл.

Мородунка (*Xenus cinereus*). 3/X 1986 г. на спущенных от воды прудах возле с. Пища была замечена одна особь. Это первый факт залета мородунки в западные области Украины.

Песчанка (*Calidris alba*). В сентябре 1974 г. и 16—22/IX 1985 г. одиночные птицы наблюдались на песчаных берегах оз. Люцимер возле пгт. Шацк, 19/IX 1986 г.— на пруду возле с. Пища. Это первые сообщения о залетах песчанки на Волынское Полесье.

Исландский песочник (*Calidris canutus*). Одна птица наблюдалась на прудах возле с. Пища 3/X 1986 г. в стае с чернозобиками, тулесами, турухтанами. Для Западной Украины это третье известное наблюдение исландского песочника и первое для Волынской обл.

И. М. Горбань

Гнездование кулика-воробья в низовье р. Большой Чукочьи. Кулик-воробей (*Calidris minutus*) обычен на гнездовании от тундры Норвегии до дельты р. Индигирки. Дальше на восток он встречается редко. Впервые гнездование кулика-воробья на Большой Чукочье отмечено летом 1984 г. (устн. сообщ. И. Дорогого). В 1985 г. здесь

нам найдены 2 гнезда (14 и 23/VI) на расстоянии друг от друга 25—30 м (оба с кладками по 4 яйца). Предположительно оба они принадлежали одной паре. В июне и июле 1986 г. в районе мыса Чукочьа, вдоль р. Малой Чукочьи, обнаружено большое число гнездящихся пар. Найдено 14 гнезд с кладками и дополнительно 8 точек, в которых, судя по поведению птиц, были гнезда или птенцы.

Г. Б. Гражулявичюс, С. И. Мачалов

О гнездовании малой крачки на р. Сейм в Сумской обл. В северо-восточной части Украинской ССР малая крачка (*Sterna albifrons*) гнездится только на Днестре и Десне в Черниговской обл. (Кістяківський, 1957; Бабко, 1986). О гнездовании ее на территории Сумской обл. в литературе данных нет.

19/VIII 1979 г. на р. Сейм возле с. Мутино Кролевецкого района Сумской обл. мы наблюдали взрослую и молодую малых крачек. В 1980 г. на песчаном пляже в 1 км от окраины села была обнаружена колония, в которой гнездились 2—3 пары малых крачек. В 1981 г. число пар возросло до 5—7, но затем опять уменьшилось. В 1982—1986 гг. численность пар в колонии колебалась от 3 до 5. Росту колонии препятствует скорее всего довольно сильное антропогенное влияние. Тем не менее крачки возвращаются каждый год на то же место.

Прилет малых крачек зарегистрирован нами 14/V 1982 и 5/V 1983 г., отлет (последнее наблюдение) — 24/VIII 1979, 19/VIII 1980, 24/VIII 1981, 12/VIII 1982 г. К гнездованию крачки приступают довольно поздно. В 1982 г. первое гнездо с полной кладкой было обнаружено нами 10/VI. В 1983 г. 13/VI кладок еще не было. На р. Сейм малые крачки кормятся не только в русле реки, как это мы наблюдали на Днестре в районе г. Канева, но и на пойменных озерах вместе с белокрылыми крачками.

Появление малых крачек вдали от основных мест гнездования, вероятно, связано с созданием каскада водохранилищ на Днестре. Затопление песчаных кос на реке привело к падению численности этого вида в районе Киева (Кістяківський, Мельничук, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

Бабко В. М. Колония малых крачек на правом берегу р. Десны // Вестн. зоол. — 1986. — № 1. — 85 с.

Кістяківський О. Б. Фауна України. Птахи. — Київ, 1957. — Т. 4. — 432 с.

Кістяківський А. Б., Мельничук В. А. Изменения в орнитофауне района Киева за последние десятилетия // Вестн. зоол. — 1982. — № 1. — С. 3—9.

В. Н. Грищенко

О встрече стаи белого аиста в летний период. Стая около 40 особей белого аиста (*Ciconia ciconia*) наблюдалась нами 7—8/VI 1986 г. в пойме Днестра у с. Процев Бориспольского района Киевской обл. Аисты кормились на лугах и пойменных болотах как поодиночке, так и группами до 10—15 особей. На ночевку вся стая слеталась на опушку пойменного леса. Место ночевки находилось рядом с большой колонией серой цапли.

В. Н. Грищенко

Новая находка песчанки на Днепропетровщине. На территории Днепропетровской обл. песчанка (*Calidris alba*) не ежегодно регистрировалась до 1963 г. Позднее только 14/IV 1984 г. 2 особи песчанки отмечены на временных водоемах III солончаково-солончаковой террасы р. Самары в окрестностях с. Карабиновка Павлоградского района. Птицы держались на сухом солонце несколько обособленно от стайки турухтанов и травников.

Ал. А. Губкин

Ходулочник на Днепропетровщине и перспективы его охраны. Ходулочник (*Himantopus himantopus*) занесен в Красную книгу УССР. Впервые он загнездился в Днепропетровской обл. в 1964 г. на Солонем лимане у с. Булаховка Павлоградского района (Губкин, 1973), где со временем образовалась устойчивая популяция. В других местах области численность ходулочника до середины 70-х гг. оставалась на низком уровне, и лишь в настоящее время она достигла 7—15 гнездящихся пар (некоторые острова Днепродзержинского водохранилища, Магдалиновский и Царичанский районы). Наибольшая численность его отмечается на засоленных водоемах III солончаковой террасы р. Самары в Павлоградском и Новомосковском районах, где за последнее десятилетие сформировалась довольно устойчивая популяция этого вида.

Гнездование ходулочника носит преимущественно колониальный характер. К 1975 г. плотность гнездящихся птиц на одном из островов Булаховского лимана (площадь 0,05 га) достигла 24 пар, что в пересчете на 1 га составило бы 480 пар. Минимальное расстояние между гнездами в этот период составляло 70—80 см. Возможно, такая плотность объяснима защищенностью окруженного водой острова от наземных хищников и интенсивного выпаса скота. К этим же годам приурочено и явление увеличенной кладки у ходулочника (до 10—12 яиц). Сохранилось оно и в настоящее время (8—10 яиц). Процент увеличенных кладок находится в прямой зависимости от плотности гнездования на одной и той же площади и количества гнездопригодных мест.

В 70-е гг. происходили значительные колебания численности и перераспределение в области гнездящихся ходулочников в связи с неблагоприятным воздействием погодных условий (ливневые дожди и занос кладок илом) и фактора беспокойства (например, выпас скота). В это же время резко возрос по сравнению с предыдущими годами процент гибели пуховичков (до 35—40%). Можно предположить, что такая гибель птенцов объясняется характером их поведения в момент опасности. В отличие от некоторых других куликов, чьи пуховички в момент опасности затаиваются, птенцы ходулочника при приближении к ним на 0,5—1 м стараются убежать, что делает их заметными и увеличивает возможность гибели от пернатых хищников. А частое появление людей в местах гнездования ходулочников приводит к постоянному распугиванию птенцов.

В 80-е гг. численность ходулочника из-за усиления охранных мероприятий и благоприятного гидрологического режима относительно стабилизировалась и он начал расселяться по территориям прилегающих районов. В местах интенсивного сельскохозяйственного освоения степных водоемов он чаще селится на старых, частично заросших макофитами отстойниках животноводческих ферм, где, не боясь соседства человека, успешно выводит потомство (до 10 пар и более). В связи с этим ходулочник за последние 10 лет расселился из поймы р. Самары на р. Орель и их притоки.

Ал. А. Губкин

Ходулочник на северном пределе ареала в условиях левобережной Украины. Наблюдения, выполненные в 1981—1986 гг. на территории Днепропетровской, Полтавской и Харьковской областей, позволяют уточнить современную границу ареала ходулочника (*Himantopus himantopus*). Несмотря на неоднократные встречи одиночных птиц в гнездовое время в низовьях рек Сула и Псел, гнездование их там остается незарегистрированным. В мае 1985 г. колония из 10—12 пар найдена на о-ве Великого Болота в окрестностях с. Малая Перещелина Новосанжарского района, где ходулочники гнездились с 1921 по 1952 г. (Гавриленко, 1958). Общее число птиц в колонии в 1986 г. превышало 30. В пойме среднего течения р. Орель в зависимости от условий года насчитывалось от 15 до 30 гнездовых пар. В разные годы гнезда или гнездовые пары отмечены: в окрестностях с. Черноглазовка Павлоградского района (3 пары), на озерах Горелом и Кривец в окрестностях пос. Перещелино Новомосковского района (3—5 пар), в окрестностях с. Займанка Зачепиловского района (1—2 пары), на оз. Капинерное в окрестностях с. Заречное Зачепиловского района (2—5 пар), в Магдалинском районе (5—10 пар), в Царичанском районе (до 5 пар).

Летом 1986 г. ходулочники отмечались в пойме р. Коломак (с. Виноминовка) и в верховьях р. Орчик (с. Гряково) на территории Чутовского района. На р. Северский Донец известен залет в гнездовое время до оз. Лиман Готвальдовского района.

В 1981 г. на оз. Капинерное 2 гнезда располагались на кочках среди мелководья. В одном из них 11/V было 1 свежее яйцо. В 1982 г. колония из 3 пар обнаружена на новом острове, образовавшемся в центральной части озера в результате падения уровня воды. Гнезда располагались в кустиках ситника и осоки на едва заметных возвышениях почвы. 4/VI в 2 гнездах содержались свежие полные кладки из 4 яиц. В 1986 г. на территории Перещелинского льнокозавода найдено гнездо, располагавшееся на середине временного водоема в единственном кустике осоки. 16/VI в гнезде содержалась кладка из 8 слабо насиженных яиц. Поблизости держались 7 взрослых птиц. Для сохранения периферийной популяции ходулочника целесообразно организовать республиканский орнитологический заказник на Великом Болоте и местный заказник в окр. с. Гупаловка Магдалинского района.

А. Н. Гудина

Поручейник в лесостепи Средней Сибири. Сведения о поручейнике (*Tringa stagnatilis*) на территории Красноярского края весьма ограничены (Сушкин, 1914; Тугаринов, 1927). Нами поручейник найден на гнездовании в Ачинской и Канской лесостепи. В 1982 г. в окрестностях с. Никольск Шарыповского района поручейника встречали с 25/V по 13/VII. С 22/VI по 11/VII пара птиц с 4 птенцами держались в пойме р. Урюп. Молодые из этого выводка 9/VII уже летали, а добытая 11-го числа мо-

лодая птица имела недоросшие маховые. В 1983 г. в окрестностях г. Назарово пару птиц наблюдали на окраине пойменного березового леса с 10/VI по 30/VII. Поиски гнезда и птенцов были безрезультатными.

В Канской лесостепи поручейник на гнездовании многочислен. Птицы отмечались с начала наблюдений (16/V) до 13/VIII 1985 г. На влажных и суходольных лугах-выгонах в окрестностях с. Мокруша Канского района 29 и 30/V найдены 3 гнезда: в 2 гнездах было по 4 яйца, в одном — 3. Размеры яиц: 38,1—40,7×26,1—27,7 мм, в среднем 39,47×26,67 мм ($n=11$). Масса 4 свежих яиц: 13,6—14,6, в среднем 14,28 г.

Наибольшее обилие поручейника отмечено во второй половине мая и в первой половине июня, когда вид многочислен в пойменных местообитаниях: влажных лугах-выгонах, лугах-покосах среди березово-черемухово-ивовых зарослей и заболоченных кочковатых лугах (46,22 и 14 особей/км²), а также по берегам мелких речек (16 особей/10 км береговой линии). Обычен он на суходольных лугах-выгонах (5 особей/км²). В среднем по ключевому участку обилие поручейника в этот период равно 2 особям/объединенный км². С середины июня по первую половину июля проходит откочевка взрослых птиц без выводков, в итоге обилие снижается до 0,2 особи/объединенный км². Хорошо летающих молодых наблюдали 17/VII. После подъема молодых на крыло численность поручейника увеличивается во второй половине июля в 5 раз (1 особь/объединенный км²). В этот период он наиболее многочислен на суходольных лугах-выгонах (26 особей/км²), в других урочищах его значительно меньше. Взрослые с молодыми отлетают в конце июля — начале августа (обилие снижается до 0,4 особи/объединенный км²) и к середине месяца полностью исчезают. В первой половине августа поручейник еще многочислен на прудах (29 особей/10 км береговой линии) и обычен на суходольных лугах-выгонах (9 особей/км²).

В. С. Жуков

О гнездовании камышницы на территории Ильменского заповедника. В горно-лесной зоне Челябинской обл., в которой расположен заповедник, камышница (*Gallinula chloropus*) ранее на гнездовании не отмечалась. В 1979 г. на территории заповедника была найдена погибшая птица. В июле 1984 г. нами на р. Липовке была обнаружена камышница с 3 птенцами. Птицы держались в устье речки при ее впадении в оз. Ильменское. В этом месте хорошо развита водная растительность, заболоченные берега покрыты зарослями тростника. Камышница с выводком была активна все светлое время суток, кормясь растительностью. Птицы держались здесь весь июль и август.

В. Д. Захаров, О. Ф. Тарабанько

К орнитофауне Окского заповедника. В полевые сезоны 1983—1986 гг. были собраны материалы, дополняющие сведения по орнитофауне Окского заповедника.

Желтолобая трясогузка (*Motacilla lutea*). Самец встречен 15/IV 1986 г. во время весеннего пролета близ восточной границы Окского заповедника (Агеева гора). Птица кормилась несколько минут по краю разлива и затем улетела в западном направлении. Поскольку в этом пункте производятся ежегодные наблюдения за пролетом птиц, а желтолобая трясогузка отмечена впервые, то данный случай следует отнести к категории случайных залетов.

Мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis*). В обзоре по фауне Рязанской обл. мухоловка-белошейка приводится как гнездящаяся в 1970 г. (Животный мир Рязанской обл., 1972). Этим указанием исчерпываются все сведения по виду в регионе. В Окском заповеднике мухоловка-белошейка была известна как редкий пролетный вид. Ежегодно, начиная с 1979 г., по 2—3 птицы отлавливали паутинными сетями в восточной части заповедника (к. Липовая гора). Появление первых особей отмечали 28/IV 1979 г., 1/V 1982, 1/V 1984, 1/V 1985 г. (Летописи природы Окского заповедника; наши данные). 28/V 1986 г. самец мухоловки-белошейки, летающий с тревожным писком, был встречен в кв. 179. Здесь же было найдено гнездо, располагавшееся в дупле сухого дуба (на месте выгнившего сучка) на высоте примерно 12 м. Гнездовой участок находился в пойменном дубово-осиновом лесу с подлеском из липы и шиповника. Судя по поведению птиц, в гнезде были яйца: самец приносил и передавал самке зеленых гусениц. При повторном посещении гнезда 16/VI отмечено, что обе птицы кормили птенцов. Другое гнездо, найденное Е. Ю. Иванчевой 12/VI 1986 г., находилось в 2,5 км от первого в кв. 159 в дубовом лесу на краю поляны. Гнездо также помещалось в дупле сухого дуба на высоте примерно 10 м. Обе птицы собирали корм и кормили птенцов. Не безынтересно отметить, что в 40—50 м от второго гнезда мухоловки-белошейки находилось гнездо мухоловки-пеструшки с 6 птенцами 3-дневного возраста.

Овсянка-ремез (*Emberiza rustica*). В 40—50-х гг. найдена в Рязанской обл. (Птушенко, 1958). Впервые отмечена в октябре 1953 г. в северо-восточной части Окского заповедника (Птушенко, 1962). Г. А. Носков (уст. сообщ.) в конце августа — начале сентября 1980 г. видел и регулярно слышал мигрирующих одиночек в Окском заповеднике (Рымкевич, 1983). Нами 2 особи этого вида (самец и самка) встречены

12/V 1983 г. в залитом водой березняке в западной части Окского заповедника (кв. 169). Птицы сидели на вершине березки, самец пел. Хотя в Окском заповеднике регулярно весной проводится отлов птиц паутиными сетями, случаев поимки овсянки-ремеза не было. Учитывая эти данные, можно считать овсянку-ремеза в настоящее время редкой пролетной птицей в весенний период и обычной осенью.

ЛИТЕРАТУРА

Животный мир Рязанской области. — Рязань, 1972. — 192 с.

Рымкевич Т. А. Сравнительная характеристика линьки овсянок (р. *Emberiza*) Ленинградской обл. // Свод. Прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц. — Тарту, 1983. — № 14. — С. 85—112.

Птушенко Е. С. Спикок птиц Окского заповедника и Рязанской области // Тр. Окского гос. заповедника. — М., 1958. — Вып. 2. — С. 192—206.

Птушенко Е. С. Дополнения и исправления к списку птиц Окского заповедника и Рязанской области // Орнитология. — М., 1962. — Вып. 5. — С. 108—109.

В. П. Иванчев

К фауне куликов Югорского полуострова и о-ва Вайгач. За время работ 1983—1986 гг. на северо-западе Югорского полуострова (от р. Лымбады до района Амдермы) и о-ва Вайгач получены данные, дополняющие известные сведения о фауне куликов этих районов (Успенский, 1958, 1965; Карпович, Коханов, 1967). Значительные площади Вайгача и Югорского полуострова испытали сильное, длительное и разнообразное воздействие антропогенных факторов, что оказало прямое и косвенное влияние на фауну, население и пространственное распределение животных (Калякин, 1985).

Золотистая ржанка (*Pluvialis apricarius*). В крайне неблагоприятные для гнездования 1984 и 1986 гг. на Вайгаче не гнездилась, однако в период с 11/VII по 6/VIII многократно в центральной и северной частях острова отмечали большие и очень большие (до 800 особей) стаи кочующих птиц.

Бурокрылая ржанка (*Pluvialis dominica*). Одиночный самец добыт нами 5/VI 1984 г. на мысе Тонком (Югорский п-ов): кормился на участке заболоченной луговины. Там же пара птиц отмечена 29/VI 1984 г. На севере Вайгача одиночная птица встречена 8/VII 1984 г. на почти лишенной растительного покрова шебнистой вершине холма; 6/VI 1986 г. в таких же условиях наблюдалась пара в районе горы Медной.

Хрустан (*Charadrius morinellus*). Вплоть до севера Вайгача обычен. Распределение мест гнездования спорадично, на отдельных участках плотность населения достигает 5—6 гнездящихся пар на 1 км² (район горы Медной). В июле — начале августа характерно наличие заметного количества кочующих птиц в стаях от 10—20 до 150—200 особей. Вылупление птенцов в одном из гнезд наблюдалось 26—27/VII 1986 г.

Камнешарка (*Arenaria interpres*). От устья Лымбады на юге до Болванского Носа на севере местами вдоль побережий обычный вид. Представляют интерес находки гнезда с полной кладкой 28/VI 1984 г. В. Гричником вдали от побережья (в 10—12 км к юго-востоку от пролива Югорский Шар) и выводка с 4 пуховичками в тундре средней части Вайгача 21/VII 1984 г.

Фи́фи (*Tringa glareola*). Отмечен на Югорском полуострове у Белого Носа (25/VI 1983 г. здесь добыт территориальный самец) и в котловине оз. Теуно-то (хребет Пай-Хой), где 18/VIII 1984 г. этот вид был обычен.

Краснозобик (*Calidris ferruginea*). 11/VII 1984 г. в течение 40 мин наблюдали за краснозобиком, который активно выполнял отвлекающие демонстрации. Гнездо или птенцов найти не удалось. На этом же участке — сухом склоне речной долины с низким разреженным разнотравьем и отдельными кустиками ивы в 2—3 км к востоку от вершины губы Долгой — мы вслугнали одиночную птицу 15/VII 1986 г. Встречи небольших групп краснозобиков в летнее время, часто в стаях других куликов, были достаточно регулярны на Вайгаче и Югорском полуострове как по морским побережьям, так и по отмелям внутренних водоемов с песчаными, галечниковыми или илистыми берегами.

Морской песочник (*Calidris maritima*). На Вайгаче самка от выводка добыта 11/VII 1984 г. у выхода из скалистого каньона с галечниковой отмелью в нижнем течении р. Янко-яхи. На мысе Тонком (Югорский п-ов) птица, несомненно от гнезда, наблюдалась нами 22/VI 1984 г. в течение получаса: отвлекающие демонстрации чередовались с имитацией кормового поведения.

Песчанка (*Calidris alba*). Помимо периодов весенних миграций песчанки по морским побережьям в небольшом количестве отмечались в течение всего летнего сезона. Пара песчанок наблюдалась 20/VI 1984 г. вблизи ручья на участке высокой сухой тундры в основании мыса Тонкого в 2 км от побережья. 22/VII 1983 г. пара птиц встречена в 2 км восточнее Амдермы и в 1 км от моря в котловине между холмами. Птицы вели себя очень беспокойно: летали вокруг нас, периодически присаживаясь.

Обыкновенный бекас (*Gallinago gallinago*). Токующий бекас добыт 30/VI 1983 г. в центральной части дельты р. Большой Ою на обширной луговине. Еще 2 бекаса встречены в других частях дельты: токующий — 28/VI и кормившийся — 8/VII. В 1984 г. единственный бекас на Вайгаче встречен нами 10/VII. Однако в 1986 г. этот вид на севере Вайгача был обычен: с 14/VI до первых чисел июля над озерными лайдами и выположенными участками долин ручьев и речек регулярно наблюдали токующих птиц (до 4 бекасов одновременно). Гнездо с полной кладкой очень мелких яиц (39,6×29,0 мм, 39,1×29,6, 39,3×29,4, 39,4×28,9 мм) найдено 30/VI в 5 км восточнее побережья губы Долгой в ее средней части на склоне холма вблизи обширной озерной лайды. Гнездо располагалось между колеями старой дороги на периферии ивняковых зарослей.

Азиатский бекас (*Gallinago stenura*). Токующий азиатский бекас отмечен 4/VI 1983 г. примерно в 4—5 км к югу от Белого Носа. Еще одна птица поднята со склона холма с разреженным ерником в южной части котловины оз. Теуно-то 18/VIII 1984 г.

Плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*). В районе Белого Носа пара птиц этого вида добыта 16/VI 1983 г. Диаметр фолликулов у самки достигал 8 мм, семенники самца — 13×6 мм. С 21 по 24/VI 1986 г. самка плавунчика несколько раз наблюдалась на одном из озер в районе горы Медной.

ЛИТЕРАТУРА

Калякин В. Н. К проекту создания биосферного заповедника на о. Вайгач// Сб. научн. тр. ВНИИ Природа: Вопросы обоснования размещения охраняемых природных территорий. — М., 1985. — С. 15—29.

Карпович В. Н., Коханов В. Д. Фауна птиц острова Вайгач и северо-востока Югорского полуострова// Тр. Кандалякш. гос. заповедника. — М., 1967. — Вып. 5. — С. 268—338.

Успенский С. М. Некоторые виды птиц на северо-востоке европейской части СССР// Уч. зап. МГУ: Орнитология. — 1958. — Вып. 197. — С. 35—47.

Успенский С. М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач// Тр. Ин-та биол. УФАН СССР: Экология позвоночных животных Крайнего Севера. — 1965. — Вып. 38. — С. 65—102.

В. Н. Калякин

О северной границе ареала буланого вьюрка в пустыне Бетпак-Дала. Экспедиционные работы проводились в 1981—1984 гг. У восточной окраины Бетпак-Далы буланый вьюрок редок (*Rhodospiza obsoleta*). За 8 дней в окрестностях Джамбул-горы (21 ч количественных учетов птиц) он встречен только дважды на водопое (31/V и 1/VI) в количестве 5 особей (пара и 3 одиночных самца). В районе Байгоры с 30/IV по 9/V 1983 г. (примерно 20 ч учетов) мы только однажды, 3/V, отметили 3 птиц. Здесь же в зарослях кустарников по берегам горного ручья обнаружены 2 старых, но достаточно типичных гнезда этого вида, устроенных на чингиле и гребенщике. В 30 км к северо-западу от Байгоры, в урочище Барсакельмес, 8/VI 1984 г. встречена пара буланных вьюрков у водопоя с кустарниковой порослью из гребенщика, саксаула и небольших куртин тростника с отдельными деревьями туранги.

В западных районах Бетпак-Далы буланый вьюрок встречается несравненно чаще. Он довольно обычен в урочище Чулакэспе (79 км к северу от с. Жувантобе на р. Чу), где с 21/V по 20/VI 1983 г. отмечен 10 раз в количестве 32 особей. Птиц отмечали в редком саксаульном: 23/V О. В. Беляловым найдено гнездо с 5 яйцами, а 19/VI А. С. Левиным — гнездо, только что оставленное птенцами (со свежим пометом в лотке). В 54 км к северу 21/VI 1983 г. мы обнаружили гнездо буланого вьюрка на росшем у дома молодом карагаче высотой 3 м (в центральной развилке, в 1,5 м от земли). В гнезде находилось 3 яйца и 2 только что вылупившихся птенца, на которых очень плотно сидела самка. Через неделю она обогрела уже 5 птенцов в пеньках, начавших разворачиваться на кроющих крыла. Еще в 60 км к северу, близ колодца Табан, мы дважды — 22 и 23/VI — встречали на водопое одиночек, но в 30 км к северу, у южной кромки песков Мойынкум и Катынкум, за 14 ч экскурсий 24—26/VI этот вид ни разу не отмечен.

В центральных районах Бетпак-Далы буланый вьюрок так же редок, как и в восточных. С 10 по 25/VI 1984 г. (маршрут 1123 км, 25 ч учетов) мы встретили его трижды: в урочище Когашик 11/VI у колодца — 2 черноклювых самцов и 1 первогодка со светлым клювом, в урочище Тесбулак (50 км к юго-востоку от Когашика) 24/VI — яркоокрашенного самца на водопое, в урочище Жидели (67 км к северу от Когашика) 16/VI — пару у гнезда. Это самая северная находка данного вида на гнездовье. Местность: русло небольшой пересыхающей речушки среди полынно-болячевой пустыни. У небольшого сохранившегося бочажка воды (чрезвычайно соленой) имеются выходы скал до 8—10 м высотой, небольшие куртины тростника и отдельные

кусты гребенщика и таволгоцвета (*Spiraeanthus schrenkianus*) — эндемичного растения Бетпак-Далы и Каратау. Гнездо буланого вьюрка было устроено на кусте таволгоцвета высотой 2 м, в узкой вертикальной развилке ствола в 1,4 м от земли. Форма и материал, характерные для этой птицы: ажурное основание, буквально вытканное изнутри растительным пухом. Наружный диаметр гнезда 90 мм, размеры лоточка 60×55 мм, глубина его 50, общая высота гнезда 80 мм. 16/VI в гнезде было 3 бледно-голубых яйца без крапа. Яйца ненасиженные, возможно, что кладка неполная (самка прилетела только во время осмотра и с тихой глухой трелькой летала по кругу на расстоянии 15—20 м). Размеры яиц: 19,0×13,8, 18,8×14,1 и 19,9×13,8 мм, масса соответственно 1,95, 2 и 2 г. Кладка взята в коллекцию Института зоологии АН КазССР.

А. Ф. Ковшарь

Залет райской мухоловки в пустыню Бетпак-Дала. В Казахстан заходит северо-западный край ареала райской мухоловки (*Terpsiphone paradisi*).

В 1983 г. нам удалось встретить эту птицу в пустыне Бетпак-Дала, в 150 км севернее известной границы ареала. В урочище Чулакеспе, в 70 км к северу от с. Жувантобе, утром 19/VI несколько раз встречен, а затем добыт молодой самец массой 16,9 г, с длиной крыла 88 и хвоста 92 мм (семенники менее 1 мм в поперечнике, неразвиты). Птица держалась в оазисе среди полынно-боялычевой пустыни.

А. Ф. Ковшарь

Появление зеленушки на гнездовании в Алма-Ате. Материалы о гнездовании зеленушки (*Chloris chloris*) в Алма-Ате собирались в течение 10 лет. Некоторые сведения о встречах зеленушек сообщили нам И. Ф. Бородихин, Э. И. Гаврилов, Б. П. Жуйко, В. Р. Соколовский, Д. Усатый, которым выражаем искреннюю признательность.

Впервые в Алма-Ате одиночная зеленушка встречена 31/III 1973 г. в районе старого кладбища, а 1/VIII — 2 птицы в Ботаническом саду. 18/VII 1974 г. на территории Ботанического сада встретили поющего самца, а затем несколько раз отмечали одиночек в сентябре и октябре. В 1975 г. встречи зеленушек участились. На территории Ботсада их видели 5 раз в марте, поющего самца 11/VI и неоднократно одиночек и небольшие группы в августе, сентябре и октябре, причем 29/VIII видели сразу 8 птиц. В конце марта 1975 и 1976 гг. зеленушек слышали и на территории старого кладбища.

Первое гнездо зеленушки найдено 14/IV 1977 г. в центре города. Спустя 2 недели, 29/IV, самка обогрела уже 3 полуоперенных птенцов (кисточки пеньков маховых развернулись на 2 мм); 5/V птенцы еще были в гнезде, а 6/V покинули его.

В последующие годы зеленушки регулярно встречались в Алма-Ате, а в 1982—1983 гг. здесь найдено еще 5 гнезд этого вида.

Зеленушки проводят в городе большую часть года. Весной они появляются очень рано (14/II 1979 г., 16/II 1982 г.), осенью встречаются до конца октября, а в некоторые годы — и дольше. Так, в 1981 г. в Ботаническом саду их видели 26/XI (6 птиц), 1 и 5/XII (по голосам), а одиночку отметили даже 5/I 1982 г.; в 1984 г. близ Института плодородства и виноградарства 5 зеленушек встречены 27/I, причем, несмотря на сильный мороз (—22°), один самец пел.

Численность гнездящихся в городе зеленушек увеличивается. Таким образом, появившись в Алма-Ате в 1973 г., зеленушка в течение 10 лет стала обычной гнездящейся птицей большинства районов города.

А. Ф. Ковшарь, Р. Г. Пфеффер

Гнездование чернозобика в Белорусском Поозерье. Чернозобик (*Calidris alpina*) гнездится в Прибалтике, Псковской и Ленинградской областях. Для Белоруссии отмечался лишь на пролетах (Федюшин, 1926; Семашко, 1956; Федюшин, Долбик, 1967). Небольшие поселения чернозобиков обнаружены нами на Браславских озерах в Витебской обл. Постоянные встречи здесь чернозобиков в гнездовой период (территориальное поведение, полеты-погоны, песни) позволили нам включить его в фауну куликов, гнездящихся на территории Белорусского Поозерья (Дорофеев, Козлов, Кузьменко, 1982). 28/V 1984 г. на одном из островов оз. Снуды (Браславский р-н Витебской обл.) добыта слетевшая с гнезда самка чернозобика и найдено ее гнездо, в котором были 2 яйца. В яйцевом самки обнаружено яйцо без скорлуповой оболочки. Гнездо располагалось на краю открытого низкотравного участка луга за песчаным берегом на расстоянии 40 м от уреза воды. В 1984 г. на оз. Снуды отмечено гнездование 6 пар чернозобиков.

В 1985 г. на оз. Снуды учрежден орнитологический заказник местного значения, соблюдение режима которого будет способствовать и сохранению гнездящейся здесь популяции чернозобика. В то же время, поскольку чернозобик — новый представитель

гнездовой орнитофауны Белоруссии и численность его весьма низкая, данный вид можно рекомендовать и для включения в Красную книгу БССР.

В. П. Козлов

О гнездовании малой мухоловки и встречах новых видов птиц в Северной Осетии. Малая мухоловка (*Muscicapa parva*) в исследуемом районе появилась в последние годы и является немногочисленной гнездящейся птицей некоторых ушей Лесистого хребта (Хаталдонское, Суадагское и Кусар). В 1984 г. массовый прилет отмечен 24/IV, в 1985 г. — 26/IV. Появляется, видимо, со стороны перевалов Главного Кавказского хребта, так как 28/IV 1982 г. в Нарском ущелье (1740 м над ур. м.), недалеко от Рокского перевала, в зарослях облепихи встречена одна птица. Гнездиться она предпочитает в ольшаниках с густым подростом, которые расположены по берегам рек и ручьев. Гнездовые деревья выбирает так, чтобы они обязательно располагались у небольших открытых пространств (полянка, открытый берег ручья, редколесье). Все найденные гнезда (5) помещались между небольшими стволовыми побегами ольхи на высоте 1,35—3,4 м (в среднем 1,88; $n=5$) от поверхности почвы. Размеры гнезд ($n=4$): наружный диаметр гнезда 77—95 мм (в среднем 86,3), диаметр лотка 47—55 (50,7), глубина лотка 30—42 (37,7), высота гнезда 55—82 (71 мм). Масса гнезд 10—18,15 г (в среднем 15,7), масса выстилки лотка 0,35—3,5 г. (в среднем 1,422). В качестве строительных материалов используют в большом количестве мох (*Sphagnum* sp.) и перегнившие листья ольхи. Лоток выстилается тонкими корешками трав, длинными волосами млекопитающих (коров), иногда использованы перья.

Полные кладки содержат 3—4 яйца. Размеры одной кладки: 17,5×12,4 мм, 17,0×12,5, 18,0×12,9, 17,3×12,7 мм, в среднем 17,45×12,6 мм. 3/VII 1984 г. в окрестностях с. Суадаг обнаружен выводок из 3 молодых (взрослые кормят) и найдено гнездо с 4 птенцами в возрасте 7 дней (пеньки на маховых еще не раскрыты); 16/VII 1984 г. найдено гнездо с 4 сильно насыщенными яйцами, из которых 19/VII появились птенцы, вылетевшие 30/VII; 25/VI 1985 г. в этом же районе пойман слеток-поршок (первостепенные маховые раскрыты на 15 мм), которого кормила самка, в тот же день замечен еще один слеток, которого кормил самец, а 22/VII 1985 г. найдено гнездо с 3 птенцами 10-дневного возраста. Птенцы вылетели 24/VII. В 1984 г. на 7 км ольшаника (р. Суадагон) гнездились 5 пар малой мухоловки, в 1985 г. — 8 пар. Гнездовой район охватывает только Лесистый хребет, в высокогорных лесах не встречается. Последняя встреча осенью — в начале I декады сентября.

Беря за основу фаунистический список птиц Р. Л. Бёме (1958), отметим новые (появившиеся в последние годы) для фауны Осетии виды.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*). Обычный зимующий вид на прудах, расположенных у подножия Сунженского хребта, по пойме р. Терек.

Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*). 18/I 1985 г. стая из 92 птиц держалась всю зиму на оз. Бекан, а 20/II 1985 г. 2 лебедя встречены на Брутских прудах.

Белохвостая пегалица (*Vanellouchettusia leucura*). 22/IX 1985 г. одна птица добыта на Ходских озерах в период пролета (севернее г. Алагира). Тушка хранится в коллекции Северо-Осетинского заповедника.

Морской голубок (*Larus genci*). На Црауских озерах (окрестности с. Црау) 28/XI 1982 г. добыта пара птиц.

Кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*). В настоящее время обычная птица в городах Ordzhonikidze, Ardun и Алагир. В последнем появилась в 1981 г. 25/V 1982 г. встречена в горном пос. Мизур (около 1100 м над ур. м.).

Малая поганка (*Podiceps ruficollis*). С 1980 г. регулярно в небольших количествах зимует на оз. Бекан и Брутских прудах. Встречена на р. Ардон у г. Алагира (23/I 1985 г.) и р. Терек у г. Ordzhonikidze (21/I 1985 г.).

Султанская курица (*Porphyrio poliocephalus*). 27/IX 1982 г. в пойме р. Терек у с. Эльхотово добыта 1 птица (уст. сообщ. А. Б. Варзиева), тушка которой хранится в Зоомузее Северо-Осетинского университета.

Усатая синица (*Panurus biarmicus*). В тростниковых зарослях одного из Брутских рыбообразных прудов 20/II 1985 г. встречена пара кормившихся птиц, которые, возможно, зимовали здесь.

Пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Нерегулярно залетный вид. Стайка из 7 птиц кочевала в полях у с. Суадаг 20/II 1976 г.

Ю. Е. Комаров

К орнитофауне Восточной Чукотки. Исследования проводились в прибрежных районах Восточной Чукотки с 12/V по 19/VI 1984 г. в окрестностях пос. Сиреники (Провиденский р-н) и с 30/VI по 3/VIII 1984 г. в районе мыса Халюсткина (Берингово море).

Американский чирок-свистунок (*Anas carolinensis*). Птицы этого вида отмечались в долине р. Сиреник-Кэйвук, в 1,5—2 км севернее пос. Сиреники, где река распадается на множество рукавов, образуя многочисленные острова. 14/VI здесь

встречена 1, а 16/VI 2 пары чирков. Характерность окраски самцов не вызывает сомнений в видовой принадлежности этих уток. Данные птицы придерживались определенной территории и при испугивании отлетали на некоторое расстояние, но не улетали совсем. Можно предположить, что они собирались здесь загнеститься. Согласно опросным данным, эти утки гнездятся в окрестностях поселка. Возможно, чирки, встреченные П. С. Томковичем в окрестностях Уэлена (Томкович, Сорокин, 1983), также принадлежали к этому виду.

Средний крохаль (*Mergus serrator*). Птицы этого вида отмечены как на южном, так и на восточном побережье Восточной Чукотки. У причала пос. Сиреники 21/V наблюдалась самка, летящая на восток вдоль побережья, 11/VI на полыньях лагуны Куймэкэй встречена пара средних крохалей. В районе мыса Халюсткаина эти птицы отмечались в лагуне Гэтлянгэн и в устье реки в 8 км севернее этого мыса. В лагуне средний крохаль встречался небольшими группами по 2—6 особей или по одиночке в стаях больших крохалей.

Большой крохаль (*Mergus merganser*). Большой крохаль ранее на Восточной Чукотке не отмечался (Портенко, 1972; Томкович, Сорокин, 1983). Нами этот вид встречен только на восточном побережье. 29/VI на реке, впадающей в лагуну Гилми-мыл (пролив Сенявина), отмечен одиночный самец. В окрестностях мыса Халюсткаина большая часть птиц встречена на лагуне Гэтлянгэн, где они держались парами и стаями до 23 особей. В этих стаях были самцы в брачном наряде, но большую их часть составляли самки и самцы на разных стадиях линьки. 14/VII самец и 2 самки кормились в прибойной полосе под скалами, где расположен птичий базар. Скопление обоих видов крохалей в лагуне Гэтлянгэн, вероятно, объясняется хорошими кормовыми условиями, обеспечиваемыми нормальной линьку.

Кречет (*Falco gyrfalco*). Отмечен 9/VII на обрывистом берегу моря в 1,5 км севернее мыса Халюсткаина.

Лопатень (*Eurynorhynchus pygmeus*). Отмечен нами в двух пунктах на побережье Восточной Чукотки. В прибрежной тундре лагуны Куймэкэй, в 30 км западнее пос. Сиреники, 10/VI встречена одиночная кормящаяся птица, придерживающаяся определенной территории. В другом случае в окрестностях мыса Халюсткаина 4/VII найдено гнездо (диаметр лотка 80, глубина — 30 мм) с полной слабо насиженной кладкой (29,8×23,0 мм, 30,2×22,8, 30,4×23,0, 31,0×22,5 мм). Гнездо было расположено на косе, отделяющей лагуну Гэтлянгэн от моря. Надо отметить, что место находки гнезда расположено в 130 км севернее предыдущих находок на восточном побережье Чукотки (Томкович, Сорокин, 1983). На гнезде птица держалась очень осторожно. При приближении наблюдателя насиживающая птица сходила с кладки и, отойдя на некоторое расстояние, взлетала. Неподалеку от гнезда постоянно держалась и вторая птица, которую мы отмечали при каждом посещении гнезда (5,7 и 12/VII). 15/VII гнездо оказалось пустым. 6/VII с прибойной полосы севернее мыса Халюсткаина был вспугнут лопатень, кормившийся в выброшенных морем водорослях.

Возможно также гнездование этого вида на о-ве Аракамчен, где в июле 1979 г. на косе Йергын встречена пара лопатней (Богословская, уст. сообщ.).

Исландский песочник (*Calidris canutus*). 8/VII у подножия холма Мечигменский среди сухой лишайниково-кустарничковой тундры с выходами отдельных валунов и мелкими каменными россыпями на высоте около 150 м над ур. м. встречена интенсивно отводящая взрослая птица в брачном наряде. Выводок из 4 молодых (с остатками пуха на голове, но хорошо летающих) и 1 взрослого песочника встречен в том же месте 22/VII. Еще одна взрослая птица отмечена в нескольких сотнях метров от выводка в сходном биотопе.

Американский черный гулик-сорока (*Haematopus bachmani*). Встречен Н. И. Мырными в I декаде августа 1983 г. в бухте Аболешева. Характерная сплошная черная окраска птицы не вызывает сомнений в ее видовой принадлежности.

Белая чайка (*Pagophila eburnea*). Весной держится на Сирениковской полыне среди льдов, где часто сопровождает вельботы морских охотников. На берегу встречается в местах разделки добычи, подбирая отходы. Взрослые птицы отмечены в этом районе до 25/V, после этой даты встречались только неполовозрелые чайки. Последняя неполовозрелая белая чайка отмечена 13/VI.

Короткоклювый пыжик (*Brachyramphus brevirostris*). Наиболее вероятные места гнездования этого вида на Восточной Чукотке — местность юго-восточнее линии, проходящей по суше от вершины бухты Ткачен до верховий р. Марич. В этом районе 18/VII 1971 г. А. П. Кузякиным было найдено гнездо короткоклювого пыжика (Томкович, Сорокин, 1983). В августе 1981 г. в бухте Аболешева отмечались одиночные птицы, а в пос. Янракыннот попадались в сети (Звонов, уст. сообщ.). Нами пара короткоклювых пыжиков встречена 28/VI у входа в бухту Ткачен и 2 пары у мыса Чаплина. Вполне вероятно гнездование данного вида и в окрестностях пос. Сиреники, где, по рассказам эскимосов, он встречается летом в гольцах. Короткоклювый пыжик в этих районах, по-видимому, постоянно гнездится в небольшом числе. У эскимосов он считается священным, и его название входит в ряд заклинаний. Эскимосское название короткоклювого пыжика — «тагитугьяк», что в переводе значит «туманная утка». Это,

вероятно, отражает его приуроченность к гольцам сопок, большую часть года скрытых облаками.

Люрик (*Alle alle*). Отмечался во время всех посещений (14, 16 и 17/VI) гнездовой колонии больших конюг и конюг-крошек, расположенной в районе мыса Улапэн, в 3 км восточнее пос. Сиреники. Это первая находка люрика на Чукотке, но залеты на острова Берингова моря уже отмечались по крайней мере 6 раз: Святого Лаврентия (Bedard, 1966), Святого Георгия (Прибылова о-ва), (Holmes, 1968), Кинг (Sowls et al., 1978) и трижды на о-в Крузенштерна (Hanna, 1961; Breckenridge, 1966; 1978), где, по предположению Брекенриджа, возможна небольшая гнездовая колония. Ближайшее от указанных залетов место гнездования расположено на островах Канадского архипелага.

Биотоп, в котором встречен люрик, соответствует таковому в границах его ареала (Козлова, 1957). Встреченная птица на колонии придерживалась определенной группы камней, где ее постоянно можно было видеть во время лета конюг. В отличие от гнездовых колоний, где люрики достаточно шумные птицы, эта птица не издавала никаких звуковых сигналов и держалась в стороне от конюг.

Бледный дрозд (*Turdus pallidus obscurus*). Встречен на мысе Халюсткина. Птица по крайней мере с 30/VI держалась в районе осыпей на мысу, 14/VII она была добыта и оказалась очень жирной самкой, не размножавшейся в этом году (длина тела 220 мм, длина крыла 125, длина хвоста 88, длина клюва 15,7, длина цевки 31 мм).

Воробьиная овсянка (*Spizella arborea*). Одиночная птица отмечена 2—4/VII среди разрушенных построек в районе мыса Халюсткина. В течение этого времени она либо кормилась на дорожках, либо отдыхала, сидя на постройках. Птицу удалось хорошо рассмотреть, что позволило с абсолютной уверенностью определить ее видовую принадлежность.

ЛИТЕРАТУРА

Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд чистиковые // Фауна СССР: Птицы. — М.; Л., 1957. — Т. 2, вып. 3. — 144 с.

Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. — Л., 1972. — Ч. 1. — 423 с.

Томкович П. С., Сорокин А. Г. Фауна птиц Восточной Чукотки // Распространение и систематика птиц (Исследования по фауне Советского Союза). — М., 1983. — С. 77—159.

Bedard J. New records of alcids of St. Lawrence Island, Alaska // Condor. — 1966. — Vol. 68. — P. 503—506.

Breckenridge W. J. Dovekie on Little Diomed Island, Alaska // Auk. — 1966. — Vol. 83. — 680 p.

Hanna W. C. Second specimen of Dovekie from Alaska // Condor. — 1961. — Vol. 63. — 338 p.

Holms R. T. A Dovekie on the Pribilof Islands, Alaska // Condor. — 1968. — Vol. 70. — 86 p.

Seabird Colonies // Fish and Wildlife Serv. U. S. Dept Interior. — 1978. — 356 p.

Н. Б. Колюхов, В. А. Зубакин

Новое о гнездовании куликов на Теньгинском озере (Центральный Алтай). Теньгинское озеро, находящееся в остепненной котловине юго-восточных отрогов Семинского хребта, в силу особенностей природных условий малопривлекательно для гнездования куликов. П. П. Сушкин (1938) не встретил бекаса (*Gallinago gallinago*) на Теньгинском озере. По нашим наблюдениям, на этом озере в течение 12 лет (1974—1986) бекас является обычной гнездящейся птицей. Активное токование бекасов нам приходилось наблюдать с 3/V (1983 г.) по 8/VII (1978 г.). 30/V 1982 г. и 18/VI 1975 г. найдены 2 кладки по 4 яйца.

Не приходилось П. П. Сушкину (1938) встречать на озере чибисов (*Vanellus vanellus*). 29 и 30/V 1982 г. на сыром лугу у озера мы наблюдали 6 пар чибисов, которые, судя по поведению (тревожно кричали, отводили), гнездились. Две пары чибисов держались у озера 3/V 1983 г. Регулярно на озере в гнездовое время и осенью (до конца сентября) появлялись стайки бродячих птиц.

Травника (*Tringa totanus*) на Теньгинском озере никто из исследователей прежде не встречал. За последние 10—12 лет нам неоднократно приходилось наблюдать их в гнездовое время и осенью в период с 3/V 1983 г. по 27/IX 1986 г. Парочка птиц, постоянно державшаяся в одном месте, встречена 29/V 1982 г.

На основании единственной встречи толстоклювого (*Charadrius leschenaultii*) зуйка на Теньгинском озере П. П. Сушкин (1938) допускал там его гнездование. Мы ни разу не наблюдали толстоклювого зуйка.

Залетный кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*) зарегистрирован на Теньгинском озере 20/V 1914 г. (Сушкин, 1938) и, по сообщению охотников, добыт там же 2/IX 1979 г.

Перевозчик (*Actitis hypoleucos*), как и прежде (Сушкин, 1938), является обычной гнездящейся птицей на этом озере. Последние наблюдались 24/IX 1984 г.

Увеличение разнообразия и численности гнездящихся куликов на Теньгинском озере — предположительно результат организации на озере заказника.

А. П. Кучин

О совместном обитании дроздовидной и туркестанской камышевок в Бетпак-Дале. До 60-х гг. отечественные орнитологи считали туркестанскую камышевку (*Acrocephalus stentoreus*) подвидом дроздовидной (*A. arundinaceus*). В настоящее время многие авторы признали видовую самостоятельность туркестанской камышевки, что связано с существованием симпатрических зон на Сырдарье и на восточном побережье Аральского моря, в которых эти две формы репродуктивно изолированы, отсутствуют указания на их гибридизацию (Иванов, 1969; Степанян, 1978 и др.). Область распространения дроздовидной камышевки охватывает всю территорию Казахстана, тогда как у туркестанской камышевки простирается лишь на южные области республики; по литературным сведениям, северная ее граница проходит по долине Сырдарьи, затем вдоль хребта Каратау до г. Джамбула (Ковшарь, 1972).

Вследствие того что туркестанская камышевка сравнительно недавно приобрела статус вида, все сведения, касающиеся этих двух крупных камышевок, относили к дроздовидной. Важной причиной, затрудняющей сбор материала по гнездовой биологии туркестанской камышевки в местах совместного обитания ее с дроздовидной, является отсутствие четких морфологических признаков, позволяющих различать их в полевых условиях. При обследовании пустынной зоны республики эта птица найдена нами значительно севернее известной до настоящего времени границы распространения. С 25/V по 5/VI 1983 г. в урочище Чулакэспе (юго-западная Бетпак-Дала) на обрамленных тростником озерах паутинной сетью поймано 5 туркестанских и 8 дроздовидных камышевок. В период вокализации, продолжающейся в течение всего июня, самцов отмечали в каждом обособленном массиве тростника, а также в бордюрном тростнике, где они держались в 50—70 м один от другого. Из-за высокой степени сходства песен различать представителей этих двух видов не удавалось. За несколько дней поисков было найдено лишь по одному гнезду каждого вида, расстояние между которыми составляло 70 м. Обе кладки содержали по 5 свежих яиц, причем гнездо дроздовидной камышевки было повторным (первое найдено строящимся 28/V и брошено в результате нашего вмешательства). Птицы от этих гнезд добыты и вместе с кладками хранятся в Институте зоологии АН КазССР.

По характеру расположения, форме и строению гнезда этих двух видов имеют значительное сходство. Располагались они в глубине тростниковых зарослей, были закреплены между 3 и 4 стеблями в 70—80 см от воды. Обе постройки довольно плотны, свиты из сухих листьев и метелок тростника и выстланы пухом тростника. Близки и их размеры (первыми приводятся промеры гнезда туркестанской камышевки): наружный диаметр 110×125 и 100×100, высота 105 и 90, диаметр лотка обоих гнезд 60×70, глубина их 60 мм.

Хотя большинство авторов указывают и на большое сходство в окраске яиц этих двух видов (Птицы Советского Союза, 1954; Haggison, 1975), найденные нами кладки различались как по цвету, так и по характеру расположения пигмента. Яйца дроздовидной камышевки, хранящиеся в коллекции Института зоологии АН КазССР, имеют очень близкую окраску: общий фон скорлупы желтовато-зеленоватый, с частыми крупными оливково-бурыми пятнами, расположенными гуще на тупом конце, и более светлыми и редкими оливковыми пятнами, разбросанными равномерно по всей поверхности яйца. У туркестанской же камышевки они белее с голубизной, покрыты мелким коричневым крапом, сгущающимся и увеличивающимся на тупом конце, а также редкими более крупными бурыми пятнами, также находящимися преимущественно на тупом конце.

Заметны различия этих двух кладок и по величине яиц. У туркестанской камышевки размеры яиц следующие: 19,8×15,6 мм, 21,2×14,9, 21,3×15,3, 21,5×15,6 и 21,9×15,6 мм, масса их соответственно 2,5 г, 2,4, 2,6, 2,8 и 2,7 г. Яйца из кладки дроздовидной камышевки более крупные и вытянутые: 21,7×15,8 мм, 22,6×16,3, 22,6×17,0, 22,7×16,9, 23,1×16,6 мм, масса их соответственно 2,85 г, 3,15, 3,3, 3,35 и 3,2 г.

Гнездование туркестанской камышевки севернее известной до настоящего времени области распространения, вероятно, неединичное. Из 5 помеченных нами на Чулакэспе особей в дальнейшем встречалась лишь одна, остальшие мигрировали, по-видимому, в более северные районы Бетпак-Далы, на р. Сарысу. В коллекции Института зоологии имеется также тушка молодого самца туркестанской камышевки, добытого Э. М. Ауэзовым и А. В. Грачевым 20/VIII 1983 г. еще севернее — на р. Тургай северо-западнее оз. Челкартениз. Ответить на вопрос: случайные, одиночные ли

это залеты, расширение видом ареала на север или погрешности в сборе материала, можно лишь при дальнейшем обследовании обширного региона, находящегося севернее рек Сырдарьи и Чу.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. — Л., 1969. — 448 с.
Ковшарь А. Ф. Птицы Казахстана. — Алма-Ата, 1972. — Т. 4. — С. 45—147.
Степанян Л. С. Репродуктивная изоляция популяций и критерий вида у птиц//Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, вып. 10. — С. 1461—1471.
Harrison C. A field guide to the nest, eggs and nestlings of european birds. — L., 1975. — 435 p.

А. С. Левин, О. В. Белялов

О зимовке японских перепелов в Забайкалье. В 1978—1984 гг. в Кыринском районе Читинской обл. нам неоднократно случалось наблюдать отдельных особей немых перепелов (*Coturnix japonicus*) в зимний период. Птицы обычно держались в стайках бородачатых куропаток. В конце октября 1984 г. в окрестностях с. Кыры нами добыт молодой самец перепела. Его масса 87 г, длина крыла 102 мм, длина цевки 28 мм. Птица интенсивно линяла, меняя ювенальное перо на первый зимний наряд. Судя по линьке первостепенных маховых перьев крыла (7-е достигло половины нормальной длины), возраст перепела был около 2 мес, т. е. это был птенец из позднего выводка. В Южном Забайкалье гнезда перепелов с кладками яиц встречаются до начала августа. Массовый отлет перепелов проходит в сентябре. Видимо, на зимовку остаются только молодые птицы из поздних выводков, которые к этому времени не успели перелинять. Практически полное отсутствие снежного покрова в течение всей зимы позволяет перепелам прокормиться семенами различных травянистых растений. Не менее важным для успешной зимовки перепелов, на наш взгляд, является то, что они присоединяются к стайкам бородачатых куропаток и живут вместе с ними всю зиму.

В. И. Литун

Орнитологические находки на Европейском северо-востоке СССР. Полярная гагара (*Gavia immer*). Крики гагар были слышны 21—25/VI, а 25/VII 1984 г. на р. Лымбадаяха (мыс Чайка, Югорский п-ов) найдена погибшая птица.

Серощекая поганка (*Podiceps griseginea*). Залетная особь отмечена в июле 1979 г. в нижнем течении р. Черной Большеземельской тундры. В настоящее время встречается в низовьях Печоры почти до побережья Коровинской губы.

Серая цапля (*Ardea cinerea*). Две особи отмечены в стае гуменников 28/V 1972 г. на оз. Нога в пойме Печоры (в 20 км ниже с. Усть-Цильма).

Краснозобая казарка (*Rufibrenta ruficollis*). На Югорском полуострове в июле—августе 1978 г. на р. Хей-Яге отмечено 6 птиц геологами Н. И. Тимониным и Н. А. Малышевым. 10/VI 1983 г. на р. Солчаю (приток р. Кары) местным охотником добыта краснозобая казарка.

Красноголовый нырок (*Aythya ferina*). Весной 1979 г. на Печоре под г. Нарьян-Маром отмечены 4 селезня. Охотники с. Несь (Канинский п-ов) неоднократно добывали самцов этого вида.

Осоед (*Pernis apivorus*). 21—22/IX 1979 г. в районе оз. Урдюжского (Малоземельская тундра) отмечено 11 пролетных птиц. Одна из них кормилась на земле, раскапывая шмелиные гнезда. Летом и осенью 1982 и 1986 гг. осоеды нами в этом районе больше не регистрировались.

Тетеревятник (*Accipiter gentilis*). 18/IX 1979 г. 2 птицы и 30/IX 1982 г. 1 птица отмечены в районе оз. Урдюжского.

Пустельга (*Cerchneis tinnunculus*). Одиночная птица отмечена нами в районе аэропорта г. Нарьян-Мара 7/V 1978 г.

Кобчик (*Erythropus vespertinus*) 12/VIII 1973 г. отмечен на сельскохозяйственных угодьях около г. Воркуты.

Чеглок (*Hypotriorchis subbuteo*) 16—20/IX 1979 г. соколог охотился в кустарниковых зарослях ивы и березы на берегу оз. Урдюжского на стрекоз, других крупных насекомых, на пуночек, подорожников и других птиц.

Азиатский бекас (*Gallinago stenura*). Токующие птицы отмечены нами в 1974 г. в междуречье Сябую и Морею и в июле 1979 г. в низовьях р. Черной Большеземельской тундры.

Удод (*Uripa erops*). Залеты птиц отмечены 5—7/X 1981 г. на мысе Чайка (р. Лымбадаяха) Югорского полуострова. Добыт 1 экз.

Полевой жаворонок (*Alauda arvensis*). Токующие птицы отмечены 16/VII 1973 г. в верхнем течении р. Большой Роговой, 19/VI 1976 г. на побережье Хайпудырской губы и 13/VI 1979 г. в низовьях р. Черной Большеземельской тундры.

Деревенская ласточка (*Hirundo rustica*). Наблюдалась 30/V 1978 г. у домов на побережье Нижнесенгейского пролива Баренцева моря. В Большеземельской тундре отмечена 26/VI 1976 г. на побережье Хайпудырской губы.

Свиристель (*Bombicilla garrulus*). 23—27/VII 1978 г. одиночные и группы по 2—3 особи держались в лесном острове на р. Морею (Большеземельская тундра). В июне 1986 г. птицы отмечены в лесных колках в районе оз. Урджюского.

Барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*). В бассейне р. Большой Роговой (67°35' с. ш.) среди влажной кочкарниково-кустарниковой тундры в моховой кочке найдено гнездо. Оно было сложено из сухой травы, лоток выстлан оленьей шерстью. Диаметр лотка 60 мм, глубина 40 и толщина стенки 17 мм. Кладка содержала 6 (18×13 мм, 18,5×14, 18×14, 18,5×14, 18,5×14 и 18×13,5 мм) голубовато-мраморных яиц с небольшими пятнами.

Юрок (*Fringilla montifringilla*). В бассейне р. Большой Роговой 28/VI 1973 г. найдено гнездо в развилке сучьев древовидной ивы на высоте 2,5 м от земли. Высота гнезда 125 мм, диаметр лотка 75, глубина 42 и толщина стенки 20—22 мм. Гнездо построено из мха, шерсти оленя, сухой травы и перьев птиц. Лоток выложен перьями белой урупатки. Кладка содержала 5 (19×14, 19×14, 19×15, 19×14, 20×14,5 мм) зеленовато-бурых яиц с редкими темными расплывчатыми пятнами. В июле 1974 и 1978 гг. юрок отмечен на р. Морею Большеземельской тундры, а 23/VI 1981 г. — в бассейне р. Большой Ою Югорского полуострова.

Клест-еловик (*Loxia curvirostra*). С 24 по 30/VI 1978 г. группы по 2—5 особей держались в лесном острове на р. Морею. В июне—июле 1986 г. птицы наблюдались в лесных колках в районе оз. Урджюского.

Розовый скворец (*Pastor roseus*). 6—12/VI 1975 г. отмечен на птичьей кормушке в с. Адзван Интинского района Коми АССР. После резкого похолодания птица исчезла.

Ю. Н. Минеев

Мечение ходулочников цветными ошейниками. В серии экспериментов по индивидуальному мечению ходулочников (*Himantopus himantopus*) получены данные. В крупной колонии из 120—150 птиц (окрашивание оперения, закрепление ошейников, галстук и цветных колец на голень) установлено, что при долговременных исследованиях для ходулочников наиболее приемлемы цветные шейные кольца. Ошейники изготавливаются из листового цветного целлулоида толщиной 0,5—1,0 мм в виде полоски 100×20 мм, на которую наклеиваются цифры высотой 18 мм, вырезанные из тонких, эластичных цветных пленок (использовались обложки для школьных учебников). Хорошо различаются на расстоянии 50—75 м, при использовании 20-кратного бинокля, черные номера на желтом и красном фоне, а белые — на зеленом. Лучше всего первоначальную окраску сохраняет целлулоид желтого цвета. Такой ошейник на ходулочнике, наблюдаемом в течение четырех гнездовых сезонов, почти не утратил первоначальной яркости и контрастности.

Кольцевую форму ошейнику придают путем термической обработки: полоска сворачивается и вставляется в металлическую матрицу (алюминиевую трубку с внутренним диаметром 30 мм), которая опускается последовательно в горячую (кипящую) и холодную воду. Окончательные размеры устанавливаются для каждой отловленной птицы индивидуально и соответственно им ножницами подгоняется периметр кольца. Склеивается ошейник торцевыми частями непосредственно на ходулочнике, растворенным в ацетоне целлулоидом соответствующего цвета. Весь процесс, включая подгонку кольца, полное высыхание шва и надевание на лапу алюминиевого стандартного кольца, осуществляется двумя метчиками за 3—5 мин.

Помеченная птица сразу же пытается освободиться от ошейника, выражая при этом крайнюю степень беспомощности, что привлекает других ходулочников. Довольно быстро внимание меченой особи переключается на алюминиевое кольцо, надетое на лапу. Попытки освободиться от него предпринимаются иногда даже спустя 10 дней, тогда как ошейник отрицательной реакции не вызывает уже на 2—3-й день. Адаптация птенцов (помечены в возрасте 25—30 дней) к шейным кольцам происходит быстрее, чем взрослых птиц.

Проведенные наблюдения показывают, что ошейники не оказывают заметного воздействия на жизнедеятельность ходулочников: практически сразу же после мечения птицы приступают к гнездованию. Изменяется лишь их поведение по отношению к человеку: меченые особи становятся осторожнее и не вылетают навстречу при приближении человека к гнезду, а ограничиваются подачей сигналов тревоги со значительного расстояния. Проводить отлов населяющих птиц на гнездах нельзя, так как они не возвращаются к кладке. Вместе с тем для повторного гнездования ошейник не является помехой.

Г. Н. Молодан, В. И. Завгородний

Фаунистические находки на востоке Большеземельской тундры. В результате наблюдений, проведенных в 1984—1986 гг. в южных тундрах и лесотундре в Воркутин-

ском районе Коми АССР, впервые для материковой части востока Большеземельской тундры отмечены следующие виды куликов.

Кулик-сорока (*Haemantopus ostralegus*). Одиночная птица, пролетавшая на юг вдоль долины р. Воркуты, зарегистрирована 2/VI 1986 г. близ ст. Седловая.

Большой улит (*Tringa nebularia*). Несколько раз наблюдался 27/VI 1984 г. возле ерниково-сфагнового болота среди елово-березового редколесья в окрестностях дер. Никита. Из этого же района в пойме р. Усы 25/VI 1969 г. добыт экземпляр, хранящийся в Воркутинском краеведческом музее.

Исландский песочник (*Calidris canutus*). Одна птица вместе с самцом и самой тулеса отмечена 7/VI 1986 г. возле снежника на сеяном лугу около пос. Воргашор.

Песчанка (*Calidris alba*). Взрослую песчанку в брачном наряде видели 30/VI 1984 г. на берегу р. Усы ниже устья ручья Денисшор в 25 км к юго-востоку от пос. Советского.

Малый веретенник. (*Limosa lapponica*). Одиночная особь в стайке с 3 золотистыми ржанками отмечена 3/VI 1985 г. у железнодорожной насыпи возле ст. Юнь-Яга.

В. В. Морозов

О гнездовании круглоногого плавунчика на о-ве Сахалин. До последнего времени круглоногого плавунчика (*Phalaropus lobatus*) относили к пролетным птицам о-ва Сахалин. О его возможном гнездовании указывали А. М. Никольский (1889) и А. И. Гизенко (1955), однако не приводили фактических материалов. Ближайшим к о-ву Сахалин местом гнездования вида является п-ов Камчатка. Нами установлено гнездование этого плавунчика на северо-восточном побережье острова (п-ов Асламбекова). Кроме того, явно гнездящиеся пары наблюдались на южном побережье зал. Чайво, на берегах протоки, соединяющей заливы Чайво и Даги, а также вблизи мыса Терпения. Район гнездования на п-ове Асламбекова расположен на расстоянии около 500 м от зал. Старый Набиль (соединен с зал. Набильский) и в 1 км от Охотского моря. Птицы держались на небольших мелководных озерах, разбросанных по заболоченной низине среди бугристой лишайниково-осоково-пушицевой «тундры» с морошкой, шикшей, брусникой и подбелом. Берега озер опоясаны зарослями из осоки, сабельника и вахты. Возвышенные участки и бугры вспучивания заняты одиночными кустами кедрового стланика и редкими лиственницами, искривленными ветрами с моря. Здесь на площади 1 км² обнаружена колония из 6—8 гнездящихся пар птиц. 4 выводка из птенцов 1—2- и 2—3-дневного возраста встречены 7 и 8/VII 1986 г. Один из них держался на травянистом острове озера, где находилось несколько гнезд речных крачек, а 3 других — на топких берегах озер в зарослях сабельника и осоки. При опасности птенцы затаивались, прижимаясь к субстрату, реже убегали в заросли осоки или улывались, скрываясь среди листьев осоки, растущей в воде. С 3 выводками держались оба родителя, с одним — только самец. Отвлекая человека от птенцов, они летели ему навстречу, садились на открытую воду вблизи него и начинали торопливо плавать на одном месте, издавая при этом тревожное чирканье. Тут же на виду держались и самки, прилетавшие на тревожные голоса самцов, но они были менее возбуждены и вскоре улетали на соседние озера, где присоединялись к другим самкам. У самца, добытого от выводка 8/VII 1986 г., были выражены наседные пятна; у самки (9/VII 1986 г.) наседных пятен не обнаружено, на нижней стороне тела началась линька мелких перьев.

Поскольку описание окраски пухового наряда птенцов круглоногого плавунчика в отечественной литературе фрагментарно, ниже приводится описание, сделанное по живым экземплярам. У них верхняя сторона тела желтовато-рыжая с черными пятнами и полосками. Вдоль спины до копчика протягивается черная центральная полоса, по обеим сторонам которой — серовато-белые полоски, а вдоль их наружных сторон — 2 черные полосы. Таким образом, на верхней стороне — не 2 черные полоски, как указывается в литературе (Гладков, 1951; Козлова, 1961), а 3 (Jehl, 1968; наши данные). Черные пятна расположены на плечах, предплечьях, кистях, бедрах, кроющих уха. Между клювом и глазом протягивается узкая черная полоска. Шалочка черная с рыжеватыми пятнами. Лоб, брови рыжевато-охристые. Низ тела серовато-белый, горло, зоб и шея желтовато-рыжие с золотистым оттенком. Ноги и клюв буровато-черные. У птенца в возрасте 7—8 сут, пойманного 13/VII, начали раскрываться кисточки будущих маховых перьев. В желудках 2 птенцов обнаружены остатки насекомых. У 2 гнездящихся птиц желудки были заполнены личинками водных насекомых, кроме того, у одной найдены семена рдеста и взморника японского.

ЛИТЕРАТУРА

- Гизенко А. И. Птицы Сахалинской области. — М., 1955. — С. 1—328.
Гладков Н. А. Отряд Кулики//Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т. 3. — С. 3—372.

Козлова Е. В. Подотряд Кулики. Ржанкообразные//Фауна в СССР: Птицы.— М.; Л., 1961. — Т. 2, вып. 1. — Ч. 2. — 501 с.

Никольский А. М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных//Зап. Имп. Акад. наук. — 1889. — № 5. — Прил. к т. 9. С. 1—384.

Jehl J. R., Jr. 1968. Relationships in the Charadrii (Shorebirds): A taxonomic study based on color patterns of the downy young//San Diego Soc. Nat. Hist. Memoirs. — 1968. — Memoir 3. — P. 1—54.

В. А. Нечаев

Дополнительные сведения по фауне куликов о-ва Врангеля. За 1984—1985 гг. на о-ве Врангеля отмечены 4 новых для его авифауны вида куликов. 7—9/VI 1984 г. в низовьях р. Гусиной на заболоченном участке высокой поймы держалась пара щеголей (*Tringa erythropus*). 6/VI 1985 г. на северном побережье острова отмечен одиночный берингийский песочник (*Calidris ptiloenemis*), а 14/VII 1985 г. на одном из озер в районе устья р. Гидрографов — 3 кормящихся больших песочника (*Calidris tenuirostris*). В 1986 г. пара этих песочников отмечалась в нижнем течении р. Тундровой на протяжении почти всего июня и начала июля. В I и II декаде июня постоянно отмечался поющий самец, поблизости от которого держалась самка.

Кроме того, за эти годы зарегистрированы повторные залеты фифи (*Tringa glareola*), американского пепельного улита (*Heteroscelus incanus*) и малого веретенника (*Limosa lapponica*). Последний вид отмечается ежегодно в I декаде июня. Ежегодно наблюдались и одиночные краснозобики, а 9—16/VI 1985 г. в нижнем течении р. Тундровой держалась пара этих птиц. 12/VI 1986 г. в центре острова, в низовьях р. Совинного, наблюдались токующие песочники-красношейки (*Calidris ruficollis*) (одновременно в поле зрения находились 3 особи), ранее известные для острова по единичным залетам.

Еще раз подтверждено гнездование на острове хрустана (*Charadrius morinellus*) в 1984 г. в среднем течении р. Гусиной и в 1985 г. в окрестностях г. Тундровой найдены гнезда этого вида, а на склонах г. Замковой в 1985 г. наблюдалась пара с гнездовым поведением. В долине одного из ручьев на мысе Уэринг в июне 1985 г. найдено гнездо галстучника (*Charadrius hiaticula*), невдалеке от которого держалась еще 1 пара этих птиц; 2 пары галстучников наблюдались в той же самой долине и в июне—июле следующего года.

Более широко, чем представлялось ранее, оказались распространены на острове бэрдов песочник (*Calidris bairdi*) и желтозобик (*Tryngites subruficollis*). К известным районам обитания первого добавились верховья рек Хишников и Наша, где в последних числах июля 1986 г. неоднократно наблюдались выводки этих птиц. Таким образом, бэрдов песочник оказался распространен почти по всем крупным горным массивам острова. 16/VII 1986 г. на водоразделе рек Тундровой и Лемминговой (центр острова) найдено гнездо желтозобика с полной кладкой; в предыдущий год в этом же районе наблюдали ток. Токующие желтозобики неоднократно наблюдались в июне 1986 г. в окрестностях бухты Сомнительной. В целом область распространения этого вида на острове, вероятно, охватывает всю его центральную часть и южную равнину. Интересно наблюдение токующих желтозобиков (2 особи) в июне 1985 г. в нижнем течении р. Тундровой, на северной равнине острова, где ранее желтозобики никогда не отмечались. Всего в настоящее время фауна куликов о-ва Врангеля включает 32 вида, из которых 15 гнездятся, а для 2 гнездование предполагается.

В. И. Придатко, М. С. Стишов

Залеты большого баклана и большой белой цапли в Оренбургскую обл. Залеты большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) на территорию области мы отмечаем с 1982 г. в Грачевском и Ташлинском районах. Во время весенних миграций 1982 г. мы наблюдали 2 залетных птиц в верховьях р. Боровки — правого притока р. Самары — на Чекалинском водохранилище (площадь 292 га) в окрестностях с. Чекалино. Птицы сидели на дереве, растущем на берегу водохранилища. С 1983 по 1986 г. в Ташлинском районе ежегодно мы, изредка в весенне-летний период, отмечали стайки больших бакланов из 3—6 особей, кочующие по р. Урал от с. Раннего до устья р. Кинделя и поднимающиеся по рекам Иртек и Кинделя (первые притоки р. Урал) до прудов у сел Бородинск и Болдырево. Одна такая стайка из 6 особей 8 и 9/VII 1986 г. держалась у устья р. Кинделя.

Залеты больших белых цапель (*Egretta alba*) отмечены нами с 1979 г. в 6 районах области: Бузулукском, Красногвардейском, Оренбургском, Соль-Илецком, Светлинском и Ташлинском. Стайку больших белых цапель из 12 особей мы наблюдали с III декады августа по последние числа сентября 1982 г. на Елшанском водохранилище в окрестностях г. Бузулук Бузулукского района. Летом 1983 г. на пруду в окрестностях с. Пушкино Красногвардейского района в пойме р. Ток — правого притока р. Самары — местными жителями была добыта одна большая белая цапля (уст. сообщ. А. А. Чибилева). В 1984—1986 гг. ежегодно в III декаде апреля мы встречали

во время весенних миграций одиночных больших белых цапель в пойме р. Урал в Оренбургском районе в окрестностях сел Никольское, Каменноозерное и пос. Приуральский. В 1979 г. одну большую белую цаплю мы наблюдали в конце августа на Троицком водохранилище в окрестностях с. Троицк Соль-Илецкого района. Во время весенних миграций в первой половине апреля ежегодно с 1979 по 1982 г. мы наблюдали пару больших белых цапель на оз. Каранколь Светлинского района. 12/VIII 1983 г. на оз. Шалкар-Ега-Кара Светлинского района мы встретили 1 большую белую цаплю, а 12—15/IX 1983 г. на этом же озере наблюдали стайки этих цапель по 10—15 особей (всего насчитали 63 особи). Возможно, большие белые цапли гнездятся на оз. Шалкар-Ега-Кара и некоторых других озерах Светлинского района. Ежегодно с 1979 по 1986 г. на прудах в окрестностях сел Бородинск и Болдырево Ташлинского района в весенне-летне-осенний период мы встречали одиночных больших белых цапель. В августе 1982 г. на пруду в окрестностях с. Болдырево Ташлинского района мы встретили стайку больших белых цапель из 8 особей.

Залеты большого баклана и большой белой цапли в Оренбургскую обл. отмечаются в связи с увеличением численности и расселением этих видов, благодаря проводимым в последние десятилетия природоохранным мероприятиям на местах их гнездований по северному побережью Каспийского моря и нижнего течения р. Урал.

Г. М. Самигуллин

Гнездование усатой синицы в Оренбургской обл. Гнезда усатых синиц (*Parus biarmicus*) мы находили с 1981 по 1986 г. на озерах Жетыколь, Караколь, Обальколь и Шалкар-Ега-Кара Светлинского района Оренбургской обл. Эти озера представляют собой замкнутые водоемы степного Зауралья, почти сплошь поросшие осокой, камышом, тростником обыкновенным, рогозами узколистным и широколистным, стрелолистом, элодеей, рдестом и роголистником. Чистые участки воды, не заросшие надводной растительностью, составляют 5—10% от общей площади озер. Глубина этих водоемов летом колеблется от 0,5—1 до 1,5—3 м. Часть озер один раз примерно в 25 лет пересыхает. Вода озер весной бывает пресной. Во второй половине лета она приобретает слегка горько-соленоватый вкус. Всего мы обнаружили 14 гнезд усатых синиц: 2 гнезда на оз. Жетыколь, 1 гнездо на оз. Караколь, 6 гнезд на оз. Обальколь и 5 гнезд на оз. Шалкар-Ега-Кара, располагавшихся в зарослях рогоза узколистного. Они представляют собой чашеобразные постройки с утолщенным днищем, построенные из листьев рогоза и частично из метелок тростника. Лоток выстилается пухом рогоза. Гнезда располагаются у самого основания кустиков рогоза в 5—12 см над водой; иногда основание гнезда касается воды. Наиболее заметны усатые синицы становятся на этих озерах с начала апреля (вопрос о зимовках этих птиц в Оренбургской обл. пока не выяснен). В III декаде апреля — I декаде мая наблюдаются полные кладки из 5—7 яиц, в течение всего мая происходит вылупление птенцов. В выводках бывает 3—7 птенцов. Усатые синицы поселяются отдельными парами, изредка 2 пары птиц обитают в непосредственной близости друг от друга (в 1—1,2 м, один случай такого гнездования зарегистрирован нами на оз. Обальколь в 1982 г.). Имеют ли усатые синицы вторую кладку на озерах степного Зауралья — неизвестно. С августа по октябрь стайки усатых синиц в 6—14 особей кочуют по рогозово-тростниковым крепям этих озер.

Г. М. Самигуллин

Орнитологические наблюдения на Матырском водохранилище. В 1976 г. на территории Липецкой обл. было создано Матырское водохранилище равнинного типа площадью 50 км². В окрестностях г. Грязи образовались обширные мелководья, заросшие кустарниковыми ивами, рогозом, тростником и другой жесткой надводной растительностью, с немногочисленными пологими илистыми и песчаными островками. Наблюдения проводились 27—29/V 1984 г.

Чомга (*Podiceps cristatus*) встречалась редко по крупным плёсам. В разреженных тростниковых зарослях около одного из них найдена колония из 6 пар. В гнездах были свежие кладки с 1, 2, 4, 4, 4, 5 яйцами, их средний размер 52,9×36,3 мм ($n=20$). Другие виды поганок на водохранилище не обнаружены.

Лысуха (*Eulica atra*) была многочисленна, их гнезда часто находили в колониях чаек, крачек и поганок. Из 13 найденных гнезд в 3 шло вылупление. В кладках было от 3 до 10 яиц, в среднем 7,3. Размеры яиц 58,4×36,6 мм ($n=66$). Два гнезда найдены в 2 и 8 м от гнезд чомг. Камышница несколько раз встречалась в затопленных ивняках.

Озерная чайка (*Larus ridibundus*) очень обычна. Колония из 150 пар располагалась на мелководьях затопленного острова; в период обследования кладки были свежие и незаконченные. В 9 гнездах было по 1 яйцу, в 15 — по 2, в 7 — по 3, средний размер яиц 52,6×36,3 мм ($n=29$).

Сизая чайка (*Larus canus*). Взрослые и неполовозрелые несколько раз отмечались по заливам в средней части водохранилища группами по 5—9 особей, но их

гнездование маловероятно. С ними в одной из стай держались 2 непополозрелые серебристые чайки.

Малая чайка (*Larus minutus*) оказалась обычной в зоне мелководий. Отдельные пары гнездились среди колоний озерных чаек, также найдено смешанное поселение, состоящее из птиц этого вида (30 пар), речной крачки (30 пар) и травника (10 пар) на одном из обсыхающих островов. Расстояние между гнездами малых чаек по данным промеров для 7 гнезд было от 0,5 до 1,5 м, в среднем 0,9 м. Кладки были свежие, из осмотренных 53 гнезд в 4 было по 1, в 15 — по 2, в 31 — по 3, в 3 — по 4 яйца. Средний размер яиц $41,4 \times 30,0$ мм ($n=76$). Из 12 осмотренных гнезд речной крачки в 2 было по 2, в 10 — по 3 свежих яйца, средний размер яиц $41,1 \times 30,9$ мм ($n=19$). Из 8 осмотренных гнезд травника в 1 было 2, в 3 — по 3, в 4 — по 4 яйца, средние размеры яиц $43,6 \times 31,2$ мм ($n=27$).

Очень обычна была черная крачка (*Chlidonias nigra*). На сплавинах найдено несколько колоний по 5—20 гнезд. В 4 гнездах содержалось по 1 яйцу, в 4 — по 2, в 10 — по 3. Размеры яиц $35,0 \times 25,1$ мм ($n=36$). Светлокрылые крачки были немногочисленны по всему водохранилищу, на гнездове не найдены.

Брачные крики мородунок (*Xenus cinereus*) отмечались несколько раз. Гнездо с полной кладкой найдено в колонии черных крачек на мелководьях с глубиной воды 0,8 м среди редких растений рогоза и тростника. Птица заняла плавающее гнездо крачек, его размеры: Д — 450 мм, Д — 190, Н — 150, h — 80 мм; размеры яиц — $38,5 \times 26,7$ мм ($n=4$).

В окрестностях с. Каменное на заболоченном лугу встречен полный альбинос в стае чибисов (*Vanellus vanellus*). Черная окраска оперения была заменена на светло-охристую, почти белую. По поведению птица ничем не отличается от остальных чибисов.

Небольшие стайки крякв (*Anas platyrhynchos*) по 10—30 особей кормились на мелководьях, обычны были трескунки (*Anas querquedula*), единичны шилохвосты (*Anas acuta*). Серая цапля (*Ardea cinerea*) была обычна, большая выпь (*Botaurus stellaris*) немногочисленна. Часто отмечался болотный лунь (*Circus aeruginosus*).

По заболоченным ивнякам многочисленны камышовые овсянки (*Emberiza schoeniclus*), варакушки (*Luscinia svecica*), на луговых островах — желтые трясогузки (*Motacilla flava*). Дроздовидные камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) и барсучки многочисленны (*Acrocephalus schoenobaenus*). Небольшое количество желтоголовых трясогузок (*Motacilla citreola*) отмечено на р. Матыре в нижнем бьефе водохранилища.

По правобережью в зоне интенсивного образования песчано-глинистых обрывов очень многочисленна береговая ласточка (*Hirundo rustica*), гнездящаяся колониями по 10—1500 пар.

В черте г. Грязи в районе подпора реки водохранилищем 12/VII 1984 г. были обычны озерные чайки, немногочисленны черные и речные крачки (*Sterna hirundo*), единичны серые цапли. По сухим лугам были обычны желтые трясогузки, по заболоченным и залитым водой — желтоголовые.

В. С. Сарычев, С. М. Климов

О гнездовании даурской желтоспинной мухоловки в Юго-Восточном Забайкалье. Гнездование даурской желтоспинной мухоловки (*Muscicapa zanthopygia*) в указанном районе ранее установлено не было. Этот вид встречен Г. И. Радде (Radde, 1863) на пролете 14—15/V 1856 г. у Торейских озер. 2 самца добыты Б. И. Дыбовским и В. А. Годлевским на Аргуни (Taczanowski, 1874). Нами желтоспинная мухоловка найдена обычной летом 1982 и 1983 гг. в долине р. Верхняя Борзя (приток Аргуни в среднем течении). Птицы держались исключительно в пойменных зарослях вдоль русла, предпочитая участки со старыми дуплистыми ивами. Поющие самцы, добытые в таком месте 7 и 30/VI 1982 г., имели семенники $7,5 \times 3,5$, $4,5 \times 3,5$ мм и $5,5 \times 3,5$, $4,5 \times 3,5$ мм соответственно. Бесположившийся самец отмечен 7/VII 1982 г. В 1983 г. была более обычной: в среднем 1 поющий самец на 75 м береговой линии. В целом же плотность в пойменном лесу летом 1983 г. составила 0,26 пар/га. Два найденных гнезда помещались в дуплах живой и сухой ив на высоте 3 и 0,7 м. В первом 25/VI была кладка из 5 насиженных яиц, птенцы вылупились 29/VI. Обе взрослые птицы активно нападали на человека при попытке залезть в гнездо, издавая при этом сухую трель. Второе гнездо было расположено в сухом торчащем из воды пне в 1,5 м от берега, судя по поведению самки, там 3/VII была кладка. По-видимому, это самая западная находка на гнездовании даурской желтоспинной мухоловки; южнее указывается для долины р. Халхин-Гол (Болд, Эрэгдэндагва, 1970).

ЛИТЕРАТУРА

Болд А., Эрэгдэндагва Д. Видовой состав птиц бассейна озера Бойр, р. Халхин-Гол и Нумрэг//Тр. Ин-та биол. АН МНР. — 1970. — № 5. — С. 47—57.

R adde G. Reizen im Süden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855—1859. — Spb, 1863. — Bd 2. — 393 S.

T a c z a n o w s k i L. Zweiter Nachtrag zum Bericht über die ornithologischen Untersuchungen des Dr. Dybowski in Ost-Sibirien//J. Ornithol. — 1874. — H. 3, N 127. — S. 315—337.

Е. П. Соколов

Находка грязовика в Кировской обл. В Волго-Вятском районе грязовик (*Limicola falcinellus*) является редкой пролетной птицей и добывался только несколько раз в середине и конце августа в окрестностях г. Горького (Пузанов, 1955). В Кировской обл. грязовик впервые встречен 16/VIII 1986 г. на р. Вятке у с. Старый Бурец Малмыжского района: 3 птицы держались на песчаной отмели у уреза воды вместе с куликами-воробьями и турухтанами. Добытый экземпляр оказался молодым самцом.

В. Н. Сотников, В. И. Литун

Гнездование белой лазоревки и рябинника в окрестностях г. Караганды. Наблюдения велись в 50 км юго-западнее Караганды, в саду на берегу оз. Сасыкколь с осени 1969 г. по зиму 1986/87 г. Закладка сада на площади в 100 га на степном берегу начата осенью 1965 г., завершена весной 1967 г. Тополевые, кленовые и карагачевые защитные лесополосы посажены весной 1967 г., ивовые и лоховые — в 1971 г. Покрытая древесно-кустарниковыми насаждениями площадь составляет 43 га.

Белая лазоревка (*Parus cyaneus*). Обычно зимующие птицы. Впервые в саду появились в 1974 г. с 15/X, где зимуют ежегодно, кроме 1978/79 и 1983/84 гг., когда откочевывали из сада 10/X—15/XI. Осенью появлялись 16/IX—29/X, весной откочевывали 17/III—18/IV. Обычно кочуют одиночками и стайками по 3—6 птиц, в редкие зимы (1977/78 и 1985/86 гг.) в стайках насчитывалось до 13—17 птиц. Весной с 24—26/III самцы начинают запевать.

В 1986 г. к 24/III в саду оставались всего 2 белые лазоревки, самец и самка, которые здесь впервые и загнездились. Самец с 3/IV по 15/V часто пел и с 7/V обычно встречался в одиночку. В апреле—мае обе птицы часто обследовали развешанные в саду синичники, отверстия и щели хозяйственных построек. Гнездо обнаружить не удалось. 26/VII на земле, у двери сарая, найден беспомощный слеток белой лазоревки, издающий слабый писк. 2 дня родители докармливали его в траве под деревом, а затем он затерялся. А 5/VIII метрах в 150 от этого места обнаружены 2 уже хорошо перелетающих птенца. 1/X в углу стационарного вагончика, между кровлей и потолком, найдено гнездо лазоревки с 10 яйцами. Яйца белые с коричневыми пятнышками, без признаков насиженности. Гнездо из сухой травы, лоточек выстлан толстым слоем мягкой белесой шерсти. Можно полагать, что это гнездо весной по какой-то причине было покинуто птицами. А 2 выросших птенца вывелись из второй вынужденной кладки.

По литературным данным, на гнездовье белая лазоревка отмечена только в восточной части Казахского мелкосопочника: в Баянаульских горах, в горах Кентау и Кызылрай.

Рябинник (*Turdus pilaris*). Пролетные, чаще зимующие птицы. Впервые в саду появились в 1971 г. с 24/IX. Отсутствовали в зимы 1975/76, 1976/77 и 1983/84 гг., откочевывая из сада 27/X—8/XI. В годы зимовок осенью появлялись 6/IX—19/X, весной откочевывали 10/IV—26/V. В связи с неурожаем яблок и ягод и слабым урожаем лоха в зимы 1985/86 и 1986/87 гг. в саду зимовали лишь одиночные дрозды. Весной 1986 г. впервые на гнездовье остались 2 пары рябинников. 25/VI в аллее на спялненной верхушке тополя на высоте 3,5 м обнаружено гнездо с сидящей на яйцах самкой. 10/VII в гнезде находились птенцы, которые покинули его 24/VII. В гнезде осталась яйцо-болтун.

Второе гнездо обнаружено 30/VI. Самка сидела на 4 яйцах. 31/VI снесено последнее, 5-е яйцо, а 13/VII вылупились 4 птенца. Одно яйцо — болтун. 20/VII у птенцов начали разворачиваться вершины колодочек маховых и рулевых. 25/VII птенцы полностью оперились, а 26/VII покинули гнездо. Таким образом, насиживание яиц длилось 14 дней, а птенцы покинули гнездо в 13-дневном возрасте.

По литературным данным, рябинники в окрестностях Караганды отмечались только на весеннем и осеннем пролетах, изредка зимуют. Отмеченное нами в последние годы гнездование лесных птиц в окрестностях Караганды связано с освоением ими новых для этих степных мест культурных ландшафтов: садов, парков, зеленых зон и т. д.

Е. А. Степанов

Зимующие кулики Ставропольского края и Северной Осетии. Материалы, впервые характеризующие зимнюю фауну куликов Ставрополья, собраны в 1977—1986 гг. На зимовке отмечено 9 видов.

Хрустан (*Charadrius marinellus*). Стая из 8 кормившихся птиц встречается у с. Бираганг (в Северной Осетии) на поляне у леса. Хрустаны появились после сильного заморозка и снегопада.

Чибис (*Vanellus vanellus*). В декабре 1973 г. был довольно обычен на зимовке в западной части Ставропольского края. На 15—20 км маршрута по полям Изобильненского района (станция Староизобильная — хутор Смыков) встречались 1—2 стаи общей численностью до 250 птиц. В начале декабря 1979 и 1984 гг. близ г. Ставрополя зарегистрированы отдельные стаи чибисов до 400 особей, 2/1 1982 г. — стая из 40 чибисов на озимых полях у с. Подлесного (северо-запад Ставрополя). В III декаде февраля появляются пролетные стайки, летящие в северо-восточном направлении: 19/II 1977 г. стая из 30 птиц отмечена у с. Подлесного, 10 чибисов пролетели там же 28/II. Стаю из 20 птиц видели кормящейся в низовьях Большой Кугульты 28/II 1978 г. В отдельные малоснежные зимы (1981/82 г.) чибис остается зимовать небольшими стаями по 10—15 особей на полях Осетинской равнины. В период снегопадов чибисы перемещаются в предгорья на незамерзающие ручьи и речки, а затем с потеплением снова отлетают на равнину.

Черныш (*Tringa ochropus*). На Ставрополье — редкий зимующий вид. В Северной Осетии — самый массовый кулик на зимовке. Держится поодиночке, чаще парами или небольшими группами (до 5 особей). Кормятся на берегах Терека, Белой, Ардона и их притоков. 8/1 1986 г. на 3 км маршрута вдоль р. Белой встретили 9 чернышей. В середине января 1986 г. по Белой и Тереку до с. Карджин зимовало около 20 чернышей.

Перевозчик (*Tringa hypoleucos*). Нерегулярно встречается по Тереку. 6/II 1982 г. 1 птица отмечена на Тереке в г. Орджоникидзе.

Гаршнеп (*Limnocyptes gallinula*). Бекас (*Capella gallinago*). Дупель (*Capella media*). В декабре эти кулики изредка встречаются на водоемах Ставропольского края. В январе и феврале после первых обильных снегопадов появляются в долинах притоков Терека (Фиадгон, Гизельдон, Ардон) и при наличии в их поймах незамерзающих болотцев остаются здесь всю зиму. 2 пары бекасов встречены 7/II 1984 г. на Брутских рыбоводных прудах (Северная Осетия). По сравнению с чернышем эти 3 вида куликов зимуют значительно в меньшем количестве.

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*). Зимует в мягкие и обычные зимы. 19/XI 1979 г. на 3-километровом маршруте вдоль дренажа недалеко от с. Подлесного встретили 3 одиночных вальдшнепов в оборванных камышах. 4/XII 1979 г. видели 1 вальдшнепа в г. Ставрополе. В III декаде декабря 1980 г. 2 птиц добыли близ с. Подлесного. В Северной Осетии вальдшнеп зимует нерегулярно в поймах рек. Встречен также в буковых лесах Лесистого хребта.

Большой кроншнеп (*Numenius arguata*). Отмечался дважды: 1/1 1982 г. 4 птицы кормились на отмели Новотроицкого водохранилища, 13/II 1979 г. 1 большого кроншнепа встретили на степной речке близ г. Ипатово.

А. Н. Хохлов, Ю. Е. Комаров, А. П. Бичеров

Низовья р. Тургай — новое место гнездования турухтана. Основные места гнездования турухтана (*Philomachus pugnax*) в Евразии — тундра, лесотундра и северная часть таежной зоны. В Казахстане его гнездование достоверно установлено на западе — в степях по среднему течению р. Урал, в долинах Илека и Хобды (Долгушин, 1962). Южная граница гнездовой области здесь доходит до 50° 30' с. ш. (Гаврилов, 1961). Кроме того, Е. П. Спангенбергом 5/VI 1931 г. найдена полная кладка у ст. Сагарчик, на границе Казахстана и Оренбургской обл. (коллекция Института зоологии АН КазССР). В период сезонных миграций турухтаны встречаются по всему равнинному Казахстану, местами в большом количестве. В июне у водоемов наблюдаются небольшие группы и одиночные особи.

В 1986 г. турухтан был найден на гнездовании в Иргизском районе Актюбинской обл. на территории Тургайского заказника, расположенного в полупустынной зоне в междуречье Улькаяка и Тургая. Это на 400—500 км юго-восточнее достоверных мест его гнездования. Первых турухтанов (2 самки) на оз. Байтерек видели 4/IV, а 13/IV там отмечена группа из 2 самцов и 1 самки. В конце месяца кулики стали обычными, летели в северном направлении стайками по 10—30 особей, самцы в неполном брачном наряде. Наибольшей силы пролет достиг во II декаде мая; в стаях, численностью до 100 особей, в основном были самцы. С 10/V на оз. Кызылколь наблюдали турниры самцов. В начале III декады мая численность турухтанов резко упала, в небольших стайках преобладали самки. Последних пролетных птиц видели 26/V и 2/VI (одиночный самец).

В период окончания весеннего пролета 21/V на небольшом пологом острове (200×300 м) оз. Кызылколь обнаружено гнездо турухтана с неполной кладкой из 2 яиц. Биотоп — сухая глинистая почва, покрытая сильно разреженной растительностью из полыни и солянок, среди которой отдельными пучками произрастали осоковые и злаковые. Гнездо помещалось в глубокой округлой ямке высотой 3 см, вырытой сам-

кой посреди пучка злаков в 40 м от воды. Выстилка обильная — из сухих стеблей злаков. Гнездо проверялось не ежедневно: 23/V в нем было 3, а 29/V — 4 яйца. В начале июня трава, выросшая до 40 см, хорошо маскировала насиживающую самку. Ближайшими соседями турухтана на острове оказались: малая крачка (гнезда в 1—5 м), морской зуек (4 м), ходулочник (12 м), луговая тиркушка (17 м), травник (25 м). Самка насиживала кладку очень плотно: за 2 ч наблюдений (с 12 ч 40 мин до 14 ч 40 мин) трижды переворачивала яйца. Слугнутая птица возвращалась к гнезду через 2—10 мин постоянным путем, подходила почти без остановок, секунду осматривалась и «ныряла» в траву, полностью в ней скрываясь. В общей тревоге колонии куликов и крачек не участвовала и не выполняла отвлекающих демонстраций у гнезда.

В 80 м от этого гнезда 7/VI обнаружено другое — с 4 сильно насиженными яйцами, 3 из которых были наклонуты. Оно помещалось на глинистой плешине в пучке злака высотой 75 см, в 30 м от воды. Утром 9/VI 2 яйца были проклонуты. Расчетная дата откладки 1-го яйца в этом (как и в первом) гнезде — 20/V. Размеры гнезд (мм): внешний диаметр 125 и 140, внутренний — 78 и 110, глубина лотка 30 и 52. Сухая масса выстилки одного гнезда — 8,5 г. Размеры 8 яиц: 42,1—46,2×29,8—31,3, в среднем 43,6×30,7 мм. Масса 4 сильно насиженных яиц: 18,1—19,3, в среднем 18,8 г.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилов Э. И. Новые данные о птицах Западного Казахстана//Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. — Алма-Ата, 1961. — Т. 15. — С. 46—49.

Долгушин И. А. Отряд кулики//Птицы Казахстана. — Алма-Ата, 1962. — С. 40—245.

В. В. Хроков

О встрече стерхов на весеннем пролете в Туркмении. 5/IV 1985 г. в среднем течении Амударьи в 10 км ниже пос. Фараб-пристань встречена стая стерхов (*Grus leucogeranus*) (25 особей), летящая вниз по реке. В тот же день, спускаясь по течению, мы наблюдали, вероятно, эту же стаю, которая кормилась на отмелях Амударьи. При вспугивании птицы перелетали вдоль реки на север.

А. Е. Черенков, С. Е. Черенков

Новое место гнездования кудрявых пеликанов в Узбекистане. В пределах республики ранее местами гнездования кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*) были дельта Амударьи и южные районы Аральского моря. В юго-восточной части Кызылкумов за счет промывных вод на освоенных землях Голодной степи образовано оз. Айдаркуль. Общая площадь водоема более 180 тыс. га. В последние 5—6 лет здесь в весенне-летний период встречали пеликанов, однако гнезда не были найдены. В 1984 г. найдено гнездо с кладками (уст. сообщ. А. П. Назарова). В 1986 г. нами обнаружены колонии кудрявых пеликанов на острове, называемом «Бакланым». На данном острове большие бакланы гнездятся с 1981 г. Колония кудрявых пеликанов состояла из 13 гнезд, построенных по соседству с гнездами больших бакланов. Пеликаны к размножению приступили неодновременно. В 2 гнездах последнее яйцо было отложено 23/V. В одном гнезде 26/V наблюдали проклонутое яйцо. Полная кладка состоит из 2 яиц. Размеры их: 88,1—10,6×56,0—62,0, в среднем 91,2×58,3 мм (по 22 яйцам).

Успешность гнездования кудрявого пеликана в новом районе поселения очень низкая. Из 22 отложенных яиц благополучно вывелись всего 3 птенца, что составляет 13,6%. Основной причиной гибели кладок и птенцов является остроклювость птиц. Необходимо установить строгую охрану и запретить посещение островов. Это будет способствовать охране кудрявого пеликана, включенного в Красную книгу МСОП, Красную книгу СССР и Красную книгу УзССР.

Э. Шерназаров

Белогрудый (снежный) голубь *Columba leuconota* в Тянь-Шане и Алае. Рассматриваемая территория находится на северо-западной периферии ареала белогрудого голубя, охватывающего Куньлунь, Гималаи, Гиндукуш и Памир (Бёме, 1975). Периферийное положение, по-видимому, и объясняет особую редкость и нерегулярность встреч вида. Так, по свидетельству Б. К. Штегмана (1954), он наблюдался даже в Занлийском Алатау, однако отсутствие его в коллекциях со всего Тянь-Шаня, несмотря на длительный период работы здесь большого числа профессиональных орнитологов, ставило под сомнение это сообщение (Долгушин, 1962). В последнее время Восточный Алай и весь Тянь-Шань вообще исключаются из ареала вида (Винокуров, Щадилев, 1984). Наиболее поздние достоверные встречи в Алайском хребте относятся к 1983 г., когда в мае и июле 2 птицы были добыты Бареем (Иванов, 1969).

Белогрудый голубь в Памиро-Алае обитает в высокогорье не ниже 3000 м над ур. м. В Гиндукуше, где численность его выше, он выскакивает до 2500 м. В восточной

части Алайской долины летом 1985 г. за 5 дней в радиусе 20 км нами были зарегистрированы 4 птицы, причем как на южных отрогах Алайского хребта (1 птица), так и на северных отрогах Чоналайского (3 птицы). Одна из встреч была на высоте 3300 м, над криофитными лугами, 3 другие — на высоте от 3000 до 3200 м в лесокустарниковом поясе, в котором присутствовали стелющаяся арча и ели. Последние представлены незначительными куртинами. В двух случаях голуби садились на скалы, в одном — на ель.

14/VI 1985 г. в каньоне северного склона в восточной части Чоналайского хребта на высоте 3200 м было найдено гнездо в нише юго-западной стенки каньона в 6 м над пенистым потоком. Ширина каньона на уровне гнезда — 6—8 м. Выше и ниже по каньону склоны щебнистые, скалистые, с осыпями и куртинами кустарника (жимолость, шиповник, арча, таволга, рябина и др.), а также небольшая куртина ели тяньшаньской. Местоположение гнезда — более типичное для синей птицы (*Myophonus caeruleus*), чем для голубей. Лоток выстлан корешками. В кладке 2 яйца белых, слегка голубоватых, вытянуто-эллипсоидной формы, по размерам и форме сходных с яйцами вяхиря (*Columba palumbus*). Птица, слетевшая с гнезда, села на противоположную сторону каньона, позволив себя хорошо разглядеть в бинокль с расстояния не более 10 м. Затем она улетела, вернувшись через 20 мин одна, а через час вместе с другой птицей. Оба раза голуби садились на скалы противоположного борта ущелья.

Вблизи у птицы заметно бросается в глаза отсутствие сизых тонов в оперении, темно-бурые голова и полоса по наружному краю хвоста, слабый охристый налет на светлых частях оперения. На расстоянии охристые тона менее заметны. Птица выглядит светлой, крупнее сизого голубя, на общем светлом фоне у сидящей и летящей издали бросаются в глаза темная голова и полоса по краю хвоста. Взмахи крыльев кажутся медлительными.

На территории Тянь-Шаня в течение последних десятилетий достоверных встреч не регистрировалось. А. Кыдыралиев (уст. сообщ.) встречал в начале 80-х гг. голубя, похожего на снежного, во Внутреннем Тянь-Шане, на перевале Долон, на высоте выше 3000 м. Нами 14/VI 1983 г. одиночная птица отмечена близ перевала Аккыя на высоте 2800 м, в 150—200 км по прямой на северо-восток от находки в Алае. Эти наблюдения требуют подтверждения. Кстати, Чжэнь Цзо-синь (1976) не указывает бело-грудого голубя на территории Китая, смежной с Советским Союзом, хотя вид, несомненно, обитает в горах Восточного Синьцзяня.

ЛИТЕРАТУРА

- Бёме Р. Л. Птицы гор Южной Палеарктики. — М., 1975.
Винокуров А. А., Щадилов Ю. М. Белогрудый голубь // Красная книга СССР. — М., 1984.
Долгушин И. А. Отряд голуби // Птицы Казахстана. — Алма-Ата, 1962. — Т. 2.
Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. — Л., 1969.
Чжэнь Цзо-синь. Распространение птиц в Китае. — Пекин, 1976 (на кит. яз.).
Штегман Б. К. О птицах высокогорной зоны Заилийского Алатау // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. природы. — Отд. зоол. — 1954. — Вып. 4.

Э. Д. Шукуров

РЕЦЕНЗИИ

Р. Л. Потапов. ОТРЯД КУРООБРАЗНЫЕ (*TETRAONIDAE*).

СЕМЕЙСТВО ТЕТЕРЕВИНЫЕ (*ALLIFORMES*).

(ФАУНА СССР: ПТИЦЫ. — НОВ. СЕР. — Т. 3, ВЫП. 1. — Ч. 2). — Л.: НАУКА, 1985. — 640 с. — ТИРАЖ 3150 экз. — ЦЕНА 7 р. 10 к.

Автор очередного выпуска «Фауны СССР» Р. Л. Потапов, продолжая традиции ленинградских орнитологов Б. К. Штегмана, Е. В. Козловой, К. А. Юдина, уделил большое внимание морфофункциональному анализу особенностей как всей группы тетеревиных в целом, так и ее отдельных представителей. Такой подход создает надежную базу для всех последующих филогенетических и таксономических построений (конечно, в сочетании с другими характеристиками — орнитогеографической, экологической, этологической и пр.). Безусловно нов и важен, в плане выяснения роли тетеревиных в природных экосистемах, биоэнергетический подход, дающий возможность количественно оценить эффективность отдельных адаптаций к условиям среды, особенно зимой, когда птицы попадают в наиболее трудные и неблагоприятные условия.

Большой и разносторонний фактический материал, как собственный, так и полученный автором из разных, в том числе и зарубежных, источников, обработанный достаточно глубоко, с применением новых (для сводных работ такого рода) методик дал возможность автору сделать ряд обобщающих заключений и выводов в отношении таксономической структуры группы, в плане восстановления картины ее происхождения и дивергенции отдельных таксонов, а также выяснения филогенетических связей с другим семейством отряда — фазановыми.

Как большое достоинство рецензируемой работы следует подчеркнуть, что на основании громадного фактического материала автор впервые провел полную детальную таксономическую ревизию семейства и внес ясность не только в статус видовых категорий, дав четкие критерии вида и подвида в пределах ревизуемой группы, но выделил и подроды, что гораздо более полно отражает естественные филогенетические отношения внутри семейства.

Схема построения видовых очерков в общем близка к общепринятой в издании «Фауна СССР», но имеет и ряд существенных отличий. Так, здесь очень подробно описываются детали различий (размерных, структурных, цветовых) в оперении между самцами и самками, молодыми, годовалыми и взрослыми птицами, что значительно облегчает задачу определения пола и возраста птицы не только по целым тушкам, но и по отдельным фрагментам оперения и даже по отдельным перьям: это бывает очень важно для определения остатков птиц, подчас крайне необходимого.

В ряде случаев автору по характеру окраски отдельных перьев, ее изменения в онтогенезе, по строению вторично-половых структур удается сделать интересные филогенетические выводы и дать надежный критерий для определения по этим признакам различных видов и даже подвидов рассматриваемого семейства.

Важно также, что автор подробно разбирает особенности оперения не только взрослых, но и молодых птиц, что необходимо для выяснения родственных взаимоотношений между различными таксонами. Несомненным достоинством работы является подробное детальное описание современного, а также и недавнего прошлого распространения различных видов в пределах СССР и на прилегающих территориях. Это позволяет лучше понять причины изменений ареала того или иного вида, историю этих изменений и их тенденции на ближайшее будущее. Правда, в этом разделе автор допустил некоторые неточности, связанные с быстрыми темпами изменений ареала отдельных видов, главным образом под влиянием различных антропогенных факторов. Это касается, например, южных границ современного ареала рябчика, глухаря, тетерева и белой куропатки в пределах Украинской ССР (Украинское Полесье), что в известной мере связано с недостаточным освещением этих моментов в современной орнитологической литературе. Большой интерес, по нашему мнению, представляет обширный материал по экологии (размножению, питанию, роли в экосистемах и т. п.) и этологии отдельных видов. Здесь читатель находит ряд очень полезных сведений,

или вообще новых и оригинальных, или рассеянных в различных, часто мало известных источниках, недоступных для широкого читателя.

Автор уделяет много внимания особенностям брачного поведения и гнездовой жизни каждого вида, их трофическим связям, изменениям поведения и экологии в различные сезоны года, практическому значению и роли в различных природных экосистемах. Сравнимая более ранние, вышедшие десятки лет назад сводки по фауне СССР и работу Р. Л. Потапова, можно убедиться в том, насколько далеко вперед продвинулось изучение этой важной группы птиц. Насколько более широко и всесторонне раскрываются различные стороны их экологии, особенности анатомических и физиологических структур, детали поведенческих реакций, настолько более глубокими и достоверными стали наши представления о систематике, филогении, экологии и практическом значении такой интересной группы птиц, как тетеревиные.

Во вступительном, достаточно обширном разделе, насыщенном сведениями обобщающего характера, автор дает подробную морфофункциональную эколого-эволюционную, таксономическую и филогенетическую характеристику рассматриваемого семейства. Хотя морфологическая характеристика группы по степени детализации и глубине описания отдельных морфологических структур несколько уступает сводкам К. А. Юдина и Е. В. Козловой, посвященным группе ржанкообразных, это вряд ли можно считать недостатком. Видимо, в сводках по систематике в серии «Фауна СССР» следует все-таки выдерживать примат более комплексного, всестороннего изучения каждой конкретной группы в самых различных аспектах, а не только в морфологическом, оставляя подробные описания структур и функций отдельных органов и их систем для специальных сводных работ морфологического направления.

Р. Л. Потапов, большой специалист по группе куриных, известный в нашей стране и за рубежом орнитолог, сумел, на наш взгляд, найти верный стиль изложения материала, соответствующий современным задачам издания «Фауна СССР». Конечно, жаль, что выпуск 2 опередил 1-й выпуск, в котором, исходя из логической последовательности подачи материала, должны быть изложены общие вопросы филогении и систематики всего отряда курообразных птиц в целом. Но мы надеемся, что автор в своей последующей работе более полно рассмотрит те общие вопросы, которые не могли быть рассмотрены во 2-м выпуске. Во всяком случае, давая общую оценку книге Р. Л. Потапова, мы можем смело сказать, что вышла новая хорошая и полезная книга, которую с интересом будут читать и как специальное, и как методическое пособие не только специалисты-орнитологи, но и начинающие орнитологи.

М. А. Воиновский

В. А. Паевский. ДЕМОГРАФИЯ ПТИЦ. — Л.: НАУКА, 1985. — 285 с. — ТИРАЖ 2450 ЭКЗ. — ЦЕНА 2 р. 70 к.

Демографию птиц как один из разделов популяционной экологии можно отнести к интенсивно развивающейся области биологии, что в первую очередь связано с резким подъемом масштабов кольцевания и индивидуального мечения птиц и обработкой его результатов. Рецензируемая монография является обобщающей сводкой о продуктивности размножения, смертности, половозрастной структуре, динамике численности популяций разных видов птиц мировой фауны и результатов многолетнего изучения этих проблем на Биологической станции Зоологического института АН СССР. По широте и глубине охвата демографических аспектов популяционной экологии птиц данная книга не имеет аналогов в мировой литературе.

Автором рассмотрены основные вопросы демографии птиц, такие как динамика численности, уровень смертности и скорость обновления популяций, половозрастной состав в разные сезоны. Плодовитость и смертность особей в популяциях птиц охарактеризованы с помощью следующих демографических параметров: количества яиц в кладке, количества выводков за сезон, успешности гнездования, смертности отдельных возрастных групп в разные сезоны, максимальной и средней продолжительности жизни.

Особое внимание в книге уделено критическому рассмотрению методов определения популяционных показателей и разработке наиболее удобных из них в практической работе орнитолога в полевых условиях. Убедительно доказано, что многолетнее исследование, дающее возможность получения достоверных демографических показателей, являются той основой, на базе которой могут быть поняты и объяснены с экологической точки зрения любые «неожиданные» результаты однократного обследования. Большая ценность этих материалов заключается в том, что их сравнением можно воспользоваться и в практических целях. Поскольку оптимальные размеры популяций характеризуются набором средних показателей, резкое отклонение демографических параметров указывает на нарушение баланса.

Одним из основных аспектов изучения популяций является исследование причин, определяющих размеры популяций и их изменений. Изучение регуляторных механизмов, поддерживающих стабильный размер популяций в конкретных условиях среды, представляет сугубо практическую задачу. Прогнозирование хода динамики численности может быть осуществлено в результате изучения вариаций отдельных демографических параметров. Эти вопросы приобретают особо важное значение при разработке мероприятий по охране редких и ценных видов птиц — актуальной задаче современности, поскольку в связи с урбанизацией, хозяйственным освоением новых территорий и прогрессирующим загрязнением среды численность их в некоторых регионах неуклонно сокращается.

Особое внимание в книге уделено теоретическим вопросам, имеющим значение в понимании сущности механизмов поддержания стабильного равновесия популяций. Основные положения разделов монографии изложены в следующей последовательности: структура размножающихся популяций, продуктивность размножения, смертность и продолжительность жизни, демографические аспекты сезонных передвижений птиц, динамика и регуляция численности популяций птиц. Даже простой перечень затрагиваемых вопросов свидетельствует о широком, комплексном подходе автора к рассматриваемой проблеме. Разделы насыщены оригинальным фактическим материалом, для иллюстрации отдельных вопросов привлечены многочисленные литературные источники (842 названия, в том числе 493 — зарубежные; такое соотношение, кстати, свидетельствует о недостаточном внимании советских орнитологов к данной проблеме).

Из критических замечаний можно указать на то, что при обсуждении вопросов о межпопуляционных различиях в путях миграций, о последовательности пролета разных популяций автор не обсуждает такой важный признак, как острота крыла. Изучение заостренности вершины крыла на видовом, подвидовом и популяционном уровнях (Зарудный, 1912; Потапов, 1967; Цвельх, 1983; Lövei, 1983), а также у различных половозрастных групп (Nogman, 1983) нам представляется весьма перспективным для выяснения особенностей миграций и закономерностей пространственного размещения птиц в миграционный период. Редкие опечатки, не имеющие принципиального значения, не портят общего хорошего впечатления о монографии.

Следует отметить высокое качество издания, большое число иллюстраций, способствующих лучшему восприятию текста, лаконичный и ясный стиль изложения. Книга В. А. Паевского представляет собой полную сводку накопленных к настоящему времени знаний по демографии птиц и является существенным вкладом в разработку теоретических вопросов популяционной экологии. Нет никакого сомнения, что эта монография послужит стимулом и будет способствовать дальнейшему развитию и углублению работ в этом направлении.

Э. И. Гаврилов, А. П. Гисцов

ХРОНИКА

Третье Всесоюзное совещание по куликам. Москва, 29—30 октября 1987 года. Очередное совещание орнитологов Советского Союза, заинтересованных в изучении куликов, состоялось после почти 9-летнего перерыва (напомним, что Второе Всесоюзное совещание проходило в Москве в феврале 1979 г.). В работе совещания приняли участие 74 человека, представлявшие 46 организаций и учреждений из 36 городов и населенных пунктов страны. За два дня работы заслушано 29 докладов, в которых нашли отражение основные направления в изучении куликов в СССР. Были отмечены успехи отечественной орнитологии в познании этой группы птиц. В частности, получено немало новых ценных сведений по распространению, численности и биологии отдельных видов, в том числе редких и слабоизученных. Выяснены некоторые закономерности миграций куликов на юге Западной Сибири и в Казахстане, развернуты работы по миграционной тематике в Средней Сибири. На примере куликов получили развитие исследования некоторых общих проблем орнитологии и биологии в целом: адаптации к условиям Севера, теоретические аспекты колониальности сообществ.

Наряду с этим на совещании было отмечено общее ослабление интереса к изучению куликов, отсутствие целевых программ, снижение методического и научного уровня выполняемых работ. По мнению участников совещания, это привело к существенному и прогрессирующему отставанию отечественных разработок от мирового уровня. Так, например, у нас в стране до сих пор не взяты на учет места массовых скоплений куликов в периоды миграций. Мало данных по оценке численности популяций, что препятствует выделению водно-болотных угодий национального и международного значения. Отсутствуют оценки антропогенной трансформации местообитаний куликов. Крайне фрагментарны сведения по спортивно-охотничьей добыче куликов.

В качестве приоритетных направлений изучения куликов совещание выделило следующее: уточнение границ и структуры гнездовых ареалов видов и подвидов; экспериментальные, морфологические и физиолого-биохимические исследования; общие проблемы миграции куликов; различные аспекты поведения, особенно брачного и кормового; выявление и инвентаризация мест массовой концентрации куликов в целях организации их охраны; изучение и разработка классификации местообитаний; особенности размножения и миграции в условиях антропогенных ландшафтов; уточнение роли куликов в спортивной охоте и хозяйстве человека; разработка эффективных методов учета численности куликов и количественной характеристики популяций в различных регионах.

Общим мнением участников совещания было то, что необходимой основой решения поставленных задач являются создание целевых программ по изучению куликов, развитие массового кольцевания и индивидуального мечения куликов, более широкое использование экспериментальных и количественных методов в экологических исследованиях, концентрация коллекционных материалов в основных хранилищах страны, совершенствование индивидуальных навыков исследователей в определении пола и возраста куликов, разработка методических подходов по характеристике населения куликов в водно-болотных угодьях, пропаганда охраны куликов средствами массовой информации.

В целях интенсификации и более эффективной координации исследований на совещании создана Рабочая группа по куликам (РГК) при Всесоюзном орнитологическом обществе и избрано ее бюро. Членами РГК считаются участники Третьего Всесоюзного совещания по куликам, а также прочие члены Всесоюзного орнитологического общества, изъявившие желание работать в РГК. Для получения различной информации по линии РГК новым членам РГК следует сообщать свой подробный рабочий и домашний адрес, а также сведения о своих интересах, связанных с куликами, и основных районах исследований. Корреспонденцию, предназначенную для Бюро РГК, присылать по адресу: 103009 Москва, ул. Герцена, 6, Зоологический музей МГУ, Рабочая группа по куликам.

Бюро Рабочей группы по куликам

ЮБИЛЕИ

В. В. НЕМЦОВУ — 70 ЛЕТ

В. В. Немцов родился в августе 1917 г. в г. Новозыбкове, ныне Брянской области. Интерес к животным пробудился у него очень рано. Он держал дома разных зверьков. Много внимания он уделял насекомым, особенно бабочкам, которых выводил из гусениц. Однако более всего его привлекали птицы.

Привязанность к птицам Вячеслав Васильевич пронес через всю жизнь и стал одним из лучших орнитологов страны. Эта страсть привела его в Московский зоотехнический институт на факультет охотоведения и звероводства. Там на него обратил внимание один из самых талантливых наших натуралистов — профессор Петр Александрович Мантейфель. Между ними возникла дружба. Петр Александрович сделал очень многое для формирования своего молодого друга как ученого, умеющего не только наблюдать, но и разбираться в том, что он видит.

Вячеслав Васильевич закончил институт в 1941 г. и сразу же ушел в армию, в рядах которой находился до конца войны. За участие в боевых действиях получил награды. После демобилизации он возвратился на кафедру в институт, а в 1948 г. пришел в Дарвинский заповедник, где и работает по сей день. Все эти годы он проводит регулярные наблюдения за изменениями видового состава и численности птиц заповедника, происходящими под воздействием Рыбинского водохранилища на прилегающие к нему территории. Несколько другим направлением его исследований было всестороннее изучение биологии водоплавающих птиц Рыбинского водохранилища и ее особенностей в этих своеобразных условиях. Результаты работ отражены в ряде публикаций, в том числе и в монографии, которая была защищена как кандидатская диссертация (1955).

Весьма плодотворным направлением исследований стало изучение сущности «участков обитания» птиц, результаты которого открыли широкие возможности для управления поведением птиц. В этом направлении разработаны новые пути и методики, позволившие переместить гнездовую колонию серых цапель более чем на 30 км и создать ее непосредственно у лабораторий заповедника. Создано обширное гоголиное «хозяйство», колонии чаек и речных крачек на переоборудованном для этого острове, размещены по намеченному плану гнезда куликов-сорок, больших кроншнепов и многих видов уток. Дальнейшие работы в этом плане весьма перспективны.

Продолжал Вячеслав Васильевич и любимые им с раннего возраста работы по выращиванию птиц дома и около дома. Им воспитано несколько выводков воронов, сорок и особенно серых ворон. Эти опыты позволили детально проследить процесс морфологического развития молодых птиц и многие особенности их поведения. Наконец, следует упомянуть опыты В. В. Немцова по вольтерному разведению тетеревиных птиц, в первую очередь глухарей. Выяснены многие интересные особенности их брачного поведения и получено от них около 2,5 тыс. яиц. Однако инкубация их проходит удачно только под насиживающей глухаркой, массовый вывод в инкубаторе еще не освоен. Выращено до взрослого состояния 199 птенцов, получен приплод уже в восьмом поколении.

Такова многогранная научная деятельность Вячеслава Васильевича. Им опубликовано более 40 статей, но это лишь малая часть собранных материалов. Сейчас он завершает научную обработку наиболее важной части своих исследований и готовит обстоятельную монографию о преобразованиях и современном состоянии орнитофауны Молого-Шекснинского междуречья, сильно изменившейся в результате создания Рыбинского водохранилища.

Редакционный совет и редакционная коллегия желают юбиляру здоровья, творческих успехов, а также дальнейших плодотворных исследований.

Ю. А. Исаков

Р. Л. БЁМЕ — 60 ЛЕТ

25 августа 1987 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 33 года научно-педагогической деятельности заведующего лабораторией орнитологии биологического факультета МГУ доктора биологических наук Рюрика Львовича Бёме.

Р. Л. Бёме — известный ученый и педагог, один из ведущих специалистов в области орнитологии и зоогеографии, научные труды и учебники которого получили широкое признание. Вся научно-педагогическая деятельность Р. Л. Бёме связана с биологическим факультетом МГУ. В 1953 г. Р. Л. Бёме окончил биолого-почвенный факультет МГУ и с 1954 г. работает на факультете в должности старшего научного сотрудника. В 1958 г. Р. Л. Бёме успешно защитил кандидатскую, а в 1972 г. — докторскую диссертацию.

С 1976 г. Р. Л. Бёме возглавляет лабораторию орнитологии МГУ, разрабатывая основные направления проблематики лаборатории по темам: «Эколого-географический анализ авифауны СССР», «Сезонное размещение и миграции птиц в различных ландшафтных зонах СССР», «Изучение механизмов коммуникации и ориентации животных в связи с управлением их поведением», в течение многих лет руководил зоолого-ботанической экспедицией и орнитологическим отрядом Комплексной экспедиции на БАМ.

Р. Л. Бёме входит в число наиболее авторитетных орнитологов страны. Его основные работы посвящены фауне гор. Им создана теория происхождения горной авифауны, разработаны основные принципы эколого-географического анализа авифауны СССР. Он является автором 9 монографий. Большой популярностью пользуются полевые определители-справочники «Птицы СССР», «Птицы лесов и гор», «Птицы открытых пространств и водоемов» и другие, изданные не только в нашей стране, но и за рубежом. Общий объем опубликованных работ составляет более 200 печатных листов. За книгу «Птицы СССР» Р. Л. Бёме удостоен Почетного диплома МОИП. Эти книги сыграли огромную роль в воспитании широкого круга орнитологов и любителей природы. Р. Л. Бёме внес большой вклад в развитие прикладной орнитологии. Им подготовлен курс лекций по авиационной орнитологии. Р. Л. Бёме активно участвует в редактировании ведущих изданий по орнитологии: сборника «Орнитология», 10-томного издания «Птицы СССР», Трудов Орнитологического общества, Красной книги РСФСР, Красной книги Красноярского края и т. д. Большой вклад внесен им в разработку принципов охраны и рационального использования животного мира, охраны и разведения в неволе редких и исчезающих видов.

Р. Л. Бёме несет большую педагогическую нагрузку. С 1975 г. он читает курсы «Общая зоогеография», «Биология птиц», «Систематика птиц». Опубликовано 5 учебных пособий (книги). Под руководством Р. Л. Бёме защищено 12 кандидатских диссертаций, в настоящее время он является научным руководителем 5 соискателей. Р. Л. Бёме ведет большую научно-организационную и учебно-методическую работу. Он является заместителем председателя Координационного совета МГУ по миграциям птиц, членом Международного союза охраны природы, членом президиума Всесоюзного орнитологического общества АН СССР, членом специализированного совета МГУ по защите докторских диссертаций, членом специализированного совета при ВНИИ «Природа» Госагропрома СССР по защите кандидатских диссертаций.

Свой юбилей Рюрик Львович встречает в расцвете творческих сил. Мы горячо поздравляем Рюрика Львовича и желаем ему дальнейших творческих успехов.

Редакционная коллегия и редакционный совет

В. Д. ИЛЬЧЕВУ — 50 ЛЕТ

Председателю Всесоюзного орнитологического комитета, президенту Всесоюзного орнитологического общества профессору Валерию Дмитриевичу Ильичеву исполнилось 50 лет. В. Д. Ильичев родился 28 августа 1937 г. в г. Уфе. В 1959 г. окончил Московский университет, где его учителями были Г. П. Дементьев, Е. С. Птушенко, Б. С. Матвеев, В. И. Гусельников, С. Н. Ржевкин. В 1961 г. защитил кандидатскую, в 1967 г. — докторскую диссертацию. С 1972 г. — профессор Московского университета, с 1973 г. — заведующий лабораторией ИЭМЭЖ АН СССР, лауреат премии Ленинского комсомола (1970), профессор МГПИ им. Ленина.

В. Д. Ильичев внес существенный вклад в развитие информационной экологии и экологии поведения, создав новые направления на стыке наук — биоакустику и экологическую ориентацию, управление поведением птиц, получив принципиально важные экспериментальные результаты. В области прикладной орнитологии выдвинул и обосновал концепцию оптимизации отношений человека с птицами, обеспечил ее

практическую реализацию в области защиты техники, материалов и сооружений от птиц, использования птиц в сельском и урбанизированном ландшафте. В. Д. Ильичев — создатель общепризнанной эколого-технологической теории биоповреждений и комплексной стратегии защиты от них. Он разработал теоретические основы создания экологических средств управления поведением (ЭСУП), в том числе нового поколения стимуляторов для птиц — биоакустических синтезаторов, активно способствовал их внедрению в народное хозяйство.

Валерий Дмитриевич — автор 300 научных работ, включая 13 монографий, учебников и учебных пособий, в том числе «Биоакустика птиц», «Локация птиц», «Управление поведением птиц», «Общая орнитология» и др. Под его руководством защищено около 30 кандидатских диссертаций. В. Д. Ильичев — инициатор и руководитель многотомных изданий «Птицы СССР» (в том числе перевода в ГДР), «Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии», главный редактор «Трудов ВОО», член редколлегии международного журнала «Биологический Центральблат», генеральный секретарь XVIII Международного орнитологического конгресса (Москва, 1982 г.), член Международного орнитологического комитета, председатель Международного комитета по прикладной орнитологии, председатель Национальной секции СССР Международного совета охраны птиц, председатель Научного совета АН СССР по биоповреждениям, почетный член и член-корреспондент самых авторитетных орнитологических обществ мира.

В течение 17 лет В. Д. Ильичев руководит редколлегией сборника «Орнитология» в качестве ответственного редактора. Мы от всей души желаем Валерию Дмитриевичу новых научных, организационных и педагогических успехов и крепкого здоровья на благо орнитологической науки.

Редколлегия и редакционный совет

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ИВАНОВИЧА ИВАНОВА

25 сентября 1987 г. на 85-м году ушел из жизни один из старейших орнитологов нашей страны, ученый с мировым именем, доктор биологических наук Александр Иванович Иванов.

А. И. Иванов стоял у истоков советской орнитологии вместе с такими общепризнанными корифеями, как Б. К. Штергман, Л. А. Портенко, Е. В. Козлова, П. В. Серебровский, А. Я. Тугаринов. Путь его в большую науку был далеко не легким. Несмотря на рано определившиеся орнитологические интересы, прошло довольно много времени, прежде чем он смог отдать все свои силы непосредственно орнитологическим исследованиям.

Александр Иванович Иванов родился 30 октября 1902 г. в Уфе. После окончания в 1921 г. средней школы в г. Бийске он работал в Бийском краеведческом музее, а после переезда в Ленинград — экскурсоводом на Саблинской научно-экскурсионной станции. Совмещая работу с учебой, он поступил в Институт прикладной зоологии и фитопатологии, который окончил в 1927 г. Параллельно с учебой и работой Александр Иванович начинает принимать деятельное участие в работе зоологических экспедиций. В 1925—1926 гг. он работал в составе Якутской экспедиции АН СССР, где собрал большой материал по орнитофауне Якутии. Итогом этих работ явилась первая капитальная сводка по птицам Якутии, опубликованная в 1929 г. Затем А. И. Иванов работает в Монгольской экспедиции АН СССР (1928), в экспедиции по изучению вредных грызунов Узбекистана (1929), в Хамар-Дабанской зоологической экспедиции (1930) и в экспедиции по изучению степной пеструшки в Абаканской степи, которую он и возглавлял. Одновременно Александр Иванович работал внештатным сотрудником Зоологического музея АН СССР, с 1930 г. преобразованного в Зоологический институт АН СССР.

С 1933 г. начинается «таджикский» период в жизни Александра Ивановича. Став научным сотрудником Таджикской базы АН СССР, он развернул обширные полевые исследования по орнитофауне этого региона. С небольшими перерывами Александр Иванович проработал в Таджикистане до 1949 г. (в последние годы — в должности ученого секретаря Таджикского филиала АН СССР), а в 1949 г. перешел на работу в Зоологический институт АН СССР. К этому времени Александр Иванович стал уже известным специалистом в области орнитологии, автором многих научных работ и таких капитальных сводок, как «Птицы Таджикистана». В 1936 г. он получил, по представлению ЗИН АН СССР, степень кандидата биологических наук, а в 1948 г. защитил здесь же докторскую диссертацию.

Во время работы в Зоологическом институте АН СССР Александр Иванович в полной мере проявил свои научные и научно-организационные способности. Он продолжал исследования по фауне птиц СССР, принимал самое деятельное участие в выпуске определителей по птицам СССР, представлял нашу орнитологическую науку на международных орнитологических конгрессах (в Швейцарии и Финляндии), подготавливал орнитологическую смену. В 1969 г. вышла в свет его капитальная сводка «Птицы Памиро-Алая», ставшая классическим образцом орнитологической фаунистики.

Широкий международный авторитет А. И. Иванова помогал ему вести очень важное практическое дело — международный книжный обмен для пополнения библиотеки Зоологического института. Его глубокая любовь к книгам, прекрасное знание нашей отечественной орнитологии и обширные международные связи позволили ему самым активным образом пропагандировать за рубежом достижения советской орнитологии через Zoological Record, для которого он длительное время составлял библиографию нашей орнитологической литературы. Глубокий интерес к библиографии побудил его приступить к выполнению огромной работы по составлению библиографии по птицам СССР и России, начиная с 1881 г. В 1972 г. выходит первый выпуск

этого уникального издания, в 1979 г. — второй. Уже будучи на пенсии (с 1976 г.), Александр Иванович не прекращает работы над этой библиографией и в 1986 г. передает в ЗИН АН СССР подготовленный им третий выпуск — до 1967 г. (в настоящее время подготавливается к печати).

За успехи в научной, организационной и общественной деятельности А. И. Иванов был награжден орденом «Знак Почета», медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне», грамотой Верховного Совета Таджикской ССР.

Все, кто работал рядом с Александром Ивановичем Ивановым, навсегда сохранят добрую память об этом замечательном человеке, доброжелательном неутомимом труженике на ниве отечественной науки.

Р. Л. Потанов

СОДЕРЖАНИЕ

Георгий Петрович Дементьев (к 90-летию со дня рождения) — Г. Н. Симкин 3

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Л. В. Соколов. Филопатрия перелетных птиц	11
Л. С. Степанян, А. Болд, В. Е. Фомин. Таксономический список птиц Монгольской Народной Республики	26
Г. Н. Симкин. О происхождении и эволюции колониальности у птиц	36
В. В. Гаврилов. Пространственная структура популяций и зависимость размеров индивидуальных участков от массы тела и кормности местообитаний у куликов северо-востока Якутии	52

ОРНИТОГЕОГРАФИЯ

Д. А. Банин. Орнитогеографическая характеристика авифауны субальпийского пояса южной цепи гор Советского Союза и прилежащих горных стран	63
С. А. Ганусевич. Хищные птицы Кольского полуострова	73

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

О. А. Яремченко, А. М. Болотников. Биология размножения большой синицы	81
С. Н. Баккал. О питании и выкармливании птенцов белобровика в Лапландском заповеднике	94

ЭКОЛОГИЯ ЛИНЬКИ

Н. В. Лапшин. Послебрачная линька пеночки-веснички на северо-западе СССР	100
Ф. С. Столбова, Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич. Географическая изменчивость постювенальной линьки славки-черноголовки	111

МИГРАЦИИ

П. В. Пфандер. Механизм образования волн осеннего пролета хищных птиц и их связь с погодой	123
--	-----

ЗИМОВКИ

С. В. Тархов. Зимнее питание каменного глухаря в связи с экологией лиственницы	138
--	-----

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

В. А. Родионов. Гистохимическая структура грудной мышцы курообразных и гусеобразных птиц	147
А. Н. Борисов. Эндокринный ответ на фотостимуляцию у самцов и самок краснозобой казарки	161

СИГНАЛИЗАЦИЯ ПТИЦ

- | | |
|---|-----|
| И. Р. Бёме. Формирование звуковых репертуаров дрозда-белобровика и певчего дрозда | 165 |
| Г. Н. Симкин, М. В. Штейнбах. Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц | 175 |

ФАУНИСТИКА

- | | |
|---|-----|
| В. А. Зубакин, А. Л. Мищенко, Е. В. Абоносимова, О. Н. Волошина, С. Ю. Ковальковский, Е. Д. Краснова, А. А. Могильнер, Н. Г. Николаева, Н. А. Соболев, О. В. Суханова, Е. А. Шварц. Изменения орнитофауны Московской области за последние десятилетия | 183 |
| П. С. Томкович. О своеобразии биологии белохвостого песочника на северном пределе ареала | 188 |
| Л. С. Богословская, Н. Б. Конюхов. Трубноносые Восточной Чукотки | 194 |

АВИФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

- О редких птицах северо-востока Свердловской области. *В. Н. Амеличев.* — К вопросу об обитании серпоклюва в Алакульской котловине. *Б. П. Анненков.* — Численность колониальных голенастых и веслоногих на юге Украины по данным учетов 1985 г. *Т. Б. Ардамацкая, А. Б. Гринченко, И. В. Щеголов.* — Появление усатой синицы в верховьях Воронежского водохранилища. *В. С. Афанасов, А. А. Чернов.* — Гнездящиеся кулики оз. Маркаколь. *Н. Н. Березовиков.* — Птицы из Красной книги СССР на территории Зауральской лесостепи. *Т. К. Блинова, В. Н. Блинов.* — К авифауне Ульяновской обл. *О. В. Бородин.* — О некоторых редких куликах Ворошиловградской и Ростовской областей. *В. В. Ветров, С. П. Литвиненко.* — Кулики острова Октябрьской Революции (Северная Земля). *М. В. Гаврило.* — О характере пребывания грязовика в Тенгиз-Кургальджинской впадине. *А. Э. Гаврилов, В. Г. Березовский.* — Весенняя находка кулика-лопатня на западном побережье Камчатки. *Н. Н. Герасимов.* — Гнездование могильника в Забайкалье. *М. И. Головушкин, М. А. Осипова.* — Редкие залетные и пролетные кулики Шацкого национального парка. *И. М. Горбань.* — Гнездование кулика-воробья в низовьях р. Большой Чукочи. *Г. Б. Гражулявичус, С. И. Мачалов.* — О гнездовании малой крачки на р. Сейм в Сумской обл. *В. Н. Грищенко.* — О встрече стаи белого аиста в летний период. *В. Н. Грищенко.* — Новая находка песчанки на Днепропетровщине. *Ал. А. Губкин.* — Ходулочник на Днепропетровщине и перспективы его охраны. *Ал. А. Губкин.* — Ходулочник на северном пределе ареала в условиях левобережной Украины. *А. Н. Гудина.* — Поручейник в лесостепи Средней Сибири. *В. С. Жуков.* — О гнездовании камышницы на территории Ильменского заповедника. *В. Д. Захаров, О. Ф. Тарабанько.* — К орнитофауне Окского заповедника. *В. П. Иванкин.* — К фауне куликов Югорского полуострова и о-ва Вайгач. — *В. Н. Калякин.* — О северной границе ареала буланого вьюрка в пустыне Бетпак-Дала. *А. Ф. Ковшарь.* — Залет райской мухоловки в пустыню Бетпак-Дала. *А. Ф. Ковшарь.* — Появление зеленушки на гнездовании в Алма-Ате. *А. Ф. Ковшарь, Р. Г. Пфедфер.* — Гнездование чернозобика в Белорусском Поозерье. *В. П. Козлов.* — О гнездовании малой мухоловки и встречах новых видов птиц в Северной Осетии. *Ю. Е. Комаров.* — К орнитофауне Восточной Чукотки. *Н. Б. Конюхов, В. А. Зубакин.* — Новое о гнездовании куликов на Теньгинском озере (Центральный Алтай). *А. П. Кучин.* — О совместном обитании дроздовидной и туркестанской камышевок в Бетпак-Дале. *А. С. Левин, О. В. Белялов.* — О зимовке японских перепелов в Забайкалье. *В. И. Литун.* — Орнитологические находки на Европейском северо-востоке СССР. *Ю. Н. Минеев.* — Мечение ходулочников цветными ошейниками. *Г. Н. Молодан, В. И. Завгородний.* — Фаунистические находки на востоке Большеземельской тундры. *В. В. Морозов.* — О гнездовании круглоногого плавунчика на о-ве Сахалин. *В. А. Нецаев.* — Дополнительные сведения по фауне куликов о-ва Врангеля. *В. И. Придатко, М. С. Стишов.* — Залеты большого баклана и большой белой цапли в Оренбургскую обл. *Г. М. Самигуллин.* — Гнездование усатой синицы в Оренбургской обл. *Г. М. Самигуллин.* — Орнитологические наблюдения на Матырском водохранилище. *В. С. Сарычев, С. М. Климов.* — О гнездовании даурской желтоспинной мухоловки в Юго-Восточном Забайкалье. *Е. П. Соколов.* — Находка грязовика в Кировской обл. *В. Н. Сотников, В. И. Литун.* — Гнездование белой лазоревки и рябинника в окрестностях г. Караганды. *Е. А. Степанов.* — Зимующие кулики Ставро-

польского края и Северной Осетии. А. Н. Хохлов, Ю. Е. Комаров, А. П. Бичеров. — Низовья р. Тургай — новое место гнездования турухтана. В. В. Хроков. — О встрече стерхов на весеннем пролете в Туркмении. А. Е. Черенков, С. Е. Черенков. — Новое место гнездования кудрявых пеликанов в Узбекистане. Э. Шерназаров. — Белогрудый (снежный) голубь *Columba leucopota* в Тянь-Шане и Алае. Э. Д. Шукуров.

198

РЕЦЕНЗИИ

- Р. Л. Потапов. Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). — М. А. Воинственский 227
 В. А. Паевский. Демография птиц. — Э. И. Гаврилов, А. П. Гисцов 228

ХРОНИКА

- Третье Всесоюзное совещание по куликам. Москва, 29—30 октября 1987 года 230

ЮБИЛЕИ

- В. В. Немцову — 70 лет 231
 Р. Л. Беме — 60 лет 232
 В. Д. Ильичеву — 50 лет 232

ПОТЕРИ НАУКИ

- Памяти Александра Ивановича Иванова 234

CONTENTS

- Georgy Petrovich Dementiev (to the 90th anniversary) — G. N. Simkin 3

GENERAL QUESTIONS

- L. V. Sokolov. Phylopatry of migratory birds 11
 L. S. Stepanyan, A. Bold, V. E. Fomin. Taxonomic list of birds of Mongolia 26
 G. N. Simkin. The origin and evolution of birds coloniality 36
 V. V. Gavrillov. Space structure of populations and individual areas in relation to the body mass and habitat food availability in waders at the Northeast Yakut 52

ORNITHOGEOGRAPHY

- D. A. Banin. Ornithogeographic characteristics of the avifauna of subalpine belt of the South Palearctic 63
 S. A. Ganusevich. Raptors at Kolsky peninsula 73

BREEDING BIOLOGY

- S. A. Yaremchenko, A. M. Bolotnikov. Breeding biology of Great Tit (*Parus major*) 81
 S. N. Bakkaal. Diet and feeding nestlings in Redwing (*Turdus iliacus*) in Lapland reserve 94

MOULT ECOLOGY

- N. V. Lapshin. Postnuptial moult in Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) at the Northwest USSR 100
 F. S. Stolbova, G. A. Noskov, T. A. Rymkevich. Geographic variability of postjuvenile moult in Blackcap (*Sylvia atricapilla*) 111

MIGRATIONS

- P. V. Pfander. Mechanism of the formation of raptors autumn migration waves in relation to the weather 123

WINTERING

- S. V. Tarchov. Winter diet of Black-billed Capercillie (*Tetrao parvirostris*) in relation to the ecology of larch siberian (*Larix sibirica*) 138

ECOLOGIC PHYSIOLOGY

- V. A. Rodionov. Gystochemical structure of pectoral muscle in Galliformes and Anseriformes 147
A. N. Borisov. Endocrine response to photostimulation in males and females of Red-breasted Goose (*Branta ruficollis*) 161

SIGNALIZATION IN BIRDS

- I. R. Boehme. Development of sound repertoires in Redwing (*Turdus iliacus*) and Song Thrush (*T. philomelos*) 165
G. N. Simkin, M. V. Schteinbakh. Songs of Chaffinch (*Fringilla coelebs*) and vocal microgroups in birds 175

FAUNISTICS

- V. A. Zubakin, A. L. Mitchenko, E. V. Abonosimova, O. N. Voloschina, S. Ju. Kovalkovsky, E. D. Krasnova, A. A. Mogilner, N. G. Nikolaeva, N. A. Sobolev, O. B. Suthanova, E. A. Shwarz. Modification of Moscow region's ornithofauna during the last decades 183
P. S. Tomkovich. On the originality of breeding biology of Temminck's Stint (*Calidris temminckii*) at the northern limit of it's area 188
L. S. Bogoslovskaya, N. B. Konjukhov. Procellariiformes of the East Chuckotka 194

AVIFAUNISTIC NOTES

- Rare birds in the Northeast Sverdlovsk region. V. N. Amelichev. — Habitat of Ibis-bill (*Ibidoryncha struthersii*) in Alakolskaya hollow. B. P. Annenkov. — Number of colonial Ciconiiformes and Pelecaniformes in the Southern Ukraina reproduced from data of calculation in 1985. T. B. Ardamazkaya, A. B. Grinchenko, I. V. Stecheglov. — Appearance of Bearded Titmouse (*Panurus biarmicus*) in the upper Voronezh reservoir. V. S. Afanasov, A. A. Chernov. — Nesting waders of Markakol Lake. N. N. Beresovikov. — Birds of the Red Book of the USSR in the forest-steppe region east to the Urals. T. K. Blinova, V. N. Blinov. — On avifauna of Uljanovsk region. O. V. Borodin. — Some rare waders of Voroschilovgrad and Rostov regions. V. V. Vetrov, S. P. Litvoenko. — Waders of Oktober Revolution Island (North Land). M. V. Gavrilo. — Broad-billed sandpiper (*Limicola falcinellus*) in Tengis-Kurgaldzhinsk hollow. A. E. Gavrilo, V. G. Beresovsky. — Spring record of Spoon-bill Stint (*Eury-norhynchus pygmeus*) at the West coast of Kamchatka. N. N. Gerasimov. — Nesting of Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in the region south to Baikal. M. I. Golovuschkin, M. A. Osipova. — Rare vagrant and migrant waders in Schatsk national park. I. M. Gorban. — Nesting of Little Stint (*Calidris minuta*) in the lower Big Chukochja river. G. B. Grazhulavichus, S. I. Machalov. — Nesting of Little Tern (*Sterna albifrons*) at the Seim river in Sumsk region. V. N. Gristchenko. — Record of White Stork (*Ciconia ciconia*) flock in summer. V. N. Gristchenko. — New record of Sanderling (*Calidris alba*) in Dnepropetrovsk country. Al. A. Gubkin. — Black-winged Stilt (*Himantopus himantopus*) in Dnepropetrovsk country and perspectives of it's protection. Al. A. Gubkin. — Black-winged Stilt (*Himantopus himantopus*) at the northern limit of it's area in the leftbank Ukraina. A. N. Gudina. — Marsh-sandpiper (*Tringa stagnatilis*) in the forest-steppe of the Middle Siberia. V. S. Zhukov. — Nesting of *Galinula chloropus* in Ilmen reserve. V. D. Zakharov, O. F. Tarabanko. — Materials on ornithofauna of Oksky reserve. V. P. Ivanchev. — Waders fauna of Jugorsky peninsula and Vajgach island. V. N. Kaljakin. — The Northern limit of Desert Finch (*Rhodospiza obsoleta*) area in Betpak-Dala desert.

A. F. Koushar. — Paradise Flycatcher (*Terpsiphone paradisi*) vagrants in Betpak-Dala desert. A. F. Koushar. — New nesting record of Greenfinch (*Chloris chloris*) in Alma-Ata. A. F. Koushar, P. G. Pfeffer. — Nesting of Dunlin (*Calidris alpina*) in Belorussia lake-country. V. P. Kozlov. — Nesting of Red-breast Flycatcher (*Muscicapa parva*) and new bird species records in the Northern Osetiya. Ju. E. Komarov. — Materials on ornithofauna of the East Chukotka. N. B. Konjukhov, V. A. Zubakin. — New nesting of waders at Tenginsk Lake (Central Altai). A. P. Kuchin. — Sympatric habitat of Great Reed-warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) and Turkestan warbler (*A. stentoreus*) in Betpak-Dala. A. S. Levin, O. V. Beljalov. — Wintering of Japanese Quail (*Coturnix japonicus*) in the region south-east to Baikal. V. I. Litun. — Ornithological records at the European North-west USSR. Ju. N. Mineev. — Marking of Black-winged Stilts (*Himantopus himantopus*) by coloured necklaces. G. N. Molodan, V. I. Zavgorodny. — Faunistic records in the East Bolschезemelskaya tundra. V. V. Morozov. — Nesting of Red-necked Phalarope (*Phalaropus lobatus*) at Sachalin Island. V. A. Nechaev. — Additional data on waders fauna of Vrang-el Island. V. I. Pridatko, M. S. Stischov. — Vagrants of Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and Large Egret (*Egretta alba*) in Orenburg region. G. M. Samigullin. — Nesting of Bearded Titmouse (*Panurus biarmicus*) in Orenburg region. G. M. Samigullin. — Ornithological observations at Matyrsk reservoir. V. S. Sarychev, S. M. Klimov. — Nesting of Daurisk Narcissus Flycatcher (*Muscicapa zanthopygia*) in the South-eastern region east to Baikal. E. P. Sokolov. — Record of Broad-billed Sandpiper (*Limicola falcinellus*) in Kirovsk region. V. N. Sotnikov, V. I. Litun. — Nesting of *Parus cyanus* and *Turdus pilaris* near Karaganda town. E. A. Stepanov. — Wintering waders of Stavropol country and North Osetiya. A. N. Khokhlov, Ju. E. Komarov, A. P. Bicherov. — New nesting of Ruff (*Philomachus pugnax*) at the Lower Turgai river. V. V. Khrokov. — Meeting of Asiatic White Crane (*Grus leucogeranus*) during spring migration in Turkmenistan. A. E. Cherenkov, S. E. Cherenkov. — New site of dalmatian pelican (*Pelecanus crispus*) nesting in Uzbekistan. E. Schernazarov. — Snow Pigeon (*Columba leuconota*) in Tien Shan and Allai. E. D. Schukurov

198

REVIEW OF LITERATURE

- R. L. Potapov. Order Galliformes. Family Tetraonidae. — M. A. Voinstvensky 227
 V. A. Payevsky. Demography of birds. — E. I. Gavrilov, A. P. Gistsov 228

CHRONICLE

- Third USSR Conference on fauna and ecology of Waders 230

JUBILEES

- V. V. Newtchov — to the 70th birthday 231
 R. L. Boehme — to the 60th birthday 232
 V. D. Ilyichev — to the 50th birthday 232

OBITUARIES

- A. I. Ivanov — R. L. Potapov 234