

ISSN-0474-7313

ОРНИТОЛОГИЯ



ВЫПУСК
26

ОРНИТОЛОГИЯ

ВЫПУСК 26

Редакционная коллегия:

Р. Л. БЕМЕ, В. М. ГАВРИЛОВ (зам. гл. редактора), В. М. ГАЛУШИН,
В. Д. ИЛЬЧЕВ (гл. редактор), Г. Н. СИМКИН, Т. А. ИЛЬИНА (ответственный
секретарь), С. М. СМЫРЕНСКИЙ, Л. С. СТЕПАНЯН, П. С. ТОМКОВИЧ,
В. Е. ФЛИНТ (зам. гл. редактора)

Основатель выпусков профессор *В. Ф. Ларионов*

Ответственный редактор выпуска 26
В. М. Гаврилов

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

*В. С. Фридман***ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ БОЛЬШОГО ПЕСТРОГО ДЯТЛА В ПОСЕЛЕНИЯХ ВЫСОКОЙ ПЛОТНОСТИ: ТИПЫ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД И ИХ СМЕНА**

Для многих видов птиц описан полиморфизм территориального поведения (Панов, 1963, 1978, 1983; Gill, Wolf, 1975; Pyke, 1979; Davies, 1980). Он может выражаться в сильноном варьировании размеров территорий, качества и интенсивности их охраны, более или менее свободном переходе особей от территориального к иным способам организации поселений и др. Все это позволяет оценить территориализм как «оппортунистическую» форму поведения с гибким реагированием на изменения среды. Однако попытки анализа разнообразия территориальных стратегий в основном акцентируют свое внимание лишь на действии внешних по отношению к реагирующей системе факторов (запасы корма, архитектура местообитания и пр.). Считается, что птица будет выбирать стратегию территориального поведения, стремясь достичь оптимального соотношения скорости поступления пищи («выигрыша») к энергозатратам на ее осуществление («платы») (Brown, 1964; Brown, Orians, 1970; Davies, 1980). При этом упускается из виду возможность ориентации особей на «долговременный выигрыш», немаловажное допущение при наличии в годовом цикле вида критических периодов, и многолетнем использовании одних и тех же территорий (Бардин, 1983; Caryl, 1981; Davies, Houston, 1981; Patterson, 1981). Кроме того, а priori весьма вероятно наличие множества ограничений, накладываемых на свободу смены типов территориальной структуры, связанных с физиологическим состоянием птиц. Все это делает модели территориального поведения, основанные на идее максимизации выигрыша (Maynard Smith, 1976) пригодными лишь для случаев кратковременной охраны кормовых территорий во внегнездовой сезон. Но даже в этом случае такие параметры, как размер территории, нельзя вывести из этой модели (Davies, 1980; Davies, Houston, McCleery, 1985).

Крайне мало исследований посвящено тому, какое влияние на полиморфизм территориальной структуры оказывают изменения в социодемографических характеристиках поселения (его плотности, интенсивности иммиграции и пр.). Поскольку любая система реагирует лишь на те факторы внешнего мира и в той степени, в которой они включены в ее умвелт, то прогнозирование поведения социальной системы, исходя из свойств ее собственных частей, нам представляется более плодотворным, чем анализ ответов на внешние воздействия.

Цель настоящей работы — выяснить причины разнообразия и смены описанных у большого пестрого дятла форм территориальности — от широко перекрывающихся неохраемых участков обитания до строго одиночной территориальности с линейной иерархией птиц (Blume, 1958, 1968; Митрофанов, Гавлюк, 1976; Симкин, 1976, 1977; Rychlick, 1979), а также механизмы их смены. Основное внимание уделено влиянию социальной структуры поселения (преимущественно

плотности и интенсивности иммиграции) на различные параметры саморекламирания и агрессивного поведения, обеспечивающих поддержание территориальной структуры.

Материал и методика

Работа выполнена в 1984—1989 гг. в Московской обл. Основные наблюдения за индивидуально опознаваемыми особями произведены на двух постоянных площадках (0,36 и 0,12 км²) в национальном парке Лосиный остров и на площадке (0,12 км²) близ с. Павловская слобода Истринского района. В первые два года наблюдений мечение птиц производили родамином с ежемесячным восстановлением красителя. Затем нами была обнаружена возможность индивидуального опознавания особей по рисунку на 6-й паре рулевых, демонстрируемых птицами друг другу во время территориальных конфликтов.

Все постоянные площадки были разбиты на квадраты со стороной 50 м для проведения многократного картирования поселений. Имело место длительное хронометрирование всех форм активности птиц с записью наблюдений на магнитофон Протон-411. При описании поведения дятлов особое внимание обращали на то, чтобы его формы выделялись лишь по внешнему виду без привнесения априорного толкования функции. Для количественного описания территориального поведения использовали модель Васера и Уайли (Waser, Wiley, 1979), в соответствии с которой оценивали распределение в пространстве следующих относительных величин:

1. Индекса изоляции (отношение времени, проводимого в данной точке хозяином участка, к времени пребывания здесь всех прочих птиц, включая хозяина).

2. Индекса агрессивности (вероятности атаки пришельца в данной точке).

3. Индекса использования (отношение времени, затраченного на кормодобывание в данной точке, к суммарному времени кормодобывания).

Также проанализировано распределение по охраняемой территории вероятности победы хозяина и вероятности изгнания пришельца в данной точке.

Бюджет времени территориальных особей определен по 1850 ч хронометража¹. Его пересчет в бюджет энергии произведен по методу В. Р. Дольника (1980) и работе А. В. Бардина (1982). Для статистической обработки данных использовали методы многомерной статистики, а также процедуру корреляционного анализа. Все обозначения приведены по Г. Ф. Лакину (1989).

Результаты

С сентября по март большие пестрые дятлы питаются исключительно семенами хвойных (Симкин, 1976; Бардин, 1982). Это позволяет точно определить запас корма на территориях птиц, занимаемых во внегнездовой период одним, реже (при высокой плотности поселений) двумя—тремя дятлами. В плотных весенних поселениях при переходе птиц на питание насекомыми у особей, гнездящихся здесь же, в 91,1% случаев ($n=191$) на участках оставались полноценные шишки с семенами, т. е. запас корма был избыточен. В 17 случаях, когда урожай семян на многолетней гнездовой территории был явно мал, птицы

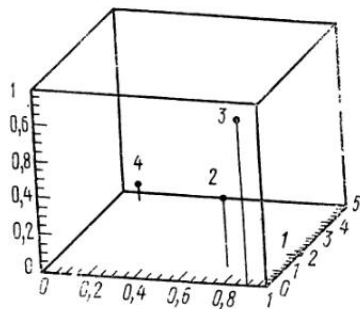
¹ Часть данных обработана на ЭВМ при активной помощи Н. М. Большакова, которому автор приносит искреннюю благодарность.

исчезали уже в середине октября, не дожидаясь истощения запаса (7 из них появились весной и загнездились на своей старой территории). Из 58 дятлов, отмеченных в поселении только в осенне-зимний период, 31 птица не израсходовала запасов семян к концу марта, 16 — исчерпали к середине зимы и исчезли из поселения и 11 — ввиду истощения зимой запасов семян питались насекомыми и антропогенными кормами (они покинули поселение в конце февраля — начале марта).

Размер территорий птиц, гнездящихся в данном зимнем поселении, не связан с обилием корма на них ($r=0,091$; $P>0,05$). Дятлы, живущие здесь лишь во внегнездовой период (хотя большинство их также имеют избыток корма на своих территориях), охраняют участки, размер которых отрицательно коррелирует с запасами корма на них в момент заселения ($r=-0,849$; $P<0,01$). Однако площадь этих участков не изменяется по мере истощения семян хвойных ($r=-0,025$; $P>0,05$). Размер охраняемых территорий устанавливается осенью в момент их заселения и практически не меняется до начала весеннего возбуждения.

Территориальное поведение больших пестрых дятлов сильно варьируется по степени доступности территорий для претендентов, способам и интенсивности их охраны, а также по характеру отношений между соседними хозяевами участков. Первоначально типы территориальной структуры были выделены нами качественно, при анализе характера контактов между резидентами. Для проверки и формализации этого выделения был применен анализ на ЭВМ в пятимерном пространстве, где по осям были отложены значения индекса изоляции, вероятности атаки пришельца, вероятности победы в конфликте, степени персонализации взаимодействий и частота конфликтов при стабильной социальной структуре, рассмотрено распределение значений этих индексов для находившихся под наблюдением особей. Обнаружено, что значения для установившихся типов территориальных стратегий образуют три «сгущения», практически не перекрывающиеся и достоверно отличающиеся друг от друга ($P<0,001$). Они формализуют три типа внегнездовой социальной структуры плотных поселений большого пестрого дятла (рис. 1). Каждая отдельно наблюдавшаяся птица в течение зи-

Рис. 1. Выделение типов территориальной структуры плотных поселений. По оси абсцисс — индекс изоляции, по оси ординат — степень персонализации взаимодействий, по оси аппликат — частота конфликтов:
1 — строго территориальный, 2 — иерархически-территориальный, 3 — групповой типы территориальной структуры, 4 — состояние, через которое осуществляется переход особей от одного типа территориальной структуры к другому



мы реализует один из трех типов территориальных стратегий, ограниченных координатами соответствующего гиперобъема. В тех случаях, когда в течение внегнездового периода птица меняет тип территориальных отношений (перескок из одного «сгущения» в другое), такие сменные всегда осуществляются через прохождение неустойчивого состояния (4-е сгущение на рис. 1), в котором, в зависимости от ситуации, дятел может находиться от 10 до 1 дня. Однако у всех особей переход между сгущениями занимает менее суток (иногда 2—3 ч) и в этом смысле скачкообразен (рис. 1).

Первый тип можно назвать строго одиночно-территориальным. Участки птиц почти недоступны для дятлов любого пола и возраста (индекс изоляции и вероятность атаки близки к 1,0). Вероятность победы «хозяина» территории не зависит от его пола и возраста и линейно падает от 100% в центре до 48—59% на периферии участка. При этом в пределах охраняемых территорий у гнездящихся в данном поселении птиц имеются наиболее значимые для данной особи области. охраняемые особо ожесточенно (вероятность победы всегда 1,0). У самцов — это зона, включающая прошлогодние гнездовые дупла, у самок — места, где происходят начальные этапы тока, у обоих полов — наиболее часто используемые «кузницы» (рис. 2). В сумме эти области

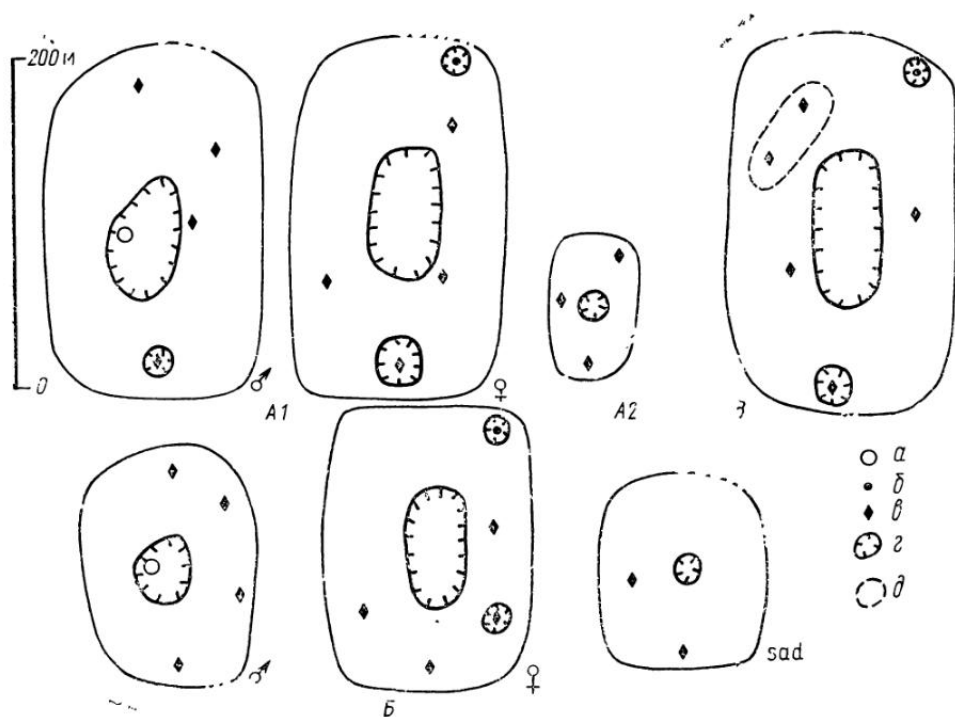


Рис. 2. Строение охраняемой территории при различных типах структуры поселений:

А — строгая территориальность (1 — гнездящиеся и 2 — зимующие особи); Б — групповая территориальность; В — иерархическая территориальность; а — гнезда; б — локализация начальных этапов образования пары; в — используемые кузницы; г — зона с вероятностью победы «хозяина» 1,0; д — локализация активности нетерриториального субдоминанта. Рисунок составлен на основании картографирования поселения в Лоснином острове (январь 1986 г.)

составляют у самцов $27,3 \pm 6\%$ ($n=41$), у самок — $19 \pm 9\%$ ($n=35$) площади охраняемой территории. У дятлов, не гнездящихся в зимнем поселении, подобные зоны отсутствуют. Частота конфликта птиц высока (1,1—1,4 в час) и уменьшается при падении дневной температуры (рис. 3).

Второй выделенный нами тип структуры — иерархия территориальных особей. При этом поселение делится на группы наиболее часто контактирующих друг с другом птиц. В них формируется система иерархии — самки доминируют над самцами, взрослые особи — над сеголетками. Вероятность победы «хозяина» в конфликте зависит не

только от расстояния до центра участка, но и от пола и возраста дятлов, участвующих в нем. В этом смысле отношения между особями персонализированы. Индекс изоляции самцов и сеголеток резко снижен, и доминантные особи могут беспрепятственно находиться на участках субдоминантов достаточно продолжительное время (по 40—45 мин). Если при строгой территориальности индекс изоляции на большей площади участка равен 1,0, падая до 0,51—0,59 лишь в пограничной полосе, то при втором типе он снижен и в центрах территорий субдоминантов. Вероятность атаки более высокоранговой особи, оставаясь близкой к 100% в центре, падает на периферии территории до 40,5 и 24,9% (самцы и сеголетки соответственно). У субдоминантов меньше та часть территории, где вероятность победы составляет 100% (70, 60 и 49% всего участка для самок, самцов и сеголеток при строгой территориальности и 69, 42, 21% при перархии территориальных особей: $P < 0,05$). Внутри иерархических групп агрессивность резидентов друг к другу снижена: меньше доля «клевков» во взаимодействиях, частота конфликтов 0,8—0,9 в час, возможны неагрессивные контакты птиц.

Встречается, особенно во время длительных стычек с мигрантами, совместная охрана территории группой соседей.

Примечательно, что в иерархических группах не происходит перераспределения ресурсов в пользу особей более высокого ранга. Время, проводимое ими за кормлением на участках субдоминантов, ничтожно — 0,5—1,2% всего времени кормодобывания, что подтверждает избыточность запасов корма на охраняемых территориях. С началом весеннего возбуждения иерархические группы распадаются.

При третьем, групповом типе территориальной структуры на участке обитает не 1, а 2—3 дятла. Один из них — самка, на территории которой поселяются 1—2 сеголетка или самца в качестве субдоминантов (весной они изгоняются). Дятлы осуществляют охрану совместно, причем «помощник» вносит лишь небольшой вклад, в основном окрикивая противника. Конфликты самки и субдоминанта единичны (0,01—0,003 в час) и всегда ($n=46$) заканчиваются поражением последнего. Поскольку места сбора корма самки и субдоминанта обычно не перекрываются, но их конкуренция за пищу незначительна.

Вышеописанный полиморфизм социальной структуры обнаружен нами лишь в поселениях плотностью свыше 25—27 особей/км². В более разреженных поселениях птицы или обитают на полностью неохраняемых территориях, или же охраняют лишь центр (функциональный) участка (Blume, 1961). Строгая территориальность больших пестрых дятлов при аналогичных значениях плотности поселения описана также Г. Н. Симкиным (1976, 1977) и Б. Рыхлик (Rychlick, 1979). При этом обнаруженное нами разнообразие типов территориальности в плотных поселениях не зависит ни от размеров участка ($T = -0,03$:

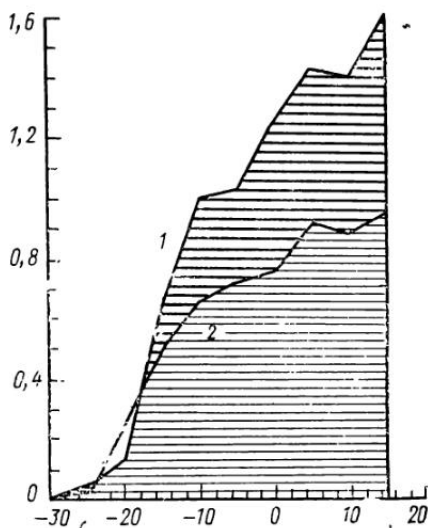


Рис. 3. Зависимость частоты конфликтов от температуры. По оси абсцисс — температура, °С, по оси ординат — число конфликтов в час: 1 — строгая территориальность, 2 — иерархическая территориальность

$P=0,943$), ни от запасов корма на нем ($T=0,05$; $P>0,05$). Таким образом, реализация особью определенной социальной стратегии зависит от других факторов, которые мы и попытаемся выделить.

Влияние плотности населения на соотношение типов территориальной структуры в нем достоверно и выражается в том, что при повышении плотности увеличивается доля особей, ведущих себя в соответствии со вторым и третьим типами социальной структуры.

В конце лета все плотные поселения строго одиночно-территориальны при плотности не более 30 особей/км². Все превышения плотности над этим значением обязаны притоку мигрантов (сеголеток в августе-сентябре и взрослых птиц в сентябре — начале октября), перераспределяющихся в биотопы, богатые семенами хвойных (Симкин, 1977). При этом влияние на соотношение (по числу птиц, реализующих тот или иной тип) устанавливающих

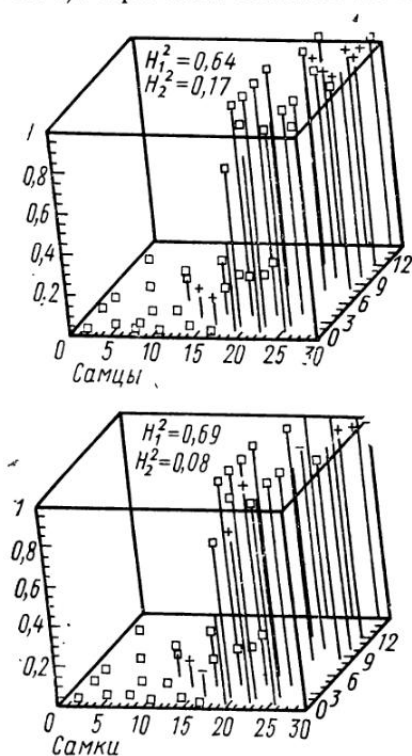


Рис. 4. Влияние различных факторов на вероятность смены структур территориального типа структуры. По оси абсцисс — плотность мигрантов в поселении, особей/км²; по оси аппликат — длительность стычек с ними, дни; по оси ординат — вероятность смены: H_1^2 и H_2^2 — сила влияния второго и первого факторов соответственно

ма на территориях птиц достаточно для поддержания такой интенсивности расхода энергии в течение 2—3 мес. Таким образом, птицы отказываются от строгой территориальности, хотя она остается энергетически выгодной для них. Однако эта стратегия поведения мало устойчива к наплыву вселенцев —

тот или иной тип) устанавливающих типов территориальной структуры плотности мигрантов достоверно сильнее, чем плотности всех птиц. Все случаи перехода дятлов к иерархически-территориальному или групповому образу жизни происходили после длительных конфликтов с мигрантами. Вероятность этого зависит как от плотности вселенцев, так и от длительности периода стычек с ними, хотя и слабее (рис. 4), и у самок выражена более, чем у самцов. Здесь возникает вопрос: что непосредственно вызывает смену стереотипа поведения и можно ли назвать ее «оптимальным решением»?

Наплыв мигрантов вызывает сильные изменения всех параметров территориального поведения хозяев участка. Если при стабильной территориальной структуре почти все конфликты происходят на границах территорий, то при вселении мигранта — в основном в их центрах. Возрастают частота и длительность столкновений, одновременно падает вероятность победы резидента, действующего в соответствии с одиночно-территориальным стереотипом и не могущего не атаковать пришельца. В этот период стычки за территорию отнимают 5,13—5,42% времени дятлов. Однако даже при наиболее высокой отмеченной частоте конфликтов одиночно-территориальный стереотип не является энергетически невыгодным: запаса корма

вероятность изгнания претендента-сеголетки резко падает при повышении плотности мигрантов даже в центре участка; на периферии она вообще равна нулю. Вероятность победы в одном конфликте и вероятность изгнания вселенца коррелируют, что приводит к неспособности отстоять территорию при сильном наплыве мигрантов (рис. 5).

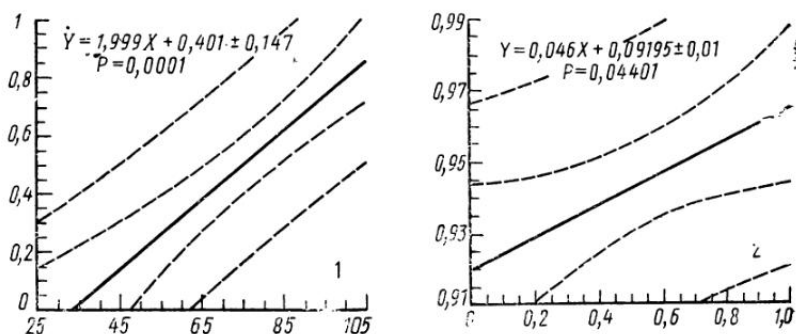


Рис. 5. Зависимость вероятности изгнания пришельца от вероятности победы в единичном конфликте:
 1 — одиночная строгая территориальность; 2 — иерархическая территориальность

У птиц, придерживающихся второго и третьего типов территориальной структуры, как периферия, так и центр участков гораздо менее доступны вселенцам: вероятность их изгнания коррелирует с вероятностью победы в одном конфликте гораздо слабее (рис. 5). Причиной тому являются повышенная агрессивность к нечленам иерархических групп и наличие совместной, используемой лишь при стычках с пришлыми дятлами, охраны территории. Ее результативность высока — 96% ($n=25$) и не зависит от плотности вселенцев ($r = -0,001; P > 0,05$). Соседний дятел присоединяется через 50—60 с после начала конфликта и активно изгоняет мигранта (хотя доля клевков и перемещений у «помощника» меньше, чем у резидента: $47,5 \pm 2,4\%$ и $80,3 \pm 6,7\%$ соответственно, $P < 0,05$). Вероятность оказания «помощи» увеличивается от 0 до 0,48 при нарастании частоты конфликтов с 2,2 до 5 в час.

Большая устойчивость иерархических типов территориальной структуры доказывается также тем, что ни разу не было отмечено изгнание мигрантами хозяев участка. При строгой территориальности это иногда встречается (рис. 4).

Исходя из полученных результатов, мы видим адаптивность перехода от строгой территориальности к иным поведенческим стратегиям в большей возможности сохранения размера участков и состава поселения неизменными при сильном наплыве мигрантов, характерном для этих стратегий. В иерархических группах шансы вселенца основать свою территорию равны нулю (он может осесть лишь как субдоминант на чьем-то участке), а в строго территориальных поселениях они растут с увеличением плотности. Большая часть птиц из плотных зимних поселений; гнездится здесь же ($67,8 \pm 19,3\%$, $n=42$). Нами ни разу не отмечен гнездовой участок пары больших пестрых дятлов площадью менее 15—18 тыс. м², что совпадает с литературными данными (Blume, 1961; Птушенко, Иноземцев, 1968; Иноземцев, 1979). Исходя из этих цифр, а также учитывая объединение территорий партнеров после образования пары и их расширение на периферию поселения, можно оце-

нить минимальную площадь зимовочного участка в 3500—4000 м². Переход к иерархическим отношениям, позволяющий мигрантам осесть на участках лишь в качестве изгоняемых весной субдоминантов, сохраняет неизменной гнездовую структуру поселения. Снижение агрессивности внутри иерархических групп облегчает образование пары и объединение участков партнеров весной.

Большая выгодность иерархической территориальной структуры сохраняется и при низких (18—25 особей/км²) плотностях поселения.

Однако массовый переход к ней от строгой территориальности совершается скачком (рис. 4) при гораздо более высоких значениях этого параметра. Таким образом, птицы не «максимизируют выигрыш», а «поддерживают плату» на максимально приемлемом уровне.

Остается неясным, что непосредственно является индикатором выхода «платы» за пределы, требующие смены стратегии территориального поведения. Очевидно, что это не энергетические или временные затруднения. На наш взгляд, «переключателем» здесь служат особенности системы агонистического поведения вида. При нарастании частоты конфликтов сокращается среднее время между конфликтами, равно как и время (в днях), необходимое для перехода к иному типу социальной структуры. При уменьшении времени между конфликтами до 17—20 мин скачкообразно нарастает доля клевков и высокоэкспрессивных демонстраций в репертуаре птиц (рис. 6). Именно этот параметр наилучшим образом коррелирует с вероятностью смены типа территориальной структуры ($r=0,947$; $P<0,001$) каждой конкретной птицы (вообще все приводимые выводы о характере реагирования особей «в среднем» делались лишь в случае действительного наличия типичной и доминирующей реакции). После того как интервал между отдельными стычками устойчиво (не менее 10—15 раз) держится на уровне 17—20 мин стратегия территориального поведения.

Рис. 6. Зависимость частоты встречаемости в конфликтах клевков и смещенных реакций от интервала между ними. По оси абсцисс — интервал между конфликтами, мин; по оси ординат — доля данного элемента, % времени взаимодействия:

А — смещенная активность; Б — клевки

все птицы за 2—3 ч меняют

Если частота конфликтов и их комбинаторика в сериях определяют вероятность и скорость смены типа территориальной структуры, то конечное состояние этого процесса почти полностью определяется соотношением уровней агрессивности данного резидента и данного вселенца (рис. 7: $H^2=0,89$). Если агрессивность последнего выше, чем у хозяина, то хозяин изгоняется, или (если разрыв значений агрессивности не столь высок) он становится субдоминантом в сформировавшейся системе иерархии. При обратном соотношении агрессивностей птиц мигрант изгоняется или оседает на участке резидента в качестве подчиненной особи.

Интересно, что критический интервал между конфликтами, служащий индикатором начала смены стратегии поведения, вдвое выше времени, необходимого дятлу для обработки и поедания одной сосновой шишки (5—10 мин). Это позволяет предположить (равно как и адаптивность описанного направления смен в целом), что в истории вида именно эти, внешние по отношению к нему факторы были причиной развития таких типов территориальности и механизмов их смены. Однако в настоящий момент, будучи уже сформированными, они позволяют прогнозировать свое действие лишь через взаимовлияние своих собственных частей, но не через размер внешней, мгновенной или долговременной выгоды. Например, поведение птиц, не гнездящихся в данном поселении, идентично (в смысле реакции на вселение мигрантов) поведению гнездящихся в этом месте дятлов (и именно поэтому нигде не описано отдельно), хотя вышеизложенное адапционистское его объяснение для них неверно.

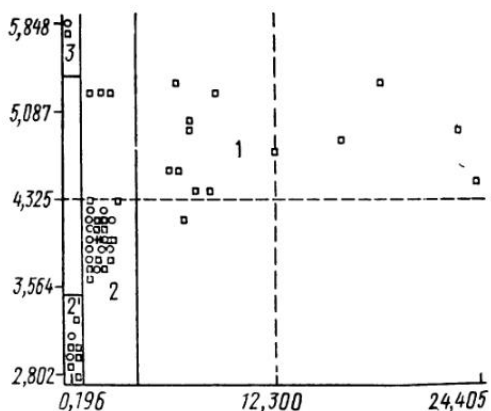


Рис. 7. Схема детерминации конечного этапа перехода от строгой территориальности к иным типам социальной структуры. По оси абсцисс — агрессивность вселенца (отношение доли по времени клевков к доле поз подчинения в конфликтах с его участием); по оси ординат — частота конфликтов в час. 1 — изгнание старого хозяина пришельцем; 2 — иерархическая территориальность, пришелец доминирует над хозяином, 2' — то же, хозяин доминирует над пришельцем; 3 — групповая территориальность, пришелец субдоминант

Выводы

1. Для больших пестрых дятлов в плотных поселениях характерны избыточные запасы корма на охраняемых территориях.

2. Размер территорий зависит от имеющихся на нем запасов корма лишь у птиц, не гнездящихся в данном поселении.

3. В изученных поселениях больших пестрых дятлов описаны три сильно отличающихся друг от друга типа территориальной структуры, а также характер их смены: по мере роста плотности поселения строгость территориальных запретов падает и растет влияние на исход конфликтов пола и возраста участвующих в них птиц.

4. Все переходы от одного типа социальной структуры к другому осуществляются скачкообразно, при достижении критических значений параметров системы агонистического поведения особей, опосредующей действие внешнего стимулятора смены стратегий поведения — притока мигрантов в поселения.

5. Несмотря на возможность адапционистского объяснения смены типов территориализма (и вероятность предложенной причины выработки именно этой социальной системы в филогенезе большого пестрого дятла), ее характер определяется внутренними по отношению к системе агонистического поведения вида причинами. Внешние факторы (обилие корма, интенсивность иммиграции и пр.) играют роль лишь пускового сигнала для этих реакций.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А. В. Бюджеты времени и энергии большого пестрого дятла (*Dendrocopos major major*) в зимний период//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1982. — Т. 113. — С. 45—50.
- Бардин А. В. Семейство Синицевые. Птицы Ленинградской области. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. — Т. 2. — С. 263—285.
- Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — Вып. 15. — С. 63—72.
- Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. — 350 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1989. — 211 с.
- Митрофанов П. Н., Гавлюк Э. В. К вопросу о биологии и поведении большого пестрого дятла//Экология и поведение птиц. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. — С. 61—83.
- Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. — М.: Наука, 1978. — 306 с.
- Панов Е. Н. Поведение животных и эволюционная структура популяций. — М.: Наука, 1983. — 420 с.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. — 381 с.
- Симкин Г. Н. О территориальном и токовом поведении большого пестрого дятла//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. — Вып. 12. — С. 149—159.
- Симкин Г. Н. Групповое поселение большого пестрого дятла//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — Вып. 13. — С. 134—145.
- Blume D. Über die Lebensweise einigen Spechtarten (*Dendrocopos major*, *Dryocopus martius*, *Picus viridis*)//J. Ornithol. — 1961. — Vol. 102. — S. 1—115.
- Blume D. Die Buntspechte//Neue Brehm-Bücherei. Witt. — 1968. — 112 S.
- Brown J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems//Wilson Bull. — 1964. — Vol. 176, N 2. — P. 160—169.
- Brown J. L., Orians G. H. On the evolution of mating system in the Icteridae//Proc. 15th Intern. Ornithol. Congr. Hague. — 1970. — P. 389—398.
- Caryl P. G. Escalated fighting and the war of nerves: game theory and animal combat//Perspective Ethology. — N. Y., L., 1981. — P. 199—224.
- Davies N. B. The economics of territorial behaviour in birds//Ardea. — 1980. — Vol. 68, N 1. — P. 63—74.
- Davies N. B., Houston A. J. Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied Wagtail (*Motacilla alba*)//J. Anim. Ecol. — 1981. — Vol. 54, N 1. — P. 157—180.
- Davies N. B., Houston A. J., McCleery R. H. Territory size, prey renewal, and feeding rate—interpretation of observation on the wagtail (*Motacilla alba*) by simulation//J. Anim. Ecol. — 1985. — Vol. 58, N 2. — P. 311—321.
- Gill F. B., Wolf L. L. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbirds//Ecology. — 1975. — Vol. 56, N 3. — P. 333—345.
- Maynard Smith J. Group selection//Quart. Rev. Biol. — 1976. — Vol. 51, N 1. — P. 277—283.
- Pyke G. A. The economics of territory size and time budget in the golden-winged sunbirds//Amer. Natur. — 1979. — Vol. 114, N 1. — P. 53—62.
- Patterson I. J. Territorial behaviour and the limitation of population density//Integr. studies of bird populations. — Amsterdam, 1981. — P. 53—62.
- Rychlick B. Territorializm dzieciola duzego, *Dendrocopos major* (L.) w borze sosnowym//Acta Ornithol. — 1979. — Vol. 16. — P. 451—462.
- Waser P. M., Wiley R. H. Mechanisms and evolution of spacing in animals//Handbook of behavioural neurobiology. — N. Y.; L. Acad. Press., 1979. — Vol. 3.

W. S. Friedmann

TERRITORIAL BEHAVIOUR OF THE GREAT SPOTTED WOODPECKER (*DENDROCOPUS MAJOR*) IN SETTLEMENTS OF HIGH DENSITY: TYPES OF SOCIAL STRUCTURE IN AUTUMN-WINTER AND THEIR ALTERNATION

Summary

On the basis of long-termed observations of birds territorial behaviour in dense settlements the polymorphism of types of social structure is described. Increasing of the population density (basically due to immigration flow into winter-suitable biotopes) is followed by both the reduction of territoriality and formation of hierarhal relations between individuals. The model, which explains changes of bird social structure on the basis of characters of aggressive behaviour is proposed.

А. Б. Керимов, Е. В. Иванкина, В. С. Шишкин

НЕУСТОЙЧИВЫЙ ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ПАРАМЕТРЫ РАЗМНОЖЕНИЯ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ

В различных географических районах полодиморфная окраска спины и головы самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) варьирует от яркой черной до буровато-серой, сходной с окраской самок. По шкале Р. Дроста (Drost, 1936) выделяется 7 типов окраски, при этом светлым особям присваивается более высокий балл. Многолетние исследования Н. С. Аноровой (1977) выявили сложный и неоднозначный характер связи окраски с возрастом. С возрастом птицы темнеют, но часть особей сохраняет светлую окраску в течение всей жизни. Некоторые самцы имеют черное оперение в годовалом возрасте (Мальчевский, Пукинский, 1983; Järvi et al., 1987). Обобщение данных по разным регионам показывает, что возрастные изменения окраски, оцененные при сравнении годовалых и более старых птиц, ограничены переходом в смежный класс шкалы Р. Дроста (Roskaft et al., 1986). Окраска может меняться в течение 3 лет (Анорова, 1977), но дополнительный анализ представленных автором распределений цветовых форм в группе годовалых птиц и полученных от них в последующие годы возвратов показывает, что заметное потемнение окраски происходит ко 2-му году, а в дальнейшем правилом, скорее, является ее стабильность, а не изменчивость. Подобная же стабилизация наблюдается и в распределениях возвратов птиц неизвестного возраста ($n+1$), значительную часть которых при практически сплошном отлове должны составлять годовалые самцы (Анорова, 1986). Стабилизация выражается в устойчивости частот фенотипов самцов черных (I—III), черноватой (IV) и светлых (V—VII) форм на 2—4-й годы после первого сезона размножения. Таким образом, возрастная изменчивость не объясняет общей вариации окраски самцов в популяции.

Помимо внутривидовой вариации у мухоловки-пеструшки выражена географическая изменчивость, связанная с изменением фенотипической структуры популяций по ареалу (Drost, 1936; von Naartman, 1949; Анорова, 1977; Roskaft et al., 1986). На северной и южной периферии ареала (в Северной Европе и в горных районах Швейцарии) преобладают черные формы. В Центральной Европе популяции светлее, здесь отсутствуют черные формы и доминируют светлые фенотипы. Промежуточное положение занимают популяции в средних широтах европейской части нашей страны и в Британии. Географические различия сохраняются и при сравнении отдельных возрастных групп.

Проблема адаптивности вариации окраски самцов мухоловки-пеструшки была поставлена норвежскими орнитологами (Järvi et al., 1987), трактующими изменчивость полодиморфной окраски на основе комбинации различных гипотез полового отбора. Выявленная в их работе связь окраски с такими показателями, как размер тела, смертность, агрессивность при защите территории, качество территории, успешность размножения, отражает ситуацию в северо-европейской популяции, где преобладают темноокрашенные птицы. Представляется интересным оценить успех в размножении птиц различной окраски в популяциях с иной фенотипической структурой. В настоящей работе исследованы па-

раметры размножения мухоловки-пеструшки в двух подмосковных популяциях. Оценивали сроки размножения, размер кладки, успешность размножения, влияние хищников, реакцию на плотность поселения. Дополнительная задача работы состояла в выяснении связи описанного Р. Дростом ряда цветowych форм самцов с другими полиморфными признаками.

Материал и методика

Исследования проводили на территории Звенигородской биостанции МГУ (ЗБС) и в Приокско-террасном заповеднике (ПТЗ) в 1987—1990 гг. На территории ЗБС 400—500 дуплянок были развешаны в двух основных типах местообитаний — в богатом смешанном лесу в долине р. Москвы, включающем лесные поселки диффузного типа, и на водоразделе в спелом смешанном лесу с преобладанием хвойных пород. В ПТЗ дуплянки (166 шт.) располагались в средневозрастных смешаннолиственных насаждениях. На ЗБС представлены развески линейного типа и с групповым распределением искусственных гнездовий, в том числе площадки с регулярной развеской. В ПТЗ двойные линии дуплянок приурочены к просекам.

Плотность поселений оценивали по количеству занятых дуплянок на площадках с определенным типом развески. Их площадь для линейных развесок определяли по формуле $(l+r)r$ для ЗБС и $(l+r)2r$ для двойных линий в ПТЗ, где l — дистанция между концевыми дуплянками, r — среднее расстояние между соседними дуплянками. При расчете площади участков добавляли и площадь периферической зоны шириной $r/2$.

Птиц отлавливали на гнездах в основном в период выкармливания птенцов. Проанализирована окраска 201 самца на ЗБС и 141 в ПТЗ. В ряде случаев для выделения возрастных групп использовали размерные критерии (длина крыла $> 79,5$ мм — «старые» самцы). Основанием такого условного разделения служат сведения о выраженных различиях годовалых и более старших птиц в средней длине крыла (Winkel, 1974; Alatalo et al., 1982, 1983) и наши данные по размерам птиц, давших возвраты.

При статистической обработке материала использовали критерий хи-квадрат (χ^2) Пирсона, критерий Стьюдента, критерий точности вероятности Фишера, ранговую корреляцию и однофакторный анализ.

Особенности окраски самцов

Меланизация оперения верхней стороны тела самцов сочетается с изменением других признаков: светлеет нижняя сторона тела, становясь ярко-белой у черных форм (Drost, 1936), а также увеличивается размер тела (Järvi et al., 1987). Мы оценивали такие свойства окраски самцов, как белое пятно (пятна) на лбу и белую «перевязку» на крыльях, образованную на наружных опахалах третьестепенных маховых (рис. 1).

Белое пятно на лбу, отсутствующее у самок, иногда не формируется и у самцов. Несколько чаще встречаются особи с мелким белым крапом вместо пятна. Оба варианта, как прагматно, отмечаются у птиц светлой окраски. Крупные белые пятна, напротив, в большей мере свойственны темноокрашенным самцам. Однако значимое увеличение лобного пятна по мере потемнения окраски, градуированной по шкале Р. Дроста, на нашем материале не выявляется ($F=1,51$; $\eta^2=0,04$; $p>$

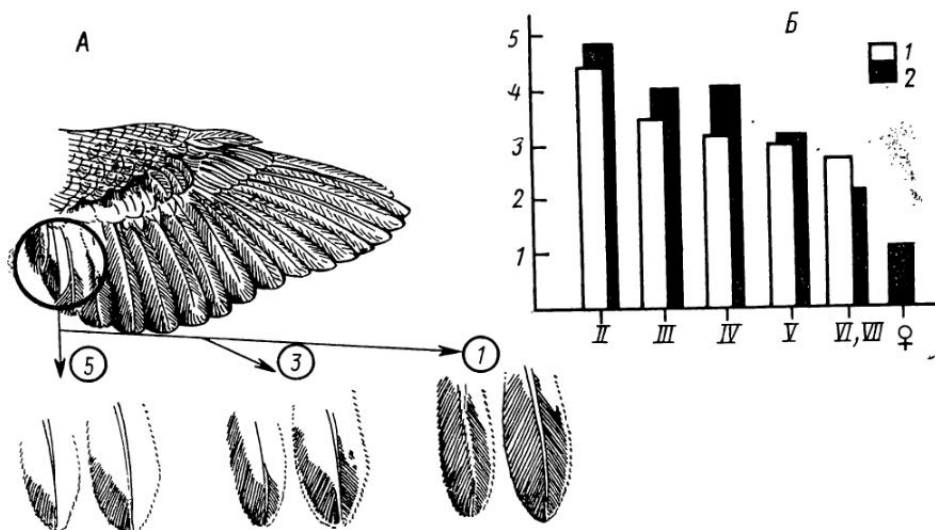


Рис. 1. Размеры белых пятен на лбу у самцов мухоловки-пеструшки различной окраски:
 А — варианты окраски дистальных третьестепенных маховых, 1, 3, 5 — величина белого пятна (в баллах); Б — по горизонтальной оси — тип окраски самцов, по вертикальной — средний балл величины белых пятен на лбу (1) и третьестепенных маховых (2) по 5-балльной шкале

$>0,05$). Существенное различие по величине лобного пятна проявляется только при сравнении крайних вариантов окраски (II—III и VI—VII морф; $p=0,05$). Сопоставление «старых» и «молодых» птиц показало, что основным компонентом вариации величины лобного пятна на светлых формах является возрастная изменчивость. Старые особи различных морф имеют достаточно близкий средний размер пятна, в то время как основные различия морф по этому показателю выражены среди молодых птиц (табл. 1).

Таблица 1

Средняя величина лобного пятна (1) и белой «перевязки» на крыле (2) в зависимости от возраста и типа окраски самцов мухоловки-пеструшки (величина лобного пятна и «перевязки» оценены по 5-балльной шкале)

Вероятный возраст самцов	1		2	
	Тип окраски		Тип окраски	
	II—IV	V—VII	II—IV	V—VII
«Молодые»	а 3,12±0,27 n=24	б 2,20±0,26 n=15	а 3,64±0,26 n=25	б 2,07±0,32 n=14
«Старые»	в 3,43±0,20 n=35	г 3,09±0,29 n=22	в 4,24±0,13 n=34	г 2,62±0,31 n=21
Статистически значимые различия	а—б: $p<0,02$ б—в: $p<0,001$ б—г: $p<0,05$		а—б: $p<0,001$ а—г: $p<0,02$ б—в: $p<0,001$ в—г: $p<0,001$	

Белое пятно на крыле увеличивается по мере потемнения окраски в соответствии с рядом цветовых морф шкалы Р. Дроста ($F=16,8$; $\eta^2=0,38$, $p<0,01$). По величине белого пятна морфы достоверно отличаются друг от друга при $p<0,02$ — $p<0,001$. В отличие от предыдущего признака выраженная связь пятна на крыле с окраской спины проявляется независимо от возраста. В группе «старых» птиц сохраняется отчетливое влияние фактора окраски на величину белой перевязки ($F=8,76$; $\eta^2=0,35$; $p<0,01$).

Размеры (длина крыла) также могут выступать в качестве относительного показателя пола (Karlsson et al., 1986). Связь размеров с типом окраски проявляется в том, что средняя длина крыла, достигая максимума у черной формы, постепенно уменьшается до минимума у самцов светлой окраски (VI, VII), которые в среднем остаются крупнее самок. Различие между крайними вариантами окраски достоверно ($p<0,05$), но в целом, влияние фактора окраски на размер не проявляется ($F=1,85$; $\eta^2=0,04$; $p>0,05$).

Таким образом, величина белого пятна на крыле наиболее жестко связана с типом окраски по шкале Р. Дроста.

Фенотипическая структура популяции

По среднему баллу окраски, вычисленному по шкале Р. Дроста, исследованные популяции занимают промежуточное положение между центрально- и североевропейскими популяциями мухоловок. На территории ЗБС средний балл составил 4,4, в ПТЗ — 4,1. В Скандинавии средний балл варьирует от 2,9 до 3,1, в Центральной Европе — от 5,5 до 6,1 (Roskaf et al., 1986). Соотношения различных цветовых форм представлены в табл. 2. Популяции сходны по частотам доминирую-

Таблица 2

Фенотипическая структура популяций мухоловки-пеструшки в Подмоскowie (% от общего числа самцов разной окраски)

Район	Цветовые формы самцов (по шкале Р. Дроста)							Общее количество самцов	Средний балл окраски
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
ЗБС	0	4,0	26,4	31,8	17,4	10,4	10,0	201	4,4
ПТЗ	2,8	14,2	14,2	37,6	12,8	13,5	5,0	141	4,1

щего промежуточного (IV) и светлых фенотипов. Основное различие касается состава группы темноокрашенных птиц (I, II, III). В ПТЗ встречается морфа I, отсутствующая на ЗБС, и относительно многочисленны самцы II морфы. Сходная по размеру группа темноокрашенных птиц на ЗБС в основном состоит из самцов III морфы. Соотношение морф незначительно меняется по годам. В основном колеблется численность представителей крайних вариантов окраски при стабильной доле птиц промежуточной окраски.

Плотность поселений

Мухоловка-пеструшка обладает уникальной способностью многократно (на 2 порядка) наращивать локальную плотность при увели-

чении количества мест гнездования, например, за счет развески дуплянок. Одной из особенностей территориального поведения вида, обеспечивающей такую способность, является то, что самцы защищают от конкурентов только дупло и небольшую зону вокруг него, а не территорию, используемую для сбора корма (von Haartman, 1956; Slagsvold & Lifjeld, 1986). Поэтому территориальное поведение не может выступать в качестве эффективного ограничителя плотности популяции в отличие от других видов с более или менее выраженной территориальностью.

В обоих районах исследований плотность поселений многократно превышала плотность в естественных местообитаниях, где нет искусственных гнездований. На территории ЗБС при широком спектре площадок с разной плотностью развески она менялась от 0,1 до 8,3 гн/га, в ПТЗ при однотипной развеске варьировалась от 5 до 13 гн/га. При значительных колебаниях плотности на одних и тех же участках средняя плотность гнездования растет пропорционально плотности дуплянок (рис. 2). Регрессионные кривые, характеризующие численную реакцию самцов различных цветовых морф на повышение плотности поселения (рис. 3), построены при стандартизации данных по рангам

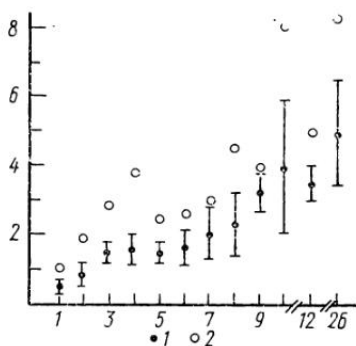


Рис. 2. Зависимость плотности гнездования мухоловки-пеструшки от плотности дуплянок на ЗБС:

1 — средние значения плотности, доверительный интервал при $P=0,95$; 2 — максимальные значения плотности; по оси абсцисс — плотность дуплянок (шт./га); по оси ординат — плотность гнездящихся птиц (гн/га)

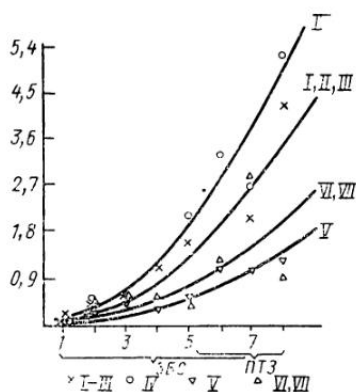


Рис. 3. Зависимость относительной численности пар самцов различной окраски от плотности поселений. По оси абсцисс — ранги плотности поселений; по оси ординат — относительная численность пар (пар/га). Уравнения регрессии для самцов разных форм, см. текст

плотности. Общими для популяций в ПТЗ и на территории ЗБС являются значения плотности, соответствующие 5—7-му рангам. Поскольку для них уровни численности одних и тех же морф оказались сходными, мы сочли возможным объединить данные для двух популяций. Самцы всех морф демонстрируют способность к росту своей численности по мере увеличения общей плотности поселений. Сходство проявляется и в характере роста, описываемом квадратичной функцией. Однако скорости роста различны. Они значительно выше у более темных

самцов, достигая максимума у самцов IV морфы. Уравнения регрессии для самцов разных морф:

I—III морф	$y=5,49 x^2$;	$r=+0,927$;	$f=88,32$;	$p=0,0001$;
IV —»—	$y=7,74 x^2$;	$r=+0,968$;	$f=213,28$;	$p=0,0001$;
V —»—	$y=2,36 x^2$;	$r=+0,954$;	$f=147,87$;	$p=0,0001$;
VI, VII —»—	$y=3,26 x^2$;	$r=+0,727$;	$f=18,77$;	$p=0,035$.

Регрессионные кривые характеризуют зависимость в общем виде и скрывают особенности численной реакции морф при определенных значениях плотности поселений. Так, при самой низкой плотности гнездования (I ранг), обусловленной дефицитом дупел, преобладают темноокрашенные самцы (II, III морфы). Специфика звенигородской популяции проявляется в том, что при средних и более высоких значениях плотности (3,1—8 гн/га) рост численности самцов светлой окраски (V, VI и VII морф) резко замедляется в отличие от темноокрашенных птиц (II, III, IV). Если ограничиться выборкой старых птиц, это различие усиливается — численность светлых птиц перестает увеличиваться. Распределения частот темного и светлого фенотипов в зависимости от плотности поселений достоверно различаются ($\chi^2=44,8$; $df=1$; $p<0,05$): Это предполагает меньшую способность или склонность светлых самцов гнездиться в плотных поселениях. Таким образом, при достижении определенного порога плотности поселений дальнейшее ее возрастание вследствие резкого увеличения емкости среды обеспечивается в большей степени ростом численности темноокрашенных птиц разного возраста и в меньшей — молодых светлоокрашенных птиц.

Сроки размножения

Для мухоловки-пеструшки, как и для многих других видов птиц, размножающихся в средних и высоких широтах, показана зависимость продуктивности от сроков размножения. Как правило, наибольшего размера кладки и выводка достигают пары, гнездящиеся в ранние сроки (Анорова, 1986; Зимин, 1988). Следовательно, способность размножаться в оптимальные сроки может выступать в качестве компонента приспособленности. В настоящей работе анализировались средние сроки и сезонная динамика размножения пар с самцами различных цветовых морф.

В ПТЗ различия в сроках размножения самцов разных морф достаточно выражены (табл. 3, 4). В сходные ранние сроки размножаются наиболее темноокрашенные самцы (I—III) и особи довольно светлой V морфы, значительно опережая по средним срокам пары с самцами промежуточной (IV) и самой светлой (VI, VII) окраски. Последние в свою очередь имеют очень близкие сроки размножения. Различается и сезонная динамика размножения темноокрашенных самцов, с одной стороны, и особей промежуточной и светлой окраски — с другой. Неоднородность распределений их сроков размножения статистически значима ($\chi^2=7,9$; $df=1$; $p<0,01$ при сравнении I—III и IV морф; $\chi^2=8,1$; $df=1$; $p<0,01$ при сравнении морф I—III и VI—VII). В основе различий — заметный сдвиг сроков начала откладки яиц пар с самцами как IV, так VI и VII морф на II декаду сезона.

Напротив, в звенигородской популяции самцы всех морф не различаются ни по средним срокам, ни по суммарному распределению в течение репродуктивного сезона. Сходство морф сохраняется и в вы-

Таблица 3

Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки в Приокско-террасном заповеднике в парах самцов разных морф

Морфа самца	n_1	Средние сроки размножения по дате откладки 1-го яйца (в пятидневках)	n_2	Средние размеры кладки	Успех размножения	
					n_3	количество 10-дневных птенцов/количество яиц
I—III	26	$2,0 \pm 0,18^{**}$	40	$6,85 \pm 0,10^{**}$	199	0,90*
IV	41	$*2,76 \pm 0,17^{**}$	46	$6,63 \pm 0,15$	189	0,87
V	11	$*1,91 \pm 0,37$	16	$*6,88 \pm 0,18$	91	0,88
VI, VII	20	$2,70 \pm 0,31$	24	$*6,33 \pm 0,14^{**}$	115	0,81*

Примечание. n_1 , n_2 — количество кладок; n_3 — количество яиц.

* Различия достоверны при $p < 0,05$.

** Различия достоверны при $p < 0,01$.

Таблица 4

Влияние сроков на размер кладки (ПТЗ)

Морфа самца	n_1	Средний размер кладки в 1—2-ю пятидневки	n_2	Средний размер кладки в 3—5-ю пятидневки	p
I—III	21	$7,0 \pm 0,12$	5	6,80	—
IV	19	$6,21 \pm 0,28$	22	$6,95 \pm 0,12$	$< 0,05$
V	8	$7,13 \pm 0,30$	3	6,67	—
VI, VII	8	$7,0 \pm 0,19$	12	$5,92 \pm 0,19$	$< 0,01$

борке крупных («старых») самцов (табл. 5, 6). Тем не менее сроки размножения самцов разной окраски меняются в зависимости от особенностей года. Выделяются следующие типы сезонной динамики: годы

Таблица 5

Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки на ЗБС МГУ

Морфа самца	n_1	Средние сроки размножения по дате откладки 1-го яйца (в пятидневках)	n_2	Средний размер кладки	Успех размножения		Влияние сроков на размер кладки		
					n_3	количество 10-дневных птенцов/количество яиц	F	p	η^2
II, III	54	$2,48 \pm 0,17$	46	$6,61 \pm 0,10^*$	264	0,86	41,0	$< 0,01$	0,70
IV	62	$2,60 \pm 0,17$	52	$6,50 \pm 0,09$	335	0,85	5,4	$< 0,01$	0,31
V	30	$2,33 \pm 0,20$	29	$6,17 \pm 0,19^*$	130	0,85	1,1	$> 0,05$	0,12
VI, VII	38	$2,68 \pm 0,18$	28	$6,57 \pm 0,15$	168	0,89	3,8	$< 0,05$	0,32

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 3.

Показатели размножения в парах «старых» самцов (с длиной крыла >79,5 мм) на ЗБС МГУ

Морфа самца	n_1	Средние сроки размножения	n_2	Средний размер кладки
II, III	36	$2,44 \pm 0,19$	29	$6,76 \pm 0,18$
IV	27	$2,19 \pm 0,27$	25	$6,72 \pm 0,14$
V	17	$2,12 \pm 0,24$	15	$6,53 \pm 0,19$
VI, VII	15	$2,40 \pm 0,25$	13	$6,85 \pm 0,30$

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 3.

с отчетливым пиком, приходящимся, как правило, на вторую пятидневку (1988, 1990), и годы, когда пик сглажен или отсутствует (1987, 1989). Сезоны с выраженным пиком отличаются высоким уровнем синхронизации размножения: более 50% самок приступают к откладке яиц в I декаду и около 80% — в первые 15 дней гнездового сезона. На ЗБС в эти годы распределение сроков у самцов крайних вариантов окраски (II, III и VI, VII) сходно и совпадает с распределением, полученным для всей популяции, усиливая характерные черты сезона. Напротив, распределение сроков размножения самцов промежуточной окраски (IV) отличается как от распределения сроков для всей популяции, так и для самцов крайних морф ($\chi^2=5,98$; $df=1$, $p<0,02$; рис. 4).

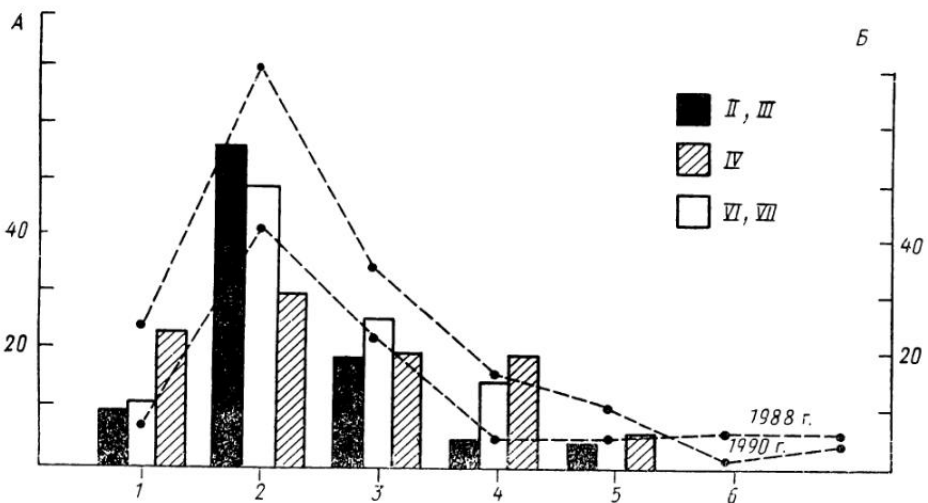


Рис. 4. Сезонная динамика размножения пар самцов различной окраски в годы с выраженным пиком (ЗБС, 1988, 1990 гг.). По горизонтальной оси — число пятидневок; по вертикальной — число пар самцов различной окраски (А), приступивших к откладке яиц (в % от общего числа пар самцов данной морфы), и общее число гнезд мухоловки-пеструшки (Б), в которых отложено 1-е яйцо

Эта же тенденция сохраняется и в сезоны без выраженного пика (по критерию вероятности Фишера $p<0,05$). Так как сезоны с различными типами динамики характеризуются разнонаправленностью сдвигов сроков у птиц двух групп морф, суммарная за все годы картина демонстрирует почти полную идентичность сроков размножения самцов различной окраски.

В целом исследованные популяции отличаются по степени дифференциации сроков размножения самцов разных морф. Объединяет же их тенденция к разобщению сроков размножения самцов черной (I—III) и черноватой (IV) форм.

Плодовитость и успех размножения

В обеих исследованных популяциях мухоловки-пеструшки размер кладки уменьшается в ходе сезона размножения (ПТЗ: $F=2,8$; $\eta^2=0,06$; $p<0,05$; ЗБС: $F=10$; $\eta^2=0,14$; $p<0,01$). В ПТЗ наибольший средний размер кладки имеют, как правило, гнездящиеся в ранние сроки пары самцов темной окраски (I—III) и V морфы, достоверно превышая по этому показателю пары светлых самцов (VI, VII) с минимальными по размеру кладками. Такое различие связано с поздними сроками гнездования светлых птиц в этой популяции. Немногие пары светлых самцов, загнездившиеся в ранние сроки, имеют такую же большую в среднем кладку, как и пары самцов I—III и V морф, достоверно большую, чем у пар самцов светлой окраски, гнездящихся позже (см. табл. 3, 4). Своеобразно положение пар самцов промежуточной окраски. По среднему размеру кладки они практически не уступают парам самцов I—III морф, хотя начало их размножения, как и у светлых самцов, сдвинуто на поздний срок. В данной группе птиц направление сезонных изменений размера кладки противоположно обычному для вида типу сезонной динамики плодовитости. Средний размер кладки пар самцов IV морфы возрастает во II декаду периода размножения ($p<0,05$; табл. 4). Поскольку самцы IV морфы составляют довольно многочисленную группу, свойственный им альтернативный тип сезонной вариации размера кладки, по-видимому, обуславливает общий низкий уровень влияния фактора сроков на размер кладки в этой популяции мухоловки-пеструшки.

В звенигородской популяции различия в плодовитости пар с самцами промежуточного (IV) и крайних фенотипов отсутствовали. Минимальный размер кладки отмечен у пар с самцами V морфы, по этому показателю они достоверно отличаются от особей темной окраски. Однако в группе «старых» птиц при некотором возрастании среднего размера кладки различия между морфами нивелируются (см. табл. 5, 6). На территории ЗБС неоднородность морф проявляется при оценке влияния сроков на плодовитость самок, с которыми образуют пары самцы разной окраски (см. табл. 5, 6). В парах темноокрашенных самцов (II, III) вариации размера кладки определяются главным образом сроками. В то же время меньшее влияние сроков размножения на размер кладки пар самцов IV, VI и VII морф, а также отсутствие выраженного влияния в парах самцов V морфы позволяют предположить, что изменчивость их плодовитости в большей степени зависит от действия других факторов.

Успешность размножения мухоловок-пеструшек на ЗБС, оцененная по гнездам, не подвергшимся разорению хищниками, оказалась сходной в парах самцов разных морф, достигая максимума у светлых птиц. В ПТЗ именно пары светлых самцов отличались самыми низкими показателями успешности размножения (см. табл. 3—6).

Разорение гнезд хищниками

Несмотря на то что дуплогнездники подвергаются разорению в целом меньше, чем открыто гнездящиеся птицы (Паевский, 1985), гибель

их гнезд от хищников может составлять значительную часть общих репродуктивных потерь. Локальный характер воздействия хищников усугубляется склонностью мухоловки-пеструшки к образованию плотных скоплений в местах обилия гнездовых ниш, в результате чего существенная часть популяции концентрируется на относительно небольшой территории. Пресс хищников может влиять не только на воспроизводство, но и выступать в качестве дополнительного фактора отбора на политерриториальность даже там, где полигамия редка (Slagsvold, Lifjeld, 1986).

И в ПТЗ и на ЗБС мухоловки-пеструшки в сезон размножения страдают в основном от ласки, лесной куницы, большого пестрого дятла. В ПТЗ к этим хищникам добавляется орешниковая соя, а в звенигородской популяции в отдельных местах огромный урон наносит летьяга — вид, интродуцированный около 15 лет назад. Общий уровень разорения гнезд мухоловки-пеструшки составил 41,8% в ПТЗ ($n=340$) и 35,1% на ЗБС ($n=407$). Смертность от хищников может меняться в зависимости от местообитания, плотности популяции и сроков размножения. Если самцы различной окраски отличаются по этим параметрам, то разным окажется риск гибели их потомства. Следует отметить, что непосредственно оценить потери самцов отдельных морф затруднительно, так как птиц отлавливали преимущественно в период выкармливания птенцов, а большая часть случаев разорения гнезд приходится на стадию откладки и насиживания яиц (74,5%, $n=106$ для ЗБС).

Как в звенигородской, так и в приокской популяциях мухоловки-пеструшки количественное распределение самцов различной окраски по выделенным нами типам местообитаний вполне соответствует их частотам во всей популяции. В этом плане различие в уровне разорения гнезд в разных местообитаниях, выявленное для обеих популяций, не должно приводить к различиям в степени риска гибели потомства. Не обнаружено влияния плотности поселений на гибель выводков. В обеих популяциях уровень разорения гнезд мухоловки-пеструшки меняется в ходе сезона размножения. И в ПТЗ и на ЗБС высокий уровень гибели гнезд свойствен парам, гнездящимся в поздние сроки: в 5—7-ю пятидневки от начала сезона. В этот период гнездится небольшая часть популяции, и в ней преобладают повторно размножающиеся пары. Что касается предшествующего периода, то в звенигородской популяции уровень гибели изменяется мало, слегка увеличиваясь к 4-й пятидневке. В ПТЗ достоверно чаще разоряются гнезда пар, приступивших к размножению во 2-ю пятидневку, которая, как правило, соответствует периоду массового размножения. Так как в это время преимущественно гнездятся пары самцов темной и промежуточной окраски, именно они испытывают сильный пресс хищников.

Сроки размножения светлых птиц V и VI, VII морф, хотя и различаются между собой, сдвинуты на периоды, когда риск разорения минимален. Различия распределений птиц светлой и темной окраски по периодам разного воздействия хищников статистически значимы ($\chi^2=4,35$; $df=1$; $p<0,05$). Следовательно, пониженные плодовитость и успех размножения птиц светлой окраски (VI, VII) в какой-то степени могут компенсироваться меньшим уровнем разорения их гнезд. Эффект компенсации будет тем выше, чем больше влияние фактора хищничества на успех размножения. Это влияние особенно велико в приокской популяции, в которой уровень разорения гнезд в отдельные годы достигает 60,3%.

Состав пар

Для ряда видов показан не случайный характер в подборе партнеров в паре, например в зависимости от возраста (Паевский, 1985), что может влиять на репродуктивный успех. Мы оценивали сочетание партнеров в парах самцов различных морф по размерам, подразумевая, что размер отражает как общий репродуктивный статус, так и возраст, а следовательно, и опытность особи. Как следует из табл. 7,

Таблица 7

Средние размеры (длина крыла, мм) и корреляция размеров партнеров в парах самцов различной окраски

Морфа самца	Количество пар	Средняя длина крыла		r_s	p
		самец	самка		
II, III	29	80,1±0,4	77,1±0,3	+0,25	>0,05
IV	30	79,3±0,4	76,9±0,2	+0,04	>0,05
V—VII	28	78,9±0,3	77,6±0,4	+0,52	<0,01

средний размер самок в парах с самцами различных морф примерно одинаковый. Однако в отличие от темноокрашенных птиц (II, III и IV) в парах светлых самцов размеры супругов положительно коррелируют друг с другом. Это предполагает, что в данной группе птиц самки выбирают партнеров, обращая основное внимание на «качества», менее значимые при образовании пар с самцами, обладающими яркой сигнальной окраской. Поскольку плодовитость 2—3-летних самок выше, чем годовалых (Лихачев, 1966; Анорова, 1986), то пары, сформированные из старых птиц, обладают максимальным репродуктивным потенциалом. Учитывая, что крупные светлые самцы являются, вероятнее всего, старыми птицами с устойчивым фенотипом «самочьей окраски», их связь с крупными (старыми) самками может обеспечить высокий успех размножения.

Обсуждение

Каждая из рассмотренных групп морф проявляет специфические свойства по какому-либо из проанализированных показателей. Масштаб различий по этим свойствам не имеет прямой связи со степенью различий в окраске. В обеих популяциях наиболее светлому фенотипу свойствен высокий репродуктивный потенциал, реализация которого в значительной степени зависит от сроков размножения — она максимальная в ранний период сезона. Высокая конкурентоспособность этой группы, на наш взгляд, объясняет их преобладание в условиях дефицита дупел (при низкой плотности гнездования) и быстрые темпы роста численности по мере возрастания плотности поселений. Птицы промежуточной окраски практически не уступают парам темных самцов по плодовитости и успешности размножения, обладая наибольшим потенциалом роста численности при увеличении емкости местообитаний. Они в отличие от птиц более темного фенотипа достигают высокой продуктивности либо на фоне меньшей зависимости ее от сроков размножения, либо при принципиально ином характере этой зависимости.

Группу морф светлой окраски (V—VII) объединяют низкие темпы роста численности при увеличении плотности поселений. По показателям плодовитости и успешности размножения эта группа неоднородна.

Птицы V морфы играют роль своеобразной границы, по которой исследованные популяции разделяются в отношении превосходства темного фенотипа над светлым. Если в приокской популяции наиболее светлые морфы (VI, VII) заметно уступают по успешности размножения и плодовитости, то пары с самцами V морфы демонстрируют высокие репродуктивные показатели. Напротив, в звенигородской популяции при общей тенденции к равенству всех фенотипов по срокам размножения и продуктивности именно пары с самцами V морфы отличает пониженная плодовитость.

Отличие двух географически близких популяций по степени дифференциации сроков размножения и продуктивности морф соответствует особенностям их фенотипической структуры. В ПТЗ при выраженном снижении репродуктивного успеха наиболее светлого фенотипа относительно многочисленны самцы II морфы и даже встречаются совершенно черные по окраске спины самцы I морфы, отсутствующие в звенигородской популяции. Различия эти могут носить локальный или временный (циклический) характер. Так, по набору фенотипов популяция в ПТЗ в конце 80-х гг. приблизилась к своему состоянию в 1967—1969 гг., на которые приходился пик численности. Последовавший затем спад численности в 1970—1974 гг. сопровождался «посветлением» популяции при сокращении количества, вплоть до исчезновения, наиболее темных форм и возрастанием доли особей промежуточного фенотипа (Анорова, 1977, 1986).

Поскольку у мухоловки-пеструшки изменчивость затрагивает полудиморфные признаки, объяснение вариаций следует искать в факторах, действие которых направлено против отбора на устойчивую полудиморфную окраску. Окраска большинства воробьиных птиц по признакам, отличающим самцов от самок, довольно устойчива. Случаи ее варьирования, отмеченные у ряда видов, отчетливо связаны с возрастом. Значительная изменчивость окраски, свойственная некоторым североамериканским воробьиным с выраженным половым диморфизмом, проявляется только у годовалых самцов в их первый потенциальный сезон размножения (Rohwer et al., 1980). У танагры *Pyrranga rubra rubra* вариация окраски молодых самцов включает весь спектр — от самки до взрослого самца. У других видов молодые самцы имеют сходный с самками наряд, который в свою очередь близок по окраске к ювенильному оперению. Соответственно и гипотезы полового отбора, а также «мимикрии под самку», предложенные Р. К. Селандером (Selander, 1972) и С. Роуэром и др. (Rohwer et al., 1980), основаны на предпосылке о различии молодых и старых птиц по способности конкурировать за ресурсы размножения.

В первом случае задержка «взросления» по признакам окраски является следствием стратегии молодых птиц на повышение жизнеспособности в сезон, когда их успешное размножение маловероятно. Эта гипотеза наиболее адекватна видам с выраженной полигинией, размножающимся в условиях ограничения ресурсов среды. Гипотеза «мимикрии под самку» (Rohwer et al., 1980) приложима и к моногамным видам. Формирование различий окраски рассматривается как вариант формы полового отбора. Молодые самцы, имитируя окраску самок, избегают агрессии со стороны старых самцов, что увеличивает вероятность их успешного вторжения и закрепления на территориях в благоприятных местообитаниях.

Обе гипотезы не исключают полностью друг друга. Ряд особенностей в системе скрещиваний, демографии и поведения мухоловки-пеструшки соответствует следствиям предложенных гипотез: 1. Средний

возраст первого размножения у мухоловки-пеструшки в отличие от многих других мелких видов с коротким жизненным циклом больше 1 года (1,4 года; Паевский, 1985); 2. В Норвегии самцы мухоловки-пеструшки, для которых отмечена бигамия, в среднем темнее моногамов (Järvi et al., 1987); 3. Группа холостых территориальных самцов состоит из особой светлой окраски. В северных популяциях это преимущественно молодые самцы (Alatalo et al., 1982; Røskoft, Järvi, 1983); 4. В северных популяциях выживаемость светлых самцов, оцененная по их возрасту в следующем гнездовом сезоне, выше, чем у темных; 5. Самки предпочитают более темноокрашенных самцов, однако определяющим в их выборе, по-видимому, является не тип окраски, а другие характеристики, связанные с качеством самца, в том числе песенная активность (Gottlander, 1986), а также качество территории и дупла (Alatalo et al., 1986; Järvi et al., 1987); 6. По экспериментальным данным темные самцы более агрессивны при защите дупла, чем светлые, агрессивность темных самцов по отношению к самцам сходного с ними фенотипа выше, чем к светлым (Järvi et al., 1987).

На примере данных по скандинавским популяциям был предложен сценарий формирования эволюционно устойчивого разнообразия полудиморфной окраски мухоловки-пеструшки. В его основе — взаимодействие процессов эпигамного и агонистического полового отбора (Järvi et al., 1987). Следует отметить, что в северных популяциях возрастной компонент изменчивости довольно большой: подавляющее большинство птиц светлых морф (VI—VII) — годовалые особи. Поскольку многие сопоставления фенотипов строятся на сравнении «черных» (I—V) и «коричневых» (VI, VII) форм, их результаты в значительной степени отражают соотношение приспособленности молодых и в среднем более старых птиц. При таком подходе эволюционная интерпретация вариаций цвета оперения отражает онтогенетическую изменчивость полудиморфной окраски.

На наш взгляд, этого недостаточно для объяснения разнообразия окраски самцов мухоловки-пеструшки. Специфика этого вида проявляется в том, что полный спектр вариаций окраски представлен и среди взрослых птиц, причем в средних широтах как темные, так и светлые формы относительно многочисленны. Если определенная часть вариации окраски наследственно обусловлена, то различные фенотипы могли стабилизироваться в условиях, когда стратегия «молодой птицы» приобретает селективную ценность вне зависимости от возраста. Возникнув, фенотипическое разнообразие может поддерживаться при увеличении разнообразия среды и усложнении структуры популяции (Обухова, Креславский, 1986). Подобная ситуация вполне реальна для такого эврибионтного вида, как мухоловка-пеструшка, в условиях уменьшения конкуренции за ресурсы. В естественных местообитаниях при дефиците дупел — главного ресурса, определяющего внутривидовую конкуренцию у мухоловки-пеструшки, — преимущества имеют темноокрашенные самцы. При избытке дупел баланс приспособленностей меняется. С другой стороны, в плотных поселениях свойственная темным самцам склонность к политерриториальности приводит к тому, что их самки подвергаются большему риску внебрачных копуляций (Gottlander, 1986). Этот риск меньше в парах, где партнеры держатся дружно, что по-видимому, характерно для более светлых самцов-моногамов (Järvi et al., 1987). В данном случае поведение, направленное на ограничение панмиксии, при определенных условиях может способствовать случайному характеру скрещивания. Способность в ранние сроки достигать высокого уровня репродуктивного состояния при

выраженной зависимости продуктивности от сроков размножения свойственна парам с самцами темной окраски. При растянутом сезоне размножения, весеннем похолодании и т. п. преимущества могут получать промежуточные и светлые фенотипы с более поздними сроками размножения, продуктивность которых лабильна.

Приведенные примеры представляют варианты, при которых у вида может возникнуть полиморфизм. Его поддержание помимо популяционно-генетических факторов должно включать устойчивость состояния равновесия в соотношении приспособленностей на фоне постоянно меняющихся условий среды (Гриценко и др., 1983). — В этом смысле предположение, что вариация окраски мухоловки-пеструшки имеет полиморфную природу, согласуется с характером географической изменчивости. При прочих равных условиях наличие полиморфизма должно приводить к сильной географической изменчивости, если ареал вида охватывает устойчиво различающиеся по экологическим условиям регионы (Майр, 1968). На севере Европы и в горных местобитаниях Швейцарии при выраженном воздействии абиотических и биотических факторов (короткий вегетационный период, непредсказуемость погодных условий, дефицит дупел в лесах бореального типа) соотношение между воспроизводством и выживаемостью смещено в сторону воспроизводства (*r*-стратегия отбора). Преимущества получают особи, способные к успешной конкуренции за ресурсы и к размножению в ранние сроки. Эти качества свойственны самцам темного фенотипа, которые и доминируют по численности в этих популяциях. В более мягких климатических условиях в средних широтах при растянутом сезоне размножения, большей емкости и разнообразии среды спектр адаптивных стратегий расширяется. Это приводит к росту относительной приспособленности светлого фенотипа, который преобладает в центральноевропейских популяциях и не уступает по численности темному фенотипу в европейской части нашей страны¹.

¹ Работа частично финансирована грантом 191-103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

ЛИТЕРАТУРА

- Анорова Н. С. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящейся на юге Московской области//Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — Т. 82, № 4. — С. 10—18.
- Анорова Н. С. О внутривидовой изменчивости мухоловки-пеструшки//Српнтология. — 1986. — Вып. 21. — С. 48—57.
- Гриценко В. В. и др. Концепция вида и симпатрическое видообразование. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. — Л.: Наука, 1988.
- Лихачев Г. Н. Размеры кладок мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста самок//Зоол. журн. — 1966. — Т. 45, № 8. — С. 1267—1269.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. — Т. 2.
- Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Адаптивные стратегии сизых голубей при полиморфизме//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. 16—20 дек. 1986. — 1986. — Т. 2. — С. 118—119.
- Паевский В. А. Демография птиц. — Л.: Наука, 1985.
- Alatalo R. V., Lundberg A., Stahrandt K. Why do pied flycatcher females mate with already-mated males?//Anim. Behav.—1982.—Vol. 30.—P. 585—593.
- Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. Why do young birds have shorter wings than older birds//Ibis.—1983.—Vol. 126.—P. 410—415.
- Alatalo R. V., Lundberg A., Glynn C. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics//Nature.—1986.—Vol. 323, N 6084.—P. 152—153.

- Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca*//Vogelzung. — 1936. — Bd 6. — S. 179—186.
- Gottlander K. Conflicts in the reproduction of the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*//Acta univ. Upsal. Compr. Summ. Upsala Diss. Fac. Sci. — 1986. — N 46. — P. 38.
- Haartman L., von. Der Trauerfliegenschläpper. I. Ortstreue und Rassenbildung//Acta Zool. Fenn. — 1949.
- Haartman L., von. Territory in the pied flycatcher (*Muscicapa hypoleuca*)//Ibis. — 1956. — Vol. 98. — P. 460—475.
- Järvi T., Roskaff E., Bakken M., Zumsteg B. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics. A test of eight hypotheses applied to pied flycatchers//Behav. Ecol. Sociobiol. — 1987. — Vol. 20. — P. 161—169.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G. Alders — och könsbstämning av svartvit flugsnappare, *Ficedula hypoleuca*//Vår fågelvärld. — 1986. — Vol. 45, N 3. — P. 131—146.
- Røskaff S., Fretwell S. D., Niles D. M. Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources//Amer. Natur. — 1980. — Vol. 115, N 3. — P. 400—437.
- Røskaff E., Järvi T. Male plumage colour and mate choice of female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*//Ibis. — 1983. — Vol. 125. — P. 396—400.
- Røskaff E. et al. Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male Pied Flycatcher//Ornis scandinavica. — 1986. — Vol. 17. — P. 293—298.
- Selander R. K. Sexual selection and dimorphism in birds//Sexual selection and the descent of man 1871—1971/B. Campbell, ed. — Chicago, 1972. — P. 180—230.
- Slagsvold T., Lifjeld J. T. Mate retention and male polyterritoriality in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*//Behav. Ecol. Sociobiol. — 1986. — Vol. 19. — P. 25—30.
- Winkel W. Über die Flugellänge des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*)//Vogelk. Ber Niedersachs. — 1974. — Bd 6. — S. 107—112.

A. B. Kerimov, E. V. Ivankina, V. S. Shishkin

UNSTABLE SEXUAL DIMORPHISM AND REPRODUCTIVE RATES IN THE PIED FLYCATCHER (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

Summary

The variability of male plumage and reproductive rates in pairs with males of different colour forms I—VII forms according to Drost's (1936) scale were studied in two local populations of pied flycatcher in Moscow region. In both populations dark males differed from female-like ones by greater rates of growth in numbers as breeding density increased. In the population near Pushchino (mean plumage colour 4.1) mean clutch size and reproductive success was higher in pairs with black males (I—III forms), than in pairs with brown males (VI, VII forms). But the last had less risk of predation. There were not any significant differences in reproductive rates due to colour of male parent in the population near Zvenigorod (mean plumage colour 4.4). In both populations the most numerous intermediate form (IV) significantly differed from dark forms in breeding dates — mean date of egg-laying in Pushchino and pattern of breeding dynamic in Zvenigorod. The problems of evolution of variation of male plumage in pied flycatcher are discussed.

В. Г. Высоцкий

**ОКРАСКА САМЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ
И ЕЕ СВЯЗЬ С ДРУГИМИ ПРИЗНАКАМИ**

Окраска брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) чрезвычайно вариабельна и может рассматриваться как уникальный пример среди европейских воробьиных птиц. Она изменяется континуально от типично «самочьей», серовато-коричневой (7-й балл, или тип окраски), и до специфически «самцовой», полностью черной (1-й тип) с белой нижней частью тела (Drost, 1936). Изменчивость окраски характерна для разных частей ареала (Анорова, 1977; Naartman, 1985; Røskaft et al., 1986). Окраска самцов мухоловки-пеструшки наряду с другими признаками часто обсуждается с позиций теории полового отбора и в связи с репродуктивными показателями (Silverin, 1981; Røskaft, Järvi, 1983; Alatalo et al., 1984; Naartman, 1985; Røskaft et al., 1986; Slagsvold, 1986; Slagsvold, Lifjeld, 1988; Lifjeld, Slagsvold 1989; Potti, Montalvo, 1991b).

Исследования проводились в 1987—1992 гг. на Куршской косе Балтийского моря, где собрана большая часть материала, и в 1992 г. около Москвы на Звенигородской биологической станции МГУ. Возраст птиц определяли по особенностям оперенения (Высоцкий, 1989; Karlsson et al., 1986). Для 30% самцов с Куршской косы возраст был известен точно, так как их окольцевали здесь птенцами. Анализируемая масса особи (в граммах) есть среднее значение из 1—8 измерений, выполненных в разное время дня в период от прилета птиц и до конца сезона размножения.

Для Куршской косы распределение самцов по типу окраски таково (%): 1-го типа — 0,5; 2-го — 16,7; 3-го — 32,5; 4-го — 26,4; 5-го — 14,2; 6-го — 7,4; 7-го — 2,3 (среднее 3,69 балла, $n=431$). Модальное значение типа окраски составляет 3 балла. Распределение асимметрично и существенно отличается от нормального (сдвинуто влево, т. е. в сторону птиц с темной окраской). Преобладают темные особи (2-й и 3-й типы окраски), которые составляют 50% от всех самцов, а вместе с птицами 4-го типа окраски — примерно 75%. Между окраской самца и его возрастом в годах существует средняя по своей силе связь (коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен $-0,43$; $p < 0,0001$; $n=407$), т. е. более старые особи являются и более темными. Самая темная окраска у птиц в возрасте 2, 3 и 4 лет. Медианное значение балла их окраски равно 3, что достоверно ($p < 0,05$) на 1 балл темнее, чем у самцов-первогодков. Только у самцов в возрасте 3—4 лет наблюдался 1-й тип окраски. Средний балл окраски самцов-первогодков составил 4,27 ($n=177$) и достоверно отличался от среднего балла (3,18; $n=230$) для самцов в возрасте 2 лет и старше ($t=9,7$; $p < 0,0001$). Разными исследователями (Анорова, 1977; Røskaft, Järvi, 1983 и др.; Naartman, 1985) было так же установлено, что более старые самцы имеют более темную окраску. Для Куршской косы распределение самцов-первогодков по типу окраски можно считать приближенно нормальным, оно не случайно (критерий Колмогорова — Смирнова, $p < 0,0001$) отличается от соответствующего распределения для самцов 2 лет и старше, которое асимметрично и сдвинуто влево, т. е. в сторону темноокрашенных птиц.

Сравнение типа окраски самцов из разных частей ареала наиболее корректно проводить для одинаковых периодов времени из-за того, что данный признак может варьироваться по годам. В 1992 г. на Куршской косе средний тип окраски самцов всех возрастов равнялся 3,31 балла ($n=35$), что достоверно ($t=2,54$; $p=0,01$) темнее, чем среднее в 4,02 балла ($n=47$) для птиц из Московской области. В предыдущие годы окраска оперения самцов в той же точке Московской области была еще светлее — в среднем 4,4 балла (Шишкин и др., 1991). По среднему значению типа окраски куршская популяция наиболее близка к скандинавским популяциям (среднее значение 3,2—3,9 балла) и заметно отличается от популяций из Германии (среднее 5,6—6,5 балла; Alatalo et al., 1984; Naartman, 1985; Røskaft et al., 1986).

При одновременном анализе всех признаков с учетом влияния года исследования окраска оперения обнаруживает существенную связь с возрастом и массой (частные коэффициенты корреляции соответственно равны $-0,39$ и $-0,14$; $n=406$; $p<0,01$), но не имеет значимой связи с длиной крыла (частный коэффициент корреляции $-0,05$). При попарном сравнении средней длины крыла куршских самцов разного типа окраски (т. е. без учета возраста) оказывается, что темные птицы имеют в среднем более длинное крыло. Так, средняя длина крыла самцов 2-го типа окраски (79,93 мм; $SD=1,36$; $n=72$) достоверно больше средней (79,47 мм; $SD=1,49$; $n=114$) самцов 4-го типа окраски и средней (78,94 мм; $SD=1,29$; $n=31$) самцов 6-го типа окраски (t -критерии соответственно равны 2,1 и 3,5; $p<0,05$). Средняя длина крыла самцов 3-го типа окраски (79,64 мм; $SD=1,43$; $n=140$) достоверно ($t=2,5$; $p<0,05$) больше средней самцов 6-го типа окраски.

Длина крыла (максимально вытянутого и прижатого к линейке) зависит от возраста особи. Средняя длина крыла первогодков 79,2 мм (lim 75—84 мм; $SD=1,47$; $n=177$) значимо отличается ($t=4,8$; $p<0,0001$) от средней длины крыла всех самцов более старшего возраста (79,8 мм; lim 77—84 мм; $SD=1,31$; $n=230$). Между возрастом и длиной крыла имеется слабая положительная связь ($r=0,21$; $p<0,0001$; $n=407$), при увеличении возраста на 1 год крыло удлиняется в среднем на 0,32 мм. Для разных частей ареала было так же установлено, что самцы-первогодки имеют наиболее короткое крыло, длина которого увеличивается с возрастом (Røskaft, Järvi, 1983; Winkel, Winkel, 1992). Средняя длина крыла самцов всех возрастов с Куршской косы (79,6 мм; $SD=1,42$; $n=432$) не отличается значимо ($t=1,75$; $p=0,08$) от соответствующей средней для Московской области (79,9 мм; $SD=1,24$; $n=47$). Средние длины крыла самцов-первогодков (80,8 мм) и самцов старшего возраста (82,1 мм) из Германии (Winkel, Winkel, 1992) достоверно больше ($p<0,001$), чем соответствующие величины у птиц с Куршской косы. Сравнение перерасчитанных данных разных авторов (Lundberg et al., 1981; Røskaft, Järvi, 1983; Røskaft et al., 1986; Slagsvold, 1986; Slagsvold, Liffeld, 1988; Järvinen, 1991) позволяет заключить, что для трех популяций из Скандинавии и одной популяции из Германии средние длины крыла самцов (80,0—80,9 мм) достоверно выше ($p<0,01$), чем на Куршской косе, тогда как для трех других скандинавских популяций средние значения (78,2—78,8 мм) достоверно ($p<0,001$) меньше.

Средняя масса самцов всех возрастов куршской популяции зависит от года наблюдения (однофакторный дисперсионный анализ для 6 лет; $df_1=5$; $df_2=424$; $F=2,46$; $p=0,03$). Значимые различия массы самцов мухоловки-пеструшки для разных лет описаны и для Южной Швеции (Silverin, 1981). На Куршской косе в 1987—1991 гг. среднюю

массу птиц можно считать стабильной, только в аномально жарком и сухом 1992 г. она была на 0,2 г (1,6%) достоверно ниже общего среднего уровня (12,24 г; \lim 10,5—14,2 г; $SD=0,53$; $n=430$). В силу того, что в относительном выражении указанная разница очень мала, дальнейший анализ массы тела проведен без учета влияния года исследований. При рассмотрении всех птиц всех возрастов можно заключить, что масса тела не зависит от возраста самца (однофакторный дисперсионный анализ для 406 особей 1—5 лет; $df_1=4$; $df_2=401$; $F=1,58$; $p=0,18$). Парное сравнение средней массы в разных возрастных группах показывает, что самцы-первогодки (12,19 г; $SD=0,57$; $n=176$) очень незначительно, но достоверно ($t=2,09$; $p=0,04$) легче 2-летних самцов (12,31 г; $SD=0,48$; $n=144$). Старые особи имеют тенденцию быть наиболее легкими. Если анализировать всех особей, то масса тела оказывается слабо связанной с типом окраски самца ($r=-0,13$; $n=428$; $p<0,01$), а увеличение балла окраски на единицу (т. е. посветление) сопровождается в среднем уменьшением массы тела на 0,06 г. Если рассматривать средние значения массы для каждого типа окраски, то линейная связь массы с окраской оказывается сильной и почти функциональной ($r=-0,93$; $p<0,01$; $n=7$), а при увеличении балла окраски на единицу масса в среднем уменьшится на 0,09 г. Различия между силой связи, полученные этими двумя способами, объясняются структурой данных и свойствами самих вычислительных процедур (Дрейпер, Смит, 1986).

Средняя масса мухоловок-пеструшек с Куршской косы (12,00 г) в 1992 г. не отличалась достоверно от средней массы птиц (12,11 г; $SD=0,65$; $n=47$) из Московской области. Сравнение перерасчитанных данных разных авторов (Lundberg et al., 1981; Silverin, 1981; Røskaft, Järvi, 1983; Slagsvold, Lifjeld, 1988; Lifjeld, Slagsvold, 1989; Järvinen, 1991) позволяет заключить, что в трех популяциях в Скандинавии средняя масса (12,6—12,97 г) достоверно ($p<0,001$) выше, а в одной популяции достоверно ниже (11,84 г), чем средняя масса для Куршской косы. В двух других скандинавских популяциях средняя масса оказалась почти одинаковой с таковой для Куршской косы. В Испании и Германии (Winkel, Winkel, 1976; Potti, Montalvo, 1991b) обитают достоверно ($p<0,001$) более тяжелые (соответственно 12,81 и 12,56 г) мухоловки-пеструшки, чем на Куршской косе.

Если анализировать всех особей, то между массой тела и длиной крыла существует слабая связь ($r=0,23$; $n=430$; $p<0,001$), увеличению длины крыла на 1 мм соответствует в среднем увеличение массы на 0,09 г. Если анализировать среднюю массу для каждого значения длины крыла, то между этими показателями обнаруживается сильная связь ($r=0,82$; $n=10$; $p<0,01$), увеличению крыла на 1 мм соответствует возрастание средней массы на 0,06 г. Различия в силе связи (коэффициенте корреляции) обусловлены структурой данных и свойствами самих вычислительных процедур (Дрейпер, Смит, 1986).

Линейный размер тела, исходя из общих соображений, должен быть пропорционален массе тела в степени 1/3 (Clark, 1979). Взаимотношение длины крыла (т. е. линейного размера) и массы тела у самцов мухоловки-пеструшки показано на рисунке.

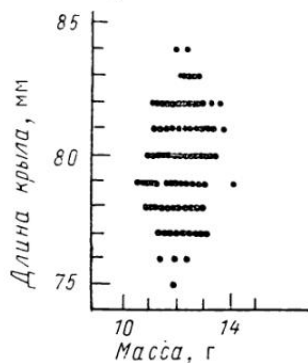


Рисунок. Зависимость длины крыла самцов мухоловки-пеструшки от массы тела

Соответствующее аллометрическое уравнение имеет вид $A = 63,011 m^{0,093}$, где A — длина крыла в мм; m — масса тела в г ($n = 430$; $R^2 = 5,2\%$). Следует подчеркнуть, что лишь незначительная доля (5,2%) вариации размеров крыла объясняется степенной зависимостью от массы тела. Если анализировать зависимость длины крыла от средней массы, вычисленной для каждого значения длины крыла, то соответствующее аллометрическое уравнение примет ($n = 10$; $R^2 = 69\%$) вид $A = 0,812 m^{1,833}$. В обоих уравнениях показатели степени отличаются значимо ($p < 0,001$) как от нуля, так и от ожидаемого значения в $1/3$. Таким образом, для мухоловки-пеструшки на внутривидовом уровне не наблюдается зависимость, которая должна существовать, если исходить из общих предпосылок.

Итак, окраска брачного оперения самцов мухоловки-пеструшки связана с другими признаками, в первую очередь с возрастом особи. Окраска оперения, длина крыла и массы могут быть использованы как популяционные характеристики¹.

¹ Работа частично финансирована грантом 191-103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

ЛИТЕРАТУРА

- Анорова Н. С. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящихся на юге Московской области//Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1977. — Т. 82, вып. 4. — С. 10—18.
- Высоцкий В. Г. Определение возраста мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) в период размножения//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1989. — Т. 197. — С. 49—52.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. — М., 1986. — Кн. 1. — 366 с.
- Шинкин В. С., Керимов А. Б., Иванкина Е. В. Окраска самцов мухоловки-пеструшки и особенности их размножения//Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. — Минск, 1991. — Ч. 2, кн. 2. — С. 296—297.
- Alatalo R. V., Lundberg A., Stahlbrandt K. Female mate choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Behav. Ecol. Sociobiol.— 1984. — Vol. 14. — P. 253—261.
- Clark G. A. Jr. Body weights of birds: A review//Condor. — 1979. — Vol. 81, N 2. — P. 193—202.
- Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauertiefenfänger, *Muscicapa hypoleuca*//Vogelzug. — 1936. — Bd 6. — S. 179—186.
- Haartman L. von. The biological significance of the nuptial plumage of the male Pied Flycatcher//Acta XVIII Congr. Intern. Ornithol. — Moscow, 1985. — Vol. 1. — P. 34—60.
- Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines//Ornis Fenn. — 1991. — Vol. 68, N 3. — P. 99—104.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G. Alders-och könsbestämning av starviflugsnappare, *Ficedula hypoleuca*//Vår fågelvärld. — 1986. — Vol. 45, N 3. — P. 131—246.
- Lifjeld J. T., Slagsvold T. Allocation of parental investment by polygynous Pied Flycatcher males//Ornis Fenn. — 1989. — Vol. 66. — P. 3—14.
- Lundberg A., Alatalo R. V., Carlson A., Ulfstrand S. Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Ornis Scand.— 1981. — Vol. 12, N 1. — P. 68—79.
- Potti J., Montalvo S. Male colour variation in Spanish Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Ibis. — 1991a. — Vol. 133, N 3. — P. 293—299.
- Potti J., Montalvo S. Male arrival and female mate choice of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain//Ornis Scand.— 1991b. — Vol. 22, N 1. — P. 45—54.
- Røskoft E., Jarvi T. Male plumage colour and mate choice of female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*//Ibis. — 1983. — Vol. 125, N 3. — P. 396—400.
- Røskoft E. et al. Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male Pied Flycatcher//Ornis Scand.— 1986. — Vol. 17, N 4. — P. 293—298.

Silverin B. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the Pied Flycatcher//Ornis Scand. — 1981. — Vol. 12, N. 2 — P. 133—139.

Slagsvold T. Nest site settlement by Pied Flycatcher: does the female choose her mate for the quality of his house or himself//Ornis Scand. — 1986. — Vol. 17, N 3. — P. 210—220.

Slagsvold T., Lifjeld J. T. Plumage colour and sexual selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Anim. Behav. — 1988. — Vol. 36. — P. 395—407.

Winkel W., Winkel D. Über die brutzeitliche Gewichtsentwicklung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*)//J. Ornithol. — 1976. — Bd 117, H. 4. — S. 419—437.

Winkel W., Winkel D. Zur Alterseinstufung von Trauerschnäpper-Brutvögeln (*Ficedula hypoleuca*) nach dem Abstand zwischen äusserster Handschwinge und Flügelspitze//Vogelwarte. — 1992. — Bd 36, H. 3 — S. 233—235.

V. G. Vysotsky

**PLUMAGE COLOUR OF THE MALE PIED FLYCATCHER
FICEDULA HYPOLEUCA
AND ITS CONNECTION WITH OTHER CHARACTERISTICS**

S u m m a r y

Characteristics of 431 males from Curonian Spit (55° N; 21° E) were analyzed. Distribution of the Drost's (1936) coloration is (%): 1st type — 0,5; 2nd — 16,7; 3rd — 32,5; 4 — 26,4; 5 — 14,2; 6 — 7,4; 7 — 2,3. Colour type correlates with age (Spearman's correlation is -0,43) and weight (-0,13) but not correlated with wing length. There is significant difference between mean weight of the yearling (12,19 g) and older males (12,31 g). Mean wing length of the yearling is significantly shorter (79,2 mm; $SD=1,47$ $n=177$) than in older males (79,8 mm; $SD=1,31$; $n=230$).

А. В. Артемьев

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ВАРИАЦИИ ЛЕТНИХ ЯВЛЕНИЙ ГОДОВОГО ЦИКЛА У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В ПРИЛАДОЖЬЕ

Ряд популяционных характеристик (продолжительность сезона размножения, величина кладки и выводка, успешность гнездования и некоторые другие) связывают с генетическим разнообразием особей (Поливанов, 1957; Анорова, 1984, 1986). Работы, выполненные в северных частях ареалов, свидетельствуют, что под влиянием внешних условий у разных видов птиц эти показатели могут колебаться в довольно широких пределах (Данилов, 1966; Чемякин, 1982; Зимин, 1988; Järvinen, 1982). Популяционные исследования большой синицы в Голландии показали, что сроки гнездования и величина кладки в не меньшей степени, чем генетическими, определяются экологическими факторами (Noordwijk et al., 1980; Noordwijk, 1987). В настоящей работе предпринята попытка оценить изменчивость основных показателей репродуктивного цикла, сроков линьки и ее соотношения с размножением на протяжении жизни особи у мухоловки-пеструшки.

Материал собран в 1979—1989 гг. в юго-восточном Приладожье на стационаре Маячино Института биологии Карельского филиала АН (Олонецкий р-н). Под контролем находились птицы, заселяющие дощатые синичники на площади 10 км². Число гнездовий в 1979 г. было 160, а с 1980 г. колебалось от 380 до 440. Обследовано 1200 гнезд, на них отловлено 70,2% самцов и 89,4% самок. В основу работы легли наблюдения в течение двух и более сезонов за 183 мечеными самцами и 116 самками¹.

Сроки гнездования

Известно, что сроки начала кладки у мухоловки-пеструшки зависят от возраста самок: 2—3-летние особи гнездятся раньше, чем однолетние (Лихачев, 1961; Анорова, 1976; Berndt, Winkel, 1967). Однако такие различия невелики и не всегда проявляются в природе. В частности, у североευропейских популяций исследуемого вида подобного не обнаружено (Зимин, 1988; Naartman, 1949). Наши наблюдения за птицами с точно известным возрастом подтверждают это (табл. 1). Возрастных различий в сроках гнездования не обнаружено ни у самок, ни у самцов (судя по датам начала кладок их самками). В Приладожье птицы разного возраста гнездятся в сходные сроки. Примечательно, что самая ранняя кладка, отмеченная в районе исследований за 11-летний период, принадлежала однолетней самке (1-е яйцо отложено 13/V 1983 г.).

Отсутствие возрастных различий в сроках гнездования, вероятно, связано с тем, что в северные части ареалов многие перелетные воробьиные птицы прилетают физиологически более готовыми к размно-

¹ Автор приносит благодарность В. Б. Зимину, Н. В. Лапшину и Т. Ю. Хохловой за помощь в сборе материала.

Сроки начала кладки у птиц разного возраста

Точный возраст, годы	Число птиц	Дата начала кладки		
		пределы	средняя	ошибка средней, сут
Самки				
1	21	13/V—10/VI	30,3/V	1,4
2	11	17/V—15/VI	30,2/V	2,6
3	7	26/V—5/VI	30,1/V	1,5
4—5	6	27/V—7/VI	1,5/VI	1,8
Самцы				
1	18	23/V—9/VI	30,6/V	1,5
2	12	24/V—6/VI	29,3/V	1,4
3	11	22/V—5/VI	29,7/V	1,6
4—5	8	16/V—8/VI	30,3/V	2,6

жению, чем в южные (Данилов, 1966; Дольник, 1975; Зимин, 1988), и его начало сдерживается главным образом экологическими факторами. Мухоловки-пеструшки разного возраста, возможно, приходят в состояние готовности к размножению не одновременно, но реализация этого состояния задерживается до наступления благоприятных внешних условий, и поэтому сроки гнездования у птиц оказываются сходными. Косвенным подтверждением этому служит дружное начало гнездования: в районе исследований около 80% самок ежегодно приступают к откладке яиц в течение 10 дней.

В разные годы, в зависимости от характера весны, сроки размножения популяции существенно различались. Анализ представленных в табл. 2 данных показывает, что индивидуальные отклонения дат начала размножения как у самок, так и у самцов отражают колебания аналогичного популяционного показателя. Строгой привязанности птиц к гнездованию из года в год в одни и те же сроки или разделения популяции на рано- и поздногнездящиеся особи, как это предполагал В. М. Поливанов (1957), не наблюдается. В приведенной выше таблице рассмотрены только нормальные кладки. Промежуток между откладкой яиц в первом и повторном гнездах у самок достигает 28 дней, при бигамии даты начала кладки у первой и второй самок могут отличаться на 27 дней. Поэтому у отдельных птиц межгодовые различия сроков размножения составляют более месяца, максимально у самок — 36, у самцов — 45 дней. В настоящей работе, в отличие от более ранней публикации (Артемьев, 1986), данные по таким особям исключены из анализа.

По годам, в зависимости от конкретной экологической обстановки, одни и те же птицы гнездятся в разное время (табл. 3), причем эти различия не связаны с возрастом. Диапазон колебания индивидуальных сроков гнездования достаточно велик: каждая особь может приступить к откладке яиц практически в любое время в течение сезона размножения популяции.

Таблица 2

Годовые различия популяционных и индивидуальных сроков размножения мухоловки-пеструшки

Год наблюдений	Число гнезд	Средняя дата начала кладки популяции	Величина отклонения даты начала гнездования особи от предыдущего сезона, сут																	
			самки					самцы												
			число птиц	пределы	средняя	ошибка средней	число птиц	пределы	средняя	ошибка средней										
1980	57	5,3/VI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1981	79	28,9/IV	10	-11-(-2)	-6,1	0,8	8	-14-3	-6,9	1,2										
1982	88	3,5/VI	10	1-6	3,3	0,6	20	-4-18	4,3	1,3										
1983	110	21,5/IV	10	-15-(-4)	-11,6	1,1	28	-20-12	-10,6	1,4										
1984	137	27,3/IV	15	-1-14	4,1	1,0	38	-10-18	3,9	1,1										
1985	130	3,0/VI	13	-7-17	3,4	1,9	11	-9-22	6,5	3,2										
1986	159	28,4/IV	14	-11-6	-3,8	1,1	16	-9-4	-4,3	1,3										
1987	134	7,1/VI	20	-6-20	9,4	1,4	27	0-21	10,9	0,9										
1988	121	29,3/IV	11	-16-1	-10,5	1,3	25	-21-8	-10,4	1,1										
1989	122	29,6/IV	24	-20-11	0,9	1,4	33	-15-15	0,0	1,2										

Изменчивость сроков гнездования меченых самок в течение жизни и средней даты начала кладки в популяции в 1980—1989 гг.

№ птицы	Число лет наблюдений	Дата начала кладки			
		пределы	средняя	ошибка средней, сут	коэффициент вариации, %
1	4	22/V—6/VI	28,0/V	3,2	23,1
2	4	25/V—5/VI	1,0/VI	2,4	15,1
3	4	17/V—31/V	23,5/V	3,3	28,1
4	4	16/V—4/VI	24,3/V	4,0	33,2
5	4	25/V—7/VI	30,5/V	3,1	20,1
6	5	21/V—3/VI	28,4/V	2,3	17,7
7	5	26/V—11/VI	30,0/V	3,0	22,5
8	5	28/V—5/VI	0,6/VI	1,6	11,1
Вся популяция	10	21,5/V—7,1/VI	30,8/V	1,6	16,0

Величина кладки

Для мухоловки-пеструшки отмечена тенденция к увеличению кладки у 2—3-летних самок по сравнению с первогодками и особями более старших возрастных групп (Лихачёв, 1961, 1966, 1978; Cugno, 1959). В исследуемом регионе эта закономерность не всегда подтверждается (Зимин, 1988; Naartman, 1951). Наблюдения за птицами с точно известными сроками появления на свет показали, что хотя такая тенденция и имеет место как у самок, так и у самцов (судя по кладкам их самок), однако различия невелики и статистически незначимы (табл. 4). Аналогичный результат получен и при сравнении птиц, воз-

Таблица 4

Величина кладки у птиц разного возраста

Точный возраст, годы	Число птиц	Величина кладки	
		средняя	ошибка средней
Самки			
1	21	6,0	0,2
2	11	6,3	0,3
3	7	6,0	0,2
4—5	6	5,8	0,3
Самцы (кладки их самок)			
1	18	6,1	0,2
2	12	6,5	0,2
3	10	6,6	0,2
4—5	7	6,0	0,4

раст которых установлен неточно: у впервые гнездящихся на контролируемой территории самок (возраст X) кладки незначительно меньше, чем у размножавшихся здесь ранее (возраст $X+1$) — $6,41 \pm 0,03$ ($n=569$) против $6,54 \pm 0,08$ яйца ($n=116$).

Дисперсионный анализ влияния возраста самок и сроков гнездования на величину кладки показал, что последняя достоверно связана только со сроками начала откладки яиц ($F=6,4$; $P>0,5$).

В разные годы жизни одни и те же самки откладывали неодинаковое число яиц (табл. 5), однако различия были невелики и статис-

Таблица 5

Величина кладки одних и тех же птиц
в разные годы наблюдений

Год наблюдений	Обследовано птиц	Средняя величина кладки	Ошибка средней
Самки			
1	82	6,5	0,1
2	78	6,6	0,1
3	24	6,8	0,1
4	12	6,5	0,3
5	5	6,8	0,4
Самцы (кладки их самок)			
1	145	6,3	0,1
2	108	6,4	0,1
3	46	6,3	0,1
4	13	6,1	0,4
5	7	6,1	0,3

тически незначимы. В разные годы размеры кладок самок при бигамии варьировались, причем возраст самца не оказывал на это существенного влияния.

Среди 8 самок, находившихся под контролем 4—5 лет, только одна ежегодно откладывала по 7 яиц, у остальных кладка изменялась на 1—2 яйца (табл. 6). Судя по коэффициенту вариации, эти изменения

Таблица 6

Изменчивость числа откладываемых яиц в течение жизни самки
и средней величины кладки популяции в 1980—1989 гг.

№ птицы	Число лет наблюдений	Величина кладки			
		пределы	средняя	ошибка средней	коэффициент вариации, %
1	4	7—7	7	0	0
2	4	6—7	6,3	0,3	8,0
3	4	6—7	6,5	0,3	8,9
4	4	7—8	7,3	0,3	6,9
5	4	7—8	7,8	0,3	6,5
6	5	5—7	6	0,3	11,8
7	5	6—7	6,2	0,2	7,3
8	5	6—8	7	0,3	10,1
Вся популяция	10	5,9—6,8	6,3	0,1	4,0

аналогичны размаху колебаний среднегодовой величины кладки популяции.

В смежные годы число яиц, откладываемых одними и теми же самками, менялось как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения (табл. 7) и в целом отражало ежегодные изменения средней

Таблица 7

Индивидуальные и популяционные изменения
величины кладки в смежные годы

Годы	Число птиц	Средняя величина их кладки		Отклонение средней величины кладки популяции от предыдущего сезона
		в 1-й год	во 2-й год	
1980—1981	10	6,1±0,2	6,8±0,2	0,5
1981—1982	7	5,9±0,3	6,3±0,4	-0,2
1982—1983	10	6,6±0,3	6,9±0,2	0,5
1983—1984	15	7,1±0,2	6,8±0,1	-0,5
1984—1985	16	6,4±0,1	6,8±0,1	-0,2
1985—1986	16	6,4±0,2	6,6±0,1	0,1
1986—1987	20	6,6±0,2	6,3±0,2	-0,4
1987—1988	11	6,3±0,2	6,5±0,2	0,3
1988—1989	26	6,2±0,2	6,7±0,2	0

величины кладки популяции ($r=0,6$). Последняя зависела от климатических условий сезона и была тесно связана со сроками начала размножения ($r=-0,9$).

Вышеизложенное позволяет предположить, что по сравнению с более южными частями ареала в исследуемом регионе на величине кладки сильнее сказывается влияние внешних условий, и их воздействие сглаживает возрастные различия так, что последние становятся практически не заметными. У границ области обитания вида эта тенденция проявляется еще отчетливее: в Лапландии значительные годовые колебания величины кладки мухоловки-пеструшки — прямое следствие нестабильных суровых условий Севера (Järvinen, 1986).

Успешность выкармливания птенцов

Считается, что «опытные», ранее гнездившиеся на какой-либо территории, особи лучше приспособлены к жизни на ней, чем птицы, поселяющиеся здесь впервые (Поливанов, 1957). Одним из хороших показателей приспособленности птиц к условиям среды обитания является успешность выкармливания птенцов. По мнению Г. Н. Лихачева (1978), она подвержена возрастной изменчивости и наиболее высока у 2—3-летних самок. Наличие такой тенденции подтверждается и нашими данными, однако в районе исследований возрастные различия успешности выкармливания птенцов незначительны и статистически незначимы (табл. 8). Не обнаружено достоверных изменений названного параметра и у самцов.

В разные годы жизни у одних и тех же особей отход птенцов во время выкармливания мог изменяться. Из 22 самок, находившихся под контролем в течение 3—6 лет, у 7 ежегодно доживали до вылета из гнезда все вылупившиеся птенцы, у 10 успешность выкармливания была ниже 100% только один сезон, у 4 — два и у 1 особи — три сезона (из пяти). Сходная картина наблюдалась и у самцов. Из 33 особей, прослеженных в течение 3—6 лет, у 21 все птенцы ежегодно по-

**Изменение успешности выкармливания птенцов
одними и теми же птицами в разные годы**

Год наблюдений	Число взрослых птиц	Вылупилось птенцов	Из них вылетели из гнезд, %
Самки			
1	58	348	92,8±1,4
2	54	343	95,3±1,2
3	23	146	93,2±2,1
4	9	53	90,6±3,9
5—7	8	50	88,0±4,6
Самцы (выводки их самок)			
1	95	562	97,4±0,7
2	93	561	94,8±0,9
3	37	215	95,8±1,3
4	9	56	89,3±4,2
5—7	6	35	97,1±2,9

кидали гнезда, у 8 менее успешным был только один сезон, у 2 — два и у 2 — три сезона (из четырех).

Сведений об успешности выкармливания выводков одними и теми же парами крайне мало. Нам известны только 4 случая сохранения состава пар в течение двух сезонов. У двух из них ежегодно до вылета из гнезда доживали все птенцы, у двух других в один из сезонов успешность выкармливания несколько снижалась.

Какого-либо деления популяции на птиц «плохо» и «хорошо» заботящихся о потомстве не обнаружено. Изменчивость успешности выкармливания птенцов на протяжении жизни особи не связана с «опытом» или возрастом, а определяется в первую очередь внешними условиями, вкладом партнера и физиологическим состоянием птицы.

Форма брачных отношений

Преобладающая форма брачных отношений у мухоловки-пеструшки — моногамия, пары ежегодно формируются заново. В районе исследований отмечены 4 случая совместного гнездования партнеров в течение 2 лет. Это составило 9,2% от общего числа пар, в которых обе птицы дожили до следующего сезона размножения и вернулись на контролируемую площадь. Три случая из четырех указанных выше зафиксированы в отдельной изолированной группе гнездовий, расположенной в 2 км от основной территории развески синичников. Отсутствие поблизости естественных дупел и небольшой размер опытного участка (2,5 га) способствовали повышению вероятности встречи меченых особей. По-видимому, у птиц нет стремления к сохранению состава пары на протяжении жизни, и если партнеры вновь гнездятся вместе, то это связано с привязанностью их к территории, а также с рядом других, нередко случайных причин.

Бигамия, характерная для вида в связи с особенностями территориального поведения самцов (Naartman, 1956), регулярно отмечалась и в районе исследований. По данным за 1980—1989 гг. ежегодно от

2 до 9,3% самцов образуют трио с двумя самками, в среднем это характерно для 5,3% самцов ($n=833$). Известно, что у первогодков реже встречается такая форма брачных отношений, чем у более старых особей (Высоцкий, 1986; Askenmo, 1984; Winkel, Winkel, 1984). Данные табл. 9 подтверждают это. По нашим расчетам, среди самцов, впервые

Таблица 9

Участие в бигамных трио меченых самцов
в течение жизни

Последовательные годы наблюдений	Обследовано самцов	Из них имели по две самки, %	
		в 1-й сезон	во 2-й сезон
1—2	161	3,7	11,2
2—3	48	16,7	12,5
3—4	15	13,3	13,3
4—5	4	(0)	(25)

попадающих под контроль на обследуемой площади, 90% первогодков (Артемьев, Харлашкина, 1988). Следовательно, разница в частоте бигамии в 1-й и 2-й годы наблюдений отражает возрастные изменения. В дальнейшем с увеличением возраста этот показатель существенно не меняется.

Наблюдения за мечеными особями в течение нескольких лет показали, что бигамия не является их постоянным признаком. У 32 самцов, контролировавшихся на протяжении 2—5 лет, такая форма брачных отношений была только один сезон. 5 из них участвовали в образовании семейных трио в год появления на обследуемой территории, 18 — на 2-й, 7 — на 3-й и по 1 на 4-й и 5-й годы наблюдений. Нами отмечен всего один самец, у которого эта форма брачных отношений была дважды: на 1-м и 4-м годах жизни. Приведенные выше данные противоречат гипотезе о том, что бигамные самцы обладают лучшими генотипами, и поэтому самки предпочитают их при выборе партнера (Järvi et al., 1982; Weatherhead, 1984). Изменчивость формы брачных связей на протяжении жизни особи подтверждает мнение ряда авторов о том, что бигамия определяется не генетическими качествами самца, а экологическими и этологическими факторами (Alatalo et al., 1984; Winkel, Winkel, 1984).

Среди самок, находившихся под контролем в течение 2—6 лет, 21 птица входила в состав бигамных трио. Такая форма брачных отношений у них была только один раз в жизни: у 3 особей в 1-й год наблюдений, у 7 — во 2-й, у 8 — в 3-й и по 1 птице в 4-й, 5-й и 6-й годы. У самок, как и у самцов, не обнаружено особей, склонных из года в год к образованию полигамных связей.

В целом форма брачных отношений зависит от конкретной ситуации, в которой оказывается особь в период размножения. Бигамия позволяет увеличивать репродуктивные возможности популяции, причем, как показали наши исследования (Артемьев, 1988), несмотря на рост затрат энергии на воспроизводство, выживаемость взрослых птиц при этом не снижается.

Послебрачная линька

В Карелии у мухоловки-пеструшки отмечено частичное совмещение линьки с гнездованием (Зимин, Лапшин, 1974; Артемьев, 1981). В разные годы от 18,2 до 48,8% самцов и от 3,3 до 27,8% самок начинают смену оперения до вылета птенцов из гнезд. При поздних сроках размножения число таких особей увеличивается. Выявлена прямая взаимосвязь между средней датой начала кладки в популяции и относительным количеством совмещающих линьку с размножением самцов ($r=0,7$) и самок ($r=0,4$).

У одних и тех же особей эти биологические процессы в одни сезоны протекали раздельно, в другие — с частичным наложением во времени. С увеличением возраста самки реже совмещали линьку с гнездованием, у самцов такая тенденция выражена менее отчетливо и различия статистически незначимы (табл. 10). Многолетние наблюдения

Таблица 10

**Изменчивость частоты совмещения гнездования
и линьки у одних и тех же птиц**

Год наблюдений	Обследо- вано птиц	Из них совмещали линьку и гнездование	
		абс.	%
Самки			
1	60	8	13,3
2	60	3	5,0
3	24	0	0
4	9	0	0
Самцы			
1	133	44	33,1
2	133	38	28,6
3	52	14	26,9
4	17	3	17,6

за мечеными особями показали, что у большинства из них частичное наложение названных фаз годового цикла происходит только раз в жизни (у 77,2% самцов, $n=79$ и у 90% самок, $n=10$), реже дважды (у 21,5% самцов и 10% самок), и лишь у одного самца это отмечалось в течение 4 лет. В целом можно считать, что совмещение гнездования и линьки зависит от особенностей сезона и в первую очередь от сроков размножения.

На протяжении жизни особи сроки послебрачной линьки варьируются в значительных пределах. У 31 самца и 4 самок точно определены даты начала смены оперения (выпадения 10-го первостепенного махового пера) в смежные сезоны. Они различались на 0—23, в среднем на 8,4 дня. Данные экспериментов свидетельствуют, что после-

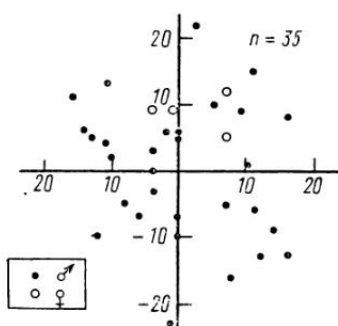


Рисунок. Соотношение индивидуальных сроков начала гнездования и линьки в смежные годы. По оси абсцисс — отклонение даты начала кладки от предыдущего сезона, сут; по оси ординат — отклонение даты начала линьки от предыдущего сезона, сут

брачная линька у мухоловки-пеструшки контролируется на генетической основе (Gwinner, Schwabl-Benziger, 1982). Наблюдения в природе показывают, что, вероятно, фиксируется достаточно широкий диапазон возможного времени начала линьки, составляющий около 3 недель, и поэтому сроки смены оперения особи могут изменяться под действием эндо- и экзогенных факторов.

Несмотря на то что относительное число птиц, совмещающих смену оперения с репродуктивным циклом, зависит от сроков гнездования популяции, взаимосвязи между индивидуальными датами начала линьки и размножения нет (рисунок). Наблюдения за мечеными особями показали, что сроки начала этих биологических процессов изменяются независимо друг от друга. Послед-

нее можно рассматривать как косвенное свидетельство относительной автономности механизмов регуляции размножения и линьки.

Выводы

С продвижением вида на север сглаживаются возрастные различия в сроках гнездования, величине кладки и успешности выкармливания птенцов. Определяющее влияние на птиц оказывает конкретная экологическая обстановка в районе размножения, что ведет к значительным вариациям названных репродуктивных показателей на протяжении жизни особи. Не подтверждается гипотеза о приобретении птицами опыта при гнездовании в течение ряда лет на одной территории. Форма брачных связей у мухоловки-пеструшки не имеет жесткой генетической основы и определяется конкретной ситуацией, в которой оказывается особь в период размножения.

Совмещение линьки с размножением не является генетически закрепленным признаком. Способность к взаимному наложению этих процессов, характерная для птиц, гнездящихся в поздние сроки, следует рассматривать как важное приспособление к преодолению дефицита времени. Это обеспечивает своевременное завершение летних явлений годового цикла в условиях непродолжительного пребывания в гнездовом районе.

Норма реакции таких признаков, как сроки гнездования и линьки, величина кладки, успешность выкармливания птенцов, у особи достаточно широка. Обеспечивая высокую адаптированность птиц к меняющимся условиям среды обитания, она явилась важной предпосылкой для освоения видом северных широт, где неустойчивость климатических процессов проявляется особенно резко.

ЛИТЕРАТУРА

- Анорова Н. С. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. — Вып. 12. — С 77—86.
Анорова Н. С. Факторы, определяющие успех размножения мухоловки-пеструшки//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. — Вып. 19. — С. 100—112.

- Анорова Н. С. О внутривидовой изменчивости мухоловки-пеструшки//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. — Вып. 21. — С. 48—57.
- Артемьев А. В. Совмещение линьки и гнездования у мухоловки-пеструшки//Тез. докл. IX симп. «Биологические проблемы севера». — Сыктывкар, 1981. — Ч. 2. — С. 5.
- Артемьев А. В. Индивидуальная изменчивость сроков размножения и линьки у мухоловки-пеструшки//Изучение птиц СССР, их охраны и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986. — Ч. 1. — С. 41—42.
- Артемьев А. В. Основные репродуктивные показатели и величина возврата мухоловок-пеструшек в район гнездования//Тез. докл. XII Прибалт. орнитол. конф. — Вильнюс, 1988. — С. 9—11.
- Артемьев А. В., Харлашкина Е. Н. Возрастная структура популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье//Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии: Тез. докл. Респ. конф. молодых ученых, специалистов и студентов. — Петрозаводск, 1989. — С. 11—13.
- Высоцкий В. Г. Территориальное поведение и брачная система мухоловки-пеструшки на Куршской косе Балтийского моря//Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986. — Ч. 1. — С. 137—138.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Птицы//Тр. ин-та биол. Уральского фил. АН СССР. 1966. — Вып. 56, т. 2. — С. 1—148.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. — М.: Наука, 1975. — 398 с.
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. — Л.: Наука, 1988. — 184 с.
- Зимин В. Б., Лапшин Н. В. Совмещение сроков размножения и линьки у некоторых воробьиных птиц Южной Карелии//Тез. докл. науч. конф. биологов Карелии, посв. 250-летию АН СССР. Зоол. паразитол., физиол. и биохим. животных. — Петрозаводск, 1974. — С. 21—22.
- Лихачев Г. Н. Материалы по биологии птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях//Тр. Приок.-террасн. гос. заповедника. — 1961. — Вып. 4. — С. 82—146.
- Лихачев Г. Н. Размеры кладок мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста самок//Зоол. журн. — 1966. — Т. 45, вып. 8. — С. 1267—1269.
- Лихачев Г. Н. Размножение и численность мухоловки-пеструшки на юге Московской области//Птицы и пресмыкающиеся (Исследования по фауне СССР): Сб. тр. Зоол. музея МГУ. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — Т. 17. — С. 119—140.
- Поливанов В. М. Местные популяции у птиц и степень их постоянства//Тр. Дарвин. гос. заповедника. — Вологда, 1957. — Вып. 4. — С. 79—157.
- Чемякин Р. Г. О фенотипической изменчивости величины кладки в популяции на примере лугового конька (*Anthus pratensis* L.)//Тез. докл. и стенод. сообщ. XVIII Междунар. орнитол. конгресса. — М., 1982. — С. 138—139.
- Alatalo R. V., Lundberg A., Stahlbrandt K. Female mate choice the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*//Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1984. — Vol. 14, N 1. — P. 253—261.
- Askenmo С. E. Polygyny and nest site selection in the pied flycatcher//Anim. Behav. — 1984. — Vol. 32, N 4. — P. 972—980.
- Berndt R., Winkel W. Die Gelegegrosse des Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter//Die Vogelwelt. — 1967. — Bd 88, N. 4—5. — S. 97—136.
- Curio E. Beitrage zur Populationsökologie des Trauerschnäpper (*Ficedula h. hypoleuca* Pallas)//Zool. Jb. — 1959. — Bd 87, N 3. — S. 185—230.
- Gwinner E., Schwabl-Benziger J. Adaptive temporal programming of moult and migratory disposition in two closely related long-distance migrants, the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*)//Avian Navigat. Int. Symp. Tirrenia (Risa), Sept. 11—14, 1981. — Berlin e. a., 1982. — P. 75—89.
- Haartman L. von. Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstue und Rassenbildung//Acta Zool. Fenn. — 1949. — Bd 56. — 104 S.
- Haartman L. von. Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme//Acta Zool. Fenn. — 1951. — Bd 67. — 60 S.
- Haartman L. von. Territory in the Pied Flycatcher//Ibis. — 1956. — Vol. 98, N 3. — P. 460—475.
- Järvi T., Roskaff E., Slagsvold T. The conflict between male polygamy and female monogamy: some comments on the cheating hypothesis//Amer. Natur. — 1982. — Vol. 120, N 5. — P. 689—691.
- Järvinen A. Effects of exceptionally favourable weather on the breeding of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland//Ibis. — 1982. — Vol. 124, N 2. — P. 196—198.

Järvinen A. Clutch size of passerines in harsh environments//Oikos. — 1986. — Vol. 46, N 3. — P. 365—371.

Noordwijk A. J. van. On the implications of genetic variation for ecological research//Ardea. — 1987. — Vol. 75, N 1. — P. 13—19.

Noordwijk A. J. van, Balen J. H. van, Scharloo W. Heritability of ecologically important traits in the great tit//Ardea. — 1980. — Vol. 68, N 1—4. — P. 193—203.

Weatherhead P. J. Mate choice in avian polygyny: why do females prefer older males?//Amer. Natur. — 1984. — Vol. 123, N 6. — P. 873—875.

Winkel W., Winkel D. Polygynie des Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) am westrand seines Areals in Mitteleuropa//J. Ornithol. — 1984. — Bd 125, N 1. — S. 1—14.

A. V. Artemiyev

**INDIVIDUAL VARIATIONS IN SUMMER EVENTS IN THE PIED FLYCATCHER
(*FICEDULA HYPOLEUCA*) NEAR LADOGA LAKE**

S u m m a r y

Observations of the individually marked Pied Flycatchers in 1979—1989 allowed to analyse variation of breeding phenology, moult, nesting success, mating system and relation of moult and breeding as a function of birds' age. Large fluctuations of weather in the region influence the events; and against this background age differences become almost **inconspicuous**.

В. В. Баранюк, Е. В. Сыроечковский

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ МАРКЕРОВ МАЛЫХ БЕЛЫХ ГУСЕЙ О-ВА ВРАНГЕЛЯ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Среди белых гусей *Anser c. caerulescens*, прилетавших весной на о-в Врангеля, значительная часть птиц имеет красноватый или желтоватый налет на оперении головы. В основном бывает окрашена область от клюва до линии глаз, т. е. лицевая часть головы. У некоторых гусей красный налет на оперении распространяется на шею, грудь и даже брюхо. Как правило, самец и самка в паре окрашены сходно, но интенсивность и величина окрашенного участка может быть различна. Неполовозрелые гуси (годовики), прилетающие на остров вместе с родителями, по цвету оперения головы похожи на родителей, но у них чаще, чем у взрослых, налет распространяется на шею, грудь и брюхо.

По-видимому, такой налет на оперении вызывается солями железа, содержащимися в солоноватой воде заболоченных морских побережий — «маршей», излюбленных районах кормежки и отдыха белых гусей. Поскольку этот налет на оперении у гусей держится все лето, вплоть до появления нового пера, а осенью перелинявшие птицы имеют чисто белое оперение, естественно предположить, что окрашенность оперения у белых гусей появляется либо во время миграций, либо на зимовках.

В настоящее время выяснено (Сыроечковский, Литвин, 1986), что врангелевские белые гуси зимуют в двух районах Северной Америки: а) дельты рек Фрейзер, Скеджит и Стиллагуамиш (так называемая северная зимовка); б) озера Клэмас (штат Орегон) и Туле, а также долины рек Сакраменто (штат Калифорния) и Сан-Хуан (так называемая южная зимовка). Связи между зимовками минимальны, и пути пролета гусей, зимующих в разных районах, различны. Птицы северной зимовки летят тихоокеанским пролетным путем, южной — центральноамериканским. Наше сообщение посвящено выяснению связи окрашенности оперения белых гусей с их принадлежностью к разным зимовкам.

Материал и методика

Мы использовали данные о встречах гусей, индивидуально помеченных шейными пластиковыми кольцами в 1974—1988 гг. на о-ве Врангеля, а также на южной зимовке в 1979 и на северной в 1986—1987 гг. Объем использованного материала представлен в табл. 1.

Все белые гуси, отмеченные на о-ве Врангеля, были разделены по интенсивности окраски оперения лицевой части головы на следующие три группы: I — «красные» (головы окрашены в интенсивный ржаво-красный цвет); II — «желтые» (оперение головы от оранжево-желтого до бледно-желтого); III — «белые», т. е. неокрашенные (головы часто белые или сероватые, т. е. грязные). По встречам на зимовках — на две группы: «северные» и «южные» (принадлежность птицы к той или иной зимовочной группе принималась даже по единственной встрече).

При встречах меченых гусей на о-ве Врангеля, как правило, ре-

Таблица 1

**Количество индивидуально помеченных птиц
и их встречи на местах гнездования и зимовках**

Район мечения	Количество птиц	Общее количество встреч *	Прямые возвраты зимовка—остров
О-в Врангеля	190	392	161
Южная зимовка	29	54	18
Северная зимовка	83	92	92
Всего	302	538	271

* За одну встречу принимались все встречи данной птицы в одном районе в один сезон.

гистрировали цвет головы не только меченой птицы, но и ее партнера, независимо от того, имел последний шейное кольцо или нет. При анализе основное внимание уделяли прямым возвратам, т. е. рассматривали данные по окрашенности оперения гусей весной на о-ве Врангеля непосредственно после зимних встреч того же года этих птиц на зимовках.

Как следует из табл. 2, среди гусей, прилетающих весной на о-в Врангеля с северной зимовки, гуси I группы составляют не менее

Таблица 2

**Количественное соотношение (по окрашенности оперения)
гусей, прилетающих на о-в Врангеля с южной
и северной зимовок (прямые возвраты) ***

Зимовка	I	II	III	Всего
Северная	68	3	3	74
Южная	11	39	37	87
Всего	79	42	40	161

* Возврат 1978—1987 гг.

91,9%, с южной — не более 12,6%. Таким образом, подавляющее большинство гусей, встречаемых на зимовках в дельтах рек Фрейзер, Скеджит и Стиллагуамиш, имеют красное оперение головы, и среди всех встречаемых на острове гусей с такой окраской гуси с северной зимовки составляют 86% (от 82 до 90% в отдельные годы). «Белые» и «желтые» составляют абсолютное большинство среди гусей южной зимовки (87%), а среди всех прилетающих на остров «белых» и «желтых» свыше 90% — это птицы южной зимовки.

Многолетние данные по встречам одних и тех же птиц на о-ве Врангеля позволяют оценить степень постоянства окрашенности одной и той же птицы в тот или иной цвет. Так, одни гуси, возвращаясь с зимовок на остров, всегда имеют один и тот же цвет, другие в некоторые годы меняют окрашенность. Например, пара с северной зимовки РИ-48 (самка) — РИ-50 (самец) имела красную окраску голов 6 сезонов; гусыня РУ-99 (южная зимовка) на о-ве Врангеля отмечалась

трижды, и все три раза ее голова была желтой; гусыня РА-03 (северная зимовка) имела красную окраску головы в 1979, 1981, 1982 и 1987 гг., желтую — в 1980 г. С увеличением периода наблюдений выявляется все большее количество птиц, меняющих (хотя бы единожды) цвет, характерный для их зимовки. В сумме (по прямым и непрямым возвратам) из 438 встреч индивидуально меченых птиц в 59 случаях (13,5%) гуси имели окраску, не характерную для своей зимовки, причем для гусей северной зимовки доля отклоняющихся (8,4% — 21 из 250) в 2,4 раза меньше, чем для гусей с южной (20,2% — 38 из 188). Эти данные близки к данным, полученным по прямым возвратам (см. табл. 2).

Интересно рассмотреть причины смены окрашенности оперения у одних и тех же гусей. Одной из них может быть смена гусями районов зимовок. Однако из 190 проанализированных птиц лишь 4 (2%) были отмечены как на северной, так и на южной зимовке. В смене окраски, вероятно, большую роль играют процессы, связанные с пространственным перераспределением гусей в пределах одной зимовки. Так, пара РТ-02, РТ-03 северной зимовки в 1979 и 1980 гг. прилетала на остров, имея красную окраску голов (I группа), а в 1981 и 1982 гг. без нее (III группа), причем зимой 1981/82 г. этих птиц видели на северной зимовке.

О перераспределении гусей в пределах одной зимовки говорят и данные, полученные по их мечению на северной зимовке в 1986—1987 гг. Как уже указывалось, для гусей этой зимовки характерна красная окраска голов, однако интенсивность, с которой окрашиваются птицы, может быть различной. При встрече этих меченых птиц на о-ве Врангеля в 1987—1988 гг. мы различали слабо, средне и сильно окрашенных гусей.

Северная зимовка целиком лежит в прибрежных областях, и здесь гуси тесно связаны с маршевыми участками побережья в устьях рек Фрейзер, Скеджит, Стиллагуамиш. Степень окрашенности, возможно, зависит от времени пребывания гусей на соленых маршах, где они проводят ночные часы. Вероятно, какая-то незначительная часть гусей на этой зимовке связана с пресноводными водоемами и практически не окрашивается.

С другой стороны, птицы, зимующие в Калифорнии, судя по всему, большую часть времени проводят на полях. Кормежки на морских побережьях для них не характерны вовсе, или же они проводят там лишь незначительную часть времени. Однако, по-видимому, в отдельные годы количество птиц, кормящихся на маршах, может возрастать, и соответственно возрастает доля окрашенных гусей, относящихся к южной зимовке.

Вопросы перераспределения гусей в пределах одной зимовки требуют более детального изучения. В этом, мы надеемся, неоценимую помощь окажут наблюдения за индивидуально мечеными птицами (в 1986—1988 гг. на о-ве Врангеля и северной зимовке было помечено около 1600 гусей).

Разная окраска птиц разных зимовочных групп представляет уникальные возможности для исследований различий в экологии гусей этих двух групп во время их пребывания на о-ве Врангеля. Конечно, по цвету оперения мы не можем с полной уверенностью судить, к какой зимовочной группе принадлежит отдельная птица, однако при большой выборке метод определения зимовки по естественным маркерам окрашенности оперения можно применять с большой степенью достоверности.

В качестве иллюстрации можно рассмотреть сроки прилета гусей на о-в Врангеля с разных зимовок в 1985—1986 гг. (эти два года отличались в целом благоприятными условиями гнездования). Доля гусей I группы среди прилетающих первых гусей, во время массового прилета и во время гнездования на колонии в долине р. Тундровой показана в табл. 3.

Таблица 3

Доля птиц I группы среди прилетающих
и гнездящихся гусей

Год	Прилет первых гусей, % (n)	Массовый прилет, %	Гнездование, % (n)
1985	2(159)	40,8(449)	48,9(1063)
1986	97(122)	62(905)	59(2434)

Запаздывание в сроках прилета в 1985 г. гусей I группы, естественно, отразилось и на сроках их гнездования. Так, 4—5/VI во время массового гнездования большинство гусей II и III групп уже имели гнезда, и в некоторых появлялся пух, в то время как большинство гусей I группы только выбирали место гнездования. Это в какой-то мере отразилось и на сроках вылупления птенцов, и на средней величине выводков, уходящих с колонии.

В 1986 г. на о-ве Врангеля гуси I группы прилетали раньше, чем II и III групп. Более ранний прилет и гнездование дали заметные преимущества этим гусям, что отразилось и в различиях продуктивности: величина выводка гусей I группы ($3,59 \pm 0,05$, $n=723$) в этот год достоверно выше величины выводков II и III групп ($3,41 \pm 0,04$, $n=494$), а всего колонию покинули 55,5 тыс. птенцов с родителями I группы (т. е. гусей с северной зимовки) и 36,5 тыс. — II и III групп (т. е. гусей с южной зимовки).

Такие различия в окраске дают возможность анализировать и структуру разных поселений белых гусей на о-ве Врангеля. Так, в 1986—1987 гг. доля гусей I группы на основной колонии в долине р. Тундровой среди гнездящихся птиц составляла 59 и 54% соответственно, в то время как в поселениях вне ее (в колониях гусей, связанных с гнездованием белых сов) их процент не превышает 20, т. е. в этих поселениях преимущественно гнездились гуси южной зимовки.

В некоторых случаях окраска голов гусей позволяет сделать заключение о том, как давно образовалась данная пара гусей. Уже отмечалось, что птицы одной пары, как правило, окрашены одинаково, а это свидетельствует о том, что зимой они все время проводят вместе. Однако иногда головы партнеров окрашены по-разному, например самка «белая», а самец «красный» или наоборот. По-видимому, птицы зимовали в разных местах и объединились в пару недавно, скорее всего весной на путях пролета или даже уже на острове (в 1986 г. во время заселения колонии было отмечено образование пары — краснолицый самец и бледнолицая самка, которые успешно загнездились и вывели 4 птенцов).

Заключение

На о-ве Врангеля и особенно на колонии в долине р. Тундровой сложилась уникальная ситуация, когда на одной территории гнездятся

гуси двух популяций, соответствующих двум зимовочным группам (Сыроечковский, Литвин, 1984). Около 90% гусей с северной зимовки прилетают на остров, имея красную окраску оперения на лицевой части головы, а среди всех гусей с красной окраской птицы северной зимовки составляют примерно 86%. С южной зимовки гуси прилетают в основном светлолицыми (доля краснолицых среди них составляет ~12%), а среди всех светлоокрашенных гусей южной зимовки составляют ~90%. Окрашенность оперения в таком случае является естественным маркером, указывающим на принадлежность к той или иной зимовке. При большой выборке это можно использовать в качестве метода, позволяющего среди гусей о-ва Врангеля выделять две составляющие их популяции (соответствующие двум зимовкам). Данный метод применим для оценки количественного соотношения между птицами двух популяций, сравнения фенологии размножения и популяционных параметров двух выделяемых групп гусей. В отличие от индивидуального мечения птиц (даже при таком объеме работ, какой был проделан в 1986—1988 гг.) доля индивидуально меченых птиц среди всех гусей о-ва Врангеля составила немногим более 1% (использование естественного маркера дает массовый материал, несравнимый по объему с данными, полученными по индивидуально меченым птицам). К тому же любое мечение дает результаты в течение определенного периода, в то время как окрашенность гусей будет существовать до тех пор, пока существует данная зимовка.

Таким образом, приобретение белыми гусями окрашенности на зимовках представляет возможность для мониторинга разных популяций белых гусей на о-ве Врангеля.

ЛИТЕРАТУРА

Сыроечковский Е. В., Литвин К. Е. Структура популяции белых гусей острова Врангеля (вид и его продуктивность в ареале). Ч. 2. — Свердловск, 1984. — С. 85—86.

Сыроечковский Е. В., Литвин К. Е. Изучение миграций белых гусей острова Врангеля методом индивидуального мечения//Кольцевание и мечение птиц в СССР, 1979—1982 гг. — М.: Наука, 1986. — С. 5—20.

V. V. Baranjuk, E. V. Syroechkovski

THE USAGE OF THE NATURAL MARKS IN WRANGEL ISLAND SNOW GEES FOR THE POPULATION STUDIES

Summary

The heads of the Wrangel Island Snow Geese coming to their nesting colony in spring are very often red or yellow. The birds perhaps get their head feathers coloured while feeding on sea salt marshes during their wintering period.

It has been shown that Wrangel Island Snow Geese that nest in the same nesting colony spend the winter in two different areas of the Pacific coast of the North America. The first area is located in the deltas of Fransier and Skagit rivers (Canada, B. C., USA, Washington, — "northern" wintering area). The second wintering ground is located in Sacramento Valley and Tule Lake areas (USA, California, "southern" wintering area).

It is shown by analysing the data on marked birds that Snow Geese that have spent the winter in different areas also have as a rule different colours of their heads.

Above 90% of the geese spending the winter in the northern area have red heads while about 86% of the geese coming from the southern area have yellow or white heads.

These differences in head colours make possible using them as natural marks in researches on nesting ecology of Wrangel Island Snow Geese wintering in different areas.

Some examples of differences of the ecology of these groups of geese are given.

БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

А. В. Кречмар

ШИЛОХВОСТЬ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ АНАДЫРЯ

Сбор данных по экологии шилохвосты (*Anas acuta*) — одной из самых массовых охотничьих уток северо-востока Азии — ежегодно производился стационарно-маршрутным методом в долине среднего течения Анадыря с 1975 по 1990 г. При изучении экологии инкубации широко применяли инструментальные методы¹.

Сроки некоторых проявлений жизненного цикла

Проявления жиз- ненного цикла	Г о					
	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Появление весной	15/V	19/V	—	29/IV *	22/V	21/V
Сроки валового при- лета	20—25/V	20/V— 2/VI	—	—	23—25/V	21— 28/V
Начало яйцекладки	24— 25/V	1—8/VI	25—31/V	—	25/V	24—25/V
Массовое появление выводков	26/VI— 8/VII	5—15/VII	28/VI— 10/VII	5—15/VII	28/VI— 10/VII	26/VI— 5/VII
Начало линьки махо- вых у холостых шило- хвостей	12/VII	15/VII	10/VII	10—20/VII	—	10— 20/VII
Первые встречи пере- линявших особей	—	7/VIII	—	1/VIII	9/VIII	8/VIII
Начало подъема мо- лодых на крыло	—	17/VIII	—	17— 20/VIII	10/VIII	7/VIII
Сроки валового от- лета	27/VIII— 5/IX	3—14/IX	—	24/VIII— 15/IX	20/VIII— 16/IX	25/VIII
Встреча последних птиц	—	24/IX	—	2/X	9/X	9/IX 25/IX

* Птицы встречены на польнях р. Анадырь в районе поселка Марково.

** Начало яйцекладки определено вскрытием.

Шилохвость в долине Анадыря заселяет припойменные ландшафты с плотностью примерно 1 пара на 1 км² и поддерживает свою численность на постоянном уровне в основном за счет сезонов с ранней и малоснежной весной, хотя благодаря экологической пластичности

¹ Фоторегистраторы и самописец конструкции автора данной статьи.

утки по мере возможности используют и менее благоприятные годы.

Шилоховость в среднем течении Анадыря при наличии подходящих водоемов гнездится практически повсеместно. Она населяет пойменные ландшафты, изобилующие мелководными озерами, обычно заросшими прибрежной и водной растительностью. В плакорной лесотундре, поросшей кедровым стлаником (*Pinus pumila*), например в междуречье рек Майн и Анадырь, шилоховости охотнее всего придерживаются зарастающих озер в аласных котловинах, а также гидросистем мелких ручьев и небольших проточек.

Весной шилоховости обычно появляются во второй половине мая, а массовый их пролет и прилет наблюдаются в III декаде мая (табл. 1). Появление уток непосредственно на местах гнездования всецело связано с наличием «оазисов весны» — мест, где поверхность почвы протаивает на несколько сантиметров, а значительные простран-

Таблица 1

шилоховости в среднем течении р. Анадырь

д ы								
1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
16/V	21/V	23/V	16/V	24/V	23/V	23/V	15/V	22/V
20— 30/V	21— 30/V	23— 28/V	18— 22/V	25— 30/V	23— 26/V	23— 26/V	24— 31/V	24— 28/V
25/V	10/VI	20/V **	19/V	29/V	25/V и 10/VI	26— 28/V	25/V	8—12/VI
1—10/VII	—	20— 30/VI	20— 30/VI	1—15/VII	10— 20/VII	—	28/VI— 8/VII	5—20/VII
10/VII	—	10— 15/VII	—	10— 15/VII	11— 18/VII	—	—	10/VII
2/VIII	3/VIII	11/VIII	7—10/VIII	—	1/VIII	—	11/VIII	10/VIII
8/VIII	26/VIII	5/VIII	5/VIII	20/VIII	20— 25/VII	—	5/VIII	21/VIII
4—	25/VIII—	25/VIII—	20/VIII—	20/VIII—	24/VIII—	—	17/VIII—	25/VIII— 2/IX
19/IX 2/X	15/IX 4/X	8/IX 2/X	19/IX 1/X	24/IX 30/IX	11/IX 3/X	— —	3/IX —	10—27/IX 2/X

ства подтапливаются талыми водами (Кречмер, 1982). Именно в таких местах в конце II, а иногда и в III декаде мая держатся зачастую десятки или даже многие сотни шилоховостей. Забереги, рано появляющиеся на мелководных заросших пойменных озерах, в меньшей степени привлекают шилоховостей из-за слабой оттайки придонного ила. В некоторые годы, особенно при аномально ранних длительных отте-

пелях или в многоснежье, передовые мигранты могут задерживаться на польнях и открытых плёсах р. Анадырь выше пос. Марково до тех пор, пока их нормальные местообитания в пойме не станут пригодными для кормежки и гнездования, как это отмечено у лебедей анадырской популяции (Кречмар, 1982). Например, в 1978 г. после очень длительной оттепели несколько стаяк шилохвости случалось наблюдать там уже 29 и 30/IV; гораздо раньше обычных сроков прилета. Уже в конце I декады мая они были отмечены там и в 1987 г.

В норме весенний валовой пролет и прилет шилохвостей обычно проходят в достаточно сжатые сроки, за 2—5 сут, но иногда может длиться и около 10 сут (см. табл. 1). Характер прилета передовых шилохвостей различается по годам. За 14 сезонов наблюдений в 9 случаях в день прилета наблюдались парочки этих уток, входивших большей частью в состав смешанных стай численностью 10—15, а иногда и более особей. В 1976, 1980, 1981, 1086 и 1988 гг. сначала наблюдались стаи и мелкие группы, состоявшие из селезней, но пары во всех случаях встречались уже на следующий день после появления передовых особей. Тем не менее в первые двое суток с момента прилета обычно преобладали стаи, состоявшие исключительно из самцов.

На исследованной территории весенний пролет шилохвостей лучше всего был выражен на юге, на левобережье р. Майн, где наблюдался нами весной 1975 и 1976 г. Вблизи одного из уже оттаявших мелководных озер 19—21/V 1975 г. ежедневно за 5—6 ч случалось наблюдать от 6 до 20 стай шилохвостей, летевших достаточно широким фронтом на высоте 15—30 м в северо-восточном направлении. В стаях насчитывалось по 20—30 особей и лишь в редких случаях — до 50. Пролет шел волнами: через короткие промежутки времени пролетали 2—3 стаи, потом на 20—30 мин наступало затишье, после которого следовала следующая волна пролета и т. д. Некоторые стаи опускались на затопленные талой водой приозерные луговины. Птицы особенно хорошо летели в тихую погоду. В 1976 г. из-за холодной, затянувшейся весны пролет был выражен значительно хуже.

В районе низовьев рек Убиенка и Ничеквеем, а также близ южных отрогов Гореловых гор транзитный весенний пролет шилохвостей был выражен не столь отчетливо, лишь в немногие дни там случалось видеть более 2—3 явно транзитных стай шилохвостей. Это скорее всего объясняется наличием гор, в одном месте подступающих к Анадырю вплотную и заставляющих весенних мигрантов, следующих в низовья рек, держаться южнее.

Уже во время прилета наблюдается интенсивное образование пар, а с освобождением от снега значительных площадей окружающих ландшафтов парочки рассредоточиваются по большой площади.

В период резкого подъема полых вод шилохвости вместе с другими утками рода *Anas* охотно кормятся на только что затопленных участках травянистых и песчаных речных приплёсков, сцеживая с поверхности воды всплывшие семена растений и беспозвоночных. Значительное оживление среди пар шилохвостей наблюдается в период ледохода, когда всплывают и часто переворачиваются другой стороной примерзшие ко дну льдины, которые, пропахивая полузатопленные приплёски и сдирая верхний слой дерна, несут мусор, а вместе с ним и корм.

Шилохвость в бассейне Анадыря приступает к размножению раньше всех других видов уток. Анализ яичников 27 самок, добытых в 1975—1984 гг. в III декаде мая, показал, что при наличии подходящих условий эти утки приступают к яйцекладке практически сразу после

прилета. Действительно, только у 2 из исследованных птиц диаметр наибольшего фолликула был меньше 10 мм, у 15 уток он варьировался от 10 до 24 мм, а 9 самок уже приступили к яйцекладке. При этом необходимо учесть, что более половины (14) из этих птиц были отстреляны в условиях затяжной и многоснежной весны 1976 г. и часть из них, безусловно, являлась транзитными мигрантами. Все эти самки характеризовались умеренным или слабым (два упомянутых случая) развитием яичников, и лишь у 2 из них были обнаружены лопнувшие фолликулы. Небольшой диаметр желтков и некоторая редукция яйцеводов свидетельствовали о задержке у этих особей репродуктивного цикла, очевидно, связанной с неблагоприятными условиями весны. Из 13 майских самок, добытых в другие благоприятные весны, только у 3, скорее всего пролетных особей, яичники и яйцеводы имели умеренное развитие. У остальных 10 самок наличие лопнувших фолликулов или степень развития яичников и яйцеводов свидетельствовали о начале гнзсздоования. Особенно показательны результаты вскрытия 2 самок, добытых в условиях ранней и малоснежной весны 1983 г.: у одной из них 25/V, уже на 3-й день после появления передовых птиц, обнаружены 4 лопнувших фолликула и готовое к откладке яйцо, а у второй самки 31/V в яичнике было 8 лопнувших фолликулов. Видимо, часть самок шилохвостей при особо благоприятных условиях может начать яйцекладку еще до прибытия на места гнездования, откладывая яйца в гнезда шилохвостей более южных популяций или просто на грунт, как это известно для гусей.

В некоторые сезоны, например в 1976, 1988 и особенно в 1982 г., значительная часть самок шилохвостей из-за крайне неблагоприятных условий на местах гнездования в момент прилета не имеет возможности достаточно долго поддерживать свои энергетические ресурсы на уровне, достаточном для участия в репродуктивном процессе. Самки в момент прилета (табл. 2) имеют не максимальную массу и в дальнейшем ее теряют. Поэтому условия существования уток в мае и в начале июня немаловажны для популяции.

С целью лучшего понимания влияния конкретных метеорологических условий на успех размножения шилохвостей необходимо учитывать характер ландшафтного распределения гнезд по сезонам. Всего в разные годы нами было обследовано 55 гнезд шилохвостей, 38 из которых (69%) были устроены в незатапливаемой стланиковой лесотундре, 14 (25,5%) — в типично пойменных местообитаниях и 3 (5,5%) — в аласных котловинах. На первый взгляд эти цифры свидетельствуют о явном предпочтении шилохвостями поросших кедровым стлаником незатапливаемых ландшафтов, однако это не совсем точно отражает реальную картину. Как уже упоминалось, по своей метеорологической обстановке сезоны можно условно подразделить на благоприятные для гнездования шилохвостей и неблагоприятные. Первые характеризуются дружной и достаточно теплой весной; при этом умеренный или незначительный снежный покров на 70—80% территории обычно исчезает уже в III декаде мая, а ледоход на Анадыре происходит в конце мая или в начале июня. Паводки в такие годы обычно бывают значительные или умеренные, при этом большие площади чисто пойменных ландшафтов могут совсем не затапливаться полыми водами, что благоприятно для размножения шилохвостей, которые имеют возможность рано загнзздиться в уже освободившихся от снега пойменных местообитаниях с плотностью не менее 1—1,1 пары на 1 км². Некоторую опасность для них в такие годы могут представлять только повторные подъемы воды в июне, связанные с прошедшими в верховьях рек дож-

Изменение массы тела шилохвостей среднего течения
р. Анадырь во время пребывания в гнездовом ареале

Период цикла в гнездовом ареале	Пол, возраст	n	Масса тела, г	
			$\bar{x} \pm m_x$	Дисперсия
Май	♂ ♂	56	908,7 ± 87,9	890—1135
	о о	29	792,2 ± 62,0	683— 895
Июнь	+ +			
	♂ ♂	43	861,5 ± 76,0	720—1060
	о о	14	737,1 ± 64,0	650— 880
Перед линькой	+ +			
Период линьки	♂ ♂	6	923,3 ± 129,4	769—1120
	о о			
маховых	♂ ♂	41	964,6 ± 85,7	740—1135
	о о	6	754,0 ± 35,9	690— 800
Август, утки на на крыле	+ +			
	♂ ♂	4	881,2 ± 172,1	595—1030
Сентябрь	о о ad	18	823,6 ± 66,7	690— 970
	+ +			
	♂ ♂	16	849,1 ± 130,5	650—1120
	о о sad	22	736,1 ± 51,0	635— 850
Сентябрь	+ +			
	♂ ♂	5	940,0 ± 146,8	785—1140
	о о ad	5	913,7 ± 157,7	800—1185
	+ +			
	♂ ♂	48	912,9 ± 119,0	600—1150
	о о sad	41	781,6 ± 90,0	570— 940
	+ +			

дями, как это, например, имело место в 1984 г. К таким благоприятным сезонам за период наших исследований следует отнести 1975, 1977, 1980, 1981, 1983, 1984, 1987 и 1988 гг.

Неблагоприятные сезоны характеризуются холодной, затяжной весной, которая часто наступает после многоснежной зимы. Снег в пойме полностью сходит только к концу I декады июня, одновременно с ее затоплением высокими в такие годы паводками. Естественно, что шилохвосты волей-неволей вынуждены гнездиться на незатопляемых участках стланиковой лесотундры, которые в этих случаях освобождаются от снега раньше — в начале июня или даже в конце мая. За период наших исследований подобные весны имели место в 1976, 1985 и особенно в 1982 г. К неблагоприятным для гнездования шилохвостей следует отнести также просто очень многоснежные весны, когда даже при относительно теплой погоде снеготаяние затягивается и наблюдается высокий и длительный паводок. В таких условиях также неизбежны задержка в сроках размножения значительной части популяции шилохвостей и вынужденное их гнездование в стланиковой лесотундре. Подобная ситуация наблюдалась в 1978, 1979, 1986 и 1989 гг.

Таким образом, за 15 лет исследований благоприятные для гнездования шилохвостей сезоны было 8 (53,4%), а неблагоприятных — 7.

Из вышеизложенного следует, что 50% гнезд, осмотренных в благоприятные годы, найдено в низинных закустаренных ландшафтах — ольхово-ивняковой пойме или в аласных котловинах. Учитывая значительно большую трудоемкость поисков гнезд в пойме и меньшую протяженность маршрутов в этих угодьях, можно с большой долей уверенности утверждать, что при возможности выбора шилохвости все же отдадут предпочтение пойменным угодьям. Абсолютные подсчеты, ежегодно производившиеся в 1986—1989 гг. на ближайших к полевой базе возвышенных участках стланиковой лесотундры, свидетельствуют о вынужденном характере гнездования там значительной части популяции именно в годы с высокими паводками.

При устройстве гнезд самки шилохвостей предпочитают укрытые места: из 55 гнезд 29 были устроены среди зарослей кедрового стланика, 17 — под защитой кустов ивняка или ольхи, 5 — под укрытием злаков и осок и только 3 — на сравнительно открытом месте. Все гнезда были расположены на расстоянии 1—300 м от берегов ближайших водоемов, в среднем в 60 м. В 12 случаях (22%) гнезда шилохвостей находились вблизи гнезд крачек и поморников, что является некоторой гарантией в защите кладок от хищников.

Как и у других уток, в начале яйцекладки гнезда шилохвостей представляют собой просто ямки, умятые во мху или растительной подстилке и лишь после откладки последнего, а иногда и предпоследнего яйца окончательно оформляются и приобретают достаточно обильную выстилку лотка. Она обычно состоит из смеси пуха и мелкого пера с сухой растительной ветошью: фрагментами стеблей, листьев и корневищ злаков и осок, сухих листьев ивы, ольхи, карликовой березки, сухой хвои кедрового стланика, мхов, лишайников и других материалов. Хорошо выраженный валик из такой выстилки обычно четко обрамляет кладку. Процентное содержание пуха и пера в выстилке может сильно варьироваться, но оно обычно весьма велико в гнездах, скомплектованных до середины июня. В выстилке же гнезд уток, закончивших кладку во II и особенно III декаде июня, как правило, содержится очень мало пуха и пера или не содержится совсем, что свидетельствует об их повторном гнездовании. Дно лотка бывает покрыто утрамбованным слоем сухой растительной ветоши или хвоей кедрового стланика, что не мешает перемещению или переворачиванию яиц уткой. Сырым дно лотка после окончания кладки почти никогда не бывает; глубина верхней границы мерзлоты под лотком в первую половину июня обычно колеблется в пределах 5—20 см.

Гнезда чаще бывают округлыми, хотя их конфигурация всецело зависит от формы использованного уткой естественного углубления или расположения примыкающих к гнезду стелющихся стволов кустарников. Внешний диаметр лотка ($n=25$) 210—270 мм, внутренний — 95—170, глубина 55—150 мм, в среднем соответственно 226 ± 17 , 130 ± 16 и 81 ± 20 мм.

Количество яиц в полных кладках шилохвостей ($n=46$) варьировалось от 3 до 11, в среднем их было $6,8 \pm 1,7$. В благоприятные годы величина кладки ($n=22$) была заметно большей — от 6 до 11, в среднем $7,8 \pm 1,6$, а в неблагоприятные — от 3 до 9 и в среднем $6,0 \pm 1,2$ ($n=25$). Чем короче предгнездовой период, тем кладка бывает больше. Так, средняя величина кладки во всех гнездах шилохвостей, начавших яйцекладку в мае или I декаде июня ($n=24$), составляла $7,8 \pm 1,7$, а во всех более поздних гнездах ($n=23$) — $5,8 \pm 0,9$. Особенно

показательны в этом отношении результаты обследования 7 наиболее ранних гнезд в условиях особенно хороших весен 1983 и 1984 гг., когда количество яиц варьировалось от 9 до 11, в среднем составляя $9,9 \pm 0,8$.

Говоря о столь больших ранних кладках, следует помнить, что в их комплектации могут принимать участие и посторонние самки. Иначе невозможно объяснить, каким образом в гнезде, содержавшем 30/V 1984 г. 5 яиц, уже 2/VI их оказалось 9. Автор неоднократно находил яйца шилохвостей в гнездах связей, где они хорошо различимы, так что скорее всего подкладка яиц в чужие гнезда у шилохвостей — обычное явление. Отмечена она и в Чаунской низменности (Кречмар и др., 1990).

Яйца анадырских шилохвостей чуть зеленоватые и имеют размеры $48,2-59,5 \times 34,6-41,7$ мм, в среднем $54,5 \pm 2,1 \times 38,0 \pm 1,2$ мм ($n=233$). Масса свежееотложенных яиц шилохвостости ($n=96$) варьировалась от 35,0 до 53,5 г, в среднем составляя $43,6 \pm 3,5$ г. Существенных отличий в размерах яиц у анадырских шилохвостей и шилохвостей с Ямала (Минеев, 1987) или Нижней Колымы (Кречмар и др., 1990) не отмечено, лишь яйца шилохвостей из Чаунской низменности оказались заметно крупнее, что, возможно, связано с небольшим размером выборки (Кречмар и др., 1990).

Для исследования ритмики и температурного режима инкубации автором были использованы разработанные и изготовленные им самим портативные фоторегистраторы (Кречмар, 1978, 1988). При этом регистрировалась температура в центре эбонитового макета яйца, которая условно фигурирует в работе как температура насиживания. Фактически, как показали параллельные измерения, сделанные точечным электротермометром, температура внутри настоящих яиц обычно бывает на $2-3^\circ$ выше, но тенденции ее изменения сохраняются. Одновременно производились замеры температуры на поверхности почвы рядом с гнездом или использовались стандартные метеоданные. В 1990 г. для исследования суточной активности использовали специально переоборудованный суточный термограф с термисторным датчиком присутствия — отсутствия насадки (Кречмар, 1988).

В этой работе использованы данные более чем по 58 сут инкубации, собранные посредством фоторегистраторов в разные годы у 6 гнезд шилохвостей (табл. 3), а также результаты записей суточной активности самки в продолжение всего периода инкубации (20 сут), сделанные с помощью самописца. Из наших наблюдений вытекает, что в среднем утка проводит на гнезде чуть больше 80% времени, отсутствуя 4,5—5 ч в сутки. В первые дни после завершения яйцекладки отмечены максимальные отлучки насадки, однако через 3—4 дня ритмика насиживания входит в норму. Среднее количество отлучек в сутки по всему приведенному в табл. 3 материалу $3,3 \pm 1,2$ (1—7).

При исследовании с помощью самописца установлено, что насадка покидала гнездо в среднем за весь период 2,6 раза в сутки. По мере насиживания в одних и тех же гнездах как количество отлучек, так и их суммарная протяженность обычно незначительно уменьшаются, за исключением гнезда, исследованного в 1990 г., где наблюдалась обратная картина. Длительность отлучек варьировалась от 3 до 735 мин в среднем ($n=227$) 82 ± 60 мин. Большинство насадок приучивают свои отлучки к двум периодам суток — ночному, с 22 до 5 ч. когда утка покидает гнездо обычно 1 раз на 1,5—2 ч, а иногда и более, и дневному, с 8—9 до 20 ч. Этот второй период активности насадки, приуроченный к самому теплomu времени суток, часто характеризуется

Температурный режим и ритмика насиживания в гнездах шилохвостей на разных стадиях инкубации

Стадия инкубации	Период снятия показаний	Количество часов	Температура макета яйца, °С			Количество отлущек в сутки			Длительность суточных отлущек, мин			Длительность отдельных отлущек, мин		
			max	min	средн.	max	min	средн.	max	min	средн.	max	min	средн.
Начало насиживания	22—28/VI 1976	168	36,8	13	28,2	3	1	3,5	1205	185	452,5	735	25	129,2
	9—14/VI 1977	120	35,6	14,3	31,3	6	2	5	385	231	282,6	100	16	56,4
Середина срока насиживания	19—23/VI 1979	120	36	20	32,6	5	2	3	535	170	318	190	40	93,5
	29/VI—7/VII 1976	192	38,2	22	33,7	4	2	2,9	450	95	275	190	30	95,6
Последняя стадия насиживания	28—30/VI 1976	48	38,5	25	35,7	3	3	3	278	275	276,5	155	50	92,1
	24—30/VI 1979	168	35,5	18	32	7	2	3,1	305	130	218,6	180	10	78,2
Последняя стадия насиживания	4—5/VII 1986	48	37	29	34,1	4	4	4	260	210	235	90	30	59
	11—17/VII 1976	150	40	27	35	4	2	2,8	385	205	287,5	240	25	101,5
	6—7/VII 1976 *	24	40,3	20,5	37,2	—	—	5	—	—	215	60	30	43
	5/VII 1979	24	36	28,2	33,2	—	—	2	—	—	170	110	60	85
Последняя стадия насиживания	6—13/VII 1986	168	40	29	35,3	5	3	4,3	310	245	276	150	5	64
	23—30/VI 1988	168	37	29	36,5	3	1	2,6	220	65	170	110	5	59,3

* В гнезде находился один макет, яйца были украдены лисцей.

2—3 отлучками, следующими друг за другом через короткие промежутки времени. Некоторые утки вместо ночных отлучек предпочитают покидать гнездо рано утром (с 5 до 9 ч), а основные кормежки приурочены у них к послеполуденным часам.

Температура инкубации в среднем по всему материалу составила $33,3 \pm 2,5^\circ$. В норме она повышается по мере хода насиживания с 28—31 до 35—37°. Это связано с повышением собственно теплопродукции эмбрионов, поведением наседки, а также с общей прогреваемостью верхнего слоя почвы (верхний уровень мерзлоты за это время опускается с 5—20 до 15—40 см и более). В гнездах, около которых снимались температурные показания с поверхности субстрата, выявлена некоторая положительная зависимость между среднесуточными температурами кладки и поверхности почвы ($r=0,55$ и $0,46$ при $n=13$ и 21). В ходе суточных температур коэффициенты корреляции между температурой внутри макета и температурой среды имели самое различное значение, варьируясь для одного из этих гнезд от $0,7$ до $-0,26$, а их средняя составила $0,38 \pm 0,28$, что при $n=21$ не достигает значения минимального порога достоверности. Однако если исключить влияния падений температур кладки, связанных с отлучками наседки, то появляется явная зависимость температуры кладки от температуры окружающего субстрата. Так, в том же самом гнезде в ходе суточных температур коэффициенты корреляции между среднечасовыми значениями температур кладки и поверхности почвы только в присутствии наседки¹ в 17 случаях из 20 были достоверны, причем в 10 случаях достигали даже 3-го порога достоверности (в среднем $0,67 \pm 0,29$ при $n=20$).

В двух гнездах, где температуру кладки сравнивали со стандартными метеоданными, не было обнаружено никакой зависимости ни между среднесуточными температурами кладки и воздуха ($r=0,57$ при $n=16$), ни в ходе суточных температур. В подавляющем большинстве случаев не отмечено достоверной зависимости кладки от температуры воздуха как в продолжение всех суток, так и только в присутствии наседки.

Таким образом, в отличие от гусей и лебедей (Кречмар, Сыроечковский, 1978; Кречмар, 1982, 1988; Кречмар, Кондратьев, 1982) температура кладки у шилохвости в гораздо большей мере зависит от температуры окружающего гнездо субстрата. Обладая меньшей массой и относительно большей площадью соприкосновения с неутепленным дном лотка, яйца шилохвости в гораздо большей степени подвержены теплообмену с почвой под гнездом. Хотя в момент очередного ухода шилохвости с гнезда температура кладки, как и у крупных гусеобразных, достигает одного из максимальных значений, ко времени ее возвращения через 1,5—2 ч она нередко опускается ниже $25—30^\circ$, чего у гусей и лебедей в норме не случается. Поэтому даже с учетом поправок на явно большую амплитуду температур внутри макета, по сравнению с нормальным яйцом, суточный ход температур у шилохвости не столь постоянен, и его амплитуда даже в конце периода инкубации может достигать 10° и более. Как это хорошо видно из наших материалов, существуют заметные различия в температурном режиме и ритмике поведения наседки в разных гнездах.

Соответственно разнице в температурном режиме продолжительность насиживания у шилохвости может варьироваться в довольно

¹ 30—40 мин после возвращения птицы на гнездо, пока температура кладки не восстановилась, также в расчет не принимались.

широких пределах. Из 6 бывших под наблюдением гнезд, в которых сроки инкубации были точно установлены, в 1 вылупление происходило на 20-е, в 3 — на 21-е, в 1 — на 24-е и в 1 — на 26-е сут. Время массового вылупления птенцов шилохвостей на среднем Анадыре обычно приходится на конец июня — первую половину июля (см. табл. 1). Но даже в самые благоприятные сезоны отмечались отдельные встречи выводков с недавно вылупившимися утятами во второй половине июля и даже в начале августа.

Если птенцов не беспокоить, они находятся в гнезде сутки или более, в зависимости от погоды, и чаще покидают его в теплое время суток, по срокам соответствующим дневным отлучкам наседки. Масса новорожденных птенцов шилохвости (в возрасте 1—2 сут) варьировалась в пределах 23—30,8 г, а в среднем составляла $27,2 \pm 2,2$ г ($n=19$). Только что покинувшие гнездо выводки в поисках подходящих местобитаний иногда совершают значительные перемещения: самок с новорожденными утятами автору случалось видеть даже на середине фарватера Анадыря и Майна. Распределяются выводки по мелководным пойменным озерам, где держатся на заливах, заросших топяным хвощом и арктофилой; часто они заселяют совсем небольшие, но обязательно густо заросшие озера и лужи, где держатся очень скрытно. Способность к полету они приобретают через 40—60 сут, обычно в конце I или во II декаде августа, и лишь в особенно неблагоприятные годы — в III декаде (см. табл. 1). Сходные сроки развития молодых приводятся и в литературе (Исаков, Птушенко, 1952).

Самцы шилохвостей в массе снижают свою брачную активность уже в конце I декады июня, хотя отдельные пары иногда встречаются даже в конце июня и в начале июля. В норме селезень держится вблизи и сопровождает самку во время кормежки всю первую неделю инкубации, а иногда даже несколько дольше. В этот период и несколько позднее селезни активно преследуют всех появляющихся в поле зрения уток, как самок, так и других самцов. Такое поведение способствует образованию сначала мелких групп из 2—3 самцов, а потом и более крупных стаяк.

В конце июня у селезней начинается довольно интенсивная линька контурного пера, но в связи с началом бурной вегетации их энергетический баланс остается положительным (см. табл. 2). Шилохвости на Анадыре теряют способность к полету приблизительно на 3 недели или немного более, как и в других частях ареала (Гаврин, 1964; Кречмар, 1966; Минеев, 1987). К началу линьки маховых они собираются небольшими группами в обычно еще затопленные участки низинной поймы, а иногда откочевывают и на заросшие хвощом и осокой незаплаемые озера среди аласных котловин. Пока утки еще на крыле, они держатся в этих угодьях одиночно, небольшими группами или рассеянными стаями, но с выпадением маховых, которое происходит чаще во II декаде июля (см. табл. 1), шилохвости нередко скапливаются в стаи по 40—70 особей. Иногда шилохвости держатся вместе с линными свиязями или даже с белолобыми гусями на узких тихих протоках с берегами, поросшими полевым хвощом.

В благоприятные для размножения годы линяющих шилохвостей случалось встречать гораздо реже, больших скоплений они не образовывали и обычно были распределены в прибрежных зарослях излюбленных озер достаточно диффузно. В годы с холодной, многоснежной весной с мощными длительными паводками линяющие утки бывают гораздо более многочисленными. К селезням тогда присоединяется и достаточно много (до 30—40%) самок, по той или иной причине не

принявших участия в размножении. В такие сезоны утки начинают линьку маховых несколько раньше, но обычно она бывает более растянутой за счет самок, в разное время теряющих гнезда или птенцов и пополняющих стаи холостых линяющих птиц.

Линька маховых успешно размножавшихся самок начинается только после подъема молодых на крыло. При встречах выводков с уже сильно подросшими, но еще не линяющими птенцами во всех случаях ($n=30$) самки при них еще сохраняли способность к полету. Начавшие линьку размножавшиеся самки держатся одиночно в осоково-хвощовых бордюрах мелководных озер и ведут чрезвычайно скрытный образ жизни. За все годы исследований автору достоверно известно о встречах всего 3 таких уток: 10 и 12/VIII 1979 и 6/IX 1989 г. им были добыты недавно приступившие к линьке самки, причем во втором случае птица держалась среди выводка уже хорошо летавших молодых. Естественно, что самки у самок поздних выводков бывают поставлены в жесткие временные рамки и в случае ранних заморозков часть из них может даже погибнуть.

Сроки массового отлета шилохвостей осенью варьируются в различные годы, но в большинстве случаев он наблюдается в конце августа и в I декаде сентября (см. табл. 1). Холостые перелинявшие шилохвосты обычно отлетают сразу после того, как маховые окончательно окрепнут, в III декаде августа. В неблагоприятные сезоны эта волна отлета бывает выражена гораздо более отчетливо. К началу сентября подавляющее большинство взрослых птиц уже отлетает. К этому моменту масса тела как самцов, так и самок является максимальной для всего сезона, на 10—20% превосходя массу уток во время их прилета весной. Вторая волна осеннего отлета шилохвостей обычно начинается в конце августа и длится примерно до середины сентября, после чего резко ослабевает. Это в подавляющем большинстве случаев молодые, уже достаточно окрепшие птицы. Интенсивность этой волны пролета еще в большей мере варьируется в разные годы и находится в зависимости от успеха размножения шилохвостей в данном сезоне, а также метеорологических и гидрологических условий осени. При затянувшемся сезоне размножения отлет молодых шилохвостей проходит довольно вяло и практически растягивается на весь сентябрь. Окончившие линьку маховых размножавшиеся самки исчезают незаметно в продолжение всего сентября.

Сам пролет происходит обычно в темное время суток, чаще в глубоких сумерках; утки летят в юго-западном направлении на высоте 15—80 м. О наличии транзитного пролета шилохвостей, гнездящихся севернее, судить трудно. Если такой пролет и имеет место, то выражен он слабо и доля шилохвостей более северных популяций среди отлетающих уток невелика.

Из рассмотрения приведенных материалов видно, что шилохвость, процветающая в пойменных и припойменных ландшафтах среднего Анадыря в условиях сравнительно теплого и достаточно длительного лета, тем не менее сохраняет ряд экологически адаптивных признаков, характерных для типичных субарктических видов. Сюда относятся прежде всего ранние и крайне сжатые сроки прилета и пролета, укороченный до предела предгнездовой период или даже его отсутствие, подкладывание яиц в гнезда другим самкам, укорачивающее период яйцекладки, ранние сроки отлета осенью. Как и у типичных субарктических пластинчатоклювых, например гусей, в годы с благоприятной, малоснежной весной репродуктивный потенциал реализуется в наибольшей степени: гнездится подавляющее большинство самок,

кладки достигают максимального размера, птенцы появляются в самое благоприятное время. За счет таких сезонов, очевидно, и поддерживается благополучие популяции. Однако даже и в условиях неблагоприятных весен значительная часть самок благодаря малой разборчивости к выбору местообитаний также приступает к гнездованию, хотя, как показывает подсчет линяющих холостых птиц, и со значительно меньшим успехом. Стереотип поведения самок в период инкубации не столь стабилен и, как у гусей, имеет большой индивидуальный разброс, а поэтому и время инкубации может варьироваться в значительных пределах. Исходя из всех этих особенностей, нам кажется вероятным, что шилохвость, будучи по своему происхождению субарктическим видом, благодаря своей экологической пластичности успешно и достаточно давно распространялась далеко к югу, частично утратив некоторые аспекты экологии, свойственные эварктам.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврин В. Ф. Экология шилохвости в Казахстане//Охотничьи птицы Казахстана (фауна, экология, практическое значение). — Алма-Ата, 1964. — С. 5—58.
- Исаков Ю. А., Птушенко Е. С. Отряд гусеобразные//Птицы Советского Союза. — М., 1952. — Т. 4. — С. 247—635.
- Кречмар А. В. Птицы западного Таймыра//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1966. — Т. 39. — С. 185—312.
- Кречмар А. В. Автоматическая фотосъемка в экологических исследованиях. — М.: Наука, 1978. — С. 1—98.
- Кречмар А. В. Экология насиживания лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus*) на крайнем северо-востоке ареала//Зоол. журн. — 1982. — Т. 61. № 9. — С. 1385—1395.
- Кречмар А. В. Экология гнездования белолобого гуся (*Anser albifrons*) в разных частях ареала//Зоол. журн. — 1986. — Т. 65. — С. 889—900.
- Кречмар А. В. Использование термистора в качестве датчика в устройстве для регистрации присутствия — отсутствия насиживающей птицы//Зоол. журн. — 1988. — Т. 67, № 8. — С. 1225—1228.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Птицы северных равнин. — Л.: Наука, 1990. — 190 с.
- Кречмар А. В., Кондратьев А. Я. Экология гнездования гуся-белошея (*Phalacrocorax canadensis*) на севере Чукотского полуострова//Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, № 2. — С. 254—264.
- Кречмар А. В., Сыроечковский Е. В. Экология насиживания белого гуся (*Anser caerulescens*) на острове Врангеля//Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, № 6. — С. 899—910.
- Минеев Ю. Н. Водоплавающие птицы большесмельской тундры. — Л.: Наука, 1987. — 110 с.

A. V. Krechmar

THE PINTAIL (*ANAS ACUTA*) IN THE MIDDLE REACHES OF ANADYR RIVER, CHUKCHI AUTONOMOUS REGION

Summary

The Pintail breeds with average density of 1 pair/km² in suitable wetlands of Anadyr river valley. Prebreeding season is extremely short in the species, and as a result Pintails attempt egg-laying earlier than other ducks. Mean clutch size is 6,8 ± ±1,7 eggs. Female spend in a nest 80—90% of the time; she has two periods of activity, diurnal and nocturnal ones. Egg temperature varies greatly, differences reach 10 °C. Interfemale variation in incubation activity and heating regime is responsible for differences in incubation period of clutches, which is equal 21 to 26 days. Fladging time is 40 to 50 days. About every second year is characterized by early warm spring; in such years Pintails have high reproductive results. In autumn Pintails migrate in two waves. The Pintail biology has features of a subarctic species, but ecological plasticity allowed this duck to spread far to the south.

В. И. Гулай

ЭКОЛОГИЯ КРАСНОГОЛОВОГО НЫРКА В ВЕРХОВЬЯХ ЮЖНОГО БУГА

В основу настоящего сообщения положены результаты стационарных исследований, проводившихся в 1963—1989 гг. на территории Волочисского, Красиловского, Летичевского и Деражнянского районов Хмельницкой области и Хмельницкого района Винницкой области Украины. Сбор материала осуществлялся согласно общепринятым методам исследований. Учет численности красноголовых нырков (*Aythya ferina*) проводили по методике С. Г. Приклонского и В. Г. Панченко (1971, 1973, 1977). Определение половой и возрастной принадлежности этих уток проводили весной и в первой половине лета путем визуального установления пола и возраста птиц в стаях и выводках, а со второй половины лета и до отлета путем вскрытия отстрелянных особей, а также наружного осмотра добычи охотников. Диагностика гнезд этих уток проводилась по А. В. Михееву (1975а). Коэффициент продуктивности местной популяции красноголовых нырков вычисляли по методике Л. И. Езерскаса (1977). Долю участия этих уток в общей массе добываемой пернатой дичи устанавливали по результатам регулярных учетов отстрелянных охотниками птиц и определения их видовой, половой и возрастной принадлежности. Трофические связи красноголовых нырков описаны на основании анализа содержимого пищеволов и желудков добытых нами птиц. Степень изъятия запасов красноголовых нырков устанавливали путем сопоставления общей численности этих птиц перед началом охотничьего сезона «по перу» с количеством отстрелянных в течение августа—сентября особей. Эти сроки приняты в расчетах главным образом потому, что местная популяция красноголовых нырков дольше начала октября в здешних угодьях не задерживается, откочевывая за пределы региона.

Количественно полученный нами материал иллюстрируют следующие цифровые показатели. Общее количество учтенных за время наблюдений красноголовых нырков составляет 2,3 тыс. особей. Половая и возрастная принадлежность установлена у 1472 птиц, находящихся в состоянии естественной свободы. Учтено 318 красноголовых нырков среди трофеев охотников, большая часть их диагностирована по возрасту и полу. Прослежена судьба 31 кладки и 52 выводков этих птиц. Проведен анализ содержимого 48 пищеволов и желудков. Поскольку представленный материал получен на постоянных участках наблюдений с применением неменявшихся методов исследований, его следует считать достаточно достоверным.

Проведение наблюдений над красноголовыми нырками и другими водоплавающими и болотными птицами значительно облегчалось применением 8- и 12-кратных биноклей, а также некоторых других технических средств.

Места обитания

Места обитания красноголовых нырков в верховьях Южного Буга и в других регионах запада Украины не отличаются разнообразием. Эти утки заселяют преимущественно сравнительно крупные, лишен-

ные растительности и частично заросшие гидрофильной флорой водоемы (водохранилища, озера, большие рыбоводные пруды и т. п.). Среди водных и болотных угодий региона такие биотопы занимают довольно мало места, поэтому пространственная структура популяции красноголовых нырков по сравнению с другими водоплавающими птицами далеко не так благоприятна, что в значительной степени объясняет сравнительно низкий уровень численности этого вида в данной местности.

Стациальная приуроченность красноголовых нырков носит выраженную сезонную специфику. Так, во время весенних миграций к местам гнездования эти утки отдают явное предпочтение открытым и достаточно обширным водным плёсам, где проводят большую часть времени жировок, отдыха, брачных игр и т. п.

Обязательным условием гнездового присутствия красноголовых нырков на том или ином водоеме является сочетание обширных глубоководных плёсов с зарослями макрогидрофильной растительности по берегам, наличия сплавин, островков, осоковых кочкажников и т. п., служащих основанием для устройства гнезда. После завершения размножения выводки красноголовых нырков держатся преимущественно на открытой воде, явно избегая густых камышовых зарослей, на что указывает и Я. С. Русанов (1987). В ходе осенней миграции к местам зимовок эти утки предпочитают снова держаться на крупных открытых акваториях, подальше от берега, где находятся в относительной безопасности. Функциональное значение этих водоемов для красноголовых нырков не ограничивается только местом их миграционных скоплений, так как здесь эти птицы находят достаточное количество корма, места для отдыха и других жизненных потребностей.

Периодические явления

Весенний прилет красноголовых нырков происходит довольно поздно. Эти утки появляются лишь тогда, когда на стоячих водоемах образуются обширные полыньи, что чаще всего наблюдается в конце марта — начале апреля. Наиболее ранние встречи этих птиц в верховьях Южного Буга отмечены 2/IV 1972 г., 4/IV 1976, 3/IV 1978, 27/III 1983, 3/IV 1984, 30/III 1987, 10/III 1989 г. Последняя дата, несомненно, связана с необычно ранним наступлением весны в 1989 г. Мигрирующие птицы задерживаются на местных водоемах довольно долго (нередко до 2 недель) и лишь обычно к середине апреля перемещаются далее на север, уступая место особям, остающимся на гнездование.

Брачный период у красноголовых нырков сильно растянут во времени. Признаки токования отмечаются уже в первых прелетных стаях в конце марта — начале апреля. Разгар брачных игр приходится на конец апреля — первую половину мая, однако токующие самцы встречаются около самок практически до конца июня — времени начала линьки. Таким образом, общая продолжительность брачного периода достигает 3 месяцев. В подавляющем большинстве случаев возле одной самки держались несколько, как правило, не менее 3—4 селезней, а отдельные пары этих уток встречались очень редко, преимущественно в конце брачного периода. Постоянное нахождение возле самок нескольких активно токующих самцов, заметное численное преобладание в популяции селезней над самками (о чем более подробно будет сказано ниже) значительно повышают возможность спаривания одной самки с несколькими самцами, чем одного самца с несколькими самками, поэтому, с нашей точки зрения, следует изменить установившееся мне-

ние о красноголовом нырке как о полигамном виде. При сложившейся половой структуре популяции и брачном поведении этих уток, несомненно, доминирует полиандрия, а моногамия весьма ограничена. Полигамные половые отношения у этих уток вряд ли возможны, а если и имеют место, то лишь как исключительно редкие случаи.

Наиболее ранние неполные кладки красноголовых нырков мы находили в первой половине мая — 11/V 1967 г., 9/V 1972, 6/V 1976, 9/V 1979, 8/V 1986 г., а наиболее поздние во второй половине мая — конце июня — 18/VI 1979 г., 24/VI 1984 г. Однако они были не самыми поздними, потому что почти ежегодно в первой половине августа нами наблюдались выводки этих уток, состоящие из недавно вылупившихся птенцов — пуховиков. Полные кладки красноголовых нырков состояли из 7—11 яиц, а их средний размер составил $8,80 \pm 0,28$ яиц (Гулай, 1980). Насиживание кладок длится 23—24 сут (Воинственский, 1984). Эмбриональная смертность в виде болтунов и задохликов составила 6,9% от общего количества отложенных яиц, что во многом сходно с результатами, полученными В. А. Москалевым (1977) в условиях Ленинградской обл.

Птенцы вывелись в 85,7% гнезд, находившихся под наблюдением. Выводимость птенцов у красноголовых нырков из нормальных по времени кладок (май — начало июня) оказалась довольно высокой — 91,0%, что значительно выше, чем у речных уток. Это можно объяснить большой жизнеспособностью выводков. Мы неоднократно наблюдали выводки красноголовых нырков на различных стадиях развития, в том числе и пуховиков без опекающих их самок, погибших по разным причинам. Но, несмотря на это, смертность птенцов в таких выводках была низкой — всего 9,0%. Иная судьба постигала выводки из поздних кладок (вторая половина июня — начало июля). Большая часть их гибла в первые дни охотничьего сезона «по перу», открывающегося обычно в середине августа, так как молодые к этому времени не достигали возраста подъема на крыло, который составляет от 55 до 60 сут (Pirkola, Högmander, 1974; Михеев, 19756) и является одним из самых продолжительных среди всех водоплавающих птиц, встречающихся в верховьях Южного Буга. Это выступает в качестве одной из причин того, что коэффициент продуктивности местной популяции красноголовых нырков по сравнению с другими видами водоплавающих и болотных охотничьих птиц был довольно низким — от 1,18 до 1,32 сеголетка, приходящегося на одну взрослую особь.

Несколько противоречивые сведения о выживаемости выводков красноголовых нырков приводят ряд зарубежных исследователей. В частности, Р. Берндт (Berndt, 1972), характеризизуя размещение и биологию гнездования этих уток на территории Шлезвиг-Гольштейна и Гамбурга (Германия), указывает, что средняя величина выводка в первую неделю жизни составила 4,79, а старше 4 недель — 4,62 птенца. В. Фиала (Fiala, 1988), описывая успешность размножения красноголового и хохлатого (*Aythya fuligula*) нырков на Намештинских прудах (Чехо-Словакия), приводит следующие сведения: величина выводка в недельном возрасте 6,13, а в возрасте 4 недель — 4,86 птенца, что заметно расходится с результатами наблюдений предыдущего автора, так как выживаемость выводков в Чехо-Словакии была намного ниже (80,9%), чем в Германии (96,4%). Полученные нами данные о выживаемости выводков (91,0%) за весь период роста и развития птенцов до возраста подъема на крыло ближе к результатам Р. Берндта.

Массовый подъем сеголеток красноголовых нырков на крыло происходит в конце июля — I декаде августа. Однако 15—20% выводков

этих уток к данному времени еще не могут летать, а отдельные из них находятся на стадии пуховиков, что почти ежегодно имеет место в верховьях Южного Буга.

В конце июня — начале июля у селезней красноголовых нырков начинается линька. К этому времени они скапливаются в стаи и откочевывают за пределы региона. В этих стаях ежегодно наблюдались самки, по разным причинам не приступившие к размножению. Они составили всего 4—6% от общего количества особей. После отлета основной массы этих уток к местам линьки в местных угодьях нередко встречаются отдельные пары красноголовых нырков из повторно или поздно гнездящихся самок и одиночных селезней при них, которые, после того как самки окончательно сядут на гнезда, также отлетают на линьку в очень редких случаях остаются линять в верховьях Южного Буга. Некоторое подтверждение полученных нами результатов находим у Я. Ван Импа (Van Impe, 1978), проводившего свои исследования в 1969—1978 гг. в окрестностях г. Антверпена (Бельгия). Он указывал, что перемещение красноголовых нырков к местам линьки начиналось в первых числах мая и кончалось в начале июля, а пик пролета отмечался с 26/V по 6/VII. В разгар пролета на линьку число самцов в 10—12 раз превышало численность самок в стаях.

Отлет красноголовых нырков к местам зимовок начинается уже в начале сентября. Он маловыражен и по интенсивности намного уступает весенней миграции этих уток. К началу октября отлет уток из местной популяции обычно заканчивается, а пролет птиц из северных районов длится не более 2 недель и обычно заканчивается в I декаде ноября.

Межвидовые и трофические связи

Наиболее выраженные межвидовые связи красноголовых нырков существуют с серой вороной (*Corvus cornix*), от которой погибло 14,3% находившихся под нашим наблюдением гнезд. В значительно меньшей степени страдает численность этой утки от болотного луня (*Circus aeruginosus*), которому довольно трудно добыть хорошо ныряющих утят и взрослых особей, держащихся, как правило, на открытой воде и вовремя обнаруживающих появление хищника. Только однажды за все время наблюдений были отмечены перья самки красноголового нырка среди поедой у выводковой норы обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*).

Меньше всего по сравнению с другими видами водоплавающих и болотных охотничьих птиц страдают красноголовые нырки от различных форм антропогенного воздействия в период размножения. Свойство этих уток гнездиться на сплавинах, заламах жесткой надводной растительности, осоковых кочках, в других труднодоступных для человека местах сводит к минимуму гибель их гнезд от таких форм хозяйственной деятельности, как выпас скота и отчасти сенокосение, на что, в частности, указывает и М. И. Брауде (1977). Не очень значительно пострадала местная популяция красноголового нырка и от проведения осушения водно-болотных и других переувлажненных земель, имевшего место в середине 60-х — начале 70-х гг. текущего столетия, поскольку основные места обитания этих уток — крупные пруды, водохранилища, озера и т. п. — не были затронуты мелиорацией.

Характерной особенностью питания красноголового нырка в верховьях Южного Буга в конце лета—осенью является значительная доля участия в его рационе кормов растительного происхождения. Это объясняется рядом биоценологических свойств местных акваценозов, прежде всего высокой степенью их эвтрофности. Следствием последней явля-

ется и то, что большинство прудов, водохранилищ, различных гидротехнических сооружений и других водоемов региона покрылось густыми зарослями макрогидрофильной и гидатофильной растительности, многие виды которой представляют собой ценные пищевые объекты для большинства водоплавающих птиц, в том числе и для красноголовых нырков. Среди растительных компонентов питания этих уток доминируют семена водных растений из семейств рдестовых (*Potamogetonaceae*), ежеголовниковых (*Sparganiaceae*), частуховых (*Alismataceae*), служащих основным источником белков, жиров, углеводов, витаминов и других веществ.

Среди кормов животного происхождения наиболее часто попадалась мелкая рыба (*Pisces*) — укляя (*Alburnus alburnus*), пескарь (*Gobio gobio*), мальки серебристого карася (*Carassis gibelid*), а также головастики и молодь прудовой лягушки (*Rana esculenta*). В качестве отдельных редких фрагментов отмечены остатки моллюсков (*Mollusca*), в частности котушки обыкновенной (*Planorbis carinatus*). На смешанный характер питания красноголовых нырков с превалированием кормов растительного происхождения указывают К. А. Татаринев (1973), А. В. Михеев (1975б), М. А. Воинственский (1984) и др.

Одной из особенностей питания красноголовых нырков в конце осеннего пролета (октябрь — начало ноября) было то, что почти 25% добытых в это время уток имели пустые желудки. Упитанность красноголовых нырков, отстрелянных в августе—сентябре, была довольно низкой — жировых отложений практически не было. Противоположная картина наблюдалась в конце осенней миграции: все добытые птицы были достаточно упитанными, хотя довольно часто попадались экземпляры с пустыми пищеводами и желудками.

Динамика численности и структуры популяции

Численность красноголовых нырков в верховьях Южного Буга из всех встречающихся здесь нырковых уток наиболее значительна, однако она заметно уступает количеству таких речных уток, как кряква (*Anas platyrhynchos*), чирок-трескунок (*Anas querquedula*), чирок-свистунок (*A. crecca*) и некоторых других водоплавающих охотничьих птиц, на что в свое время указывали В. П. Храневич (1925) и В. Г. Герхнер (1928), проводившие исследования в данной местности. Это же подчеркивали Я. В. Сапетин (1959) и Ф. В. Иванов (1965) по центральным областям европейской части России и многие другие исследователи. Ф. И. Страутман (1963) указывал, что на водоемах Подолии красноголовый нырок встречается в небольшом количестве, уступая по численности белоглазому нырку (*Aythya nyroca*), что нашими наблюдениями не подтверждается, так как за все годы исследований белоглазый нырок регистрировался в здешних местах довольно редко, лишь во время поздних осенних пролетов.

Для многолетней динамики численности красноголовых нырков в верховьях Южного Буга характерны колебания, амплитуда которых наиболее значительна среди населения всех гусеобразных, обитающих в данном регионе. На эту особенность демографии населения красноголовых нырков в других регионах европейской части СНГ указывали Е. С. Птушенко, А. А. Иноземцев (1968), В. П. Кривенко, В. Л. Любаев (1977) и другие исследователи, что позволяет высказать предположение о распространенности этого явления.

Наиболее наглядно иллюстрирует картину многолетних колебаний численности этих уток сравнение их поголовья в гнездовой период

(рис. 1). Так, в 1963 г., в начале наших наблюдений, численность красноголовых нырков в наиболее подходящих для обитания вида угодьях составляла 30—35 особей на 100 га. В течение последующих 10 лет она неуклонно снижалась, а затем упала до уровня 5—10 птиц на ту же площадь и находилась в состоянии депрессии примерно 13 лет. С 1985 г. по настоящее время в местной популяции красноголовых нырков наметилась тенденция увеличения поголовья, которое за это время выросло примерно в 2 раза. Трудно судить о конкретных причинах, вызывающих столь существенные изменения численности этого вида, так как многие факторы, от которых она непосредственно зависит (площадь угодий, их биоценотические свойства, характер антропогенных воздействий, интенсивность эксплуатации запасов и т. п.), не претерпели сколько-нибудь существенных изменений. Скорее всего эти причины кроются в особенностях функционирования внутривидовых механизмов и прежде всего в многолетней динамике половой и возрастной структуры популяции, удельного веса в ней самок и самцов наиболее продуктивного возраста и других факторов, определяющих характер, долговременных изменений в демографии населения этих животных.

В сезонной динамике численности красноголовых нырков в верховьях Южного Буга в последние годы наблюдаются следующие закономерности. Наибольшей численности эти птицы достигают в местных угодьях в период интенсивных весенних пролетов, когда их плотность в перерасчете на 100 га может составлять в угодьях I бонитета (в основу бонитировки положена трехбальная шкала) — на крупных открытых акваториях — 60—65; в угодьях II бонитета — на средних по площади полуоткрытых водоемах — 25—30; в угодьях III бонитета — на сравнительно небольших по площади прудах, различных гидротехнических сооружениях и т. п. — 10—15 особей (рис. 2). Вскоре она резко

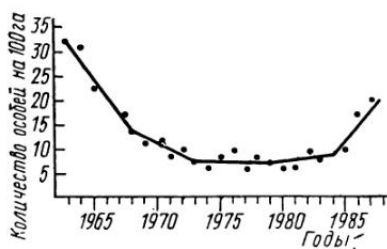


Рис. 1. Многолетняя динамика численности красноголового нырка в верховьях Южного Буга (1 бонитет, Новобубновский водоем, площадь 100 га)

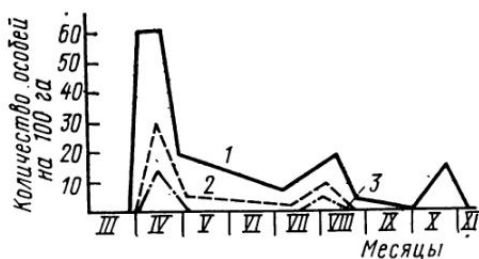


Рис. 2. Сезонная динамика численности красноголового нырка в верховьях Южного Буга в 1987—1988 гг. (в пересчете на 100 га):
1 — I бонитет, Новобубновский водоем;
2 — II бонитет, Наркевичский водоем; 3 — III бонитет, гидротехнические сооружения Наркевичского сахарного завода

снижается до уровня гнездящегося поголовья и составляет в угодьях I бонитета 15—20; угодьях II бонитета — не более 5 особей на 100 га; в угодьях III бонитета эти птицы в гнездовой период встречаются крайне редко.

К началу июня численность красноголовых нырков еще более снижается из-за отлета большей части селезней и неразмножающихся самок к местам линьки, поэтому местное население этих уток представлено почти исключительно одними самками и их выводками. В конце июля — начале августа по мере подъема на крыло сеголеток встре-

чаемость красноголовых нырков заметно увеличивается, а об их конкретной численности можно судить по следующим цифровым показателям: в угодьях I бонитета — 20—30; II бонитета — 8—11; III бонитета — 1—5 особей на 100 га.

Большой интерес представляет собой сезонная динамика половой и возрастной структуры популяции красноголовых нырков, для которой присущи следующие особенности. Весной в мигрирующих стаях этих уток ежегодно наблюдалось значительное преобладание количества селезней над самками. С достаточной точностью соотношение полов можно выразить пропорцией 3,5—4,0 ♂♂ : 1 ♀, а в отдельные годы (1978, 1983) оно было еще более значительным и достигало 5 ♂♂ : 1 ♀.

На значительное преобладание числа самцов над самками у этих уток обращают внимание многие отечественные и зарубежные исследователи, а обширная география мест, с которых поступила эта информация, позволяет заключить об отсутствии ошибки в наших наблюдениях и сделанных выводах. Так, В. И. Дробовцев (1977) указывал, что в весенних мигрирующих стаях красноголовых нырков и некоторых других видов уток в лесостепи Северного Казахстана соотношение полов было 2,5—3,5 ♂♂ : 1 ♀ в пользу самцов. Английские исследователи М. Оуэн и М. Дикс (Owen, Dix, 1986) установили зависимость соотношения полов у зимующих красноголовых нырков от широты местности: южнее 51° с. ш. соотношение полов было 1,5 ♂ : 1 ♀, тогда как севернее 58° с. ш. оно составило уже 8,4 ♂♂ : 1 ♀. Финский орнитолог И. Кауппинен (Kauppinen, 1983) указывал, что в мае—июне 1977 г. на севере провинции Саво (Финляндия) соотношение полов среди красноголовых нырков было 3 ♂♂ : 1 ♀, что совпадает с нашими результатами.

В начале брачного периода соотношение половых групп остается практически таким же, как в начале пролета, однако к его концу (конец июня) картина резко меняется из-за отлета основной массы селезней на линьку. Теперь уже самки в 2—3 раза превышают число самцов, но вскоре и самки отлетают за пределы региона. В подтверждение сказанному можно привести результаты исследований голландских орнитологов Р. Вандер Вала и Р. Зомердийка (Van Der Wal, Zomerdijsk,

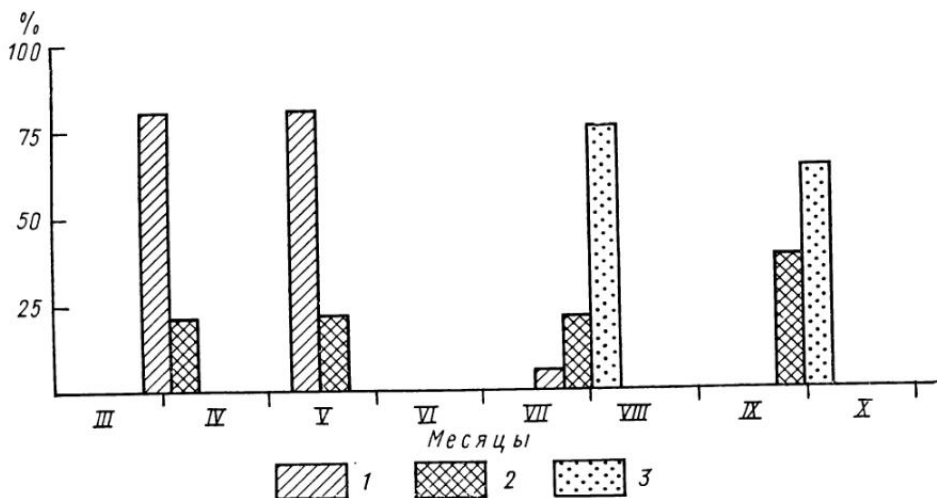


Рис. 3. Сезонная динамика соотношения половых и возрастных групп в популяции красноголового нырка в верховьях Южного Буга:

1 — самцы; 2 — самки; 3 — сеголетки

1979), согласно которым в северо-западной части Голландии в период линьки скапливается до 39 тыс. красноголовых нырков, среди которых селезни составляют 79%, а общее количество этих уток, концентрирующееся на линьку в европейских странах, достигает 80 тыс. особей. По всей видимости, в это число входят селезни и неразмножающиеся самки красноголовых нырков из западных регионов Украины, так как в местных угодьях их линных скоплений не обнаружено.

В конце июля — начале августа после подъема выводков на крыло основу местной популяции красноголовых нырков составляют сеголетки, удельный вес которых достигает 75—80% от общего количества этих птиц. Однако в результате большей доли участия молодняка в добыче охотников соотношение возрастных групп заметно выравнивается (рис. 3). В конце августа—сентябре местная популяция красноголовых нырков представлена главным образом взрослыми самками и сеголетками.

Практическое значение и охрана

Практическое значение красноголового нырка как традиционного объекта любительской охоты сравнительно невелико, впрочем как и других нырковых уток (Болденков, Крайнев, 1974; Гулай, 1977; Крайнев и др., 1984). Его удельный вес среди трофеев местных охотников в годы депрессии численности (1972—1984) не превышал 3,0% от общего количества добытых птиц. В последние годы его добыча заметно возросла (примерно в 2—2,5 раза) за счет более интенсивной эксплуатации возросшего поголовья этих птиц, однако она продолжает оставаться сравнительно невысокой, на что по другим регионам указывают многие отечественные и зарубежные исследователи. Так, французские орнитологи Ф. Либретон и П. Роше (Lebreton, Rochette, 1979) сообщали, что в районе Домб (Франция) красноголового нырка добывают не более 10%, в основном из местной популяции.

Сопоставление размеров добычи с численностью этих птиц перед открытием охоты показало, что в отдельные годы (1972—1979) отстрел этих птиц достигал 60,3% (Гулай, 1980), т. е. превышал всякие допустимые нормы, в связи с чем становится понятной причина столь длительной депрессии численности этой утки в местных угодьях. Примерно 75% красноголовых нырков отстреливали в августе—сентябре, т. е. из местной и, возможно, ближайших соседних популяций. Помимо прямого воздействия на численность охота отрицательно сказывается на половой структуре популяции этих уток, так как среди взрослых птиц в добыче присутствуют почти исключительно одни самки (ко времени открытия охоты самцов в местных угодьях практически не остается), что приводит к существенному усугублению демографических параметров популяции, во многом определяющих дальнейшую судьбу населения этих животных.

ЛИТЕРАТУРА

Болденков С. В., Крайнев Е. Д. Использование ресурсов пернатой дичи в Украинской ССР//Мат-лы VI Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1974. — Ч. 2. — С. 243—244.

Брауде М. И. Материалы по сравнительной характеристике мест расположения гнезд и успешности размножения у некоторых видов уток Нижней Оби//Мат-лы VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977. — Ч. 2. — С. 48—49.

Воїнственський М. А. Птахи. — Київ, 1984. — 304 с.

Герхнер В. Г. Материали до вивчення птахів Поділля//36. праць Зоол. музею АН УРСР. — 1928. — № 5. — С. 329—370.

Гулай В. И. Запасы водоплавающих и болотных птиц в Центральной Подольи//Мат-лы VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977. — Ч. 2. — С. 51.

Гулай В. И. Экологическая характеристика водно-болотных охотничьих птиц западной лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Днепропетровск, 1980. — 22 с.

Дробовцев В. И. Водоплавающие птицы лесостепной зоны Северного Казахстана и пути их рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1977. — 19 с.

Езерскас Л. Й. Оценка биомассы и продуктивности вида у птиц//Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1977. — Ч. 1. — С. 103—109.

Иванов Ф. В. Материалы по биологии и охоте на водоплавающую дичь в Рязанской области//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965. — Вып. 7. — С. 229—234.

Крайнев Е. Д., Полякова А. Д., Приклонский С. Г. Результаты учета добытой пернатой дичи на Украине в 1974—1975 гг.//Научные основы охраны и рационального использования птиц. — М., 1984. — С. 94—106.

Кривенко В. П., Любаев В. Л. Изменение численности гнездящихся птиц Восточного Маньча//Мат-лы VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977. — Ч. 1. — С. 72—74.

Михеев А. В. Определитель птичьих гнезд. — М., 1975а. — 175 с.

Михеев А. В. Красноголовый нырок//Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. — М., 1975б. — С. 122—124.

Москалев В. А. Эмбриональная смертность нырковых уток в Ленинградской области//Мат-лы VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977. — Ч. 1. — С. 285—286.

Приклонский С., Панченко В. Учет водоплавающих//Охота и охотн. хоз-во. — 1971. — № 6. — С. 6—8.

Приклонский С. Г., Панченко В. Г. Учет водоплавающих птиц//Методы учета охотничьих животных в лесной зоне/Тр. Окского госзаповедника. — 1973. — Вып. 9. — С. 197—235.

Приклонский С. Учет охотничьих животных//Охота и охотн. хоз-во. — 1977. — № 12. — С. 3—5.

Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.: Высш. школа, 1968. — 401 с.

Русанов Я. С. Водоплавающая дичь. — М., 1987. — 188 с.

Сапетин Я. В. Материалы по численности и биологии водоплавающих птиц как основа рационализации охотничьего хозяйства в центральных областях//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959. — Вып. 2. — С. 228—247.

Страутман Ф. И. Птицы западных областей УССР. — Львов, 1963. — 199 с.

Татаринов К. А. Фауна хребетных заходу України. — Львів, 1973. — 257 с.

Храневич В. П. Обзор фауны птахів Поділля//Нарис фауны Поділля. Савці та птахи. — Вінниця, 1925. — Ч. 1. — С. 34—90.

Berndt R. K. Brutvorkommen und Brutbiologie der Tafelente, *Aythya ferina*, in Schleswig-Holstein und Hamburg//Corax. — 1972. — Vol. 4, N 1. — P. 29—40.

Fiala V. Populationsgröße und Bruterfolg bei *Aythya ferina* und *Aythya tuligula*//Folia Zool. — 1988. — Vol. 37, N 1. — P. 41—57.

Kauppinen J. Methods used in the census of breeding ducks in Savo (Fintand) at the beginning of the breeding season//Riista tieteil julki — 1983. — N 40. — P. 49—81.

Lebreton P., Rochette P. Nouvelles données démographiques a propos des fuligules de Dombes//Alauda. — 1979. — Vol. 47, N 3. — P. 157—164.

Owen M., Dix M. Sex ratios in some common British wintering ducks//Wildfowl. — 1986. — N 37. — P. 104—112.

Pirkola M. K., Högmänder J. Sorsanpoikuliden ianmääritys//Suomen riista. — 1974. — N 25. — P. 50—55.

Wal R. F., van der, Zomerdijs P. F. The moulting of tufted duck and pochard on the IJsselmeer in relation to moult concentrations in Europe//Wildfowl. — 1979. — N 30. — P. 99—108.

Impe I., van. Ruitrek en slagpenrui bij de tafeleend (*Aythya ferina*) in de streek van Antwerpen//Gefaut. — 1978. — Vol. 68, N 4. — P. 693—698.

ECOLOGY OF THE EUROPEAN POCHARD (*AYTHYA FERINA*) IN THE UPPER REACHES OF THE YUZHNY BUG RIVER, WESTERN UKRAINE

S u m m a r y

Ecology of the European Pochard is outlined as a result of studies in Khmel'nitskaya Region, Western Ukraine in 1963—1989. Clutch size is 8.00 ± 0.28 eggs. About 91% of ducklings fledge. The species number dynamics is characterized by large fluctuations with periods of long depressions. Drakes exceed females in number 3.5—4 times in spring, but only females and broods remain in August. In years of number depression (1972—1984) up to 60.3% of European Pochards were withdrawn from the population annually by hunters, but this was only 3% of their bag. Measures for rational use and protection of the population stock are proposed.

В. Н. Калякин

О ГНЕЗДОВАНИИ БОЛЬШОГО ПОМОРНИКА НА ВАЙГАЧЕ

Летом 1991 г. на юге Вайчага (в окрестностях с. Варнек) отмечено гнездование большого поморника (*Stercorarius skua*). Одно гнездо находилось на лайде небольшого озера примерно в 1,5 км к юго-востоку от поселка в мохово-кустарничковой (*Salix* sp.) бугристой сильно увлажненной тундре и не менее чем в 1 км от берега моря. Сроки откладки яиц и другие точные даты нам не известны. Ко времени приезда и работы в Варнеке (21—25/VIII) единственный птенец хорошо летал, но весь выводок в полном составе продолжал держаться на гнездовой территории, используя для отдыха те же торфяные бугры, что и птицы в предшествующий период. Взрослые поморники продолжали охранять свой гнездовой участок, проявляя агрессию и изгоняя с него короткохвостых и средних поморников, зимняков, собак. При появлении в пределах участка людей птицы беспокоились, кружили, но участок не покидали.

В течение двух дней (22—23/VIII) участок был нами тщательно обследован (его площадь составляла около 0,5 км)², были осмотрены все потенциально пригодные и использовавшиеся в качестве присад возвышенные точки (в качестве таковых наиболее интенсивно использовались птицами вытянутая гряда плоских торфяных бугров, располагавшихся вдоль озера, почти лишенных растительного покрова и возвышавшихся на 0,7—1,0 м над окружающей тундрой). По осмотренным

Таблица

Данные о составе питания выводка больших поморников, гнездившегося вблизи пос. Варнек летом 1991 г. (по результатам разбора 459 погадок)

Виды животных, остатки которых обнаружены в погадках	Количество особей
Рыбы: бычок-рогатка	3
Яйца птиц	2
Чернозобик (оперяющиеся птенцы)	4
Чечетка (поршки)	2
Пуночки (поршки)	1
Мелкая птица	1
Сибирский лемминг	478
Копытный лемминг	66
Полевка Миддендорфа	2
Падаль	1
Всего	560

ным присадам были собраны 459 погадок (таблица), найдены свежие остатки расклеванных синги (взрослый самец) и гуменника.

23/VIII наблюдали совместную охоту выводка и еще пары поморников (всего 5 птиц) на группу из 7 линных морянок, державшихся на озере в пределах участка гнездившейся пары. Большие поморники, сев на воду и выстроившись полукольцом, стали отжимать группу морянок к концу озера и, когда до него оставалось несколько десятков метров, предприняли атаку, чуть подлетывая над водой либо практически не взлетая с ее поверхности, но помогая себе крыльями. Эта охота продолжалась в

течение нескольких минут и успеха не имела, так как морянки своевременно спасались, заныривая в воду, и в результате рассредоточились по всему озеру. После этого группа поморников распалась: выводок остался в пределах гнездового участка, а примыкавшая к ним пара птиц улетела.

По сообщению местных жителей, напротив Варнека через залив (к западу от поселка) гнездилась еще одна пара поморников (кстати, этот вид здесь ранее не был известен, а потому сразу же обратил на себя внимание; за несколько сезонов работ на Югорском полуострове, Вайгаче и юге Новой Земли (1983—1986, 1988, 1990 гг.), мне ни разу не приходилось отмечать даже залетных птиц этого вида, равно как и слышать о подобных встречах от кого-либо; по-видимому, и в прошлом случаи залета больших поморников на Новую Землю были крайне редки (Дементьев и др., 1951), а на Вайгаче этот вид вообще никем, насколько мне известно, не регистрировался). Во время непродолжительной экскурсии (несколько часов) на другой берег залива 24/VIII мы видели и этот выводок больших поморников, но из-за более пересеченного характера местности определить количество птенцов в выводке (1 или 2) не удалось. По крайней мере одна молодая птица в выводке поморников хорошо летала. Данными по питанию этого выводка поморников мы не располагаем.

Таким образом, в 459 погадках больших поморников были выявлены остатки 560 позвоночных животных, из которых 546 (97,5%) составили мелкие грызуны, преимущественно сибирские лемминги (почти 85,4%; лемминги обоих видов составили 97,0% от всей добычи).

Распределение добывавшихся большими поморниками зверьков по размерным группам (измеряли длину зубного ряда нижней челюсти в тех случаях, когда это было возможно; всего таких зверей оказалось: сибирских леммингов — 389 особей, а копытных — 58) и по массе (корреляция между длиной зубного ряда и массой зверьков произведена по нашим материалам с Югорского полуострова и здесь не приводится) показало, что средняя масса обоих видов из добычи поморников оказалась примерно одинаковой и равна приблизительно 82 г. Общая масса добычи в разобранных погадках, рассчитанная по этим данным, составила примерно 50 кг. С учетом остатков двух крупных птиц (синьги и гуменника), а также других видов добычи, выявленных в разобранных нами погадках, общая масса добычи составила почти 55 кг. Ориентируясь на свой предшествующий опыт работы с различными плотоядными птицами аналогичных размеров (кречетом, сапсаном, зимняком, бургомистром, белой совой и др.) в таких же либо сходных условиях, я полагаю, что на данном гнездовом участке было собрано порядка 60—80% того материала, который в действительности был добыт поморниками за гнездовой период к концу августа, т. е. общее количество добытых поморниками животных составило порядка 80—110 кг (значительная доля погадок взрослых птиц содержала полупереваренные мягкие ткани жертв; подобное нерентабельное использование кормов при высокой численности леммингов — легко доступной для многих хищников добычи — характерно и для ряда других видов плотоядных птиц; см. подробнее Калякин, 1989). Есть данные (Stamp et al., 1983) о количестве потребляемой птенцами больших поморников пищи, которые не противоречат приведенной выше оценке.

Интересно, что в условиях Вайгача большие поморники существовали и успешно гнездились в основном за счет леммингов, т. е. видов, с которыми они в пределах своего нормального гнездового ареала никогда не сталкиваются. Несомненно, что это свидетельствует не только о высокой пластичности этого вида, о легкости освоения им неизвестного ему ранее кормового ресурса, к тому же в своеобразных природных условиях; отличающихся от основных мест его гнездовий на севере Атлантики (Исландия, множество мелких морских островов и северные побережья Шотландии, отдельные случаи гнездования известны

на Шпицбергене и на побережье Норвегии, в 1989 г. одно гнездо больших поморников найдено Красновым на Мурмане), но и о доступности леммингов, особенно сибирского, для добычи их различными, в том числе и малооспециализированными, пернатыми хищниками. Широта и вариабельность пищевых адаптаций большого поморника хорошо известны (Stamp et al., 1983), но столь полная ориентация гнездящихся птиц на мелких грызунов (в данном случае леммингов, в основном сибирских) ранее не отмечалась: обычно основу питания составляют рыба, массовые виды птиц, например моевок, причем различные пары поморников и на различных участках могут использовать в большей степени яйца, пуховиков, оперяющихся птенцов, взрослых птиц, либо сочетания их бывают различными (Stamp et al., 1983). По нашим наблюдениям на Шпицбергене в 1989 г., немногочисленные, но гнездившиеся там большие поморники (острова вдоль побережья Белльсунда и берега Норденшельда) являлись преимущественно орнитофагами, охотящимися на море и островах и практически почти не использовавшими «материковые» (пусть и прибрежные) участки Западного Шпицбергена, потреблявшими широкий спектр кормов — от яиц гаг, белошеких казарок и чаек и их птенцов, слетков кайр, люриков и глупышей до взрослых гаг и белошеких казарок.

Сравнительные данные по питанию на юге Вайгача гнездившихся здесь в 1991 г. зимняка и белой совы показывают несколько иной состав и размеры.

Учитывая состав добывавшихся зимняками сибирских и копытных леммингов и общий состав их добычи (по результатам разбора 162 погадок), мы рассчитали общую массу добывавшихся зимняками животных. Мелкие млекопитающие по количеству особей составили 97,2% добычи (лемминги — почти 93,4%, а сибирский лемминг — более 64,7%), а по массе мелкие млекопитающие составили 89,75, оба вида леммингов — 87,9, а сибирский — более 63,7%. Распределение добывавшихся леммингов обоих видов по размерным группам и по массе в добыче зимняков по сравнению с таковым в добыче больших поморников носило более нормальный характер. Доля мелких полевок была выше почти на порядок, а птицы добывались чаще примерно в 2 раза.

Учитывая общий состав добычи белых сов, мы рассчитали общую долю и массу различных животных в их добыче. При этом грызуны (полевки и лемминги) составили почти 66% от массы всей добычи, оба вида леммингов — 64,7, а сибирский — почти 43,4%; соответственно по количеству добытых особей — 91,2, 81,2 и 50,6%. Распределение добывавшихся совами леммингов по размерным группам и массе, как и в добыче зимняков и в отличие от добычи больших поморников, носило нормальный характер. Доля мелких полевок в добыче белых сов была выше почти в 20 раз, чем в добыче поморников, а птицы соответственно добывались чаще примерно в 8 раз.

Таким образом, сравнение состава добычи, используемой в питании в течение гнездового периода большими поморниками, зимняками и белыми совами, показывает, что хотя все три вида были ориентированы на добывание позвоночных животных, преимущественно леммингов, в наибольшей зависимости от последних, особенно от сибирского лемминга, находились большие поморники.

В условиях юга Вайгача практически трудно себе представить существование этого вида, а тем более его успешное размножение при отсутствии либо невысокой численности леммингов (в первую очередь сибирского), поскольку базаров или иных мощных скоплений гнездящихся птиц в этом районе нет. Судя по составу питания бургомистра

(Калякин, 1989), здесь нет в настоящее время условий и для достаточно эффективной добычи рыбы.

Отметим также, что по сравнению с такими видами хищников, как зимняк и белая сова, также гнездившимися на юге Вайгача в 1991 г., большой поморник значительно менее специализирован на добычу обитающих здесь птиц и грызунов. В составе добычи зимняка и белой совы набор используемых ими видов заметно богаче (особенно у совы), значительно чаще добываются ими мелкие полевки (полевка Миддендорфа и узкочерепная), да и размерный состав добываемых леммингов свидетельствует о том же: он имеет нормальный характер, тогда как большим поморником преимущественно добываются наиболее крупные (если не сказать старые) особи и зверьки младших возрастных групп, а в наименьшей степени — наиболее активная, деятельная, подвижная и размножающаяся часть популяций леммингов обоих видов, хотя в природе они явно преобладают по численности над зверьками более старших возрастов. В добыче же зимняков и белых сов, являющихся высоко специализированными мionoфагами, именно такие зверьки количественно преобладали.

В заключение отметим, что все наблюдавшиеся нами на Вайгаче большие поморники (не менее 6 взрослых и двух молодых птиц) имели темную окраску.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г. П., Гладков Н. А., Спангенберг Е. П. Птицы Советского Союза. — М.: Сов. наука, 1951. — Т. 3. — С. 380—384.

Калякин В. Н. Хищные птицы в экосистемах Крайнего Севера. Птицы в сообществах тундровой зоны. — М.: Наука, 1989. — С. 51—112.

Cramp S. (ed.) The birds of the Western Palearctic. — Oxford Univ. Press, 1983. — Vol. 3. — P. 686—697.

V. N. Kalyakin

ON BREEDING OF THE GREAT SKUA (*STERCORARIUS SKUA*) AT VAIGACH ISLAND

Summary

The Great Skua is found as a breeding bird at Vaigach island for the first time. The record confirm further eastward expansion of the species.

В. В. Якименко, А. А. Тагильцев, В. Н. Рыжановский

ТРАНСЗОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСОВ КОЛОНИАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ БЕРЕГОВЫХ ЛАСТОЧЕК В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И КАЗАХСТАНЕ

На основании исследований, проведенных в 1981—1987 гг. в различных ландшафтных зонах Западной Сибири, а также анализа архивных материалов, собранных в период до 1980 г., нами в данном сообщении предпринята попытка сравнить распространение и особенности биологии береговых ласточек *Riparia riparia* L. от полупустыни до тундры.

Распространение и численность

Ранее мы сообщили об уровне заселения нор в колониальных поселениях береговых ласточек в Западной Сибири (Якименко, 1987). Из материалов следовало, что число нор и численность гнездящихся птиц в колониях взаимосвязаны, но не соответствуют друг другу. Как видно из табл. 1, численность ласточек и заселенность ими нор варьирую-

Таблица 1

Численность птиц и уровень заселенности нор в колониях
береговых ласточек

№ колони	Общее количество нор в колонии					Заселенность нор в колониях, %			
	Годы					Годы			
	1980	1983	1984	1985	1986	1983	1984	1985	1986
4	—	—	—	—	130	—	—	—	46,0
5	—	—	—	1240	0	—	—	65,0	0
6	—	—	—	—	676	—	—	—	84,0
7	—	—	—	444	40	—	—	86,0	87,5
8	—	—	—	631	—	—	—	68,0	—
9	—	—	—	922	245	—	—	89,4	68,0
10	—	—	—	352	1154	—	—	54,0	75,3
11	—	—	—	1250	—	—	—	63,0	—
14	500	—	553	—	1162	—	62,5	—	91,0
15	—	—	373	—	—	—	77,8	—	—
16	15	70	26	—	60	400	57,7	—	75,0
17	2	30	15	—	20	43,3	33,3	—	—
18	400	368	427	—	294	90,0	84,0	—	48,0
19	—	13	15	—	—	92,0	0	—	—
20	—	—	—	—	40	—	—	—	37,5
21	—	—	—	—	15	—	—	—	66,7
22	—	—	—	—	19	—	—	—	57,9

Примечания. Колонии № 4 — в степи, № 5 и 6 — в лесостепи, № 7—11 — в южной тайге, № 14—16 — в северной лесотундре, № 17—22 — в южной тундре.

Прочерк означает, что данные отсутствуют; данные по численности колоний № 17 и 18 в 1980 г. взяты из литературы (Данилов и др., 1984).

тся в значительных пределах как в разных колониальных поселениях той или иной ландшафтной зоны, так и в пределах одной колонии по годам. Тем не менее средний показатель заселенности нор в пределах

различных зон меняется незначительно. Так, в лесотундре и тундре Ямала он составлял 62,0%, в южной тайге и лесостепи — от 71,0 до 72,0%.

С учетом данных показателей нами проведена оценка численности береговых ласточек на маршрутах протяженностью свыше 300 км в Заполярье и около 1000 км в пределах Омской области в пойме Иртыша. Отмечено, что для распределения ласточек в пределах указанных участков характерны некоторые особенности. Так, с 1981 по 1985 г. южнее г. Омска в южной лесостепи и степи на территориях, подвергнутых сильному антропогенному воздействию, нам было известно существование трех колоний береговых ласточек, причем в двух из них (№ 2 и 3) ласточек постепенно вытесняли полевые воробьи *Passer montanus* L. Это связано с тем, что в указанный период времени на фоне спада обводненности территории лесостепи и степи наиболее сильно сказывалась зарегулированность стока вод Иртыша гидротехническими сооружениями. В результате в 1983—1984 гг. отмечался крайне низкий уровень воды в реке, что привело к обрастанию берегов и сглаживанию береговых обрывов, используемых ласточками для гнездования. Старые норы в степной зоне расширились, деформировались и были использованы полевыми воробьями. Ситуацию с колониями береговых ласточек в южных районах также усугублял выпас скота, что в большинстве случаев приводило к увеличению числа обвалов на участках берегов с колониями ласточек в гнездовой период. В 1985 г. начался общий подъем обводненности территории лесостепи и степи, что отразилось и на уровне воды в Иртыше. В результате на участках южной лесостепи и степи возобновилось гнездование береговых ласточек, в 1986 г. количество колоний составило не менее 7 с числом нор не менее 100 в каждой.

Севернее Омска выделены три участка поймы примерно равной протяженности (свыше 200 км каждый), первый из которых приходился на территорию лесостепи с направлением течения реки на северо-восток, второй и третий — на территорию южной тайги с направлением течения на север и северо-запад соответственно. Численность гнездящихся на правом и левом берегах реки птиц различалась только на лесостепном участке ($r_{bs} = 0,62$, $P < 0,001$). На северных участках такой связи не отмечалось, хотя численно преобладали колонии на правом берегу: 21 колония с общей численностью не менее 9 тыс. особей, 16 колоний с численностью менее 7 тыс. особей (соответственно правый и левый берега). В целом в пойме Иртыша на протяжении 700 км маршрутных учетов к северу от Омска численность береговых ласточек оценивается в 30,6 тыс. особей в 65 колониях.

В условиях лесотундры и тундры оценить общую численность ласточек можно достаточно условно в связи с наличием значительного количества мелких колоний с числом нор до 20, большинство из которых существует в данной точке один сезон. Так, на р. Хадыте на маршруте протяженностью более 200 км в 1986 г. кроме многолетних колоний (№ 17, 18, 19, 20 — см. табл. 1) отмечено около 20 мелких. Таким образом, численность ласточек на Хадыте в 1986 г. составила около 850 гнездящихся особей, по р. Полуй на протяжении 150 км от устья — свыше 2 тыс. особей.

Характеристика репродуктивного цикла и структура колоний

Наблюдения в период гнездостроения, заселения колоний и рытья нор показывают, что как правило, этот период приурочен к моменту начала спада весеннего паводка. Начало яйцекладки в связи с этим

значительно изменяется (табл. 2), однако период массовой яйцекладки отмечается примерно в одни и те же сроки как в разных колониях, так и в разные годы, но в северных колониях он в два раза короче. То есть можно считать, что сроки массовой яйцекладки обладают относительным постоянством, что совпадает с литературными данными (Маркс, 1983).

Таблица 2

Сроки яйцекладки у береговых ласточек в районе исследования

№ колонии	Начало яйцекладки				Максимум яйцекладки			
	1983	1984	1985	1986	1983	1984	1985	1986
4	—	—	—	10/VI	—	—	—	с 15/VI
6	—	—	—	12/VI	—	—	—	16—25/VI
7	—	—	11/VI	—	—	—	17—24/VI	—
8	—	—	8/VI	—	—	—	14—22/VI	—
9	—	—	12/VI	12/VI	—	—	16—27/VI	14—25/VI
10	—	—	—	13/VI	—	—	14—25/VI	24—29/VI
14	—	22/VI	—	18/VI	—	24—28/VI	—	—
15	—	22/VI	—	—	—	24—28/VI	—	—
16	26/VI	22/VI	—	21/VI	29/VI— 5/VII	24—28/VI	—	—
18	29/VI	23/VI	—	20/VI	2—5/VII	28/VI— 3/VII	—	28/VI— 2/VII
20	—	—	—	18/VI	—	—	—	4—8/VIII
21	—	—	—	18/VI	—	—	—	23—28/VI
22	—	—	—	1/VII	—	—	—	26/VI— 2/VII

Средний размер кладки в пределах многолетних колоний из разных природных зон в конкретный сезон не различается, так же как и в одной колонии в разные сезоны (табл. 3). Соотношение же количеств

Таблица 3

Средний размер кладки береговых ласточек

Зона	№ колонии	Годы	n	$\bar{x} \pm m_x$	σ	$C_v, \%$
Южная тайга	10	1986	31	$3,9 \pm 0,2$	1,1	27,0
	11	1986	21	$4,1 \pm 0,3$	1,3	30,0
Лесотундра	14	1984	20	$4,3 \pm 0,2$	0,9	21,0
		1986	60	$4,0 \pm 0,1$	0,7	19,0
	15	1986	15	$3,8 \pm 0,2$	0,8	20,0
Южная тундра	18	1983	17	$4,5 \pm 0,3$	1,1	24,0
		1984	27	$4,8 \pm 0,9$	0,5	10,4
		1986	15	$3,8 \pm 0,2$	0,8	20,0

Примечание. Статистические показатели по Н. А. Плохинскому (1970).

ва яиц в кладках в разных колониях может значительно варьироваться (табл. 4). Из общего фона выбиваются небольшие колонии с числом нор до 20. Так, в трех колониях подобного типа (№20, 21, 22) средний размер кладок в 1986 г., был достоверно выше такового в мно-

Соотношение количества яиц в кладках береговых ласточек

№ колонии	Годы	n	Доля кладок с... яйцами, %				
			2	3	4	5	6
10	1986	21	4,7	28,6	28,6	23,8	14,3
11	1986	27	18,6	18,5	40,7	18,5	3,7
14	1984	40	—	28,4	36,0	19,3	16,3
	1986	61	1,7	18,0	60,7	18,0	1,6
18	1983	30	—	18,7	18,7	62,6	5,5
	1984	50	—	42,3	27,0	24,3	—
	1986	15	—	40,0	40,0	20,0	—

голетних крупных колониях и составлял $4,7 \pm 0,2$ (0,3) яйца на кладку ($0,001 < P < 0,01$). По нашим представлениям, это может быть связано со снижением конкурентных взаимоотношений между птицами в небольших колониях, поэтому более полно реализуется репродуктивный потенциал. Возможна и другая трактовка этого явления. В колониях ласточек присутствует часть особей, поздногнездящихся и имеющих малый размер кладки (Маркс, 1986). Другая часть ласточек гнездится рано, и размер кладок у них близок к максимальному. Эти птицы, чаще чем поздногнездящиеся, могут страдать от неблагоприятных условий весны (например, обвалов берегов), менять места гнездования. В результате в таких мелких гнездовых группах обнаруживается значительная однородность размера кладки, превышающая таковую в крупных колониях, что и отражается на среднем размере кладок.

Относительный средний возраст самок, определяемый по количеству желтых тел в яичниках, не обнаруживает различий в колониях различных ландшафтных зон (от $8,3 \pm 1,2$ до $9,6 \pm 0,6$ для колоний южной тайги, $7,9 \pm 1,5$ для тундры, $P > 0,05$). В тех и других случаях преобладали самки второго репродуктивного сезона. Пределом, по-видимому, являются 3 сезона. Связи между размером кладок и возрастом самок не обнаружено: $r = 0,1 \pm 0,2$ для южной тайги, $r = 0,3 \pm 0,2$ для тундры, $P > 0,05$. По-видимому, средний размер кладок ласточек в крупных многолетних колониях можно рассматривать как стабильный признак в пределах долготного и широтного распределения номинального подвида (Маркс, 1987).

Соотношение самцов и самок в колониальных поселениях береговых ласточек в период насиживания кладок, как правило, близко 1:1 (табл. 5).

Значительные отклонения в некоторых колониях объясняются, как будет показано ниже, различной активностью в указанный период времени самок и самцов. В целом о стабильности структуры колоний этого вида можно говорить только в период инкубации кладок и выкармливания птенцов. Так, возврат на места гнездования составляет менее 20% (табл. 6), причем самки возвращаются чаще, что согласуется с другими данными (Turner, 1982). Во-вторых, в период пролета ласточки посещают чужие колонии, где могут на некоторое время задерживаться. Так, в 1980 г. в колонии № 16 до начала яйцекладки были помечены 30 самок и 26 самцов, из которых в июле на гнезда отмечены только 2 самца и 1 самка. Выдвигаемое положение подтверждается и паразитологическими критериями: во вновь сформированных колониях в отдельных гнездах встречаются единичные особи характер-

Соотношение полов в колониях береговых ласточек по р. Полуй (67° с. ш.)

Показатели	Годы	Номер колонии						
		А	Б	В	Г	14	15	16
Численность нор	1980	15	10	200— 300	70	500	—	15
	1981	—	—	200— 300	—	до 500	30	—
Количество помеченных самок	1980	12	13	99	68	137	—	11
	1981	—	—	242	—	286	29	—
Количество помеченных самцов	1980	12	20	106	63	141	—	11
	1981	—	—	156	—	279	21	—
Соотношение полов	1980	1:1	0,7:1	0,9:1	1,1:1	1:1	—	1:1
	1981	—	—	1,6:1	—	1:1	1,4:1	—

Примечание. Прочерк — данные отсутствуют.

ных для данного вида птиц и типа гнезд членистоногих, что возможно только в результате заноса птицами при посещении других колоний.

Поведение птиц в гнездовое время отличается значительным постоянством. По данным ряда авторов (Болотников, Днеколов, 1984; Мирхашимов, 1983; Turner, 1982), у береговых ласточек наблюдается нарастающее плотность насиживания от 8 ч в начале до 18—22 ч в конце насиживания. По нашим данным, в северных колониях уже во второй половине насиживания плотность близка к максимальной — свыше 20 ч в сутки. Насиживание осуществляется преимущественно самкой, хотя самец принимает некоторое участие в инкубации кладки. Это подтверждается анализом жировых запасов у разных полов и активности птицы в гнезде (табл. 7—10, на примере птиц из северных колоний). Так, динамика жировых запасов самцов ласточек в период инкубации кладок выражена сильнее, чем у самок (табл. 7, 8), что связано с их более высокой летной активностью, направленной преимущественно на сбор корма.

Таблица 6
Возврат на места гнездования береговых ласточек в колониях Заполярья (1981)

№ колонии	Процент возвратов птиц		
	самки	самцы	всего
В 14	15,1 27,0	2,8 13,5	8,8 16,6

активности птицы в гнезде (табл. 7—10, на примере птиц из северных колоний). Так, динамика жировых запасов самцов ласточек в период инкубации кладок выражена сильнее, чем у самок (табл. 7, 8), что связано с их более высокой летной активностью, направленной преимущественно на сбор корма.

Таблица 7
Изменение соотношения птиц с различными жировыми запасами после неблагоприятных условий погоды, %

Условия погоды	Пол	n	Запасы жира			
			тощий	слабый	умеренный	жирный
До непогоды	самки	84	1,2	6,0	25,0	67,9
	самцы	77	6,5	31,2	42,9	19,5
После непогоды	самки	131	2,3	22,9	45,8	29,0
	самцы	143	8,4	54,6	25,2	11,9

Жировые запасы птиц в условиях благоприятной погоды, %

№ колонии	Пол	n	Запасы жира			
			тощий	слабый	умеренный	жирный
14	самки	280	1,1	12,9	53,2	32,8
	самцы	282	5,3	35,8	38,7	20,2
B	самки	237	0,4	10,1	60,3	29,2
	самцы	166	1,8	50,6	31,3	16,3

Анализ среднесуточной и дневной активности показывает (табл. 9, 10) зависимость последней от погодных условий, что связано, по нашим представлениям, с возможностью сбора корма. В теплые дни без

Таблица 9

Дневная активность береговых ласточек

Время гнездового цикла	Погода	n	Показатель активности, $\bar{x} \pm m_x$	Достоверность различий, t_d						
				3	2	1	4*	5*	6*	7*
4	дождь, ветер, пасмурно	19	$1,9 \pm 0,3$	2,1	2,1	1,9	3,4	2,3	2,2	7,0
3	солнце, ветер, без осадков	18	$2,8 \pm 0,3$		0	0,2	1,9	2,4	0,3	5,8
2	то же	18	$2,8 \pm 0,3$			0,2	1,9	0,2	0,3	5,8
1	»	18	$2,7 \pm 0,3$				2,1	0,5	0	6,2
4*	переменно, без осадков	16	$3,9 \pm 0,5$					1,7	2,2	3,8
5*	солнце, ветер, без осадков	19	$2,9 \pm 0,3$						0,6	5,2
6*	осадки, понижение температуры	18	$2,7 \pm 0,2$							6,2
7*	переменно, ветер, без осадков	15	$7,2 \pm 0,7$							

* Дни от момента появления птенцов.

Таблица 10

Среднесуточная активность береговых ласточек, сходов · ч/сут

Время гнездового цикла	n, ч	Показатели активности, $\bar{x} \pm m_x$	Достоверность различий, t_d						
			3	2	1	4*	5*	6*	7*
4	23	$1,9 \pm 0,3$	0,9	1,9	0	1,2	1,4	0,8	2,4
3	24	$2,3 \pm 0,3$		0,9	1,9	0,5	0,6	0	1,5
2	24	$2,7 \pm 0,3$			1,9	0,2	0,2	0,8	0,9
1	24	$1,9 \pm 0,3$				1,2	1,4	0,8	2,4
4*	19	$2,6 \pm 0,5$					0	0,5	0,9
5*	23	$2,6 \pm 0,4$						0,1	0,9
6*	23	$2,3 \pm 0,4$							1,4
7*	24	$3,2 \pm 0,5$							

Примечание. Характер погоды и сноску см. в табл. 9.

осадков в дневное время осуществляется большее количество леток (в том числе и за кормом), тогда как в ненастные дни птицы (самцы) вынуждены осуществлять сбор корма в сумерках. В период насиживания кладок нами не отмечено отсутствие обеих птиц в гнезде скольконибудь значительное время. Такой стереотип поведения сохраняется в удаленных друг от друга колониях, что подтверждается сходством температурного режима гнезда (субстрата) в пределах одних этапов гнездового периода в географически удаленных колониях (табл. 11). Сле-

Таблица 11

Температура гнездового субстрата на разных этапах репродуктивного цикла в гнездах береговых ласточек (1986)

№ колонии	Период репродуктивного цикла	n	Температура гнездового субстрата, °С			Достоверность различий, t_d		
			$\bar{x} \pm m_x$	σ	$C_{gr}, \%$	9	18	18
9	до 5 сут насиживания	21	16,6±0,1	0,4	2,4			
18	7—8-е сут насиживания	65	16,8±0,1	1,1	6,5	1,4		
18	вылупление и птенцы разных возрастов	36	23,0±0,3	1,9	8,3	20,2	10,1	
14	птенцы-слетки	41	22,9±0,7	4,7	20,5	9	8,6	0,1

дует отметить, что связь между температурой субстрата и внешними температурами в указанный период времени отсутствует во всех исследованных колониях ($r = \text{от } 0,56 \pm 0,40 \text{ до } 0,21 \pm 0,13$; $P > 0,05$). После появления оперения у птенцов появляется зависимость этих факторов ($r = 0,50 \pm 0,20$, $0,001 < P < 0,01$), что мы связываем со снижением времени присутствия в гнезде взрослой птицы, полной редукции у нее наседного пятна и появлением изолирующего покрова у птенцов.

Перечисленные выше данные показывают, что в удаленных друг от друга колониях наблюдаются сходные изменения температурного режима в гнездах, что является прежде всего следствием схождения поведения птиц в гнездовой период. Это согласуется с литературными данными из других регионов (Ellis, 1982). В пользу таких следствий говорят и полученные нами косвенные данные, свидетельствующие о схождении поведения птиц в разных ландшафтных зонах, но в пределах одних этапов репродуктивного цикла; в удаленных друг от друга колониях показатели групповой встречаемости гамазовых клещей в гнездах ласточек, несмотря на различия видового состава, достигают сходных величин, что возможно только в случае идентичности поведения птиц в гнездовой период.

Кроме перечисленных признаков, которые можно использовать в качестве признака принадлежности птиц внутривидовой группе того или иного ранга, мы изучали особенности конструкции норы в различных колониях с целью выяснения возможного адаптивного значения гнезда (норы) к местным условиям. Использовали два параметра: глубину нор и площадь летка, взаимосвязь этих параметров. В результате установлено, что изменение глубины нор не носит закономерного характера (табл. 12). Это, по-видимому, связано с плотностью грунтов, слагающих обрывы, в которых гнездятся ласточки. Площадь летка из-

Глубина нор в колониях береговых ласточек
и достоверность различий в разных колониях

№ колонии	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m_x$, см	σ	C_v , %
1	50	57,0 ± 2,6	18,5	32,4
4	36	65,0 ± 1,7	10,2	15,6
7	68	48,3 ± 1,0	8,0	16,6
9	61	67,2 ± 1,6	12,2	18,2
10	49	46,3 ± 1,1	7,6	16,4
13	38	59,8 ± 2,5	13,8	23,1
14	45	52,6 ± 1,2	8,2	15,6
18	79	72,4 ± 2,1	11,5	15,9
Второй ярус нор				
4	21	69,0 ± 2,8	13,0	18,8
13	48	68,7 ± 2,3	15,1	22,0
14	35	51,0 ± 1,0	6,1	12,0

Достоверность различий глубины нор, t_d

№ колонии	4	7	9	10	13	14	18	4	13	
	первый ярус							второй ярус		
1	2,6	3,1	3,3	3,8	0,8	1,5	4,7	1,2	2,6	
4		8,5	0,4	9,2	1,7	6,0	2,7			
7			10,0	1,4	4,3	2,8	10,4			
9				10,8	2,5	7,3	2,0			
10					4,9	3,9	11,0			
13						2,6	3,9			
14							8,2			
14 — 2-й ярус						1,0		6,1		7,1
13 — 2-й ярус								0,8		

Примечание. Колония № 1 — Казахстан, район оз. Зайсан.

меняется закономерно (табл. 13), уменьшаясь в долготном направлении к центру ареала номинального подвида. Трактовать суть этого явления мы пока воздерживаемся. Связь между площадью летка и глу-

Таблица 13

Площадь летка в колониях береговых ласточек и достоверность различий

Первый ярус				
№ колонии	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m_x$, см ²	σ	C_v , %
1	50	24,2 ± 1,5	10,4	43,0
4	39	16,2 ± 0,6	3,5	21,5
7	68	15,9 ± 0,4	3,6	22,7
9	61	14,9 ± 0,5	3,5	23,4
10	48	15,6 ± 0,8	5,4	34,5
14	45	18,8 ± 0,5	3,4	18,3
18	78	23,4 ± 0,9	7,5	31,9
Второй ярус				
4	21	11,2 ± 2,1	9,3	35,2
14	35	17,3 ± 0,4	2,4	13,8

Достоверность различий площади летка, t_d

№ колонии	4	7	9	10	14	18	4—2-й ярус
1	5,0	5,4	5,6	5,1	3,4	0,5	1,1
4		0,4	1,7	0,6	3,3	7,1	
7			1,4	0,3	4,5	7,7	
9				0,7	5,5	8,6	
10					3,4	6,8	
14						4,6	
14—2-й ярус					2,3		2,9

биной норы прослеживается только в Заполярье (для колоний 18 и 14 соответственно составляет $r=0,7\pm 0,1$ $P<0,001$ и $r=0,3\pm 0,1$, $0,001<P<0,01$), что связано, видимо, с компенсацией значительной суточной амплитуды внешних температур, т. е. нора выступает в качестве буферного устройства между гнездом и внешней средой.

Таким образом, исходя из вышеизложенного, стереотип поведения птиц в гнездовой период, средний размер кладок в колониях, сроки массовой яйцекладки могут выступать в качестве критериев однородности внутривидовой группы данного вида птиц. Антропогенные воздействия, видимо, оказывают влияние на характер распределения береговых ласточек через посредство воздействия на успех размножения (разрушение колоний в гнездовой период) и воздействуя на гнездовые биотопы (через посредство гидротехнических мероприятий). Биологические особенности вида в репродуктивный период, по-видимому, крайне консервативны.

ЛИТЕРАТУРА

- Болотников А. М., Днеколов Ю. В. Значение основных и возобновленных кладок в размножении птиц//Экология. — 1984. — № 1. — С. 37—42.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябцев В. К. Птицы Ямала. — М.: Наука, 1984. — 335 с.
- Маркс Л. П. Фенология гнездования береговых и деревенских ласточек//Птицы Сибири. — Горно-Алтайск, 1983. — С. 202—203.
- Маркс Л. П. Морфологические характеристики кладок береговых ласточек//Гнездовая жизнь птиц. — Пермь, 1986. — С. 52—57.
- Мирхашимов И. Бюджет времени и энергии ласточек в гнездовой период//Изв. АН КазССР: Сер. Биол. — 1983. — № 3. — С. 66—69.
- Якименко В. В. Роль колониальных поселений птиц в поддержании природных очагов трансмиссивных вирусных инфекций на территории Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1987. — 17 с.
- Ellis J. M. The thermal nest environment and parental behavior of a burrowing birds, the Banc Swallow//Condor. — 1982. — Vol. 84, N 4. — P. 441—443.
- Turner A. K. Timing of laying by swallows (*Hirundo rustica*) and sand martin (*Riparia riparia*)//J. Amer. Ecol. — 1982. — Vol. 51, N 1. — P. 29—46.

V. V. Yakimenko, A. A. Tagil'tsev, V. N. Ryzhanovski

LATITUDINAL CHARACTERISTIC OF COLONIAL COMPLEXES OF THE SAND MARTIN (*RIPARIA RIPARIA*) IN WESTERN SIBERIA AND KAZAKHSTAN

Summary

Observations in different natural zones of Western Siberia and Kazakhstan in 1981—1987 show that such characteristics as the time spent on the nest, clutch size and dates of main egg laying in the Sand Martin are the same through the region. It is supposed that such similarity can be used as a criterion for outlining intraspecific subdivisions in birds. Anthropogenic factors influence the distribution of Sand Martin colonies by their destruction.

ФАУНИСТИКА

Ю. Б. Артюхин

К АВИФАУНЕ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

Согласно литературным данным фаунистический список птиц Командорских островов содержит 184 вида (Мензбир, 1900; Карташев, 1961; Мараков, 1962; Герасимов, Герасимов, 1982; Фирсова и др., 1986; Stejneger, 1986; Johansen, 1961). Ниже приведены материалы о пролетных и залетных видах, а также дополнительные сведения о составе гнездовой авифауны островов, полученные в ходе полевых исследований 6/VI—28/VIII 1986, 17/VI—11/X 1988, 27/V—24/VII 1989 и 17/VI—26/VIII 1990 гг. С учетом этих данных общее число известных для Командор птиц составляет 189 видов, из них 57 гнездящихся.

Темноспинный альбатрос (*Diomedea immutabilis*). Мертвые птицы обнаружены 14/X 1981 г. в бухте Глиники (о-в Медный) Н. П. Харитоновым (А. В. Зименко, устн. сообщ.), 21/VII 1989 г. около устья р. Перегонной (о-в Беринга) нами и 1/VIII 1990 г. у мыса Матвея (о-в Медный) Р. М. Валишиным (устн. сообщ.). По наблюдениям Д. А. Рязанова (устн. сообщ.), в первых числах октября 1989 г. вид был многочислен в акватории на удалении от 3 до 50 км к востоку от о-ва Медного. В литературе сведения о регистрации темноспинного альбатроса на Командорах отсутствуют.

Тонкоклювый буревестник (*Puffinus tenuirostris*). 17—24/VII 1990 г. одиночная особь (возможно, одна и та же) регулярно кормилась на воде о-ва Арий Камень. Кроме того, в этот сезон на побережье о-ва Беринга часто попадались мертвые птицы.

Гуменник (*Anser fabalis*). В 1989 г. на о-ве Беринга встретили 28/V на берегу оз. Шангинского стайку из 5 особей и 30/V в долине р. Каменки 3 пролетающие птицы.

Белошей (*Philacte canagica*). 10/VI 1989 г. одна особь держалась на рифах на мысе Северо-Западном о-ва Беринга. Обычно зимует на этом острове с октября по апрель (Йогансен, 1934). Встречается также на о-ве Медном: 1—3/XII 1986 г. в бухтах Гладковской и Корабельной наблюдали 3 группы белощеев из 2, 11 и 22 особей, 5/V 1989 г. севернее бухты Маленькой — стаю из 60—70 птиц (Рязанов, устн. сообщ.), 17/VI 1990 г. — одиночную особь на прибрежных рифах у бухты Старой Одиночки (наши данные).

Касатка (*Anas falcata*). Пару птиц отметили 28/V 1989 г. на оз. Шангинском.

Связь (*Anas penelope*). На весеннем пролете ежегодно (кроме 1990 г.) наблюдали в северной части о-ва Беринга группы из 2—25 особей. В 1989 г. птицы держались здесь до 2/VII. Прежняя дата последней регистрации связи весной — 14/VI 1911 г. (Бутурлин, 1913).

Чирок-трескунок (*Anas querquedula*). В 1989 г. трижды отмечали залетных самцов на оз. Гаванском (о-в Беринга): 31/V и 14/VI по 2 птицы, 7/VI одиночную особь. Известен для Командор лишь по трем экземплярам из сборов Н. П. Сокольников (Hartert, 1920).

Широконоска (*Anas clypeata*). Редкий пролетный вид на о-ве Беринга. Самка и 2 самца встречены 9/VI 1986 г. в бухте Тундровой,

одиночный самец — 3/X 1988 г. на мелком озере между оз. Гаванским и Свиными сопками.

Гоголь (*Vucephala clangula*). 27/V 1989 г. стайка из 6 особей пролетела над оз. Гаванским.

Каменушка (*Histrionicus histrionicus*). Самая многочисленная оседлая утка островов. Однако утверждение о ее гнездовании на Командорах до сих пор основано только на опросных сведениях (Йогансен, 1934; Марков, 1964), так как подавляющее большинство каменушек представлено неполовозрелыми особями и птицами, прибывающими на линьку из других частей ареала. По нашим наблюдениям, отдельные пары определенно гнездятся на о-ве Беринга. 9/VIII 1986 г. в районе бухты Половины на море поблизости от берега были отмечены 3 выводка каменушек с пуховичками. В 1990 г. мы встретили 13 и 14/VIII по 2 выводка у мыса Буяна и в бухте Командор, а 23 и 24/VIII по одному выводку у мыса Орловского и в бухте Полуденной. Птенцов в выводках было от 1 до 6, в среднем ($n=7$) 3,9.

Горбоносый турпан (*Melanitta deglandi*). Пара птиц держалась 28/V 1989 г. на тундровом озере, расположенном северо-западнее устья р. Ладыгинской (о-в Беринга).

Луток (*Mergus albellus*). Стайку из 4 особей отметили 28/V 1989 г. на оз. Шангинском.

Большой крохаль (*Mergus merganser*). В 1986 г. на о-ве Беринга пару птиц встретили 7/VI в устье ручья на северном побережье и двух самцов — 22/VIII в устье р. Бобровой.

Зимняк (*Buteo lagopus*). В конце XIX — начале XX в. несколько раз залетал на о-в Беринга в зимне-весенний период (Stejneger, 1885; Hartert, 1920). Однако до 1990 г. его размножение здесь не отмечалось, хотя еще Л. Стейнегер (1885) предсказывал возможность гнездования этого вида «в недалеком будущем» в связи с интродукцией на о-в Беринга красной полевки (*Clethrionomys rutilus*). 30/VII 1990 г. мы обнаружили гнездо пары зимняков в северной части острова на юго-восточной стороне г. Наковальни. Оно располагалось на широком задернованом карнизе скалистого 22-метрового обрыва на высоте 16 м от земли и представляло собой свежую (этого года) постройку, сложенную из сучьев рябины и рододендрона с примесью стеблей крупнотравья, колосняка, шикши; в лотке были стебли злаков. Его размеры (см): диаметр гнезда — 80, высота гнезда — 26, диаметр лотка — 33. В гнезде находились 3 птенца примерно месячного возраста. Старший из них покинул гнездо во время повторного осмотра 7/VIII.

Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). 8/VI 1986 г. молодая птица парила над оз. Саранным (о-в Беринга). В последний раз отмечался на островах в ноябре 1883 г. (Stejneger, 1885).

Белоголовый орлан (*Haliaeetus leucocephalus*). 12/VIII 1990 г. одиночную взрослую птицу встретили в верховьях р. Каменки. Этот залет, по-видимому, связан с прохождением накануне циклона, сопровождавшегося сильным северо-восточным ветром. В литературе последние более или менее конкретные сведения о регистрации белоголового орлана на Командорах относятся к началу 30-х гг. (Йогансен, 1934).

Белоплечий орлан (*Haliaeetus pelagicus*). В июне 1987 г. на о-ве Беринга А. И. Стус (устн. сообщ.) наблюдал взрослую птицу, пролетевшую вдоль берега моря между реками Ладыгинской и Гаванской.

Дербник (*Falco columbarius*). 10/X 1988 г. преследовал стайку лапландских подорожников (*Calcarius lapponicus*) по ложбине, пересе-

кающей с. Никольское (о-в Беринга). Прежде регистрировался на Командорах лишь однажды (Hartert, 1920).

Бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*). Первые птицы появились в 1986 г. — 4/VIII, в 1988 г. — 13/IX и в 1990 г. — 6/VIII. Одиночки и группы ржанок из 2—11 особей держались как на морском побережье, так и в глубине суши.

Камнешарка (*Arenaria interpres*). Самый многочисленный пролетный кулик. Весной последних птиц наблюдали 9/VI 1986 г. Осенняя миграция началась в 1986 г. — 2/VIII, в 1988 г. — 15/VIII, в 1990 г. — 29/VII. В период осеннего массового пролета численность птиц на северном побережье о-ва Беринга достигает 32—37 особей на 1 км береговой линии.

Сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*). Одиночных птиц и группы из 2—8 особей неоднократно встречали на побережье о-вов Беринга и Медного с 18/VIII по 22/IX 1988 г. и с 5 по 23/VIII 1990 г.

Американский пепельный улит (*Heteroscelus incanus*). На весеннем пролете отмечен нами на о-ве Беринга в 1989 г.: 30/V 2 и 3 особи на мысе Непропуске и 2/VI одна птица на мысе Забияке. В период осенней миграции часто встречали по 1—2 особи 30/VII—11/IX 1988 г. на о-ве Медном и по 1—3 особи 3—23/VIII 1990 г. на о-ве Беринга.

Мородунка (*Xenus cinereus*). Одиночных птиц отметили 20/VIII 1988 г. на о-ве Медном в бухте Тополинской и 15/VIII 1990 г. на о-ве Беринга в районе бухты Передовой. Раньше этот вид лишь дважды регистрировался на о-ве Беринга (Stejneger, 1885; Фирсова и др., 1986).

Турухтан (*Philomachus pugnax*). В 1989 г. встречали на о-ве Беринга у оз. Гаванского (31/V стайку из 6 особей и 7/VI одну птицу) и в долине р. Каменки (8/VI двух особей поодиночке). 4/VII 1989 г. в приозерной влажной осоково-моховой низине в 1 км восточнее устья р. Ладыгинской отметили птицу, которая летела вокруг нас с тихим хриплым криканьем, что характерно для беспокоящихся самок у гнезда или выводка (Гладков, 1951). Предпринятые поиски оказались безрезультатными. Не исключено, что эта самка была с птенцами, так как на следующий день она вновь проявляла здесь беспокойство, но уже в 300—400 м от прежнего места. Кроме того, турухтан впервые наблюдался нами в период осенней миграции: 26/VIII 1990 г. 2 особи держались на лужах около устья р. Гаванской.

Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis*). На осеннем пролете одиночек и стайки до 5 особей регулярно встречали на побережье Беринга и Медного. В 1986 г. первые птицы отмечены 24/VIII, в 1988 г. — 20/VIII. Весной нами наблюдался только однажды: 7/VI 1989 г. 1 особь кормилась на отмели в нижнем течении р. Гаванской.

Краснозобик (*Calidris ferruginea*). Одиночная птица держалась на морских выбросах в бухте Гладковской о-ва Медного 14/IX 1988 г. Прежде его лишь дважды добывали на Командорах (Hartert, 1920).

Горный дупель (*Gallinago solitaria*). 8/IX 1988 г. одну особь вспугнули в долине р. Быстрой, впадающей в оз. Жировское (о-в Медный). Три предыдущие находки этого вида на островах приходились на более позднее время года — октябрь и декабрь (Бутурлин, 1913; Hartert, 1920).

Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*). Регулярно отмечали на пролетах по 1—3 особи как на морском побережье, так и на ягодниках, расположенных во внутренних районах островов. Последняя ве-

сенняя регистрация — 20/VI 1986 г.; первые встречи осенью — 25/VIII 1986 г., 17/VIII 1988 и 22/VIII 1990 г.

Большой веретенник (*Limosa limosa*). 14/VIII. 1990 г. одиночную взрослую птицу встретили на о-ве Беринга у бухты Командор.

Малый веретенник (*Limosa lapponica*). 17/IX 1988 г. одна особь держалась на берегу оз. Гладковского (о-в Медный).

Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*). На о-ве Беринга встречали одиночных птиц в северной части 9 и 16/VI 1986 и 28/V 1989 г., а также двух особей в бухте Половине 20/VII 1989 г. На о-ве Медном отмечен 19/VII 1988 г. в бухте Глинки.

Озерная чайка (*Larus ridibundus*). Была обычна на севере о-ва Беринга весной 1989 г., где в период с 25/V по 10/VI наблюдали 5 групп из 2, 3, 4, 6 и 30 особей. Встречалась здесь также в 1986 (по 2 особи 16/VI и 4/VIII) и в 1990 г. (1 особь 20/VI).

Тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*). Впервые для Командор 23/VI 1989 г. установили гнездование одной особи этого вида на о-ве Арий Камень в паре с обычной здесь серокрылой чайкой (*Larus glaucescens*). Гнездо находилось в колонии серокрылых чаек в 2 м от ближайшей соседней пары. Оно располагалось на каменной плите с краю одиночной куртины колосняка. Размеры (см) гнезда: диаметр гнезда 45, диаметр лотка 25, высота гнезда 9, глубина лотка 7. В качестве строительного материала птицы использовали стебли и корневища колосняка. Кладка состояла из 3 сильно насиженных (примерно на 2/3 срока инкубации) яиц. Их размеры (мм): 79,4×50,9; 74,7×51,3; 71,7×50,3. Первые 2 яйца имели бледно-бурый фон с пятнистым рисунком темно-каштанового цвета. Окраска основного фона самого мелкого яйца более светлая — зеленоватая. В насиживании кладки принимали участие оба члена пары.

Чернохвостая чайка (*Larus crassirostris*). Одна взрослая птица кормилась на песчаном пляже между реками Ладыгинской и Гаванской на о-ве Беринга. Ранее отмечалась только в прибрежных водах этого острова (Карташев, 1961).

Розовая чайка (*Rhodostethia rosea*). 3/VI 1990 г. сильно истощенная больная птица поймана А. И. Стусом (устн. сообщ.) в устье р. Гаванской. В неволе она погибла через несколько часов. При вскрытии у чайки была обнаружена опухоль в области крестца.

Речная крачка (*Sterna hirundo*). Залетных птиц по 1—2 особи встречали в северной части о-ва Беринга 22/VI 1988 и 28/V, 3 и 7/VI 1989 г.

Полярная крачка (*Sterna paradisaea*). 9/VII 1989 г. пролетающую вдоль берега одиночную птицу отметили в бухте Половине. В 1882 г. гнездилась на оз. Саранном (Stejneger, 1885). В последующий период изредка отмечалась только на пролете в мае-июне (Hartert, 1920; Йогансен, 1934).

Ястребиная сова (*Surnia ulula*). Одиночную особь встретили на покрытом верещатниковой тундрой юго-западном склоне горы Галечной (о-в Медный) на высоте 300 м над ур. м. Залет этого вида на Командоры отмечается впервые.

Удод (*Uripa eops*). В начале июня 1988 г. одиночная птица (вероятно, одна и та же) дважды наблюдалась И. П. Вьюевым и В. С. Никулиным (устн. сообщ.) в с. Никольском. Характерный облик птицы и встречи с ней разных наблюдателей не вызывают сомнений в правильности определения ее видовой принадлежности. Это первое сообщение о появлении удода на Командорских островах.

Береговая ласточка (*Riparia riparia*). На о-ве Беринга от-

мечали птиц, летавших вдоль береговых обрывов: 8/VI 1986 г. одну особь к востоку от бухты Саранной и 8/VI 1989 г. 3 особей между с. Никольским и р. Каменкой.

Деревенская ласточка (*Hirundo rustica*). 21/VI и 3/VII 1990 г. одиночных летавших по долине птиц встретили в низовьях р. Каменки.

Воронок (*Delichon urbica*). 10/VI 1989 г. одна птица летала вдоль морского побережья в районе мыса Северо-Западного о-ва Беринга. Это первое наблюдение воронка на Командорах.

Краснозобый конек (*Anthus cervinus*). В 1990 г. впервые для Командор две пары коньков загнездились на пологой сопке между с. Никольским и устьем р. Каменки в 400 м друг от друга. Гнездо, принадлежащее одной из этих пар, мы обнаружили 27/VI на спускающемся к морю сухом бугристом разнотравно-злаковом склоне в 350 м от берега. Оно находилось в нише, устроенной в основании полуметровой кочки. Размеры (см) гнезда: диаметр гнезда 10, диаметр лотка 7, высота гнезда 7, глубина лотка 4,5. Строительным материалом служили сухие стебли злаков, грубые в основании гнезда и тонкие в выстилке лотка; снаружи в стенках гнезда присутствовали пучки мхов. В гнезде было 6 птенцов 3—4-дневного возраста. Возможно, пара краснозобых коньков гнездилась в этом же районе в 1989 г., так как 22 и 24/VII мы встречали здесь хорошо летающих молодых с одной взрослой птицей (по-видимому, нераспавшейся выводок).

Желтая трясогузка (*Motacilla flava*). Негнездящихся птиц (обычно по 1—2 особи и однажды стайку из 12) часто отмечали в северной части о-ва Беринга 7—9/VI 1986 и 28/V—18/VI 1989 г. На о-ве Медном встречена одна птица 29/VI 1968 г. Кроме того, в 1989 г. впервые обнаружили на о-ве Беринга размножающихся птиц. 22/VII на участке от с. Никольского до бухты Подутесной на приморских разнотравных лугах отметили 3 беспокоящиеся пары, для одной из которых 24/VII достоверно установлено гнездование. Эта пара выкармливала покинувших гнездо едва летавших птенцов в районе устья р. Каменки. Один из слетков был пойман на земле среди густой разнотравной растительности на склоне пологой сопки в 200 м от берега моря. 27/VI 1990 г. пару гнездящихся трясогузок обнаружили в долине р. Каменки в 1 км выше устья. Гнездо находилось в сырой осоково-злаковой низине, где было укрыто среди густых зарослей прошлогодней травы с редкими кустиками низкорослой ивы. Оно состояло из стеблей злаков и других трав; в лотке была обильная выстилка из растительного пуха с тонкими травянистыми стебельками и отдельными перьями. Размеры (см): диаметр гнезда 11, диаметр лотка 7,5, высота гнезда 8, глубина лотка 5,3. В гнезде находились 5 птенцов в возрасте 8—9 дней и одно неоплодотворенное яйцо размером 19,5×15,6 мм.

Свиристель (*Bombycilla garrulus*). 6/VI 1986 г. одиночная птица держалась на береговом обрыве к юго-западу от с. Никольского.

Пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis*). По 1—3 особи встречали на севере о-ва Беринга 8 и 10/VI 1986 г.

Сибирская мухоловка (*Muscicapa sibirica*). Залетные птицы (по 1—2 особи) наблюдались на северном побережье о-ва Беринга и в долине р. Старогаванской 8 и 10/VI 1986 г. Кроме того, одну особь отметили 8/VI 1989 г. в долине р. Каменки. Сообщение о том, что сибирская мухоловка не встречалась здесь со времени массового залета в 1883 г. (Фирсова и др., 1986), неточно, так как по крайней мере в 50-х гг. она была регулярным весенним мигрантом на островах (Марков, 1962).

Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*). Одиночная самка держалась 15—16/IX 1988 г. в бухте Гладковской (о-в Медный).

Соловей-красношейка (*Luscinia calliope*). 14/VIII 1990 г. впервые для Командор установили гнездование вида на о-ве Беринга в долине р. Половины. Пару размножающихся птиц обнаружили в 2 км выше устья реки. Гнездо располагалось на крутом разнотравно-кустарничковом участке левого склона долины на высоте 4 м от подножия. Внизу к основанию склона вплотную примыкали мощные заросли ивняка с крупнотравьем. Гнездо имело сферическую форму с летком, обращенным в южную сторону. Снаружи оно состояло в основном из грубых стеблей и листьев злаков с примесью пучков мхов, в лотке были тонкие злаковые стебельки. Размеры (см): диаметр гнезда 18, диаметр лотка 8, высота гнезда 13, глубина лотка 5, диаметр лотка 7,5. В гнезде находились 2 оперившихся, но еще не летных птенца, один из которых после осмотра покинул гнездо и затаился в траве. В 40 см ниже по склону найдено сильно потрескавшееся яйцо ярко-голубой окраски с готовым к вылуплению мертвым птенцом.

Прежде соловей-красношейка регистрировался на Командорах только в период с конца мая до середины июля на залетах (Фирсова и др., 1986; наши данные, 1986, 1989; Stejneger, 1885; Hartert, 1920). Кроме того, был впервые отмечен нами осенью: 30/VIII 1988 г. одиночная самка в бухте Гладковской (о-в Медный).

Вьюрок (*Fringilla montifringilla*). На о-ве Беринга отметили в 1989 г.: 30/V стайку из 9 особей в с. Никольском и 9/VII одиночного самца в долине р. Половины. На о-ве Медном 2 птицы держались 11—15/IX 1988 г. в бухте Гладковской.

Китайская зеленушка (*Chloris sinica*). 8/VI 1989 г. пара птиц кормилась с лапландскими подорожниками на освободившихся от снега участках тундры к северу от горы Наковальни. Это первое наблюдение китайской зеленушки на островах.

Аспидная овсянка (*Emberiza variabilis*). Отметили одну птицу 2/VI 1989 г. на мысе Забияка. Ранее была обнаружена на Командорах только один раз (Stejneger, 1885).

Овсянка-ремез (*Emberiza rustica*). Дважды отмечали на о-ве Беринга в 1989 г.: 6/VI одиночного самца на мысе Непропуске и 19/VI пару птиц на северном склоне горы Наковальни.

ЛИТЕРАТУРА

Бутурлин С. А. Птицы острова Медного//Птицеведение и птицеводство. — 1913. — Вып. 2. — С. 79—94; Вып. 3. — С. 169—181.

Герасимов Н. Н., Герасимов Ю. Н. Орнитологические находки на Камчатке//Вопросы географии Камчатки. — 1982. — Вып. 8. — С. 89—91.

Гладков Н. А. Отряд кулики//Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т. 3. — С. 3—372.

Иогансен Г. Х. Птицы Командорских островов//Тр. Томск. ун-та. — 1934. — Т. 86. — С. 222—266.

Карташев Н. Н. Птицы Командорских островов и некоторые предложения по рациональному их использованию//Зоол. журн. — 1961. — Т. 10, вып. 9. — С. 1395—1409.

Марakov С. В. Редкие и новые птицы Командорских островов//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — Вып. 5. — С. 166—167.

Марakov С. В. Млекопитающие и птицы Командорских островов (экология и хозяйственное использование): Дис. ... канд. биол. наук. — Киров; Москва, 1964. — 321 с.

Мензбир М. А. Птицы Тихоокеанского побережья Сибири. По материалам, собранным д-ром Н. В. Слюниным//Слюнин Н. В. Охотско-Камчатский край: Естественное описание. — Спб., 1900. — Т. 1. — С. 341—353.

Фирсова Л. В., Михтарьянц Э. А., Андреев А. В. Фаунистические заметки о некоторых птицах Командорских островов//Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. — Л., 1986. — С. 89—96.

Hartert E. The birds of the Commander Islands//Novit. Zool. — 1920. — Vol. 27, N 1. — P. 128—158.

Johansen H. Revised list of the birds of the Commander Islands//Auk. — 1961. — Vol. 78, N 1. — P. 44—56.

Stejneger L. Results of ornithological explorations in the Commander Islands and in Kamlschatka//Bull. U. S. Nat. Mus. — 1885. — N 29. — 392 p.

Stejneger L. The Russian fur-seal islands. — Washington, 1896. — 148 p.

Yu. B. Artiukhin

ON AVIFAUNA OF THE COMMANDER ISLAND

Summary

The new data on 53 species of breeding, migrant and occasionally recorded birds of the Commander Islands are given as a result of studies fulfilled in 1986—1990. The 5 breeding species (*Buteo lagopus*, *Larus schistisagus*, *Anthus cervinus*, *Motacilla flava*, *Luscinia calliope*) and 5 non-breeding species (*Diomedea immutabilis*, *Surnia ulula*, *Upupa epops*, *Delichon urbica*, *Chloris sinica*) were recorded in the region for the first time.

Т. С. Пономарева

ГНЕЗДОВАЯ ОРНИТОФАУНА ОКРЕСТНОСТЕЙ ОСТРОВА КОЛГУЕВА

В июне 1989 г. были обследованы песчаные отмели и небольшие островки, расположенные неподалеку от берегов о-ва Колгуева в Баренцевом море. Большая часть этих песчаных образований соединяется между собой и создает систему так называемых «кошек», которые тянутся с юго-восточной (Восточные кошки) и юго-западной (Тонкие кошки) сторон о-ва Колгуева на расстоянии 15—20 км от его берегов. Наши исследования проводились на Тонких кошках. Пологие, ровные песчаные косы местами переходят в возвышающиеся над морем небольшие островки, не всегда обособленные водой. Их протяженность от 0,5 до 10—15 км при ширине 0,1—1,0 км. Одна сторона островков обычно возвышается в виде песчаной гряды, поросшей колосняком (*Elymus arenarius*), другая сторона — низменная, слегка заболоченная, средней и низкорослой злаково-осоковой растительностью.

Бургомистр (*Larus hyperboreus*). Нами обнаружено гнездовое поселение бургомистров на Тонких кошках с юго-западной стороны о-ва Колгуева. Здесь учтено в общей сложности примерно 330 гнезд, из которых 100 располагались на о-ве Проходном, 110 — на о-ве Васкинском и 120 — на песчаной косе, находящейся в проливе между «кошками» и о-вом Колгуевым. Общая численность взрослых птиц составляла почти 400 особей, т. е. более 60% всего взрослого населения чаек участвовало в размножении. В других частях «кошек» доля размножающихся птиц оценена нами примерно в 40%. На «кошках» птицы явно предпочитали для гнездования невысокие песчаные гряды, поросшие густым колосняком. Здесь гнезда бургомистров располагались иногда на расстоянии 2—3 м одно от другого, а также от гнезд белошеких казарок, которые тоже предпочитали это местообитание. Около 1/3 гнезд бургомистров находилось в низменных частях островов, на совершенно ровных участках с редкой, низкорослой (до 10 см) растительностью.

Несколько особняком стояло гнездовое поселение бургомистров на пологой песчаной косе, лишенной растительности. Протяженность косы 8—10 км, ширина ее у основания примерно 500—600 м, на узком конце не превышает 100 м. Коса клином вдается в море. Здесь практически все гнезда бургомистров располагались на песчаных кочках высотой от 20 до 100 см. Песчаные бугры или кочки образуются, видимо, путем навевания и закрепления песка у какой-либо выброшенной морем основы. Это могут быть бревно, коряга, доски, обломки ящика и прочие предметы или же просто кучка водорослей, концентрирующая вокруг себя песок. На этих-то постепенно образующихся песчаных возвышениях и устраивают свои гнезда бургомистры. Поскольку выбросы водорослей и различных предметов имеются только со стороны открытого моря, песчаные кочки, а соответственно и гнезда бургомистров располагаются на стороне косы, обращенной к морю. Этим же определяется неравномерность распределения гнезд на косе. Местами на протяжении 1—1,5 км отмели не встречается ни одной кочки и ни одного гнезда, зато ближе к мысу их количество увеличивается, и гнезда располагаются на расстоянии 7—10 м одно от другого.

Гнезда бургомистров на песчаных бугорках имеют вид довольно массивных чашеобразных сооружений и сделаны главным образом из выброшенных морем водорослей (фукус, анфельция, обрывки ламинарии и др.). Наружный валик гнезда, как правило, хорошо выражен и образован сплетением сухих водорослей. Это, видимо, имеет значение для предохранения кладки от засыпания песком. В некоторых гнездах лоток был выслан водорослями и небольшим количеством перьев. Однако в большинстве гнезд лоток не имел выстилки, и яйца лежали на песке.

Из 202 осмотренных 24—27/VI гнезд бургомистров в 120 (59,4%) обнаружены яйца, в 54 (26,7%) — птенцы, в 28 (13,6%) — яйца и птенцы. В некоторых гнездах к этому времени птенцы покинули гнезда, так что истинная картина фенологии размножения несколько иная. Число яиц в кладках колеблется от 1 до 3, составая в среднем $2,27 \pm 0,02$ ($n=148$). Размеры яиц: $68,1-86,4 \times 48,3-62,5$, в среднем $76,44 \pm 0,41 \times 53,01 \pm 0,11$ ($M \pm x$) ($n=71$). Нижние пределы размеров яиц существенно меньше известных из литературы (Дементьев, 1951; Юдин, Фирсова, 1988). Из 152 яиц лишь одно (0,65%) оказалось неоплодотворенным. В двух гнездах помимо кладки, находящейся в лотке, в стенках гнезда было обнаружено по одному холодному яйцу, явно с погибшим эмбрионом.

Поведение взрослых птиц у гнезд аналогично описываемому в разных источниках (Юдин, Фирсова, 1988).

Серебристая чайка (*Larus argentatus heuglini*). Гнездится на островках Тонких кошек вместе с бургомистром, по сравнению с которым численность несколько ниже. Всего учтено 126—127 гнезд: 25 — на о-ве Проходном, 100 — на о-ве Васькинском и 1—2 — на песчаной косе в проливе между «кошками» и о-вом Колгуевым. Гнезда располагались как на буграх песчаной гряды, в колосняке, так и на ровных участках приморского луга с разреженной растительностью. Иногда гнезда серебристых чаек размещались всего в нескольких метрах от гнезд бургомистра или белошекой казарки. Все три вида в смешанных колониях уживались довольно мирно, правда, наилучшие местообитания — заросшие густым колосняком песчаные бугры — были заняты преимущественно белошекой казаркой и бургомистром.

В конце июня в большинстве гнезд серебристой чайки (84,2%) были яйца. В 10,5% гнезд находились птенцы, а в 5,3% — птенцы и яйца. Количество яиц в кладках ($n=38$) колебалось от 1 до 4, в среднем $2,76 \pm 0,11$. Общее количество взрослых птиц превышало численность гнездящейся части популяции. Соотношение размножающихся и неразмножающихся птиц составляло примерно 1:3.

На песчаной косе, описанной выше, у самого края мыса, вдающегося в море, держались две пары серебристых чаек. Здесь на ровном песчаном участке обнаружено около 20 чайчьих гнезд. Лишь в одном из них было 1 яйцо серебристой чайки, остальные были пусты. Птенцов поблизости не обнаружено, что не позволяет высказать предположение об окончании насиживания в этих гнездах. Более вероятно, что эти гнезда, расположенные в зоне относительного риска (ровные песчаные участки на мысу отдели во время сильных нагонных ветром могут заливатьс водой), просто не были использованы чайками, которые предпочли загнездиться на песчаной гряде. Что же касается возвышенных песчаных кочек на самой косе, что, очевидно, серебристые чайки проигрывают в межвидовой конкуренции за удобные места гнездования бургомистрам.

Полярная крачка (*Sterna paradisaea*). На ровном участке

песчаной косы о-ва Васькинского обнаружена небольшая колония полярных крачек численностью около 50 пар. Во всех обследованных гнездах 26/VI было по 2—3 яйца.

Белошекая казарка (*Branta leucopsis*). Экологии гнездования белошекой казарки на «кошках» нами посвящена отдельная статья, поэтому здесь мы ограничимся лишь краткими данными. Обнаруженная за пределами известного гнездового ареала вида колония белошекой казарки насчитывает на обследованных островах примерно 300 гнездовых пар. Общая численность взрослых птиц составляет около 950. Гнезда располагались по песчаной гряде в колосняке и на ровных открытых участках берега. В конце июня в большинстве гнезд белошекой казарки (около 65%) были сильно насиженные кладки или даже яйца с проклевом. Первые птенцы отмечены 24/VI. Поскольку для белошекой казарки характерны, с одной стороны, высокая плотность насиживания, а с другой — активный способ защиты потомства, отход кладок был низок, несмотря на заметность и доступность гнезд: из 160 обследованных гнезд только 3 (1,87%) оказались разоренными.

Заселение белошекой казаркой песчаных отмелей в окрестностях о-ва Колгуева произошло, судя по опросным данным, около 4 лет назад. Вначале местные жители не трогали колонию белошеких казарок, однако по мере роста ее численности начали собирать яйца на ближних «кошках», как это практикуется у поморов по отношению к обыкновенной гаге, чайкам и другим птицам морских островов и побережий. В связи с этим необходимо создать заказник на «кошках» в окрестностях о-ва Колгуева.

Обыкновенная гага (*Somateria mollissima*). Еще в 60-е гг., по словам местных жителей, гнездилась в довольно большом количестве на «кошках» и по побережью о-ва Колгуева. Сейчас на о-ве Колгуеве не гнездится из-за усиления антропогенного пресса, а на «кошках» малочисленна. На Тонких кошках найдено всего 4 гнезда обыкновенной гаги, в которых в конце июня было по 1—5 насиженных яиц. Три гнезда располагались на ровных участках, в довольно густом колосняке, одно — на приморском лугу около бревна. Несколькими раз у берегов Тонких кошек мы наблюдали стайки обыкновенной гаги численностью примерно 100 особей. В основном это были самцы.

Гага-гребенушка (*Somateria spectabilis*). Согласно опросным сведениям, в 60-е гг. гага-гребенушка в изобилии гнездилась не только на островках у побережья о-ва Колгуева, но и на самом острове. Однако усиление антропогенного пресса в результате разрастания поселка привело к тому, что на о-ве Колгуеве гребенушка не гнездится, а в окрестностях его численность вида резко снизилась. Так, на Тонких кошках обнаружено лишь 6 гнезд гаги-гребенушка, несмотря на обилие пригодных для гнездования мест. Все гнезда располагались открыто. Пять из них находились на ровных участках приморского луга с разреженной низкорослой растительностью и даже не были приурочены к имеющимся здесь выбросам плавника (бревна, доски). Одно гнездо находилось у подножия песчаной гряды в редком колосняке и тоже практически не имело прикрытия. Компенсируя открытое и доступное расположение гнезд, самки гаги-гребенушки сидят очень плотно и не уходят с гнезда до последнего момента. Несколькими раз неподалеку от гнезда с насиживающей самкой мы видели самцов гребенушки.

В конце июня во всех обнаруженных гнездах гребенушки были сильно насиженные яйца. Количество яиц колебалось от 4 до 6, в среднем $4,6 \pm 0,12$. Размеры яиц (мм): $60,8-68,1 \times 40,6-44,5$, в среднем $64,96 \pm 0,37 \times 43,39 \pm 0,21$ ($M \pm x$) ($n=19$). В двух случаях обнаружены

смешанные кладки в гнездах белошекой казарки. В одном гнезде кроме яиц казарки находились 4 яйца гаги-гребенушки, во втором — 3. Оба гнезда были расположены в густых куртинах колосняка, на песчаных буграх.

Периодически у берегов и в окрестностях о-ва Колгуева нам встречались группы и стаи гребенушек от 3—5 до 300 особей. Самая крупная стая гребенушек численностью примерно 300 птиц отмечена в море у песчаной косы Тонких кошек. В стае преобладали самки и молодые самцы. Взрослые самцы составляли около трети всех птиц. По литературным сведениям (Исаков, 1952), а также по данным старожилов, раньше у берегов о-ва Колгуева собирались огромные, тысячные стаи линных гребенушек. Сейчас такие скопления уже не отмечаются. Вероятно, это объясняется уменьшением общего количества гребенушек в окрестностях о-ва Колгуева, а также откочевкой их в другие места. В частности, большое количество линных гаг ежегодно наблюдается у побережья о-ва Большой Зеленец в Хайпудырской губе Баренцева моря (Кравченко, устн. сообщ.). В середине июля 1989 г. нами отмечены выводки гребенушки, которые в течение нескольких дней держались в каменистой бухточке у восточного побережья о-ва Долгого. Всего учтено 20 самок и около 35 пуховых птенцов (примерно 7 выводков по 4—5 птенцов). Размеры большинства гагачат составляли около 1/5 размера взрослой птицы.

Морянка (*Clangula hyemalis*). В низменной части о-ва Васьянского в старом чайьем гнезде найдена насиживаемая самкой кладка морянки из 1 яйца размером 49,9×39,9 мм.

Длинноносый крохаль (*Mergus serrator*). Обычная гнездящаяся птица. На Тонких кошках обнаружено 10 гнезд длинноносого крохалья, из которых 4 (40%) были расположены в густых куртинах колосняка под навесом стеблей, 4 (40%) — под бревнами, досками и прочими предметами, 1 (10%) — в норе, вырытой на склоне песчаной гряды, 1 (10%) — в 7—8 м от крыльца избушки, под большим пластмассовым ящиком. Самка сидела очень плотно, распутив хвост, взъерошившись, и шипела на человека. Во всех гнездах в конце июня были яйца, в большинстве — свежие. Количество яиц в кладках 4—10, в среднем $7,87 \pm 0,22$. Судя по сравнительно небольшому количеству яиц, многие кладки были, вероятно, незавершенными.

Кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). Обычная гнездящаяся птица. На каждом из обследованных островков и отмелей было по 3—6 пар куликов-сорок. В конце июня в гнездах были сильно насиженные яйца, в одном гнезде — 1 яйцо с проклевом и 1 недавно вылупившийся птенец.

Пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Пара гнездилась под застрехой избы. В конце июня в гнезде были большие (примерно 7—8-дневные) птенцы.

Белая трясогузка (*Motacilla alba*). Пара птиц держалась неподалеку от избы. В конце июня трясогузки летали с кормом, в гнезде в это время были птенцы.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьев Г. П. Отряд чайки//Птицы Советского Союза. — М., 1951. — Т. 3. — С. 373—603.
Исаков Ю. А. Гага-гребенушка//Птицы Советского Союза. — М., 1952. — Т. 4. — С. 531—538.
Юдин К. А., Фирсова Л. В. Бургомистр//Птицы СССР. Чайковые. — М.: Наука, 1988. — С. 165—174.

NESTING ORNITHOFAUNA OF THE ENVIRONS NEAR KOLGUYEV ISLAND

S u m m a r y

Data on the nesting ornithofauna in sandy shallows near Kolguyev Island, the Barents Sea, are given in the paper. Totally around 330 *Larus Hyperboreus*, 300 *Branta leucopsis*, 125—130 *Larus argentatus heuglini* nests have been registered. A colony of *Sterna paradisaea*, consisting of 50 pairs, a few nests of *Somateria mollissima* and *S. spectabilis* nests of *Mergus serrator* and some other species have been discovered.

ОНТОГЕНЕЗ

В. С. Шкарин

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЭМБРИОГЕНЕЗ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ
НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Наши материалы по размножению и эмбриональному развитию большой синицы (*Parus major*) в 1977—1981 гг. в Кемеровской области могут служить дополнением к многогранным отечественным исследованиям (Лихачев, 1957; Езерскас, 1963; Нумеров, 1978; Смирнов, Тюрин, 1981; Смогоржевская, 1981; Скляренко, Морозов, 1988; Яремченко, Болотников, 1988) биологии вида на разных участках ареала.

Большая синица является обычным видом, охотно заселяющим искусственные гнездовья. Обследовано 35 гнезд. Изучали гнездостроение, яйцекладку, особенности насиживания, эмбриональное развитие. Поведение и характер изменения температуры в гнездах записывали осциллографом Н-700, применяя в качестве датчиков термосопротивления МТ-54. Продолжительность инкубации определяли как среднее время развития эмбрионов в последних яйцах кладок. Зародышей извлекали из яиц, обсушивали фильтровальной бумагой, измеряли, взвешивали, описывали стадии развития, используя признаки, приведенные в работах В. Гамбургера и Г. Гамильтона (Hamburger, Hamilton, 1951), М. Н. Рагозиной (1961), Д. Н. Гофмана (1977), А. И. Шуракова (1981). В качестве предпоследней антенатальной стадии нами принята 40-я — момент наклева (Шкарин, Родимцев, 1989).

Гнездостроение. Детально прослежено строительство 12 гнезд. Синичник гнездовая пара занимает заранее. При осмотре мы обнаружили синичники с птицами, сооружение гнезд в которых началось только через 6 и 7 сут. Строительство продолжается 6—8 сут в несколько этапов: в основание укладывается сухая трава, над ней — мох, лоток выстилается заячим пухом и конским волосом. Толщина слоев различная. Например, в одном гнезде трава составляла около 3, мох — 4, волос — 1 см. Обязательным компонентом гнездового материала является шерсть. Трава и мох могут отсутствовать, но вся постройка занимает от четверти до половины высоты гнездовой камеры. В горизонтально вытянутых синичниках гнездо устраивается у задней стенки. Со временем подстилка гнезда превращается в плотную войлочнообразную массу.

Яйцекладка. На юге Западной Сибири большая синица приступает к яйцекладке в середине III декады апреля — в первой или начале II декады мая. Повторные кладки в 1978 и 1980 гг. обнаружены в конце мая — начале июня (рис. 1).

Первое яйцо откладывается чаще всего через 2—3, иногда 5—6 сут после завершения строительства гнезда. Но известен случай, когда гнездо было построено 3/V, а яйцекладка началась только 11/V. Интервал между откладкой яиц близок к 24 ч. 2-суточный перерыв

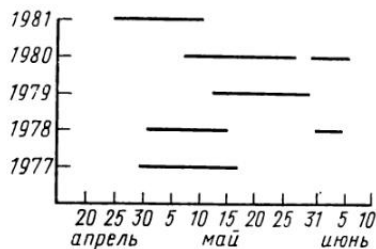


Рис. 1. Время яйцекладки большой синицы в разные годы

в появлении очередного яйца зафиксирован в двух гнездах: перед 3-м и 12-м, последним, яйцом. Откладка яиц происходит между 5 и 6 ч. Это противоречит данным по Пермской области (Пантелеев, 1976, 1978) и подтверждается наблюдениями в Норвегии (Haftorn, 1985). Морфометрия и соотношение составных частей яиц приведены в табл. 1.

Таблица 1
Размеры и состав яиц большой синицы

Показатели	<i>n</i>	<i>M</i>	$\pm m$	$\pm \sigma$	<i>C</i> , %
Длина, мм	189	18,1	0,05	0,71	3,9
Ширина, мм	189	13,8	0,03	0,40	2,9
Индекс формы	189	1,32	0,003	0,04	2,8
Объем, см ³	23	1,72	0,02	0,11	6,7
Масса ненасиженных яиц, г	54	1,76	0,02	0,18	10,1
белка, г	6	1,24	0,02	0,05	4,4
%	6	70,0	—	—	—
желтка, г	6	0,35	0,03	0,05	9,5
%	6	20,1	—	—	—
скорлупы, г	6	0,17	0,01	0,03	19,3
%	6	9,9	—	—	—
Содержание влаги в желтке, %	6	58,1	—	—	—
Содержание влаги в белке, %	6	90,9	—	—	—

Среди завершенных кладок отмечены две с максимальным числом яиц (14), минимальное число яиц (6) имели две повторные кладки. Средняя величина кладки ($n=20$) составила $11,7 \pm 0,3$ ($C=10,8\%$) яйца.

Насиживание. В первую половину периода яйцекладки яйца прикрыты шерстью и на ощупь холодные. Сходное положение высказывают С. Л. Скляренко и В. А. Морозов (1988). Однако по актограммам можно судить, что уже с появлением в гнезде 1-го яйца большие синицы регулярно от 18—19 до 21—23 ч пробуют насиживать. Кратковременные «насиживания» наблюдаются иногда и в дневные часы. Мы проанализировали условия инкубации по двум гнездам: в гнезде № 1 поведение и температуру в зоне контакта (ЗК) наседного пятна с кладкой фиксировали в период откладки 1—6, в гнезде № 2 — 7—13 яиц (табл. 2).

Таблица
Параметры насиживания в период яйцекладки

Показатели	Гнездо № 1					Гнездо № 2						
	Номера яиц											
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Плотность, %	5	7	16	19	22	11	14	12	28	18	23	55
Перевоорты яиц, раз	16	12	36	37	51	16	52	41	98	68	70	94
Температура в ЗК, °С												
<i>M</i>	22	19	18	28	31	25	27	28	27	25	24	27
$\pm m$	0,7	0,4	0,9	0,4	0,3	0,3	0,4	0,6	0,4	0,4	0,6	0,4
<i>C</i> , %	18	13	44	13	11	10	13	17	18	17	25	23
<i>Max</i>	27	25	31	34	36	30	33	35	3	33	32	35

Исходя из принятых для начала развития эмбрионов птицы пороговых температур порядка 27—29,4°C (Орлов, 1987; Funk, Biellier, 1944) и полученных нами данных в гнездах большой синицы в период яйцекладки, законно полагать следующее. Попытки насиживать в первую половику яйцекладки не создают необходимых условий для развития зародышей: плотность насиживания низкая, температуры лишь кратковременно достигают пороговых величин, а частые перемещения птиц устанавливают в гнезде режим резких перепадов температур, не способствующий обогреву яиц. Попытки инкубировать яйца в период становления доминанты насиживания свойственны, видимо, всем птицам. Этим и объясняются такие явления, как «мнимое» насиживание (Гофман, 1969), «рассиживание» (Брагин, 1974), «вхождение» в ритм насиживания (Шкарин и др., 1979).

В период, когда самки прикрывают кладку шерстью, масса яиц не изменяется. Большие синицы открывают и прогревают кладку при наличии в гнезде 8—11 яиц, иногда после окончания яйцекладки. Таким образом, о начале насиживания можно судить и по «усушке» яиц. Первое снижение массы яиц началось в двух гнездах, контролируемых нами, на 9-е сут, т. е. за 2 и 3 сут до окончания яйцекладки, в третьем гнезде «усушка» отмечена после откладки предпоследнего яйца. С этого момента птицы не прикрывали кладку при слетах. К завершению яйцекладки насиживание обычно доминирует в поведении самки. За все время насиживания масса яйца сокращается в среднем ($n=8$) на $0,385 \pm 0,029$ г и составляет в момент выклева 77% от первоначальной.

В период собственно насиживания плотность устанавливается на уровне 96%, максимальные температуры в ЗК 38—39°C, число перемещений яиц в среднем 17,4 раза в час. С 6 до 19 ч наблюдаются ежечасные слеты наседки с гнезда продолжительностью от 3 до 10 мин. Зарегистрированные в некоторых гнездах периодические снижения температур в ЗК а 1,5—2,0° мы склонны объяснять тем, что в вечернее и ночное время в насиживании может принимать участие и самец.

Эмбриональное развитие. Характер насиживания у больших синиц, при котором прерывистое развитие эмбрионов сдвигается к концу яйцекладки, приводит к снижению морфологической разнородности зародышей в гнездах (табл. 3).

Таблица 3

Развитие эмбрионов в кладках большой синицы

Насиживание после яйцекладки, сут	Номера яиц												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Стадии развития												
5	27	27	27	27	27	25	25	24	23	22	22	—	—
7	34	34	34	34	34	—	—	34	32	32	30	29	29
11	40	40	40	40	40	40	40	39	39	39	39	39	—

Наличие в кладках большой синицы до 50% и более равноразвитых зародышей из первых яиц нарушает очередность появления из них птенцов и сокращает период вылупления до 1—2 сут, а иногда до нескольких часов. Темп роста и развития зародышей из последних яиц как наиболее высокий в кладках был нами принят за основу при составле-

нии возрастной шкалы эмбриогенеза большой синицы. Морфологическая характеристика эмбрионов по суткам инкубации приведена в табл. 4.

Для более полной характеристики эмбриогенеза большой синицы рассмотрим динамику белка и провизорных органов, выполняющих в основном главные отправления организма — питания, дыхания, выделения (рис. 2, 3).

Аллантоис в виде небольшого пузырька диаметром 1,5—2 мм появляется на 4-е сут развития. До 7,5 сут наблюдается интенсивное увеличение массы органа, которое заканчивается смыканием его на остром конце яйца. Это момент перехода к аллантоису всей функции дыхания и депонирования продуктов азотистого обмена (Рольник, 1968). После смыкания относительный рост аллантоиса замедляется, а затем стабилизируется (9—12-е сут) и вновь резко падает в связи с переходом зародыша к легочному дыханию и вылуплению. Морфологические признаки периода вылупления соответствуют 40-й стадии.

Желточный мешок — орган полного или частичного дыхания и питания эмбриона, растет относительно быстро первые 4,5 сут. В дальнейшем индекс желточного мешка до 7,5 сут резко снижается, относительно стабилизируясь на 8—12-е сут перед вторым резким падением в период вылупления. В первом случае падение индекса желточного мешка мы связываем с одновременным интенсивным ростом аллантоиса и тела зародыша, во-втором — с частичной редукцией при втягивании.

Белок в развивающемся яйце птиц является основой водного ба-

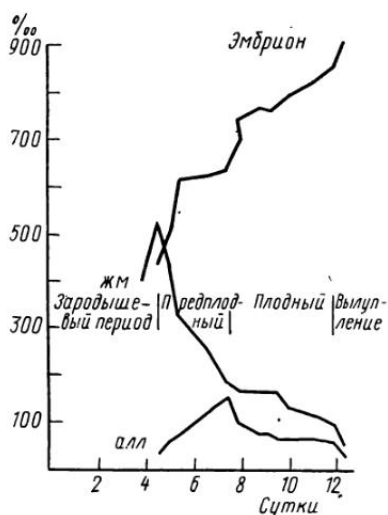


Рис. 2. Возрастные изменения относительной массы аллантоиса (АЛЛ) и желточного мешка (ЖМ)

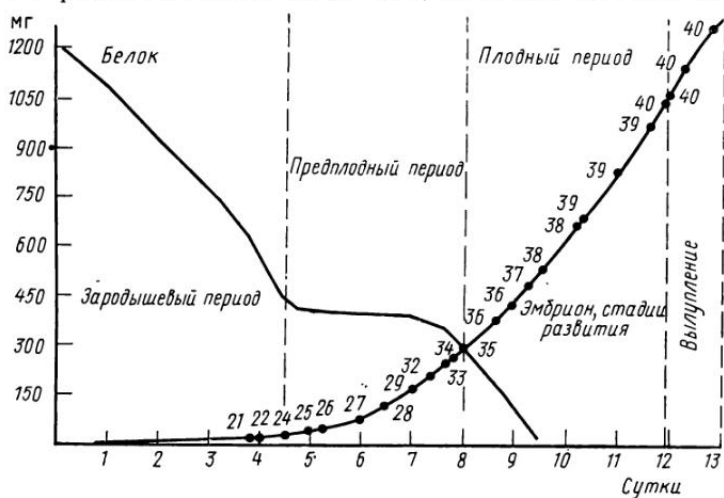


Рис. 3. Рост и развитие эмбрионов, динамика белка в период инкубации.

Таблица 4

Нормальное развитие эмбрионов большой синицы

Возраст, сут	Стадия	Масса, г	Морфологические признаки (размеры, мм)
1	2	3	4
2	10	—	Зародышевый диск 2,25. Три мозговых пузыря хорошо различимы. Сомитов 10 пар
4	22	0,011	Поворот тела на левый бок завершен. Масса пузырька аллантаонса 0,002 г. Дл. головы 2,0. Диам. глаза 0,45; хрусталика 0,2. Крыло: дл. 0,6; шир. 0,9.
5	25	0,030	Образуются локтевой и коленный суставы. Пальцевая пластинка крыла имеет вид ланцета, ноги — округлая. Дл. головы 3,25. Диам. глаза $0,8 \pm 0,07$; хрусталика $0,3 \pm 0,04$. Нога: дл. 1,5; шир. 1,1.
6	27	0,060	На пальцевых пластинках появляются бороздки, отделяющие пальцы. Виден бугорок клюва. Дл. головы $4,0 \pm 0,4$. Диам. глаза $1,1 \pm 0,1$; хрусталика $0,5 \pm 0,07$. Дл. клюва от глаза 0,8. Крыло: дл. $1,07 \pm 0,08$; шир. $1,23 \pm 0,18$. Нога: дл. $2,13 \pm 0,2$.
7	29	0,158	Крыло согнуто в локтевом суставе, нога в коленном. Хорошо обозначено отверстие наружного уха. Дл. головы 5,6. Диам. глаза 1,7; хрусталика 0,6. Дл. клюва от глаза 0,8. Крыло: дл. 2,1; шир. 2,2. Нога: дл. 4,5.
8	35	0,307	Перепонка между пальцами исчезает. Различимы суставы пальцев. Перьевые бугорки на птерилиях и перепонке крыла. Закладка ноздрей и копчиковой железы. Дл. головы 8,2; шир. 5,9. Диам. глаза 3,4; хрусталика 0,9. Дл. клюва от глаза 2,3; от лба 3,0; угла 3,6. Плечо 3,2; предплечье 2,3; кисть 3,0. Голень 4,0; цевка 2,0; пальцы 2,4. Диам. уха 1,2.
9	36	0,397	Видны фаланги пальцев, пальцевые подушки, зачатки когтей. Бугорок среднего мозга уплощается. Обозначился сосочек клоаки. Дл. головы 9,1; шир. 7,0. Диам. глаза 3,7; хрусталика 1,0. Дл. клюва от глаза 2,6; лба 2,7; угла 3,8; ноздри 1,3. Плечо 3,4; предплечье 3,4; кисть 3,0. Голень 5,0; цевка 2,8; пальцы 3,0. Диам. уха 1,3.

1	2	3	4
10	38	0,60 ± 0,02	<p>На цевке хорошо видны границы чешуй, в местах налегания обозначились валики, Когти уплощены, загнуты, концы их ороговели. Клоакальный сосочек начинает втягиваться в центре. Нижнее веко прикрывает на 3/4 или полностью хрусталик. На бедре появилась складчатость кожи. Перьевые конусы пигментируются.</p> <p>Дл. головы 10,5 ± 0,17; шир. 7,9 ± 0,1.</p> <p>Диам. глаза 4,4 ± 0,7; хрусталика 1,1 ± 0,02.</p> <p>Дл. клюва от глаза 3,2 ± 0,1; лба 2,8 ± 0,1; угла 4,0 ± 0,1; ноздри 1,7 ± 0,1.</p> <p>Плечо 4,6 ± 0,1; предплечье 4,3 ± 0,1; кисть 4,3 ± 0,1.</p> <p>Голень 6,5 ± 0,15; цевка 3,6 ± 0,11.</p> <p>Пальцы 4,0 ± 0,1; коготь 3-го пальца 0,96.</p> <p>Диам. уха 1,9; ноздри 0,6.</p> <p>Перьевые конусы на птерилиях (шт. × дл.): спинная 7,7 ± 0,5 × 5,2 ± 0,7, затылочная 5,6 ± 0,4 × 6,7 ± 0,8, надглазничная 5,2 ± 0,5 × 6,0 ± 0,8, плечевая 5,3 ± 0,2 × 5,2 ± 0,6</p>
11	39	0,86 ± 0,03	<p>Нога оформляется: подошвенные мозоли в сосочках, чешуи начинают налегать друг на друга. Складчатость кожи усилилась. Веки сомкнулись.</p> <p>Клоака почти или совсем втянута. Желточный мешок принимает форму башмака.</p> <p>Дл. головы 11,3 ± 0,2; шир. 8,4 ± 0,04.</p> <p>Диам. глаза 4,7 ± 0,04; хрусталика 1,2 ± 0,03.</p> <p>Дл. клюва от глаза 3,3 ± 0,07; лба 2,8; угла 4,4 ± 0,1; ноздри 1,7 ± 0,04.</p> <p>Шир. клюва 6,3.</p> <p>Плечо 5,0 ± 0,07; предплечье 4,6 ± 0,10; кисть 4,7 ± 0,1.</p> <p>Голень 7,1 ± 0,1; цевка 4,0 ± 0,1; пальцы 4,2; коготь 3-го пальца 1,04 ± 0,01.</p> <p>Диам. уха 2,1; ноздри 0,6.</p> <p>Перьевые конусы на птерилиях (шт. × дл.): спинная 8,5 ± 0,3 × 6,8 ± 0,3, затылочная 6,5 ± 0,2 × 8,6 ± 0,4, надглазничная 6,1 ± 0,4 × 7,8 ± 0,5, плечевая 5,5 ± 0,2 × 7,0 ± 0,4</p>
12	40	1,22 ± 0,03	<p>Наклев. Клюв в пуге, ноздри открыты. Желточный мешок втягивается. Перьевые конусы при подсыхании распушаются.</p> <p>Дл. головы 12,6 ± 0,1; шир. 8,9 ± 0,8.</p> <p>Диам. глаза 5,0 ± 0,06.</p> <p>Дл. клюва от глаза 3,6 ± 0,04; лба 3,0 ± 0,1; угла 5,1 ± 0,1; ноздри 1,9 ± 0,02.</p> <p>Шир. клюва 7,2 ± 0,1.</p> <p>Плечо 5,7 ± 0,1; предплечье 5,2 ± 0,02; кисть 5,1 ± 0,1.</p> <p>Голень 8,8 ± 0,1; цевка 4,6 ± 0,1; пальцы 4,6 ± 0,1; коготь 3-го пальца 1,07.</p> <p>Диам. уха 2,1; ноздри 0,7 ± 0,01.</p> <p>Перьевые конусы на птерилиях (шт. × дл.): спинная 9 × 8,2 ± 0,4, затылочная 6 × 9,6 ± 0,4, надглазничная 6 × 7,7 ± 0,3, плечевая 6 × 8,9 ± 0,3.</p>

ланса и полностью утилизируется при переходе к внутрикишечному питанию эмбриона. Узловые моменты в изменении белка были использованы М. Н. Рагозиной (1961) и Г. А. Шмидтом (1968) в качестве одного из основных критериев для разграничения периодов зародышевого звена в онтогенезе выводковых птиц. С этой целью мы проанализировали динамику белка в соотношении с массой и развитием эмбрионов большой синицы. В первые 4,5—5 сут насиживания масса белка быстро уменьшается за счет перехода воды в желток. Следующий этап резкого сокращения массы белка происходит после 7-х сут. Он связан с заглатыванием белка вместе с амниотической жидкостью, т. е. становлением внутрикишечного питания эмбрионов. К 10-м сут свободный белок в яйце полностью используется.

Приведенный выше материал позволяет на основе смены способов питания и дыхания эмбрионов выделить границы периодов зародышевого звена онтогенеза большой синицы:

1. Зародышевый период — от начала инкубации до 4,5 сут — 1—24, 25 стадии развития.
2. Предплодный период — от 4,5 до 8 сут — 26—34, 35 стадии.
3. Плодный период — от 8 до 11,8 сут — 36—39 стадии.
4. Вылупление — от 11,8 до 12,5—13 сут — 40 стадия.

Вылупление происходит дружно. Масса вылупившегося птенца ($n=6$) равна $1,31 \pm 0,003$ г.

ЛИТЕРАТУРА

- Брагин Л. Б. Режим естественной инкубации гоголя в Лапландском заповеднике//Мат-лы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. — Ч. 2. — С. 32—34.
- Гофман Д. Н. Температурные условия эмбриогенеза скворца (*Sturnus vulgaris* L.)//Биол. науки. — 1969. — № 3. — С. 28—32.
- Гофман Д. Н. Сходство и различия в морфогенезе зародышей птиц с разными сроками инкубации//Эволюция темпов индивидуального развития животных. — М.: Наука, 1977. — С. 234—244.
- Езерскас Л. И. Морфологическая характеристика кладок птиц дуплогнезников в Литовской ССР//Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф. — Тарту, 1963. — С. 69—71.
- Лихачев Г. Н. Дополнительные данные по характеру размножения большой синицы в искусственных гнездовьях//Тр. Приокско-террасного гос. заповедника. — 1957. — Вып. I. — С. 248—265.
- Нумеров А. Д. Материалы по численности и продуктивности большой синицы в Окском заповеднике//Тр. Окского гос. заповедника. — 1978. — Вып. 14. — С. 352—357.
- Орлов М. В. Биологический контроль в инкубации. — М.: Россельхозиздат, 1987. — 223 с.
- Пантелеев М. Ф. Характер прерывистой инкубации в период яйцекладки у большой синицы//Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. — Пермь, 1976. — С. 306—307.
- Пантелеев М. Ф. Биология гнездовой жизни птиц-дуплогнезников в условиях Камского Предуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Казань, 1978. — 20 с.
- Рагозина М. Н. Развитие зародыша домашней курицы в его соответствии с белком и оболочками яйца. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 167 с.
- Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц. — М.: Наука, 1968. — 424 с.
- Скляренок С. Л., Морозов В. А. О гнездовой биологии большой синицы (*Parus major major*) в Джунгарском Алатау//Экология и поведение птиц. — М.: Наука, 1988. — С. 108—117.
- Смирнов О. П., Тюрин В. М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — Вып. 16. — С. 185—188.
- Смогоржевская Л. И. К биологии большой синицы (*Parus major*) в Каневском заповеднике//Вестн. Киев. ун-та. — 1981. — С. 76—79.
- Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. — М.: Наука, 1968. — 231 с.

Шкарин В. С., Родимцев А. С. Рост и развитие зародышей скворца (*Sturnus vulgaris* L.)//Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири.—Томск, 1989.—С. 93—102.

Шкарин В. С., Маркс Л. П., Родимцев А. С. Условия возникновения разновозрастности птенцов в гнездах рябинника, скворца, береговушки//Тез. докл. науч. конф. зоологов педагогических институтов, с. 2.—Ставрополь, 1979.—С. 362—363.

Шураков А. И. Стадии развития воробьиных птиц//Гнездовая жизнь птиц.—Пермь, 1981.—С. 3—33.

Яремченко О. А., Болотников А. М. Биология размножения большой синицы//Орнитология.—М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988.—Вып. 23.—С. 81—93.

Funk E. M., Bieller H. V. The minimum temperature for embryonic development of the domestic fowl (*Gallus domesticus*)//Poultry Sci.—1944.—Vol. 23.—P. 538—541.

Haftorn S. Recent Research on Titmice in Norway//Acta 18 Congr. Intern. Ornithol.—Moscow, 1985.—P. 137—155.

Hamburger V., Hamilton H. S. A series of normal stades in the development of the chick embryo//J. Morphol.—1951.—Vol. 8.—P. 48—92.

V. S. Shkarin

BREEDING AND EMBRYOGENY OF THE GREAT TITMOUSE (*PARUS MAJOR*) AT THE SOUTH OF WEST SIBERIA

Summary

Egg-laying of the Great Titmouse starts in late April to the first half of May at the south of West Siberia. Second clutches were laid in late May to early June. Mean clutch size is $11,7 \pm 0,3$ eggs. Birds start to incubate the eggs just before the clutch completion, this leads to synchronization in embryogeny and reduces hatching time to 1—2 days in nest. Tables for normal development to embryos are given. A periodicity of embryonic development is elaborated on the basis of albumen dynamics and the temporal embryonic organs. Mean weight of a newly hatched chick is $1,31 \pm 0,003$ gm.

И. Р. Беме

РАЗВИТИЕ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ БУРОГОЛОВИИ И ДЖУНГАРСКОЙ ГАЙЧЕК В ОНТОГЕНЕЗЕ

Изучение поведения и звуковой сигнализации синиц привлекает внимание многих исследователей. Однако полный набор звуковых сигналов описан лишь у трех видов — *Parus major*, *P. carolinensis*, *P. hudsonicus* (Gompertz, 1961; Smith, 1972; McLaren, 1976). Для буроголовой гайчки были описаны лишь отдельные сигналы, входящие в ее репертуар (Thielcke, 1968; Bergman, Helb, 1982). Сведения о становлении акустического репертуара других видов синиц еще более скудные. Основные работы в этой области принадлежат Сасвари (Sasvari, 1971 а, в), которая изучала развитие сигналов у большой синицы, черноголовой гайчки и лазоревки. Ранее нами описаны закономерности развития акустических сигналов у хохлатой и рыжешейной синиц (Беме, 1983, 1987). Настоящее сообщение посвящено рассмотрению развития акустических сигналов двух близких видов гайчек — буроголовой и джунгарской, ранее объединявшихся в один вид (Воинственный, 1954). Для этих синиц нами выявлены основные стадии развития и становления звукового репертуара, типы песен, а также исследованы поведенческие ситуации, в которых используются различные типы позывов.

Материал и методика

Трех птенцов буроголовой и трех птенцов джунгарской гайчек выращивали в изоляции от взрослых птиц своего вида. Ежедневно проводили запись издаваемых ими звуковых сигналов с регистрацией поведенческих ситуаций, в которых использовались различные позывы. Регистрацию сигналов осуществляли с использованием магнитофона «Репортер-5» с микрофоном МД-82А. Все полученные записи проанализированы на слух, и более 1000 сигналов отобрано для проведения приборного анализа и изучения их спектральных и временных характеристик. В этих целях использовался сонограф «Sonograph 7029А» фирмы Kay Electric Co. и спектрограф «Спектр 1». Для каждого сигнала были определены следующие параметры: общий диапазон частотного спектра, характер распределения энергии между частотными составляющими, рисунок частотной модуляции, общая длительность и внутренняя временная структура позывов. Для основных типов позывов и песен приведены сонограммы. Названия сигналов даны согласно классификации позывов, предложенной Г. Н. Симкиным (1976).

Развитие сигналов буроголовой гайчки

За птенцами буроголовой гайчки вели наблюдения с 1-го дня жизни в гнезде, затем птенцов в возрасте 8—12 дней взяли из гнезда и дальнейшие исследования проводили в лаборатории. В момент начала лабораторного эксперимента у птенцов был зарегистрирован только сигнал «пищевой I», однако он уже не служил ответом на любой раздражитель, как у птенцов более молодого возраста, а издавал-

ся во время пищевой реакции. Позыв «пищевой I» (рис. 1, а) — это сдвоенный сигнал сложной оберточной структуры. В каждой из его посылок можно различить от 3—4 до 7—8 негармонических обертонов

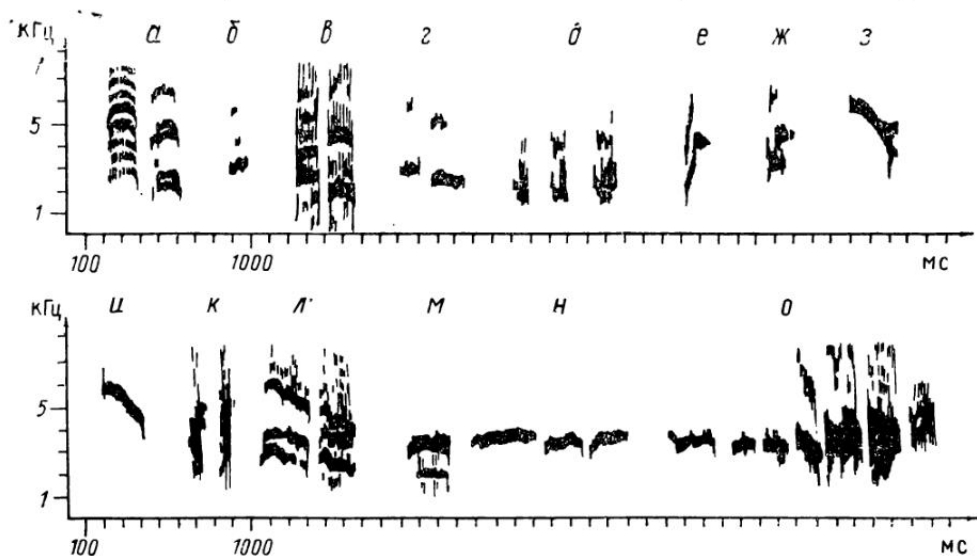


Рис. 1. Сонограммы акустических сигналов буроголовой гайчки:

а — сигнал «пищевой I»; б — «насыщения»; в — «пищевой II»; г — сигнал «ленивого выпрашивания пищи»; д — «испуга»; е — «пинь»; ж — «пит»; з — «тци»; и — «цзи»; к — беспокойства «чт»; л — «чи-джжа»; м — «чжааа»; н — «песня I»; о — «песня II»

с отчетливым перетеканием энергии по обертонам. В первой посылке сдвоенного сигнала чаще всего выделяются 2—3 обертона, 2,8—3,1; 5,4—4,5 и 6,3—6,7 кГц. Иногда в ней на фоне многочисленных обертонов энергетически резко выделяется лишь один — 4,8—5,6 кГц. Энергетически наиболее мощные обертоны второй посылки сигнала, как правило, группируются в промежутке между основными энергетическими максимумами первой посылки (3,1—3,5 и 4,0—4,5 кГц). Длительность первой и второй посылок примерно одинакова — 150 мс. Межимпульсные интервалы, разделяющие компоненты сигнала, колеблются в пределах 40—80 мс. В этот период у птенцов после насыщения зарегистрирован «сигнал насыщения». Это односложный тихий покрик (рис. 1, б), как правило, с тремя обертонами, из которых первый (2,6—3,1 кГц) несет максимальную энергию. Два других расположены в областях 3,7—4,1 и 4,9—5,8 кГц. В структуре позыва различаются частотные модуляции. Общий диапазон сигнала 2,5—5,8 кГц, длительность 90 мс. Этот позыв относится к категории комфортных сигналов, он используется птенцами только в спокойном состоянии, часто с закрытыми глазами.

Сигнал «пищевой II» (рис. 1, в) появляется у птенцов буроголовой гайчки на 12-й день жизни и выполняет функции сигнала «пищевой I» при выпрашивании корма. Он также состоит из двух слогов и имеет широкополосную «шумовую» структуру, на фоне которой выделяется несколько (2—3) негармонических обертонов. Максимум энергии в обеих составляющих приходится на обертоны 2,0—3,0 кГц. Общий частотный диапазон сигнала 1,5—3,0 кГц, длительность позыва 170—270 мс.

В этот временной период при появлении корма перед сытым

птенцом используется сигнал «ленивого выпрашивания пищи», который иногда сопровождается недолгим раскрытием клюва. Сигнал состоит из 1—2 слогов (рис. 1, *г*). Первый посыл — короткое «ци» — имеет в составе 1—2 частотные составляющие (первая расположена в области 2,6—3,5 кГц, вторая — 4,2—5,2 кГц). Изредка в сигнале намечается и третья составляющая в области 6,6—7,2 кГц. Второй элемент посылы — длительное «джжа» — имеет слабовыраженную обертоновую структуру в диапазоне 1,0—6,0 кГц, максимум энергии приходится на основной обертоном в области 2,6—3,1 кГц. Общий частотный диапазон сигнала 2,0—7,2 кГц, длительность варьируется в широких пределах и зависит от состояния птенца.

На 14-й день после вылупления в потоке 2-сложных пищевых сигналов изредка появляются 2—3-сложные сигналы «слетка». Они включают короткий звук «ци» и два покрика «джжа». Элемент «ци» имеет 2—4 и более легко выделяемых обертонов на фоне «шумовой» структуры. Максимальная энергия приходится на основной обертоном, лежащий в области 2,5—3,0 кГц. Общий частотный диапазон элемента «ци» 1,0—8,0 кГц, длительность 110 мс. Элемент «джжа» также имеет обертоновую структуру. Энергетический максимум — 2,0—2,5 кГц — приходится на основной обертоном. Остальные обертоны расположены в областях 3,0—3,5 и 4,2—4,8 кГц. Общий частотный диапазон 1,5—8,0 кГц, длительность 130—150 мс. Сигнал «слетка» появляется в репертуаре птенцов одновременно с элементами поведения, характерными для взрослых птиц (приподнимание перьев на голове при волнении, попытках прятать голову под крыло при засыпании и т. п.).

На 15-й день жизни у одного из птенцов буроголовой гаички формируется сигнал, который издается при испуге и дискомфорте, — «чррр» (рис. 1, *д*). Он имеет широкополосную шумовую структуру, частотный диапазон 1,5—6,0 кГц, длительность 85 мс.

На 17-й день птенцы вылетают из гнезда, а на 23-й начинают самостоятельно кормиться. После вылета из гнезда и до месячного возраста в вокальном репертуаре птенцов отмечены значительные изменения. Хотя в нем по-прежнему доминируют пищевые сигналы, особенно «слетка», наблюдается резкое увеличение числа позывов других типов.

1. «Тревожная трель» — быстрый высокий позыв, состоящий из трех повторяющихся элементов, частоты которых поднимаются от 4,2 до 5,0 кГц за 60 мс, длительность «трели» составляет примерно 200 мс. Этот сигнал впервые издал старший птенец при резком движении ветвей около клетки. Остальные птицы, в том числе и принадлежащие к другим видам, восприняли его как сигнал тревоги — затаялись и некоторое время оставались неподвижными.

2. Контактный сигнал «пинь» (рис. 1, *е*), иногда объединяющийся с сигналом «ци». В первое время птенцы используют его при контактах на близком расстоянии. Сигнал имеет две частотные составляющие. Первая из них за 30 мс изменяет частоту от 3,5 до 7,0 кГц, вторая имеет быстро возрастающий фронт частот от 1,5 до 4,5 кГц за 50 мс и «хвост», на который приходится максимальная энергия сигнала — 4,0—4,5 кГц, длительность этой части позыва 50 мс. Общий частотный диапазон сигнала «пинь» 1,5—7,0 кГц, длительность 90 мс.

3. Контактный сигнал «пит» (рис. 1, *ж*), который также служит для общения птиц на близком расстоянии. Это сверхкороткий щелчок с частотой 1,5—7,5 кГц и растянутая более низко частотная часть с диапазоном 2,0—4,6 кГц. Максимум энергии приходится на область 4,0—4,6 кГц, длительность позыва 100—150 мс.

4. Контактный сигнал «ци» служит для связи птиц при перемещениях. Он имеет две частотные составляющие колоколовидной формы — 5,3—5,8 и 6,7—7,5 кГц. Частотный диапазон сигнала 5,3—7,5 кГц, длительность 80 мс.

5. Сигнал «тции» используется для контактов, но с небольшим оттенком тревоги (рис. 1, з). Это модулированный позыв с понижением частоты от 6,4 до 2,6 кГц, длительность его 220 мс.

6. Сигнал «цзи», близкий к предыдущему типу (рис. 1, и). Его выкрикивает испуганная птица. При слабой тревоге издается в виде одиночных посылок, при нарастании тревоги посылки объединяются в группы. Позыв «цзи» — частотно модулированный сигнал с понижением частоты от 7,0 до 4,0 кГц, его длительность 200 мс.

7. Сигнал беспокойства «чт-чт-чт» (рис. 1, к) птицы издают при совместных перемещениях. Позыв имеет «шумовую» структуру с диапазоном частот 1,7—7,5 кГц и длительностью около 70 мс.

8. Крик «чи-джжа» (рис. 1, л) издается очень часто и почти всегда связан с повышенным беспокойством или возбуждением птицы. Это сигнал «шумовой» структуры, на фоне которой ясно выделяются 3 обертона (как и в случае пищевых сигналов), они располагаются в областях 2,7—3,5; 3,5—4,1; 4,8—6,2 кГц для первого элемента и 2,3—3,2; 3,5—4,1 и 3,8—5,0 кГц для второй части сигнала. Обертоны несут микромодуляции. Длительность первого элемента 230 мс, второго 200 мс. Общий частотный диапазон сигнала 1,4—6 кГц, длительность 500 мс. Иногда элемент «чи» не используется. В таком варианте сигнал не связан с тревожным состоянием птицы. На фоне шумовой структуры сигнал имеет 4 ясно выраженных колоколовидных обертона (1,5—2,0; 2,0—2,5; 3,0—3,8 и 3,5—4,2 кГц). Общий частотный диапазон 1,0—8,0 кГц, длительность 200 мс.

9. Сигнал тревоги «джааа» (рис. 1, м) издается гайчками при сильном волнении. Это широкополосный сигнал с несколькими обертонами (1,4—1,9; 2,0—2,8; 2,7—3,8 кГц). Диапазон частот сигнала 1,4—5,3 кГц, длительность меняется от 150 до 270 мс.

10. Сигнал тревоги «черрара» используется птицами этого вида чрезвычайно редко, чаще всего как часть агрессивной песни (см. песню V). Этот частотно модулированный позыв шумовой природы располагается в диапазоне частот 1,7—8,0 кГц, энергетический максимум приходится на частоты 1,7—5,4 кГц, длительность позыва 2 с.

Помимо перечисленных сигналов большое место по значимости и частоте использования занимают различные виды вокальной активности. К 1,5—2-месячному возрасту у гайчек отмечается большое разнообразие песен, которые строятся на основе соединения различных или повторения одних и тех же позывов, как правило, оборонительных. Гайчки часто исполняют песни при взаимном преследовании или других типах агрессивных взаимодействий. Ниже мы приводим наиболее часто встречающиеся типы песен буроголовых гайчек.

I. Песня состоит из нескольких повторяющихся элементов «ции» (рис. 1, н), длительность которых в середине песни равна 250 мс, в начале и конце — 150—180 мс. Общая длительность песни 1,4 с. Элементы песни слабо частотно модулированы, их диапазон 2,8—4,1 кГц.

Следующие два типа песен слабо связаны с системой позывов.

II. Песня имеет зачин, среднюю часть с модулированными составляющими и заключительную шумовую часть (рис. 1, о). Общий частотный диапазон частот от 1,4 до 7,0 кГц (3,0—4,1; 1,7—5,0; 1,4—7,0 для каждой песни соответственно). Общая длительность песни 3 с (600 мс, 1,3—5,0 с и 600 мс для каждой части песни соответственно),

которая может меняться за счет увеличения средней и заключительной частей песни.

III. Песня шумовой структуры (жужжащая), плохо разделяемая на элементы. Частотные характеристики песни постепенно понижаются к концу фазы. Частотный диапазон 1,3—6,5 кГц, длительность 1,2 с.

IV. Песня, состоящая из повторяющихся модулированных элементов нескольких типов, частотный диапазон песни 2,0—5,0 кГц, длительность 2,2 с (рис. 2, а).

V. Песня «тци-чень-черррара» состоит из нескольких отдельных позывов, объединенных одной ритмикой (рис. 2, б); частотный диапазон 1,7—6,5 кГц, общая длительность 2,4 с.

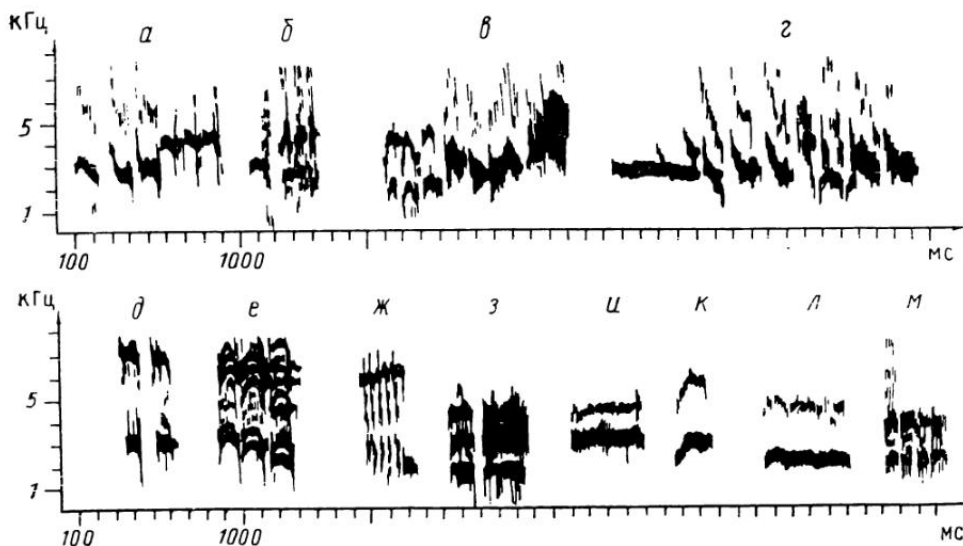


Рис. 2. Сонограммы акустических сигналов буроголовой и джунгарской гайчек. Сигналы буроголовой гайчки: а — «песня IV»; б — «песня V»; сигналы джунгарской гайчки: в — «песня I»; г — «песня II»; д — «пищевой I»; е — «пищевой II»; ж — «ленивого выпрашивания пищи»; з — «тревога I»; и — основной видовой крик»; к — возбуждения «пьи»; л — тревоги «пьи»; м — «черррара»

Развитие сигналов джунгарской гайчки

Птенцы джунгарской гайчки были взяты из гнезда в возрасте 10 дней в окрестностях Большого Алма-Атинского озера (Зайлиийский Алатау). В это время у птенцов отмечаются сигналы «пищевой I» и «насыщения». Позыв «пищевой I» (рис. 2, д) представляет собой высокочастотный модулированный сигнал с двумя частотными составляющими (3,0—3,8; 5,0—7,5 кГц), максимум энергии приходится на вторую из них, при этом наблюдается быстрый спад частоты от 7,5 до 5,5—6,0 кГц за 100 мс. Затем в течение 200—300 мс частота удерживается на этом уровне. Длительность сигнала 100—400 мс. Интервалы между позывами составляют 100—250 мс. В этом возрасте сигнал «пищевой I» еще служит ответом на все внешние раздражители.

Сигнал насыщения — это отдельные тихие писк с двумя частотными составляющими в области 2,9—3,8 и 5,5—7,0 кГц, длительность 20—30 мс. У птенцов развита оборонительная реакция: при приближении человека они прижимаются ко дну гнезда, втягивают голову в плечи.

На 13—15-й день жизни в репертуаре птенцов появляется новый позыв «пищевой II». Он состоит из 3—4 элементов: короткого «ци» и более длительного «чжаа» (рис. 2, е). Слог «ци» содер­жит 3 модули­рованные частотные составляющие с быстрым пони­жением частоты от 3,4 до 1,5 кГц, 5,5 до 4,5; 7,5 до 5,6 кГц за 50 мс. Слог «чжаа» имеет сложную оберто­нную структуру, в которой можно различить 10—12 обертонов колоколовидной формы. Максимум энергии приходится на 1—2 нижних обертона и на 3—4 верхних. В трех последовательных посы­лках наблюдается понижение энергетического максимума. В первой максимальная энергия сосредоточена в области 2,0—3,5; 5,4—6,4 и 6,0—7,3 кГц, во второй — 2,0—3,1; 4,8—5,6; 5,6—6,8, в третьей — 1,8—2,5; 2,5—3,2; 4,2—4,6 и 5,0—5,8 кГц. Длительность посылок одинакова — 100 мс. Интервалы между сигналами меняются в зависимости от состояния птенцов. В это время от пищевых сигналов отделяется позыв («ленивого выпрашивания пищи» (рис. 2, ж), который издается сытыми птенцами при виде корма. Сигнал имеет широкополосную (шумовую) структуру, на фоне которой ясно выделяются 2 частотные составляющие, несущие максимальную энергию — 2,0—4,0 и 5,0—6,3 кГц. Общий частотный диапазон сигнала 0,5—8,0 кГц, длительность уменьшается по мере затухания возбуждения птенцов от 250 до 150 мс.

В возрасте 16 дней от пищевых сигналов обособляется позыв «слетка», который имеет те же характеристики, что и позыв «пищевой II». Однако он, в отличие от «пищевой II», издается в виде отдельных посылок, никогда не объединяясь в серии. В 17-дневном возрасте птенцы покидают гнездо и перекликаются между собой в основном при помощи сигнала «слетка».

На 30-й день жизни в репертуаре птенцов появляется первый оборонительный сигнал — «тревога I», который гаички издают при приближении незнакомых людей, случайном вылете из клетки и т. п. Этот сигнал имеет шумовую структуру и состоит из 6 элементов разных типов, при этом 3 первых элемента образуют первую часть сигнала, а 3 последних — вторую (рис. 2, з). Частотный диапазон всего комплексного позыва 0—8,0 кГц, длительность 900 мс.

В возрасте 33 дней в акустическом репертуаре птиц появляется «птенцовое бормотание» — ворчащие шумовые звуки, которые издаются в спокойном состоянии, чаще с закрытыми глазами. На фоне шумовой структуры первых элементов прослеживаются 3—4 гармонические составляющие (1,5—2,0; 2,3—3,0; 3,0—3,5 и 3,8—4,5 кГц). Длительность этих посылок 100—200 мс. Два последних элемента имеют 2 частотные составляющие (1,5—2,0 и 2,3—3,5 кГц), максимум энергии приходится на вторую из них. Длительность элементов 200 мс.

В период от 1 до 1,5 месяцев у джунгарской гаички формируются следующие сигналы.

1. Основной видовой крик, которым птицы чаще всего перекликаются между собой, — «джаа» (рис. 2, и). Сигнал имеет сложную оберто­нную структуру с 2—4 составляющими, максимальная энергия приходится на область 2,7—3,5 кГц. Частотный диапазон позыва 1,5—4,5 кГц, длительность 400 мс.

2. Сигнал возбуждения «пьи-пьи-пьи-пьи» (рис. 2, к) — частотно модулированный сигнал, состоящий из 4 элементов с 2 негармоническими колоколовидными обертонами (2,0—3,5 и 4,0—5,5 кГц). Энергетический максимум приходится на основной обертон. Длительность одного элемента 180 мс, межимпульсный интервал 50 мс. Частотный диапазон всего позыва 2,0—5,5 кГц, длительность 540 мс. Птицы из-

дают его в момент сильного возбуждения, которое не всегда бывает связано с отрицательными эмоциями.

3. Тревожный позыв «пьиин» — «тревога II» (рис. 2, л). Это широкополосный слабomodулированный сигнал с двумя частотными составляющими 2,2—2,9 и 4,4—5,2 кГц, его длительность 400 мс. Позыв издается одиночными посылками с большими интервалами. Сигнал употребляется очень редко, издавая его, птица прижимает перья и принимает горизонтальное положение.

4. Тревожный сигнал «черрра-ра» — «тревога III» (рис. 2, м). Это шумовой сигнал со сложной, трудно дифференцируемой структурой, его частотный диапазон 1,5—4,5 кГц, длительность 130 мс. При максимальной тревоге верхняя частотная граница сигнала поднимается до 6,5 кГц, а длительность позыва увеличивается до 520 мс. Сигнал издается гаичками при сильном волнении, чаще в ответ на общую тревогу птиц других видов.

Помимо описанных выше сигналов у джунгарской гаички выделены редко употребляющиеся позывы «ци». Получить магнитофонную запись этих сигналов не удалось.

По данным А. Ф. Ковшаря, в природе джунгарская гаичка поет большую часть времени года, но редко и недолго. Он пишет: «В отличие от московки, которая может петь на протяжении получаса и даже часа, джунгарская гаичка редко поет больше 10 песен подряд» (Ковшарь, 1979). В наших экспериментах была отмечена очень низкая песенная активность этого вида синиц. Действительно, джунгарские гаички пели очень мало и редко, в основном в утренние часы, вместе с буроголовыми гаичками. Мы выделяем 2 типа песен, причем оба они практически не связаны с системой позывов. Первая песня состоит из трех частей с частотным диапазоном 1,0—6,0 кГц (рис. 2, в). Энергетический максимум сосредоточен на второй части песни — 1,5—4,3 кГц. Длительность песни 2,3 с. Первая часть песни включает 6 однотипных модулированных элементов с частотным диапазоном 1,0—5,0 кГц. Ее длительность 500 мс. Вторая часть содержит два модулированных элемента и длится примерно 500 мс. Третья часть имеет шумовую структуру, ее частотный диапазон 2,0—6,0 кГц, длительность 1,3 с.

Песня второго типа также состоит из 3 частей (рис. 2, г). Первая включает 2 немодулированных элемента с диапазоном частот 2,5—3,2 кГц. Вторая часть песни объединяет 3 модулированных элемента с частотами 1,5—4,5 кГц. Третья — 5 модулированных элементов с падающей частотой от 5,2 до 1,5 кГц. Общий частотный диапазон песни 1,5—5,2 кГц, длительность 2,1 с.

Обсуждение результатов

При анализе развития акустических сигналов двух видов гаичек можно выделить следующие основные принципы построения сигнальных систем. С самых ранних птенцовых позывов прослеживается формирование двух основных типов сигналов — группы «ци» и «джа». Элементы их присутствуют уже в позывах «пищевой I» обоих видов, но имеют в них более высокие частотные характеристики. В дальнейшем они становятся более низкочастотными, временные же параметры сигналов меняются слабо. Из этих двух основных позывов строятся многие сигналы взрослых птиц и птенцов, часто имеющие противоположные смысловые значения. Так, у буроголовой гаички элемент «джа» входит как в комфортный сигнал «ленивого выпрашивания пи-

щи», так и в позыв тревоги взрослых птиц. Этот же элемент присутствует у обоих видов в составе основного видового крика, издающегося при перекличках в стае и при повышении уровня возбуждения птиц. Он же входит в состав некоторых песен буроголовой гаички. Элемент «ци» также присутствует в репертуаре взрослых гаичек обоих видов. Он используется в основном как контактный сигнал или же входит в состав песен. Однако если у буроголовой гаички он представлен очень широко и используется во многих ситуациях, то джунгарская гаичка, ведущая более одиночный образ жизни, использует его крайне редко даже при перемещении в стае.

Помимо сигналов, имеющих генетическое родство с ранними птенцовыми позовами, в акустический репертуар гаичек включается большая группа позывов, формирующихся независимо в первые 1-2 месяца жизни. Но и при сравнении сигналов этой группы у джунгарской гаички мы видим более бедный по сравнению с буроголовой гаичкой набор позывов. Песни гаичек формируются согласно двум основным принципам:

1. На основе многократного повторения позывов (песни I, II, V буроголовой гаички).

2. Независимое от позывов формирование песен (песни III и IV буроголовой и все типы песен джунгарской гаички).

Сравнивая акустический репертуар этих двух видов синиц, необходимо подчеркнуть принципиальное сходство в развитии акустических систем обоих видов гаичек. Различия в величине звукового репертуара, его сокращение у джунгарской гаички, связаны, очевидно, с историей формирования данного горного вида синиц. Меньшее развитие стайного образа жизни у этого вида, по-видимому, привело к сокращению репертуара звуковых сигналов за счет изъятия контактных сигналов, наиболее многочисленных у всех остальных видов синиц.

ЛИТЕРАТУРА

Беме И. Р. Онтогенез акустических сигналов рыжешейной синицы//Поведение животных в сообществе: Мат-лы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М.: Наука, 1983. — Т. 2. — С. 8—10.

Беме И. Р. Формирование звукового репертуара хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.)//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. — 1987. — № 3. — С. 18—22.

Воинственный М. А. Синицевые//Птицы Советского Союза. — М.: Сов. наука, 1954. — Т. 5. — С. 725—783.

Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. — Алма-Ата, 1979. — 311 с.

Симкин Г. Н. Опыт разработки функциональных классификаций акустических сигналов у птиц//Групповое поведение животных. — М.: Наука, 1976. — С. 338—341.

Bergman H. H., Helb H.-W. Stimmen der Vogel Europas. — Munhen Vien; Zurich, 1982. — 416 S.

Gompertz T. The vocabulary of the great tit//Brit. Birds. — 1961. — Vol. 54, N. 10. — P. 64—394.

McLaren M. A. Vocalizations of the boreal chickadee//Brit. Birds. — 1976. — Vol. 93, N 3. — P. 451—463.

Sasvari L. Investigations of the form and meaning of the vocalization of the great tit and blue tits//Acta Zool. Acad. Scient. Hung. — 1971a. Vol. 17, N 1—2. — P. 107—117.

Sasvari L. Development of the vocalization of some tit species (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. palustris*, *Aegialos caudatus caudatus*, *Panurus biarmicus*, *Remiz pendulina*)//Acta Zool. Acad. Scient. Hung. — 1971b. — Vol. 17, N 3—4. — P. 333—337.

Smith S. M. Communication and other social behavior in *Parus carolinensis*//Publ. Nuttal. Ornithol. Club. — 1972. — Vol. 11. — P. 16—23.

Thielcke G. Gemeinsames der Gattung Parus. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik//Vogelwelt. — 1968. — Bd 89, H. 1. — S. 147—164.

I. R. Boehme

**DEVELOPMENT OF VOCAL SIGNALS IN WILLOW (*PARUS MONTANUS*)
AND JUNGARUS (*P. SONGARUS*) TITS IN THE ONTOGENY**

S u m m a r y

Acoustic repertoire formation of willow and jungarus tits was studied during the ontogeny. The development of acoustic systems in this tits is similar. The difference in sound repertoire in this two species is explained by formation's history of the mountain species *P. songarus*. The size of signals repertoire correlates with the flock's way of life of the species. The sonogramms of tits calls are presented.

Т. Б. Голубева

РАЗВИТИЕ СЛУХОВОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ У СИЗОЙ И СЕРЕБРИСТОЙ ЧАЕК И ПОЛЯРНОЙ КРАЧКИ

Слух взрослых чаек исследовали различными методами. Кривая слуховой чувствительности делаварской чайки, полученная методом определения изменений частоты сердцебиений, дает высокие уровни порогов (80—110 дБ) в диапазоне низких и средних частот до 2 кГц (Thiessen, Shaw, 1957). Пороговая кривая слуховой чувствительности, измеренная методом оборонительных условных рефлексов, у этого же вида плавно понижается от 70 дБ на 0,2 кГц до 30 дБ на частотах в диапазоне 1—3 кГц и с дальнейшим повышением частоты растет до 65 дБ на 8 кГц (Thiessen, 1958). Каунтер (Caunter, 1985), регистрируя слуховые вызванные потенциалы ствола мозга у серебристой и морской чаек, получил наибольшую амплитуду ответов на частотах 1—3 кГц и предсказал минимальные пороги в этом же диапазоне. Это свидетельствует о большой степени сходства характеристик слуха у разных видов чаек. Такой вывод совпадает с результатами наших исследований слуховой чувствительности у взрослых сизой и серебристой чаек (Голубева, Ильичев, 1977). Частотно-пороговые кривые микрофонной компонента кохлеарного потенциала (МК) у сизой и серебристой чаек имеют две области повышенной чувствительности в диапазонах 0,5—2 и 4—6 кГц у сизой чайки и 0,6—2 и 4—5,5 кГц у серебристой, где пороги МК достигают 30—40 дБ. Пороги нервного компонента кохлеарного потенциала минимальны на частотах 2—3 кГц (Голубева, 1977), что согласуется с данными по стволовым вызванным потенциалам, поскольку эти потенциалы имеют одинаковое происхождение.

Задача настоящего сообщения — описать картину развития в онтогенезе слуховой чувствительности у двух видов чаек (*Larus canus* и *L. argentatus*) и полярной крачки (*Sterna paradisaea*). Предварительные результаты изучения слуха у этих видов конспективно представлены в прежних сообщениях (Голубева, 1977, 1978, 1980, 1984 а, б). Исследование развития слуха чайковых (полувыводковых, промежуточных между выводковыми и птенцовыми по типу онтогенеза) представляет особый интерес для понимания закономерностей развития слуха в классе птиц. Из работ по изучению слуха у взрослых чаек следует, что эти птицы обладают среднеразвитым слуховым анализатором, хорошо защищенным от перегрузок активностью мышцы среднего уха (Голубева, 1977; Голубева, Ильичев, 1978; Caunter, 1985). В то же время это виды, постоянно использующие акустическую коммуникацию. Очевидна ее большая роль в поведении на всех стадиях онтогенеза. Сравнение слуха чаек и крачек ввиду особенностей вокализации позволяет выявить роль собственной вокализации в развитии слуховой чувствительности.

Методика

Исследования проводили на беломорской популяции птиц (Ругозерская губа Белого моря). Яйца инкубировали в термостатах при температуре 38° и влажности примерно 80%, 2—4 раза в сутки их до-

полнительно опрыскивали водой. До установления устойчивой терморегуляции птенцов содержали под электрической лампой или на обогревательном столике, а затем в специально оборудованных вольерах.

С целью определения возраста эмбрионов использовали суммированные данные о росте эмбрионов серебристой чайки (Drent, 1967) и экстраполированные кривые роста для эмбрионов сизой чайки и полярной крачки (подробнее см.: Голубева, 1984а). Определение возраста диких птенцов чаек и крачек проводили по кривым роста, приведенным в монографии В. В. Бианки (1967).

Вживание электродов осуществляли по обычной методике (Голубева, 1984а) под новокаиновой анестезией у эмбрионов и птенцов первой недели после вылупления и под нембуталовым наркозом у птенцов старшего возраста. Птенцы с неустановившейся терморегуляцией при операции и в процессе снятия характеристик слуха находились на обогревательном столике. Кохлеарные потенциалы снимали у ненаркотизированных птенцов в большинстве случаев многократно. Подробности проведения экспериментов описаны прежде (Голубева, 1984а). Голова мягко фиксированного эмбриона или птенца в процессе эксперимента была обращена клювом на источник звука и закреплена за клюв по возможности жестко.

Длительность применяемых тональных сигналов варьировала от 2 до 200 мс, частота следования обычно была равна 1 в секунду, давление изменяли от 110 дБ до 0 (относительно стандартного уровня $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м²). Передний и задний фронты посылок составляли примерно 2 мс. Порог МК определяли визуально по уровню его выделения на фоне шума на экране осциллографа. Ошибка метода составляла 2 дБ.

МК отражает суммарную активность слуховых рецепторных (волосковых) клеток улитки внутреннего уха. До сих пор остается предметом дискуссии вопрос об адекватности использования метода регистрации МК для определения слуховой чувствительности (Manley, 1990). Несомненно, что этот метод вполне продуктивен при исследовании структурно-функциональных взаимоотношений слухового эпителия улитки (Голубева, 1991). Для исследования слуховой чувствительности можно считать его вполне адекватным, если учитывать определенные особенности генерации МК. Обнадеживают, например, близкие значения верхней границы воспринимаемого диапазона, полученные методом условных оборонительных рефлексов (8 кГц, 70 дБ — Thiesen, 1958) и методом регистрации МК (9—10 кГц, 75—80 зБ) у взрослых чаек.

Для характеристики процесса развития слуховой чувствительности были использованы как усредненные, так и индивидуальные пороговые кривые МК. С одной стороны, усредненные пороговые характеристики позволяют проследить процесс в целом и установить общие закономерности развития слуха птиц, с другой — усреднение результатов в ряде случаев, как будет показано ниже, нивелирует индивидуальные особенности, важные и для более детального анализа процесса внутри каждого вида, и для выявления индивидуальных различий. При описании пороговых кривых МК использованы термины «максимум чувствительности» и «область наибольшей чувствительности». Употребляя термин «максимум чувствительности», я подразумевала частоту, характеризующуюся минимальным порогом МК в некотором диапазоне. Границы области повышенной чувствительности в большей части случаев определяли по превышению минимального порога на 6 дБ, т. е. по двойному увеличению звукового давления.

Серебристая чайка

Самый ранний ответ у серебристой чайки (продолжительность инкубации от 27 до 31 дня, наиболее часто — 28 дней — Бианки, 1967) был получен на 18-й день, а с 20-го дня МК регистрируется у всех эмбрионов. Верхняя граница воспринимаемого диапазона в это время колеблется от 2,1 до 2,75 кГц.

Индивидуальные частотно-пороговые кривые (ЧПК) эмбрионов чаек на ранних стадиях развития слуха резко отличаются от ЧПК других исследованных видов изломанностью, значительными перепадами уровней порогов на близких частотах. На отрезках в 100—200 Гц перепад порогов МК может достигать 30 дБ (рис. 1).

В течение 18—21 дня эмбриогенеза уровни порогов практически не изменяются. Хотя изломанность кривых затрудняет анализ, в ЧПК МК эмбрионов этого возраста можно выделить две основные области повышенной чувствительности. Первая занимает, как правило, диапазон от 0,4 до 0,7 кГц, максимум чувствительности в ней приходится у разных эмбрионов на частоты от 0,4 до 0,6 кГц, порог составляет от 89 до 95 дБ. Вторая область повышенной чувствительности занимает диапазон от 1,1 до 1,6 или до 2,5 кГц. Перепады порогов здесь особенно велики, имеется несколько максимумов чувствительности (до 5), которые располагаются на частотах от 1,15 до 2,2 кГц и не совпадают точно у разных эмбрионов. Основной максимум приходится на частоту 1,4 или 1,5 кГц, пороги в нем составляют от 84 до 95 дБ. В остальных максимумах пороги на 1—6 дБ выше, чем в основном. Высокие пороги МК на частотах от 0,8 до 1,1 кГц (108—115 дБ) служат границей между областями повышенной чувствительности.

Рис. 1. Частотно-амплитудная (мкВ) и частотно-пороговая (дБ) характеристики МК эмбриона серебристой чайки N 5—13, 22-й день инкубации

Из-за того что положение максимумов и минимумов чувствительности точно не совпадает и разница в порогах на близких частотах может быть очень велика, усредненные ЧПК чаек дают более искаженное представление о слуховой чувствительности, чем усредненные ЧПК других видов. Однако, поскольку приведенные в такой вид данные удобны для рассмотрения ряда закономерностей развития слуха, были использованы усредненные ЧПК и в этом случае (рис. 2).

До 22—23-го дня пороги МК понижаются относительно медленно, скорость их понижения колеблется от 0,5 до 3 дБ на разных частотах. Верхняя граница воспринимаемого диапазона составляет к этому времени 2,5—3,5 кГц.

У небольшой части эмбрионов с 22-го, а у остальных — с 23-го дня темпы понижения порогов МК резко возрастают. Верхняя граница воспринимаемого диапазона на 24—25-й день колеблется от 3 до 6 кГц, на 26-й — составляет 6—7 кГц, на 27—28-й — 7—8 кГц (рис. 3). Таким образом, разброс в верхней границе воспринимаемого диапазона у эмбрионов одного возраста постепенно уменьшается. Про-

...

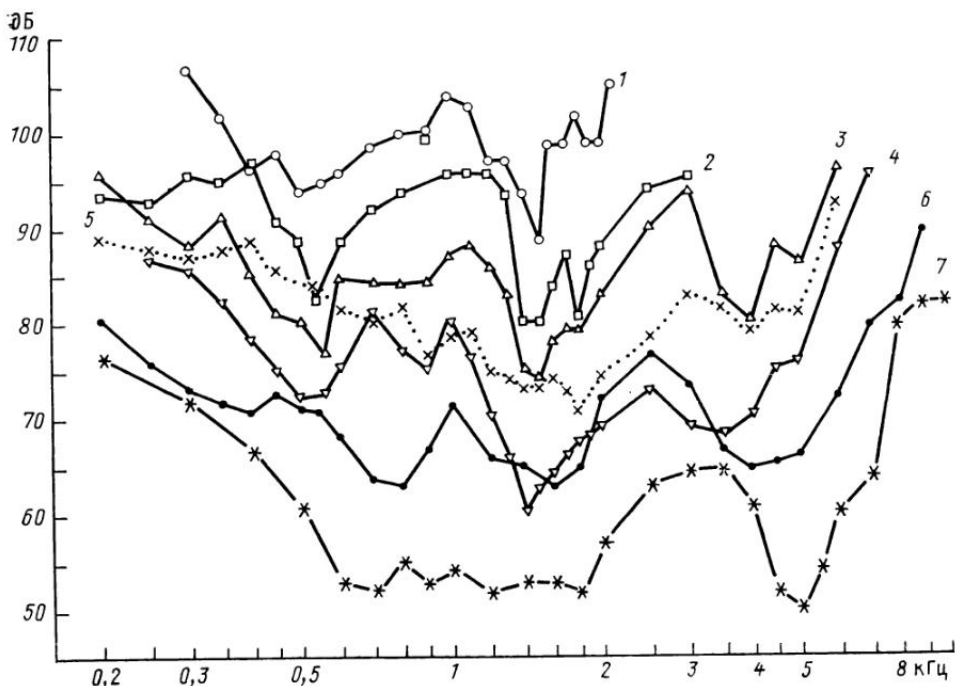


Рис. 2. Усредненные частотно-пороговые кривые МБ-эмбрионов и птенцов серебристой чайки:

1 — 19—21-дневные эмбрионы ($n=5$); 2 — 23-дневные эмбрионы ($n=5$); 3 — 25-дневные эмбрионы ($n=6$); 4 — 27—28-дневные эмбрионы ($n=5$); 5 — 1-й день после вылупления ($n=5$); 6 — 2 дня после вылупления ($n=4$); 7 — 2 месяца ($n=7$)

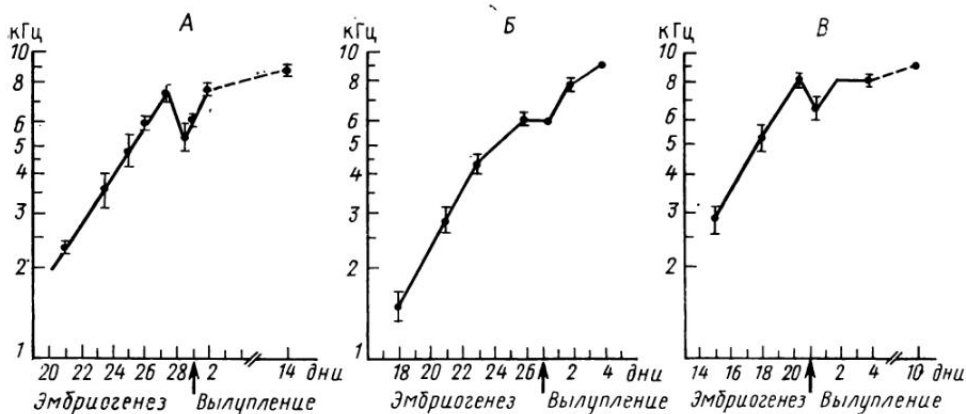


Рис. 3. Изменение верхней границы ответа МК в процессе развития слуха:

А — серебристая чайка; Б — синяя чайка; В — полярная крачка

должается процесс быстрого развития МК до 2-го дня после вылупления. Средняя скорость понижения порогов МК за этот период составляет 5—10 дБ в сутки. Глубокие перепады порогов МК, изломанность ЧПК постепенно сглаживаются, и ко 2—3-му дню после вылупления пороги в областях повышенной чувствительности выравниваются. Меняется положение максимумов в областях повышенной чувствительности: перестает выделяться максимум первой области повы-

шенной чувствительности на частотах 0,4—0,6 кГц (перед вылуплением пороги здесь составляют 61—85 дБ), с 24—25-го дня инкубации начинает выделяться максимум на частотах 0,8—0,9 кГц (70—85 дБ).

На 24-й день у нескольких, а с 25-го дня почти у всех эмбрионов выделяется третья область повышенной чувствительности в диапазоне 3—5,5 кГц. Границу между второй и третьей областями определяют пороги в 100 дБ на частотах 2,5 или 3 кГц. Пороги в максимуме третьей области на частотах 3,5—5 кГц составляют на 24—25-й день 63—85 дБ, а перед вылуплением — 55—80 дБ. Ко 2-му дню после вылупления максимум чувствительности третьей области смещается на 4—5 кГц. Наиболее низки в это время пороги МК в максимуме второй области повышенной чувствительности на частотах от 1,2 до 2,2 кГц, достигающие 47 дБ.

При вылуплении и в течение первых суток после вылупления у серебристой чайки наблюдается задержка в развитии слуховой чувствительности и расширении верхней границы воспринимаемого диапазона, причем в это время плохо выделяется третья область повышенной чувствительности.

К 4-му дню первая и вторая области повышенной чувствительности сливаются в одну, занимающую теперь диапазон от 0,5 до 2,5 кГц. Максимум чувствительности в этой области приходится на 1,5—1,6 кГц, пороги в нем составляют около 50 дБ. В высокочастотной (бывшей третьей) области повышенной чувствительности максимум достигает к этому времени положения, взрослого — 5 кГц, но уровень порогов в нем остается еще относительно высоким.

Развитие слуховой чувствительности продолжается у птенцов вплоть до 1—1,5 мес. Однако темпы его со 2-го дня после вылупления сильно замедляются, скорость понижения порогов МК в большей части диапазона составляет около 1 дБ в сутки. До 14-го дня более интенсивно понижаются пороги на частотах выше 4 кГц, а после этого срока — на частотах 0,6—2 кГц. У птенцов в возрасте 1 мес во всем этом диапазоне пороги МК оказываются примерно одинаковыми (на индивидуальных кривых они колеблются в полосе менее 10 дБ вокруг значений 40—50 дБ). Верхняя граница воспринимаемого диапазона составляет 8—10 кГц (рис. 4).

Таким образом, очевидно, что процесс развития слуховой чувствительности разделяется у серебристой чайки на три этапа: I — медленный начальный, занимающий от 3 до 5 сут, II — интенсивный, продолжающийся 7—8 сут, и III — завершающий, медленный, продолжающийся около месяца.

Сизая чайка

МК регистрируется у всех эмбрионов сизой чайки с 19-го дня инкубации, однако у части эмбрионов удалось зарегистрировать ответ и раньше — на 15—18-й день (инкубационный период 25—30 дней, в среднем 27 дней; Бианки, 1967).

Для ЧПК МК эмбрионов сизой чайки также характерны большие перепады значений порогов МК на близких частотах, но изломанность ЧПК выражена в меньшей степени, чем у эмбрионов серебристой чайки.

При первой регистрации МК у части эмбрионов зарегистрированы «островки», а иногда и «точки» чувствительности у верхней границы воспринимаемого диапазона. Аналогичная картина появления МК описана у кроликов (Anggard, 1965). Разброс значений верхней гра-

ницы воспринимаемого диапазона велик и колеблется у разных эмбрионов от 1,2 (нет «островков чувствительности») до 3,5 кГц (рис. 5).

Дальнейший процесс развития МК у сизой чайки очень сходен с

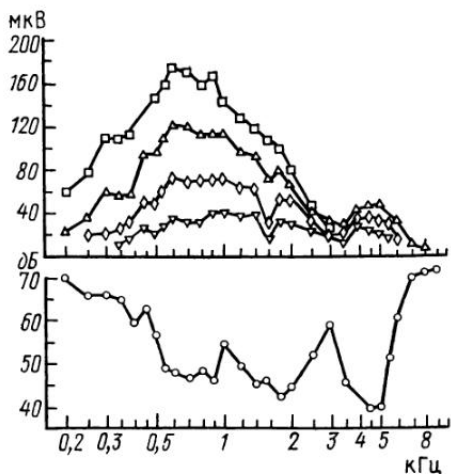


Рис. 4. Частотно-амплитудные (мкВ, сверху вниз: при давлении сигнала 110, 100, 90 и 80 дБ) и частотно-пороговая (дБ) характеристики МК серебристой чайки N 4—7 в возрасте 1 месяца

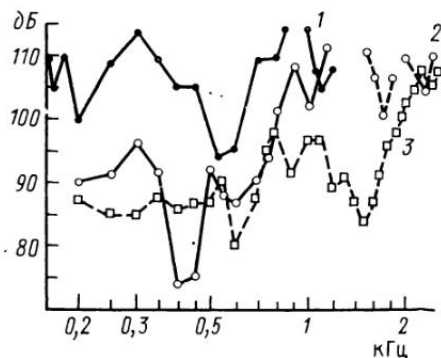


Рис. 5. Частотно-пороговые кривые МК эмбрионов сизой чайки:
1 — 16-дневный эмбрион N 4—12;
2 — 20-дневный эмбрион N 4—10;
3 — 20-дневный эмбрион N 7—3

таким у серебристой. Начальный этап развития слуховой чувствительности у эмбрионов сизой чайки продолжается до 22—23-го дня, после чего начинается стремительное понижение порогов МК. Верхняя граница растет от 2,4—3,5 кГц на 22-й день инкубации до 5,5—7,5 кГц на 27-й (перед вылуплением) (см. рис. 3).

Область повышенной чувствительности на низких частотах выявляется уже при первой регистрации МК, ее максимум приходится на 0,4—0,55 кГц и порог в нем составляет 70—90 дБ. Эта область выделяется в ЧПК МК вплоть до вылупления. Порог в ее максимуме на 23-й день составляет от 65 до 88 дБ, на 27-й — 58—75 дБ.

Вторая область повышенной чувствительности появляется еще на I этапе и в течение II постепенно расширяется в сторону высоких частот, диапазон ее на 27-й день инкубации составляет от 1,1 до 2,5 кГц. Сначала в ней выявляются два-три максимума, которые могут приходиться на любую частоту диапазона области, на 23-й день пороги в них составляют от 60 до 75 дБ. Постепенно, наряду с понижением порогов, происходит сглаживание ЧПК, и к 26—27-му дню в этой области остается один максимум, который приходится на частоты от 1,4 до 2 кГц, пороги в нем колеблются от 50 до 70 дБ. Перед самым вылуплением появляется максимум чувствительности на частоте 0,8 кГц (63—78 дБ). После вылупления область повышенной чувствительности на низких частотах перестает выделяться в ЧПК, а вторая область занимает тот же диапазон, что и раньше (1,1—2,5 кГц), пороги в ее максимуме составляют 40—65 дБ.

Третья область повышенной чувствительности у некоторых эмбрионов с высокой верхней границей воспринимаемого диапазона появляется уже на 23-й день, у всех эмбрионов она регистрируется с 25-го дня. Границы ее варьируются у разных эмбрионов, максимум

приходится на частоты от 3 до 4 кГц, и при повторной регистрации он заметно сдвигается в сторону высоких частот. Пороги в максимуме составляют на 23-й день эмбриогенеза 70—90 дБ, а на 27-й — 57—72 дБ. К 27-му дню границы области стабилизируются в пределах 2,5—5 кГц. В максимуме на 3,5—5 кГц они колеблются от 40 до 70 дБ.

Во время вылупления и в течение первых суток после вылупления наблюдается задержка в развитии слуховой чувствительности, а иногда и временное повышение порогов МК. Расширение верхней границы воспринимаемого диапазона в это время также замедляется (см. рис. 3), но после 1-х сут возобновляется и у большинства птенцов она достигает к 3-м сут 9 кГц, т. е. становится такой же, как у взрослых (9—10 кГц).

С 4-го дня после вылупления темпы понижения порогов МК заметно замедляются. II этап занимает, таким образом, около 9 сут. Скорость понижения порогов на определенных частотах во время II этапа может превышать 20 дБ в сутки, а в среднем составляет 10 дБ в сутки.

Завершается процесс понижения порогов МК только через месяц. Средняя скорость понижения порогов составляет в течение III этапа примерно 1 дБ в сутки. За это время заметно понижаются пороги МК на низких и средних частотах в диапазоне до 2 кГц, исчезает граница между первой и второй областями повышенной чувствительности. В результате у птенцов в возрасте 1 мес в обширном диапазоне от 0,5 до 1,8 кГц устанавливаются примерно одинаковые пороги МК, которые колеблются около уровня 40 дБ. Понижаются также и пороги МК на частотах выше 4,5 кГц. Максимум высокочастотной области сдвигается у всех птенцов на 5 кГц (30—40 дБ), и сама область занимает, как и у взрослых, диапазон от 4 до 7 кГц. Следует подчеркнуть, что на частотах 3,5—4,3 кГц уровень порогов практически не изменяется с 4-го дня после вылупления.

Полярная крачка

МК у полярной крачки впервые был зарегистрирован на 14-й день инкубации у 3 из 5 исследованных в этом возрасте эмбрионов (средний срок инкубации 21 день). Диапазон ответа составил 0,6—1,6 кГц. Максимум чувствительности приходится на 1 кГц, порог достигает 98 дБ. На 16-й день инкубации МК регистрируется у всех исследованных видов в диапазоне от 0,2 (нижний предел использованных частот) до 2,5 кГц.

Индивидуальные ЧПК МК сильно отличаются от аналогичных чаек (рис. 6). У эмбрионов крачек ЧПК МК более плавные, и, хотя количество максимумов в области повышенной чувствительности может достигать 2—3, они разделены лишь незначительными повышениями порогов МК. Благодаря этим особенностям усредненные ЧПК МК более объективно отражают процесс развития слуха у крачек (Голубева, 1987б).

В ЧПК МК эмбрионов 16-го дня инкубации выделяются две области повышенной чувствительности. Первая занимает диапазон от 0,35 до 0,7 кГц. Максимум чувствительности в ней приходится на частоты от 0,4 до 0,6 кГц (90—97 дБ). Вторая область регистрируется в диапазоне от 0,9 до 1,8 кГц, ее максимумы ниже и располагаются на частотах от 1,0 до 1,4 кГц (84—90 дБ).

С 17-х или 18-х суток у эмбрионов начинается чрезвычайно бы-

строе понижение порогов МК в областях наибольшей чувствительности. В то же время порог МК на границе между первой и второй областями повышенной чувствительности (1 кГц) почти не изменяется с момента первой регистрации МК до 18-го дня и остается очень высоким (90 дБ). Верхняя граница ответа у большинства эмбрионов достигает 6 кГц. Пороги в максимуме первой области на частотах 0,45—0,6 кГц составляют 65—85 дБ. Почти у всех эмбрионов начинает выявляться максимум чувствительности на 0,8—0,9 кГц (82—94 дБ). Диапазон второй области повышенной чувствительности значительно расширяется в сторону высоких частот и на 18-е сут составляет 1,2—3 кГц. Максимумы чувствительности приходятся на частоты 1,5—2,5 кГц (55—74 дБ). У нескольких эмбрионов в течение 17 и 18 дней, иногда и до вылупления, выделяется третья область

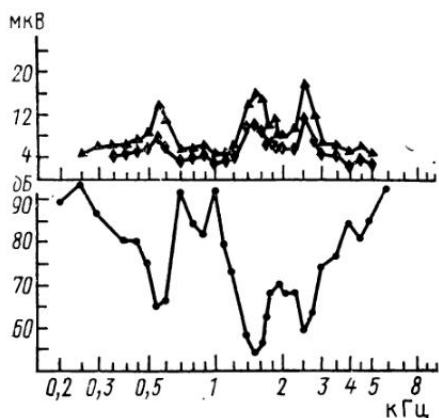


Рис. 6. Частотно-амплитудные (мкВ, сверху вниз: при давлении сигнала 110 и 100 дБ) и частотно-пороговая (дБ) характеристики МК эмбриона полярной крачки на 18-й день инкубации, N 5—12

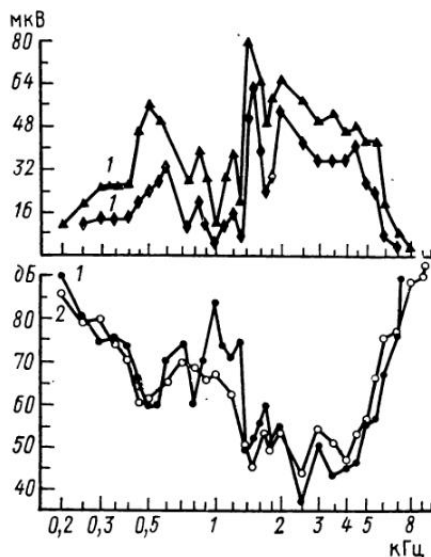


Рис. 7. Частотно-амплитудные (мкВ, сверху вниз: при давлении сигнала 100 и 90 дБ) и частотно-пороговые (дБ) характеристики МК эмбриона крачки N 5—4: 1 — перед вылуплением, 21-й день инкубации; 2 — в 1-й день после вылупления

повышенной чувствительности на частотах 4—6 кГц, порог МК в ее максимуме составляет 82—95 дБ.

В течение последующих дней эмбрионального периода продолжается расширение диапазона воспринимаемых частот и быстрое понижение порогов МК, особенно на частотах выше 2,5 кГц. Накануне вылупления верхняя граница у большинства эмбрионов составляет 7—8 кГц. Значительным событием последних суток (или часов) перед вылуплением является стремительное понижение порогов МК в узком диапазоне около 1 кГц, в результате чего исчезает граница между первой и второй областями повышенной чувствительности (рис. 7).

Во время вылупления и в течение следующих суток имеет место задержка в процессе понижения порогов МК, при этом верхняя граница воспринимаемых частот также понижается (см. рис. 3). Со 2-х

сут после вылупления процесс понижения порогов МК возобновляется, но темпы его оказываются заметно ниже, чем до вылупления.

В индивидуальных ЧПК крачек сразу после вылупления продолжает выделяться максимум чувствительности на 0,5—0,6 кГц (60—65 дБ) и максимум на 0,8—0,9 кГц (65—70 дБ), но фактически остается одна область повышенной чувствительности с максимумом на частотах от 2,5 до 4 кГц у разных птенцов (37—60 дБ). К 10-му дню максимум чувствительности устанавливается на 4,5 кГц у всех птенцов, пороги в нем составляют 23—44 дБ. К моменту подъема на крыло (21—25-й день) основной максимум чувствительности у птенцов крачки располагается на 5,5 кГц, пороги в нем составляют 20—30 дБ. Верхняя граница воспринимаемого диапазона у поднимающихся на крыло птенцов не была установлена, но она превышает 15 кГц.

Очевидно, что, как и у рассмотренных выше чаек, в процессе развития слуховой чувствительности полярной крачки отчетливо выделяются три этапа. Первый занимает от 2 до 3 сут и приходится на 14 (15)—16-е сут инкубации. Скорость понижения порогов МК в течение этого периода невелика (рис. 8).

II, интенсивный этап продолжается около 8 сут. По характеру развития слуховой чувствительности II этап можно разбить на два периода. Первый приходится на 17—18-е сут инкубации и характеризуется углублением двух областей повышенной чувствительности. Скорость понижения порогов МК в максимумах областей наибольшая за весь период развития слуха: 7 дБ в сутки в первой области и 14 дБ в сутки во второй. Следующий, более длительный период II этапа занимает около 4 сут перед вылуплением и 2 сут после вылупления, включая в себя задержку в понижении порогов во время вылупления. Этот период характеризуется сглаживанием ЧПК, исчезновением границы между первой и второй областями повышенной чувствительности и интенсивным понижением порогов МК,

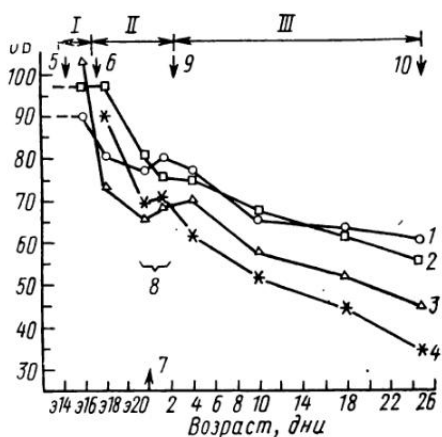


Рис. 8. Изменения порогов МК в течение трех этапов (I, II, III) развития слуховой чувствительности у полярной крачки на частотах:

1 — 0,5 кГц; 2 — 1,0 кГц; 3 — 2,5 кГц; 4 — 5 кГц; стрелки: 5 — появление слуха; 6 — появление вокализации; 7 — вылупление; 8 — задержка в развитии слуховой чувствительности; 9 — установление эффективной терморегуляции; 10 — подъем на крыло

особенно на высоких частотах — до 7 дБ в сутки.

Третий этап продолжается около 3 недель — с 3-х сут после вылупления и до поднятия птенцов на крыло на 21—25-й день. Темпы понижения порогов МК на этом этапе значительно меньше, чем во время второго этапа (2—2,5 дБ), но больше, чем на III этапе у сизой и серебристой чаек.

Частотно-амплитудные характеристики МК чаек и крачек

Одновременно с регистрацией частотно-пороговых кривых МК снимали частотно-амплитудные характеристики МК, которые у эмб-

рионов серебристой чайки в начале появления слуховой чувствительности являются почти точным зеркальным отражением ЧПК МК (см. рис. 1). При давлении 100 дБ максимальная зарегистрированная амплитуда на 18-й день эмбриогенеза достигала 16 мкВ. Области максимальной амплитуды в это время относительно узки, и пики амплитуды приходится на частоты 0,5—0,6 и 1,2—1,5 кГц, соответствуя минимумам порогов МК. С появлением третьей области повышенной чувствительности отмечается и соответствующий ей пик в частотно-амплитудных характеристиках МК.

На 25-й день инкубации максимальная амплитуда МК при давлении в 100 дБ составляла 24, а перед вылуплением — 30 мкВ. Соответствие пиков частотно-амплитудных характеристик минимальным порогам сохраняется до 2-го дня после вылупления, а затем амплитуда МК начинает быстро расти. Частотно-амплитудные характеристики МК с этого времени имеют две области повышенной амплитуды, причем максимальная амплитуда приходится на частоты 0,5—1,8 кГц (см. рис. 4). Амплитуда в максимуме высокочастотной области повышенной чувствительности составляет до 60% от максимума в первой. Максимальная зарегистрированная амплитуда МК у птенцов в возрасте 1,5 мес составляла 320 мкВ на частоте 0,5 кГц.

У остальных исследованных видов частотно-амплитудные характеристики МК ведут себя принципиально также: вначале появления слуха зеркально отражают пороговые кривые, а затем с возрастом при больших интенсивностях сигнала эта зеркальность искажается.

Максимальная амплитуда, зарегистрированная у эмбрионов сизой чайки до 21-го дня инкубации, была равна 13 мкВ на частоте 0,5 кГц при давлении сигнала в 100 дБ. На 22-й день на той же частоте она составляла 50 мкВ. На 4-й день после вылупления максимальная амплитуда МК достигла 70 мкВ на частотах 0,7 и 1,4 — 1,8 кГц. После 4-го дня наблюдался быстрый рост амплитуды МК, и у птенцов в возрасте 1 мес максимальная амплитуда составляла 400 мкВ в диапазоне 0,5—0,6 кГц.

У полярной крачки максимальная амплитуда МК у эмбрионов на 17-й день инкубации при давлении сигнала в 100 дБ была равна 30 мкВ (2,2 и 2,7 кГц). На 21-й день инкубации максимальная амплитуда МК составляла 80 мкВ (на частоте 1,4 кГц). В это время «зеркальность» частотно-амплитудных характеристик по отношению к ЧПК при высоких давлениях сигнала начинает нарушаться: максимальный пик амплитуды приходится на частоты 1,4—2 кГц, тогда как максимум чувствительности по ЧПК располагается выше: 2,5—4 кГц (см. рис. 7). Примерно с 4—6-го дня после вылупления частотно-амплитудные характеристики начинают приобретать взрослый вид, амплитуда МК быстро растет. Наибольшая амплитуда зарегистрирована у 10-дневного птенца и составляла 140 мкВ при давлении сигнала 100 дБ на частотах 0,5, 0,8, 1,8 и 4,5 кГц.

Экологические, акустические и структурно-функциональные корреляции слуховой чувствительности

Итак, у всех исследованных видов в процессе развития слуха расширяется диапазон воспринимаемых частот в сторону высокочастотной его границы, понижаются пороги МК и имеет место определенная динамика положения областей повышенной чувствительности ЧПК. Динамика ЧПК и амплитудно-частотных кривых МК отражает,

очевидно, созревание рецепторного отдела слуховой системы — волосковых клеток слухового эпителия улитки внутреннего уха. Но при этом в положении определенных областей повышенной чувствительности МК прослеживается отчетливая корреляция с акустическими сигналами, используемыми при коммуникации. Так, в первые дни после вылупления велика роль акустической коммуникации в процессе кормления птенцов.

Среди чаек наиболее подробно роль вокализации родителей при кормлении птенцов исследована у смеющейся чайки — *Larus cachinnans* (Beeg, 1970a, b, 1972; Impresoven, 1970, 1973), и имеются отрывочные данные по другим видам: *L. bulleri*, *L. delawarensis*, *L. argentatus* (Evans, 1970 a, b, 1973, 1975, 1980). По-видимому, чайки в ситуации кормления издают три типа сигналов: «мелодичный мяукающий» сигнал (mew call или crooning), двусложный призывный («ke-hah» или «uhg») и долгий крик. Все три сигнала отчетливо полифункциональны. Непосредственно связан с пищевой реакцией «мяукающий» сигнал, который издается в контактных ситуациях. Частота издавания этого сигнала значительно увеличивается в конце периода насиживания птенцов: при смене партнеров на гнезде и особенно в ответ на вокализацию эмбрионов (Impresoven, 1970, 1973). У эмбрионов, инкубированных в естественных условиях, «мяукающий» сигнал вызывает четкий поведенческий ответ, еще до проклева увеличивая вокализацию, частоту биений клюва и общую двигательную активность. «Наивные» эмбрионы отвечают таким же образом на этот сигнал несколько позже — за 1—2 дня до вылупления (Impresoven, Gold, 1973; Impresoven, 1975). Экспериментально показано, что при предъявлении этого сигнала птенцы значительно увеличивают частоту клевания модели клюва чайки, который является зрительным пусковым стимулом пищевой реакции (Impresoven, 1970).

У птенцов смеющейся чайки, инкубированных в естественных условиях, с 1-го дня после вылупления отмечена реакция приближения на «мяукающий» сигнал, «наивные» птенцы не отвечают на этот сигнал (Impresoven, 1975). С 3-4-го дня реакция приближения становится хорошо выраженной и у них (Beeg, 1970 b).

В отношении интересующих нас видов известно, что «наивные» птенцы серебристой чайки почти не отвечают реакцией приближения на конспецифический сигнал. Совместно с А. В. Тихоновым мы исследовали реакцию приближения на тональные сигналы у птенцов серебристой и сизой чаек, а также полярной крачки (Голубева, Тихонов, краткие сообщ. наст. изд.). Мы показали, что «наивные» птенцы всех трех видов отвечают реакцией приближения на сигналы низкой частоты. Диапазон частот, наиболее эффективно стимулирующих реакцию, совпадает с низкочастотной (первой) областью повышенной чувствительности слуха, которая выделяется на пороговых характеристиках МК с начала появления слуха. У чаек и полярной крачки эта область сохраняется в ЧПК до вылупления, т. е. в момент, когда осуществляется соответствующая поведенческая реакция, эта область в ЧПК уже не заметна. Эффективные частоты всегда присутствуют в спектрах родительского сигнала (Голубева, 1980), но они никогда не являются энергетически максимальными. Таким образом, функциональное значение первой области повышенной чувствительности, выделяемой на I, начальном этапе и в течение первого периода II, интенсивного этапа развития слуха, — в обеспечении канала для установления коммуникационной связи с родителями, т. е. для обеспечения адекватного поведения на паранатальных стадиях онтогенеза.

В формировании второй области повышенной чувствительности на средних частотах тоже прослеживается четкая функциональная корреляция, но с собственной вокализацией.

Проведенный спектральный анализ акустических сигналов эмбрионов и птенцов чаек показал, что писк эмбрионов обоих видов имеют относительно узкий спектр, их максимальная энергетическая составляющая приходится у серебристой чайки на частоты 1,1—2, а у сизой чайки — на 1,8—2,4 кГц (Голубева, 1984а). Спектры сигналов дискомфорта сразу после выхода клюва в воздушную камеру очень схожи со спектрами писков. После проклева ширина спектров несколько расширяется (в основном в сторону высоких частот), количество максимумов может достигать 3. В целом для развития вокализации эмбрионов и птенцов чаек характерно постепенное увеличение вариабельности спектров. Основные составляющие их при этом сдвигаются на все более высокие частоты.

Сопоставление ЧПК МК со спектрами сигналов эмбрионов, записанных непосредственно перед снятием МК, показало, что максимальная энергетическая составляющая спектра у каждого эмбриона довольно точно коррелирует с одним из максимумов второй области повышенной чувствительности (Голубева, 1978, 1980, 1984а). К концу II этапа развития слуха ЧПК МК становятся более сглаженными, вторая область повышенной чувствительности расширяется в сторону более высоких частот, и ее диапазон хорошо совпадает с расширившимся к этому времени спектрами акустических сигналов.

Совпадение спектров собственных акустических сигналов с областью наибольшей чувствительности на ЧПК МК отчетливо выражено и у эмбрионов и птенцов полярной крачки (Голубева, 1980, 1984а). При этом спектры сигналов эмбрионов крачки быстро становятся достаточно широкополосными, приобретают шумовой характер. Очевидно, что различия в ЧПК МК эмбрионов чаек и крачек могут определяться различиями в характере их вокализации.

Смещение у чаек в ходе развития максимума чувствительности вслед за смещением максимальных энергетических составляющих собственных акустических сигналов позволило предположить возможность влияния собственной вокализации на развитие чувствительности слуха. Отмеченное совпадение момента появления интенсивной вокализации с началом интенсивного этапа развития слуховой чувствительности также указывало на существование определенной взаимозависимости между собственной вокализацией и слухом. Специально проведенные эксперименты показали, что видоспецифическая акустическая стимуляция непосредственно и весьма эффективно влияет на развитие слуха (Голубева, 1984а). Результаты давали также основание предполагать наличие структурно-морфологической обусловленности развития слуховой чувствительности, характерной для каждого вида. Об этом свидетельствует, например, существование узких областей повышенной чувствительности у эмбрионов чаек на начальном этапе развития слуха, диапазоны этих областей соответствуют спектрам их будущей вокализации.

Развитие слуховой чувствительности в высокочастотном диапазоне связано, по-видимому, с развитием гомойотермии птенца и установлением дефинитивной терморегуляции¹.

¹ Работа частично финансирована грантом 93-04-6568 Российского фонда фундаментальных исследований.

- Биянки В. В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалякшского залива//Тр. Кандалякш. гос. заповедника. — 1967. — Вып. 6. — 368 с.
- Голубева Т. Б. Характеристика микрофонного компонента кохлеарного потенциала птиц в условиях хронического эксперимента//Механизмы сенсорной рецепции. — Л.: Изд-во АН СССР, 1977. — С. 239—243.
- Голубева Т. Б. Гетерохрония развития слуха в онтогенезе//Журн. эволюц. биохим. и физиол. — 1978. — Т. 14, № 6 — С. 589—596.
- Голубева Т. Б. Развитие слуха птиц в онтогенезе//Сенсорные системы и головной мозг птиц. — М.: Наука, 1980. — С. 113—138.
- Голубева Т. Б. Влияние акустической стимуляции на развитие слуха птиц в раннем онтогенезе//Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. — М.: Наука, 1984а. — С. 154—176.
- Голубева Т. Б. Этапы развития чувствительности слуха птиц//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984б. — Вып. 19. — С. 158—163.
- Голубева Т. Б. Экологические закономерности развития слуха птиц в онтогенезе//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. Вып. 25. — С. 26—34.
- Голубева Т. Б., Ильичев В. Д. Сравнительная характеристика активности периферического отдела слуховой системы птиц//Сенсорные системы. Морфофизиологические и поведенческие аспекты. — Л.: Наука, 1977. — С. 162—177.
- Anggard L. An electrophysiological study of the development of cochlear functions in the rabbit//Acta Otolaryngol. 1965. — Vol. 59. Suppl. 203. — P. 1—64.
- Beer C. G. On the responses of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults: I. Recognition of the voices of the parents//Anim. Behav. — 1970a. — Vol. 18. — P. 652—660.
- Beer C. G. On the responses of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults: II. Age changes and responses to different types of calls//Anim. Behav. — 1970b. — Vol. 18. — P. 661—677.
- Beer C. G. Individual recognition of voice and its development in birds//Proc. 15 Intern. Ornithol. Congr./Ed. E. G. Brill. — Leiden, 1972. — P. 339—356.
- Caunter S. A. Brain-stem evoked potentials and noise effects in seagulls//Comp. Biochem. and Physiol. — 1985. — Vol. A, 81, N 4. — P. 837—845.
- Drent R. H. Functional aspects of incubation in the Herring Gull (*Larus argentatus* Pomt.)//Behav. Monogr. — Leiden: E. J. Brill, 1967. — Suppl. 17. — 132 p.
- Evans R. M. Imprinting and the control of mobility in young ring-billed gulls (*Larus delawarensis*)//Anim. Behav. Monogr. 1970a. — Vol. 3, N 1. — P. 193—248.
- Evans R. M. Parent recognition and the «mew call» in blackbilled gull (*Larus bulleri*)//Auk. — 1970b. — Vol. 87. — P. 503—513.
- Evans R. M. Differential responsiveness of young ring-billed gulls and herring gulls to adult vocalization of their own and other species//Can. J. Zool. — 1973. — Vol. 51, N 6. — P. 759—770.
- Evans R. M. Responsiveness of young herring gulls to adult «mew» calls//Auk. — 1975. — Vol. 92, N 1. — P. 140—143.
- Evans R. M. Development of individual call recognition in young ring-billed gulls (*Larus delawarensis*): an effect of feeding//Anim. Behav. — 1980. — Vol. 28, N 1. — P. 60—67.
- Impekoven M. Prenatal experience of parental calls and pecking in the laughing gulls (*Larus atricilla*)//Anim. Behav. — 1970. — Vol. 19. — P. 475—480.
- Impekoven M. The responses of incubating laughing gulls to calls of hatching chicks//Behav. — 1973. — Vol. 46. — P. 94—113.
- Impekoven M. Responses of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to parental attraction and alarm calls, and the effects of prenatal auditory experience on responsiveness to such calls//Behav. — 1975. — Vol. 56. — P. 250—273.
- Impekoven M., Gold P. S. Prenatal origins of parent-young interactions in birds: A naturalistic approach//Behav. Embryol./Ed. G. Gottlieb. — N. Y.: Acad. Press. — 1973. — Vol. 1. P. 325—356.
- Manley G. A. Peripheral hearing mechanisms in reptiles and birds. — Berlin, 1990. — 288 p.
- Thiessen G. J. Threshold of hearing of a ringbilled gull//J. Acoust. Soc. Amer. — 1958. — Vol. 30, N 11. — P. 1047.
- Thiessen G. J., Shaw D. E. A. G. Acoustic irritation threshold of ringbilled gulls//J. Acoust. Soc. Amer. — 1957. — Vol. 29, N 12. — P. 1307—1309.

**DEVELOPMENT OF AUDITORY SENSITIVITY IN THE HERRING GULL
(*LARUS ARGENTATUS*), COMMON GULL (*L. CANUS*) AND ARCTIC TERN
(*STERNA PARADISAEA*)**

S u m m a r y

The development of the cochlear microphonic response was studied from the onset of hearing (the first cochlear microphonic recording) in the beginning of the last third of incubation till the time when adult types of cochlear microphonic thresholds and frequency-amplitude characteristics establish and the chicks began to fly. The cochlear microphonic characteristics at the initial stage of hearing in both species of gulls are characterized by the great difference in microphonic thresholds in response to adjacent frequencies while those of Arctic Tern are smoother. The appearance of embryo own vocalization leads to the onset of the stage of intensive auditory sensitivity development. During this period maximums of auditory sensitivity corresponded to the energetic maximums of chicks own and parents' acoustic signals. The stage of intensive hearing development followed by the final stage with slow decrease of cochlear microphonic thresholds when the effective thermoregulation is established. The upper limit of hearing range is near 2 kHz at the onset of hearing and grows linearly until hatching, when all three species have a decrease in the upper limit by 1—2 kHz. After hatching it grows again during several days up to the end of the intensive stage of the development of the auditory sensitivity and became in gulls 9—10 kHz and in Arctic Tern more the 15 kHz. There is a period of delay in cochlear microphonic thresholds development which coincides with hatching and eyes opening.

Л. И. Барсова, Т. Б. Голубева

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В РАЗВИТИИ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ОТДЕЛОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ВРАНОВЫХ

Периферические отделы слуховой системы птиц включают в себя собственно периферию слухового анализатора: наружное, среднее и внутреннее ухо (улитку с рецепторным отделом — слуховым эпителием и кохлеарным ганглием — нейронами первого порядка); здесь мы рассмотрим и первые два уровня центральных переключений — слуховые ядра продолговатого мозга: магноцеллюлярное и ангулярное (ядра с нейронами 2-го порядка) и ламинарное ядро (нейроны 3-го порядка).

Если развитие слуха и становление акустически направляемого поведения птиц исследованы у видов с различной экологией (у куриных, уток, двух видов чаек, полярной крачки и воробьиных), то по развитию слуховых ядер накоплен большой материал в результате изучения одного вида — курицы (Parks, Rubel, 1975; Lippe, Rubel, 1985; см. обзоры Lippe et al., 1986; Rubel, Parks, 1988).

Причина такого интереса объясняется как огромной ролью акустической коммуникации в поведении птиц вообще и на ранних стадиях онтогенеза в частности, так и в определенных методических преимуществах исследования периферического отдела слуховой системы. Использование в качестве объекта исследования одного вида ограничивает формирование представлений об общих закономерностях процесса развития функций, тем более что курица обладает особенно примитивным устройством слуховых ядер продолговатого мозга (Барсова, 1973). Сравнительный анализ развития структуры и функции слуховой системы у птиц с различными типами онтогенеза должен прояснить многие вопросы: уточнить временные закономерности процесса развития слуха, выявить наиболее важные моменты становления функции, проследить процесс созревания слуховых нейронов. В настоящем сообщении мы представляем результаты исследования развития периферических отделов слуховой системы врановых — птиц с типично птенцовым типом онтогенеза и хорошо развитой слуховой системой, обуславливающей сложную акустическую коммуникацию.

Методика

Частотно-пороговые и частотно-амплитудные характеристики слуха получены методом регистрации кохлеарных потенциалов: микрофонного (МК), отражающего активность рецепторных клеток, и нервного (потенциал действия слухового нерва) компонентов. Подробно методика регистрации кохлеарных потенциалов описана прежде (Голубева, 1984б). Становление слуховой чувствительности детально (с 1-го дня после вылупления и до 2 мес) прослежено у галки (*Coloeus monedula* — исследовано 50 птенцов); у сороки, грача и серой вороны получены характеристики отдельных моментов.

Созревание, слуховых ядер продолговатого мозга исследовано у сороки (*Pica pica*) и серой вороны (*Corvus cornix*); у эмбрионов с середины инкубационного периода до вылупления и у птенцов с 1-го

дня до месяца, взятых с интервалом 1—2 дня¹. Цитоархитектоническое строение слуховых ядер изучали на сериях фронтальных срезов мозга, выполненных по методу Ниссля и окрашенных крезил-виолетом (Ромейс, 1954). Определены следующие количественные параметры: рострокаудальная длина ядер, объемы длинноаксонных нейронов и плотность их распределения. Плотность распределения нейронов и их размеры (объемы тел) определены для главного кохлеарного центра слуховой системы — магноцеллюлярного ядра, его медиального отдела. Этот отдел является основным в первичной обработке звукового сигнала по частоте и интенсивности, и, по нашим данным, его характеристики отражают общий уровень развития слуховой системы (Барсова и др., 1985). Плотность распределения нейронов (в пересчете на 10 тыс. мкм²) и их диаметры определяли по прорисовкам контуров клеток на рисовальном аппарате при увеличении микроскопа 240х. Объемы нейронов (V) определены по формуле $V = \pi ab^2/6$, где a , b — взаимно перпендикулярные максимальный и минимальный диаметры тела нейрона (Блинков, Глезер, 1964). Исследован также мозг взрослых птиц.

Развитие слуховой чувствительности

У птенцов галки МК регистрируется с 1-го дня после вылупления, и с этого же времени у них можно вызвать пищевую реакцию в ответ на звук. По-видимому, это справедливо и для остальных врановых. Верхняя граница ответа МК у галки в 1-й день колеблется от 1,2 до 3,1 кГц (в среднем 2 кГц), и стимуляция тональным сигналом от 0,1 кГц (нижняя исследованная частота) до верхней границы ответа МК вызывает пищевую реакцию. С возрастом диапазон регистрации МК расширяется в сторону высоких частот, причем расширение идет очень интенсивно до прозревания (у галки с 1-го до 10-го дня). Среднее увеличение воспринимаемого диапазона у верхней его границы составляет 0,7 кГц/сут. Однако для вызова пищевой реакции и у галки и у грача (Милягин, 1957) эффективными остаются низкие частоты в диапазоне до 2 кГц, и ко времени прозревания (10—12-й день у галки) пищевая реакция в ответ на звуковую стимуляцию угасает. Во время открытия глаз процесс расширения диапазона ответа МК затормаживается, а затем (у галки с 14-го дня) продолжается уже с меньшей скоростью (около 0,5 кГц/сут) и к 18-му дню начинает превышать 10 кГц. У взрослых галок верхняя граница воспринимаемого диапазона составляет 15 кГц, у вороны и грача — 10—14, у сороки — 20 кГц.

Пороги МК у врановых, как у типичных птенцовых, при появлении слуховой чувствительности ниже, чем у видов с полувыводковым и выводковым типом онтогенеза (Голубева, 1984а), и составляют около 80 дБ. Начальный (I) этап развития слуха очень короток, характеризуется медленным понижением порогов и занимает 2—3 суток у галки и сороки и около 4 сут у серой вороны. Начало II, интенсивного этапа, во время которого скорость понижения порогов МК наибольшая, а особенно ярко проявляется экологическая обусловленность развития слуха, определяется моментом возрастания громкости собственного голоса. Широкополосный спектр и шумовой характер собственной вокализации формируют обширную область повышенной чувстви-

¹ В сборе гистологического материала, изготовлении препаратов и их обработке принимала участие С. В. Жердева (1989).

тельности с почти одинаковыми порогами во всем ее диапазоне. Продолжается этот этап около 2 недель, вплоть до установления эффективной терморегуляции у птенца: галки — на 16—17-й день (Голубева, 1984а, 1991а), грача — на 18-й день (Nastasescu, Nitescu, 1972). Средняя скорость понижения порогов в течение интенсивного этапа составляет 2,5—3,5 дБ/сут. В период прозревания имеет место задержка в процессе понижения порогов МК.

В первой половине интенсивного этапа (у галки — на 6-й день) открываются ушные отверстия, но это не сказывается на процессе понижения порогов МК. Однако с этого времени начинается, а с наступлением III этапа (у галки с 16—17-го, у грача и серой вороны — с 18—19-го дня) резко усиливается рост амплитуды МК. Увеличение амплитуды МК определяется ростом структур среднего уха и в первую очередь увеличением площади барабанной перепонки относительно площади основания слуховой косточки (Голубева, 1991б).

Завершающий этап созревания слуховой чувствительности занимает у врановых вторую половину гнездового периода. Понижение порогов МК продолжается во всем воспринимаемом диапазоне, но скорость понижения невелика и особенно заметна на высоких частотах. Заканчивается III этап к моменту вылета птенцов из гнезда. Частотно-пороговые кривые МК слетков практически не отличаются от таковых взрослых птиц вне сезона размножения.

Нервный компонент кохлеарного потенциала впервые регистрируется у птенцов галки на 4-й день после вылупления на частотах 0,4—0,7 кГц, т. е. в диапазоне области повышенной чувствительности пороговых кривых МК, которая выделяется с момента вылупления и сохраняется в течение первой недели. С возрастом диапазон ответа нервного компонента расширяется с одновременным смещением максимума его чувствительности в сторону высоких частот. К началу III этапа развития слуховой чувствительности временные характеристики нервного компонента становятся такими же, как у взрослых.

Первые признаки рефлекторной активности мышцы среднего уха отмечены у птенцов галок на 5-й день (т. е. до открытия отверстий наружного уха!). Очевидно, что мышца среднего уха начинает функционировать с усилением громкости собственной вокализации птенца, защищая внутреннее ухо от чрезмерных перегрузок. С ростом амплитуды МК функция мышцы становится более сложной и в зависимости от интенсивности звукового сигнала может быть как защитной, так и регулирующей (Голубева, Ильичев, 1977; Анисимов, Ильичев, 1982).

Развитие в онтогенезе слуховых ядер продолговатого мозга

Представление о стадиях созревания слуховых нейронов продолговатого мозга птиц разработано нами на основании модификации схемы развития вегетативного нейрона, предложенной Л. И. Корочкиным (1965) (Барсова, Жердева, 1987; Жердева, 1989).

До 10-го дня эмбриогенеза сороки и серой вороны слуховые ядра продолговатого мозга слиты в едином скоплении мигрирующих нейробластов. С 11-го дня эмбриогенеза на роstralном конце этого скопления начинается разделение его на три слуховых ядра, которое распространяется в каудальном направлении. К 13-му дню эмбриогенеза у сороки и 14-му дню у вороны завершается миграция нейробластов и ядра полностью обособляются. К этому времени большинство слуховых клеток находится на стадии детерминированного нейробласта. На 15—16-й день эмбриогенеза у сороки и 17—18-й

день у вороны появляются различия в формах нейронов по ядрам; внутри ядер намечаются отделы. Преобладают молодые дифференцирующиеся нейроны в фазе роста (Барсова, Жердева, 1992).

На 18-й день эмбриогенеза у сороки и 19—20-й день у вороны, т. е. перед вылуплением, в слуховых ядрах формируется citoархитектоническая структура, характерная для каждого ядра, с признаками специфического распределения нейронов внутри отделов ядер. Большинство нейронов по-прежнему находится на ранней стадии фазы роста, но размеры их увеличились; незначительное число нейронов — на поздней стадии фазы роста.

У птенцов 1—4-дневного возраста продолжается медленное нарастание специфических различий в citoархитектонике слуховых ядер и их отделов: выявляется разнообразие форм нейронов, появляются крупные группировки клеток по ходу афферентных волокон. Большая часть нейронов проходит раннюю и позднюю стадии фазы роста, и к 3-му дню появляются первые нейроны в стадии созревания.

Начиная с 5-го по 18-й день в структуре слуховых ядер интенсивно нарастают качественные изменения: формируются обособленные группировки длинноаксонных нейронов, выявляются мелкие комплексы клеток разного типа (длинноаксонные нейроны — зернистые нейроны — глиа), заметно возрастает число мелких нервных элементов внутри ядер и др. В течение этого времени нейроны проходят позднюю стадию фазы роста и на 9—10-й день вступают в фазу созревания с преобладанием последних к 12—14-му дню. Первые зрелые нейроны отмечаются у птенцов и сороки и вороны с 5-го дня, на 18-й день большая часть нейронов в ядрах — зрелые. На 25-й день структура слуховых ядер имеет зрелый вид, отмечаются только зрелые нейроны.

В процессе роста слуховых нейронов отчетливо выделяется несколько периодов (рис. 1). В течение эмбриогенеза с момента возникновения слуховых ядер нейроны проходят стадию детерминированного нейробласта, и за сутки до вылупления все нейроны находятся в ранней стадии фазы роста. Этот период характеризуется медленным ростом нейронов.

На I, начальном этапе развития слуховой чувствительности (1—3-й день после вылупления) преобладающее число нейронов находится сначала в ранней, а затем в поздней стадии фазы роста. К 3-му дню у обоих видов появляются отдельные нейроны в фазе созревания. Скорость роста нейронов по-прежнему невелика.

В течение 3—5 дней после вылупления происходит стремительный рост тел нейронов (если до 3-го дня в магноцеллюлярном ядре преобладали нейроны с объемами тел 500—1000 мкм³, то на 5-й день — 2000—3000 мкм³). Этот стремительный рост нейронов магноцеллюлярного ядра коррелирует с началом II, интенсивного этапа развития слуховой чувствительности, задерживаясь относительно начала быстрого понижения порогов МК примерно на сутки. В свою очередь понижение порогов МК следует за развитием интенсивной вокализации птенцов и увеличением акустического общения с родителями. Очевидно также, что на 5-й день часть слуховых нейронов достигает размеров, которые имеют и взрослые птицы. Затем в течение 2-й недели (до конца II этапа развития слуховой чувствительности), происходит медленное и по срокам равномерное как увеличение числа нейронов с более крупными объемами тел, так и нарастание размеров средней массы нейронов. В эти сроки нейроны проходят позднюю стадию фазы роста и фазу созревания.

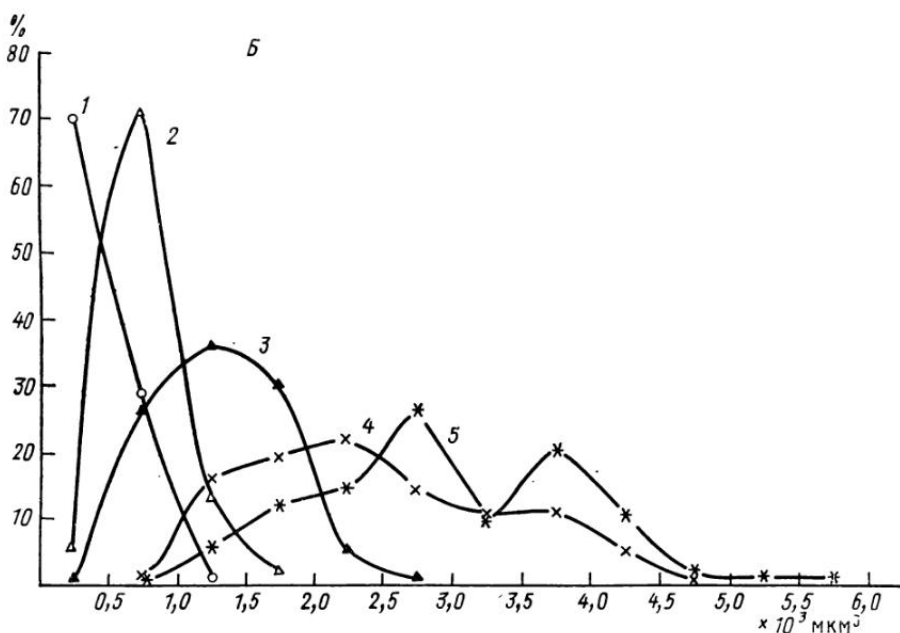
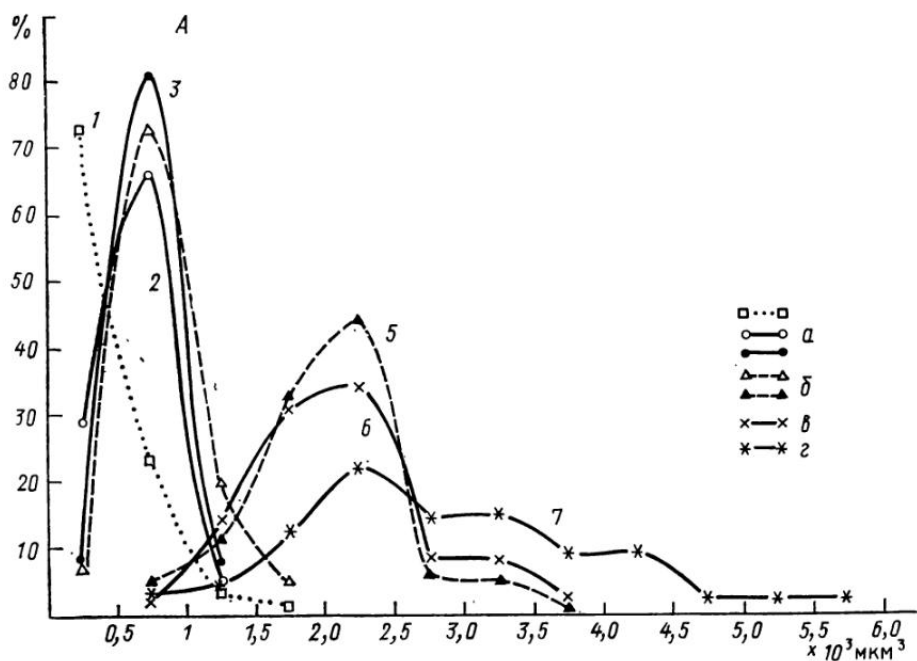


Рис. 1. Распределение длинноаксонных нейронов медиального отдела мезенцефального ядра (%) по размерным группам (объемы тел нейронов в мкм^3) в зависимости от возраста:

А — сорока (1 — эмбрион 15-го дня инкубации; 2 — эмбрион 18-го дня; 3 — 1-й день после вылупления; 4 — 2—3-й день; 5 — 5-й день; 6 — 10-й день; 7 — 2 года); Б — серая ворона (1 — эмбрион перед вылуплением; 2 — 2-й день после вылупления; 3 — 4-й день; 4 — 14-й день; 5 — 2 года); а — преобладают нейроны на ранней стадии фазы роста, б — нейроны на поздней стадии фазы роста, в — фаза созревания, г — зрелые нейроны

На 18—25-й день (III этап окончательного созревания слуховой чувствительности) размеры нейронов продолжают увеличиваться, и у птенцов 25 дней отмечены только зрелые нейроны тех же размеров, что и у взрослых птиц.

Изменение плотности нейронов магноцеллюлярного ядра и рост слуховых ядер продолговатого мозга сороки и серой вороны представлены на рис. 2 и 3. Резкое падение плотности нервных элемен-

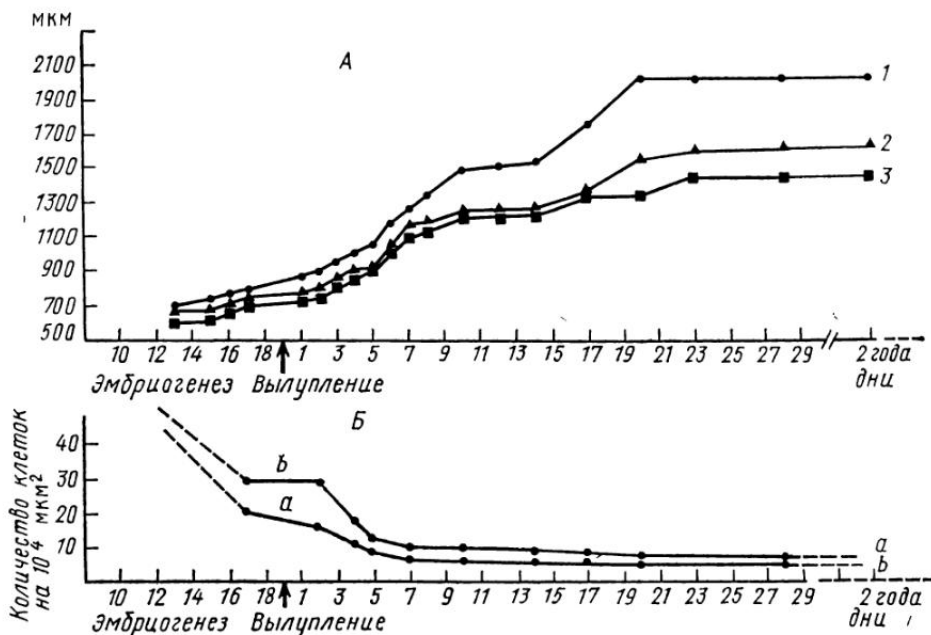


Рис. 2. Рост слуховых ядер продолговатого мозга сороки в онтогенезе: А — изменение ростокаудальной длины магноцеллюлярного (1), ангулярного (2) и ламинарного (3) ядер; Б — изменение плотности распределения нейронов магноцеллюлярного ядра (а — медиальный отдел; б — латеральный отдел)

тов на 12—15-й день эмбриогенеза, по-видимому, связано с процессом эмбриональной гибели клеток, подробно описанной для слуховых ядер у цыплят (Rubel et al., 1976). Кривые изменения размеров слуховых ядер в онтогенезе показывают относительно равномерный их рост до конца II этапа развития слуховой чувствительности, практическое прекращение увеличения ростокаудальной длины магноцеллюлярного ядра с наступлением III этапа и продолжающийся до конца III этапа медленный рост ангулярного и ламинарного ядер. Можно думать, что относительно более продолжительный рост магноцеллюлярного ядра у сороки (до 20-го дня после вылупления при вылете из гнезда на 23—27-й день) по сравнению с серой вороной (до 18-го дня при слете на 25-й день) свидетельствует о более продолжительном его созревании в связи с лучшей чувствительностью вида в области высоких частот. Интересно, что на 10—14-й день у сороки и 7—12-й день у вороны выявляется замедление скорости роста ядер. Вероятно, так же как и задержка в понижении порогов МК, эта задержка обусловлена прозреванием птенцов. Заметим, что со времени открытия глаз слуховой анализатор обеспечивает афферентацией не только пищевое поведение, но и появляющееся в это время оборонительное (реакция затаивания). С другой стороны, после прозревания

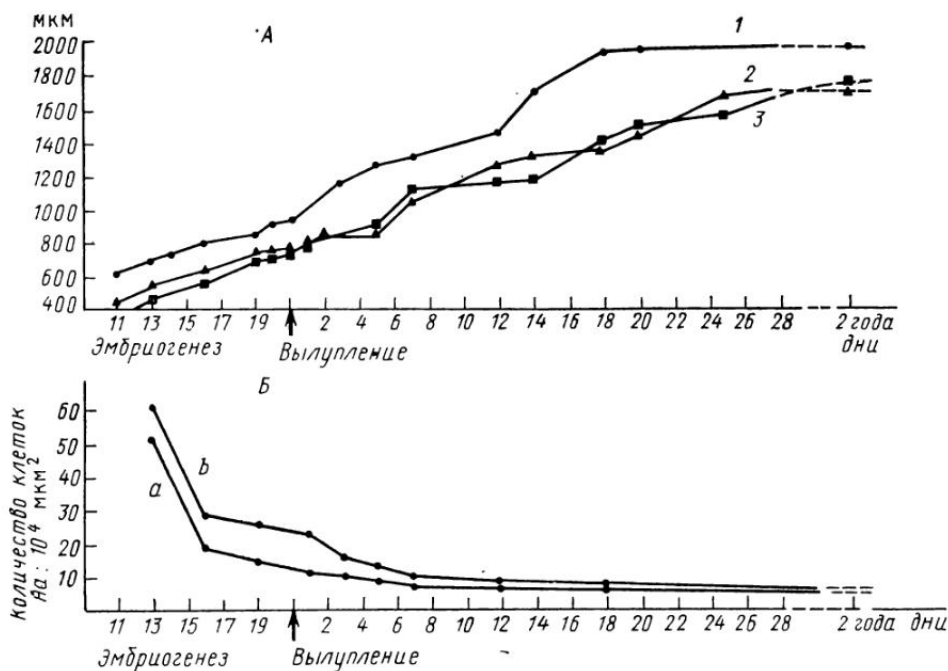


Рис. 3. Рост слуховых ядер продолговатого мозга серой вороны в онтогенезе: А — изменение ростокаудальной длины магноцеллюлярного (1), ангулярного (2) и ламнарного (3) ядер; Б — изменение плотности распределения нейронов магноцеллюлярного ядра (а — медиальный отдел; б — латеральный отдел)

ведущей афферентацией в вызове пищевой реакции становится зрительная. В это время происходит значительное расширение функций слуховой афферентации, она начинает обслуживать функциональные системы различного биологического знака и обеспечивает дифференцирование сигналов. Задержка в развитии может являться биологическим механизмом, облегчающим переключение и расширение функций слуховой афферентации.

Таким образом, формирование структуры слуховых ядер продолговатого мозга, рост и развитие слуховых нейронов в онтогенезе в равной мере четко коррелируют с функциональным созреванием рецепторного отдела слуховой системы².

² Работа частично финансирована грантом 93-04-6568 Российского фонда фундаментальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимов В. Д., Ильичев В. Д. Звукотрансмирующие функции среднего уха птиц. 2. Среднеушная мышца как регулятор звукотрансмиции // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, вып. 5. — С. 747—754.
- Барсова Л. И. Морфоэкологический анализ слуховых ядер продолговатого мозга сов: Дис. ... канд. биол. наук. — М., 1973. — 116 с.
- Барсова Л. И., Богословская Л. С., Васильев Б. Д. Слуховые центры продолговатого мозга наземных позвоночных. — М.: Наука, 1985. — 198 с.
- Барсова Л. И., Жердева С. В. Формирование слуховых центров продолговатого мозга серебристой чайки в онтогенезе // Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — Вып. 22. — С. 200—201.

Барсова Л. И., Жердева С. В. Развитие слуховых ядер продолговатого мозга сороки в онтогенезе//Экологические проблемы врановых птиц. — Ставрополь, 1992. — С. 157—159.

Блинков С. И., Глезер И. И. Мозг человека в цифрах и таблицах. — Л., 1964. — 218 с.

Голубева Т. Б. Этапы развития чувствительности слуха птиц//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984а. — Вып. 19. — С. 158—164.

Голубева Т. Б. Влияние акустической стимуляции на развитие слуха птиц в раннем онтогенезе//Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. — М.: Наука, 1984б. — С. 154—176.

Голубева Т. Б. Экологические закономерности развития слуха птиц в онтогенезе//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991а. — Вып. 25. — С. 186—189.

Голубева Т. Б. Роль среднего уха в восприятии звука в раннем онтогенезе птиц//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991б. — Вып. 25. — С. 26—34.

Голубева Т. Б., Ильичев В. Д. Сравнительная характеристика активности периферического отдела слуховой системы птиц//Сенсорные системы. — Л.: Наука, 1977. — С. 162—177.

Жердева С. В. Развитие слуховых центров продолговатого мозга у птиц с разным типом онтогенеза: Дис. ... канд. биол. наук. — М., 1989.

Корочкин Л. И. Дифференцировка и старение вегетативного нейрона. — Л.; М., 1965.

Милягин Я. А. Определяющее действие экологических факторов на эмбриогенез безусловных реакций: Дис. ... докт. биол. наук. — М., 1957.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. — М., 1954.

Lippe W. R., Rubel E. W. Ontogeny of tonotopic organization of brain stem auditory nuclei in the chicken: implication for development of the place principle//J. Comp. Neurol. — 1985. — Vol. 237, N 2. — P. 273—289.

Lippe W. R., Ryals B. M., Rubel E. W. Development of the Place Principle//Advanc. Neural and Behav. Develop. — 1986. — Vol. 2. — P. 155—203.

Rubel E. W., Smith D. J., Miller L. C. Organization and development of brain stem auditory nuclei of the chicken; ontogeny of n. magnocellularis and n. laminaris//J. Compar. Neurol. — 1976. — Vol. 166, N 4. — P. 469—490.

Nastasescu G., Nitescu E. The appearance of chemical thermoregulation on the ontogeny of two species of altricial birds: *Corvus frugileus* L. and *Pica pica* L.//An Univ. Bucuresti. Biol. Anim. — 1972. — Vol. 21. — P. 21—28.

Parks T. N., Rubel E. W. Organization and development of the brain stem auditory nuclei of the chicken: organization of projections from n. magnocellularis to n. laminaris//J. Compar. Neurol. — 1975. — Vol. 164. — P. 435—448.

Rubel E. W., Parks T. N. Organization and development of the avian brain stem auditory system//Auditory function/Eds, G. W. Edelman, W. E. Gall, W. M. Cowan. — John Wiley a. Sons, 1988. — P. 3—92.

L. I. Barsova, T. B. Golubeva

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL CORRELATIONS IN THE DEVELOPMENT OF THE PERIPHERAL AUDITORY SYSTEMS IN CORVIDAE

Summary

The development of auditory sensitivity was studied in Jackdaw (*Goloeus monedula*) from the first day after hatching till the time when adult characteristics of cochlear microphonic response established in fledglings. In other species (Hooded Crow, Rook and Magpie) cochlear microphonic development was monitored only at certain moments. The growth of the auditory nuclei of medula oblongata (n. magnocellularis, n. angularis and n. laminaris) and the development of neurons in these nuclei have stages which, when studied by Nissle method in Magpie (*Pica pica*) and hooded crow (*Corvus cornix*) demonstrate the stages that coincide with the stages of auditory sensitivity development. The volumes of neurons at the early stage of growing phase increase very rapidly with the onset of the intensive stage of auditory sensitivity development. This stage begins with the appearance of the intensive nestings' own vocalization. During the period of eyes opening the rostro-caudal growth of the auditory nuclei is characterized by the same delay as the development of cochlear microphonic thresholds. The growth of n. magnocellularis stopped in the end of the intensive stage of auditory sensitivity development. N. angularis and n. laminaris continue to grow till the time of fledling. The more prolonged growth of n. magnocellularis in Magpie may be related with its wider range of hearing: adult Magpies upper limit of hearing is 20 kHz while in a crow it is 10—14 kHz.

МИГРАЦИИ, ЛИНЬКА, ЭНЕРГЕТИКА

А. П. Гисцов, С. В. Шимов, Э. М. Ауэзов

ОСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ ПТИЦ
В БАЛХАШ-АЛАКОЛЬСКОЙ ВПАДИНЕ

Исследования проводили на северо-западном побережье оз. Алаколь с 31/VIII по 28/IX и в дельте р. Тентек (оз. Сасыкколь) с 29/IX по 28/X 1987 г. Территория исследуемого района представлена полупустыней с интразональными включениями прибрежной растительности (около 350 м над ур. м.). Балхаш-Алакольская впадина заключена между хребтами Тарбагатай, Барлык и Джунгарский Алатау. На юго-востоке она через глубокий и узкий коридор (Джунгарские Ворота) соединена с Эбинурской депрессией, а на северо-западе открыта к оз. Балхаш.

Материал и методы

Визуальные учеты мигрантов проводили по стандартной методике в течение 2 ч утром и вечером (Гаврилов, 1977), одновременно вели наблюдения в вертикально направленный бинокль, снабженный масштабной «меткой» по усовершенствованной методике (Яблонкевич, Люлеева, 1981). Ночных мигрантов регистрировали на фоне диска луны (Большаков, 1985) с 1 по 14/IX и с 1 по 13/X. Всего на оз. Алаколь проведено 96 ч визуальных наблюдений, 80 ч в вертикально направленный бинокль и 36 ч в телескоп; в дельте р. Тентек — 110, 75 и 56 ч соответственно. Величина потока мигрантов в пересчете на полосу шириной 1 км представлена в табл. 1.

Таблица 1

Плотность миграции (птиц/км) в Балхаш-Алакольской впадине в сентябре (оз. Алаколь) и в октябре (дельта р. Тентек) 1987 г. по материалам визуальных учетов

Отряд	Оз. Алаколь *		Дельта р. Тентек *		Всего птиц *	
Podicipitiformes	1	0,01	6,5	0,01	7,5	0,01
Pelecaniformes	18,5	0,01	161	0,28	179,5	0,11
Ciconiiformes	7,5	0,01	145,5	0,25	153	0,09
Anseriformes	7771	7,80	2099,5	3,72	9870,5	6,32
Falconiformes	38,5	0,01	70	0,12	108,5	0,06
Gruiformes	3	0,01	16,5	0,02	19,5	0,01
Charadriiformes	582,5	0,6	822	1,5	1404,5	0,9
Columbiformes	8	0,01	704	1,24	712	0,5
Apodiformes	2476	2,48	6	0,01	2482	1,6
Passeriformes	88776,5	89,06	52351,5	92,85	141128	90,4
Всего птиц	99682,5	100,0	56382,5	100,0	156065	100,0

* В первой графе — абсолютная величина, во второй — %.

Результаты

По наблюдениям и отловам в исследуемом районе отмечено 186 видов птиц из 16 отрядов. В количественном отношении наиболее многочисленны были представители отряда воробьиных (Passeriformes, 90,4%). В отловах (2767 птиц 85 видов) воробьиные составили 67,5%, кулики (Charadriidae) — 30,8, утиные (Anatidae) — 0,9% от общего числа птиц за сезон.

Колебания плотности миграции на оз. Алаколь значительные — от 96 до 16153 птиц/4 ч·км (в 168 раз). Волны миграции отмечены 6, 10, 14—15, 20/IX (рис. 1), за эти дни пролетело 58,6% от общего числа птиц за месяц. В дельте р. Тентек миграция проходила более равномерно, хотя и здесь колебания плотности были до 54 раз (от 96 до 5107 птиц/4 ч·км). В целом за период наблюдений на оз. Алаколь миграция была в 2 раза интенсивнее, чем в дельте р. Тентек (в среднем регистрировали 1039 и 513 птиц/ч·км соответственно).

Ночная миграция на оз. Алаколь была в 1,3 раза интенсивнее (1316 птиц/ч·км), а в дельте р. Тентек зарегистрировано примерно одинаковое число птиц (557 птиц/ч·км ночью и 513 днем). Волны ночной миграции (при колебаниях плотности от 222 до 3035 птиц/ч·км) в основном совпадали с дневной миграцией. Аналогичная картина наблюдалась и в дельте р. Тентек (где колебания плотности были от 61 до 894 птиц/ч·км), за исключением 8/X, когда ночью миграция была минимальной а днем отмечен максимум численности птиц (возможно, это обусловлено эндогенными причинами, поскольку в миграциях участвуют разные группы птиц; погодная обстановка существенно на пролет не влияла).

Волны миграции на побережье оз. Алаколь в сентябре образованы в основном перемещениями уток (Anatidae), ласточек (Hirundidae), трясогузок (Motacillidae) и скворцов (*Sturnus vulgaris*); в дельте р. Тентек в октябре — ласточек, вьюрковых (Fringillidae), вороновых (Corvidae) и в меньшей степени уток. Волны ночной миграции на оз. Алаколь в сентябре обусловлены перемещениями куликов и мелких воробьиных птиц; в дельте р. Тентек в октябре — мелких воробьиных.

Высота миграции. Миграция птиц на побережье оз. Алаколь в сентябре проходила преимущественно по урезу воды или над водоемом. По наблюдениям в других районах Казахстана, многие виды птиц над водоемами летят на небольшой высоте, а после пересечения береговой линии резко набирают высоту (Гаврилов, 1979). Перемещения птиц на побережье оз. Алаколь, по визуальным наблюдениям, проходили на высотах до 500 м над поверхностью земли, по наблюдениям в вертикально направленный бинокль — до 400 м. Средняя высота миграции по визуальным наблюдениям составила 43 м, по наблюдениям в вертикально направленный бинокль — 91 м. Наиболее высоко летели

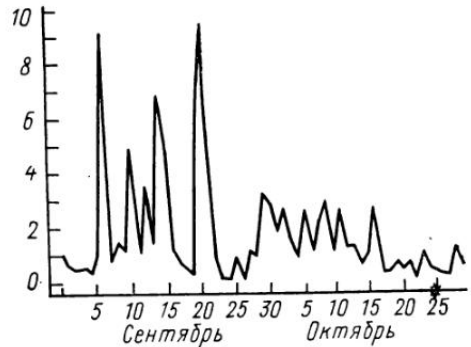


Рис. 1. Динамика пролета птиц на побережье оз. Алаколь (сентябрь) и в дельте р. Тентек (октябрь) по визуальным наблюдениям. Абсцисса — дни месяца, ордината — процент от общего числа птиц за сезон

пеликаны (*Pelecanus* sp.), цапли (Ardeidae) и стрижи (*Apus apus*), средние высоты полета которых соответственно составили 338, 337 и 115 м над поверхностью земли. Средняя высота ночной миграции в этом районе в сентябре составила 310 м.

Пролет птиц в дельте р. Тентек в октябре проходил, по визуальным наблюдениям, также на высотах до 500 м, однако средняя высота значительно превосходила зарегистрированную на побережье оз. Алаколь и составила 110 м над поверхностью земли. На значительных высотах перемещались пеликаны, бакланы (*Phalacrocorax carbo*), цапли, гуси (*Anser anser*), утки, журавли (Gruidae) и вороновые, средние высоты миграции которых составили от 108 до 300 м. Миграция птиц, по наблюдениям в вертикально направленный бинокль, проходила на высотах до 850 м, а средняя высота миграции составила 146 м. Ночная миграция в дельте р. Тентек в октябре проходила на высотах до 2600 м, при средней высоте миграции 773 м над поверхностью земли. Полученные материалы согласуются с визуальными и радиолокационными наблюдениями в других регионах, где многие птицы над водоемами летят ниже, чем над сушей (Гаврилов, 1979; Мао, Zhon, 1987).

Ритмика миграции. Материалы экспериментальных исследований, радиолокационных наблюдений и комплексных учетов дневного пролета в Европе показывают, что при полете над сушей дневные мигранты отряда воробьиных для активного перемещения используют первую половину дня и прекращают миграцию во второй половине дня и вечером (Дольник, 1975; Alerstam, 1976; Люлеева и др., 1981; Большаков и др., 1986). На дневные часы приходится пик пролета ласточек (Люлеева, 1971). В Джунгарских Воротах в дневное время в массе летят ястребиные (Гаврилов, Хроков, 1976), в предгорьях Тянь-Шаня — ястребиные, журавли, ласточки, вороновые (Гаврилов, 1979). Во всяком случае, миграция проходит не путем длительного беспосадочного полета, а с остановками в подходящих местах (Beirlein, 1987).

Миграция птиц в исследуемом районе наблюдается преимущественно в первой половине дня. На оз. Алаколь в утренние часы зарегистрировано 90% от общего числа птиц, отмеченных за месяц. У различных групп эти параметры следующие: утки — 71,2%, хищные (Falconiformes) — 80,5, ласточки — 88,3, трясогузки — 95,6, скворцы — 100%. Пролет куликов (70,8%) и стрижей (69,9% от общего числа птиц этой группы) отмечался преимущественно в вечерние часы. В дельте р. Тентек кулики (70,2%), чайки (Laridae 69,6%), трясогузки (72,4%), вьюрковые (54,7%) перемещались большей частью в утренние часы, а цапли (61,5%), утки (69,1%), хищные (55,0%) и вороновые (77,8%) — в вечерние.

Ночная миграция проходила следующим образом. Наибольшая плотность отмечена в первой половине ночи при максимуме на оз. Алаколь в 6-м часу, а в дельте р. Тентек наблюдали двухпиковый ритм через 2 и 8 ч после захода солнца, при снижении плотности миграции на рассвете.

Направленность миграции. Миграция птиц на оз. Алаколь в сентябре, по материалам визуальных наблюдений, проходила преимущественно в южном (81,6%) и юго-восточном (5,1%) направлениях (Ю, ЮВ) (средний азимут миграции составил $187 \pm 39^\circ$; $r=0,76$). В северо-восточном, северном и северо-западном (СВ, С и СЗ) направлениях перемещалось всего 10,7%. Направленность миграции различных групп птиц отражена в табл. 2. Утки и гуси летели в южном и юго-восточном направлениях (85,3% от общего числа птиц этой группы), обратная миграция этих птиц (14,7%) в основном обусловлена трофическими

Направленность миграции птиц в Балаш-Алакольской впадине
по материалам визуальных учетов (птиц/км)

Отряд	Направления							Всего птиц		
	С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З		СЗ	
Оз. Алаколь										
Podicipiformes	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
Pelecaniformes	—	—	—	0,5	—	—	17,5	—	—	18,5
Ciconiiformes	—	—	—	—	0,5	—	6,5	0,5	—	7,5
Anseriformes	1096	—	1	837	5788,5	—	2,5	3	43	7771
Falconiformes	0,5	—	—	10	17,5	—	2	8,5	—	38,5
Gruiformes	—	—	—	—	—	—	—	3	—	3
Charadriiformes	7	—	42	11,5	411	—	109	—	2	582,5
Columbiformes	—	—	—	—	8	—	—	—	—	8
Apodiformes	24	—	—	—	2360	—	92	—	—	2476
Passeriformes	6582	—	60	4180	72724,5	—	1210	1050	2970	88776,5
Всего птиц	7709,5	—	103	5039	81311	—	1439,5	1065	3015,5	99682,5
%	7,7	—	0,1	5,1	81,6	—	1,4	1,1	3,0	100,0
Дельта р. Тентек										
Podicipiformes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5
Pelecaniformes	—	—	0,5	121	24	—	—	—	—	161
Ciconiiformes	—	—	—	39	9,5	—	21,5	55	18	145,5
Anseriformes	2,5	—	68,5	1581,5	28	—	296	45,5	78,5	2099,5
Falconiformes	2	—	2,5	—	5	—	34,5	24	—	70
Gruiformes	—	—	—	16	—	—	—	0,5	—	16,5
Charadriiformes	—	—	1,5	216	35,5	—	157	72,5	333,5	822
Columbiformes	—	—	134	214	10	—	200	146	—	704
Apodiformes	—	—	—	—	—	—	2	4	—	6
Passeriformes	2463,5	202	1690	2220	10904,5	—	30976	3843,5	52	52351,5
Всего птиц	2475,5	204	1897	4407,5	11016,5	—	31688	4191	503	56382,5
%	4,4	0,4	3,4	7,8	19,5	—	56,2	7,4	0,9	100,0

перемещениями. Основная масса куликов, чаек, стрижей, жаворонков (*Alaudidae*), ласточек и трясогузок мигрировала в южной четверти компасного круга (88,9—100,0%). Наибольший разброс курсов миграции среди воробьиных обнаружен у скворцов (25,5% птиц этой группы пролетело в обратном направлении), который, как и у водоплавающих, в основном обусловлен трофическими перемещениями и пролетом на ночевки.

По наблюдениям в вертикально направленный бинокль, миграция в этом районе также проходит преимущественно в южном и юго-восточном направлениях (средний азимут миграции составил $187 \pm 50^\circ$; $r = -0,76$). Ночная миграция проходила в юго-западном (70,8%) и юго-восточном (15,3%) направлениях (средний азимут миграции $235 \pm 46^\circ$; $r = -0,66$).

В дельте р. Тентек в октябре, по визуальным наблюдениям, перемещения птиц осуществлялись преимущественно в юго-западном (56,2%), южном (19,5%) и юго-восточном (7,8%) направлениях (средний азимут миграции составил $213 \pm 44^\circ$; $r = 0,7$). Обратная миграция выражена слабее, чем в сентябре (на оз. Алаколь), и составила всего 5,7% от общего числа птиц за период наблюдений. В сезонных (Ю, ЮЗ, ЮВ) направлениях мигрировала основная масса уток (88%), ласточек (78,1%), трясогузок (86,8%), коньков (*Anthus* sp., 89,3%), вьюрковых (94,4%) и вороновых (96,3% от общего числа птиц этой группы). В то же время обнаружен значительный разброс курсов миграции у куликов и чаек (45,2% куликов и 35,8% чаек перемещались в обратном направлении), что в первую очередь обусловлено трофическими перемещениями и пролетом на ночевки.

По наблюдениям в вертикально направленный бинокль, миграция

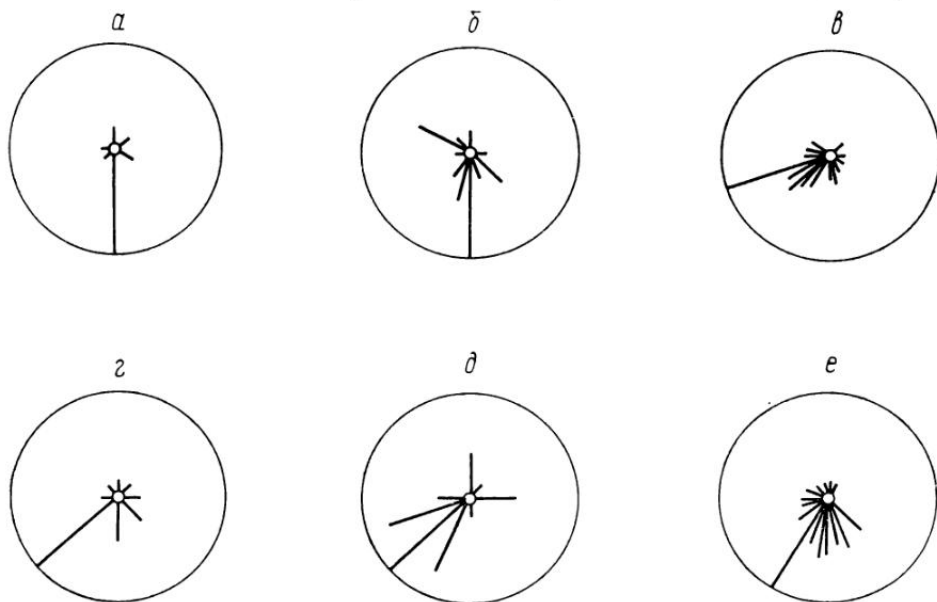


Рис. 2. Направленность миграции птиц:

верхний ряд — на побережье оз. Алаколь (а — по визуальным наблюдениям; б — по наблюдениям в вертикально направленный бинокль; в — ночной миграции); нижний ряд — в дельте р. Тентек (г — по визуальным наблюдениям; д — по наблюдениям в вертикально направленный бинокль; е — ночной миграции). Длина вектора пропорциональна плотности миграции в 45° , 22° , 10° секторах.

Север — верх; восток — правая сторона

птиц в дельте р. Тентек в октябре проходила преимущественно в юго-западном направлении (средний азимут миграции составил $220 \pm 49^\circ$; $r=0,62$). Ночная миграция в этом районе также осуществлялась преимущественно в юго-западном (65,4%) и юго-восточном (22,4%) направлениях (средний азимут миграции составил $205 \pm 46^\circ$; $r=0,67$) (рис. 2).

Обсуждение и заключение

Орнитофауна Балхаш-Алакольской впадины довольно разнообразна и насчитывает 186 видов из 16 отрядов. Во время ежедневных визуальных учетов зарегистрировано 105 видов из 10 отрядов, ночная миграция отмечена у представителей 9 отрядов птиц. Преобладали воробьиные птицы (90,4%), многочисленны утки (6,3%), среди ночных мигрантов воробьиные составили 73,3%, кулики — 12,9, утки — 3,4%. По материалам отловов, также доминировали воробьиные (67,5%), многочисленны кулики (30,8%) и утки (0,9% от общего числа птиц за сезон).

Экспериментальными работами и визуальными наблюдениями выявлена высокая степень адаптаций мигрантов к выбору и поддержанию миграционного направления, а также способность птиц к определению и сохранению курса полета (Дольник, Гаврилов, 1975; Лиэпа, 1978; Bingman, 1987; Garter, 1987; Helbig et al., 1987). В свете этих данных можно примерно оценить распределение мигрантов в Балхаш-Алакольской впадине по местам зимовок.

Поток дневных мигрантов (по результатам визуальных наблюдений), теоретически связанный с китайскими зимовками (юго-восточный поток через Джунгарские ворота) на побережье оз. Алаколь, относительно невелик и составляет 5,1% от общего числа мигрантов (однако у некоторых групп птиц он преобладает, например у овсянок — 71,4%, либо значителен, у жаворонков — 44,3 и уток — 10,8%). К нему может быть добавлено определенное число птиц, перемещающихся в южном направлении (см. табл. 2) и на этом участке миграционной трассы придерживающихся береговой линии водоема. Поток ночных мигрантов, движущихся в сторону Джунгарских Ворот (на китайские зимовки), превосходит дневной в 3 раза и в этом районе составляет 15,3%.

Основная же масса пролетных птиц на побережье оз. Алаколь, как дневных (по результатам визуальных наблюдений), так и ночных мигрантов, движется вдоль склонов Джунгарского Алатау в сторону среднеазиатско-иранских и африканских зимовок (поток ночных мигрантов, перемещающихся в юго-западном направлении, составил 70,8%).

В дельте р. Тентек юго-западный поток мигрантов, движущихся вдоль склонов Джунгарского Алатау в сторону среднеазиатско-иранских и африканских зимовок был также преобладающим (75,7% дневных и 65,4% ночных мигрантов). В то же время как по результатам визуальных наблюдений, так и на фоне диска луны количество птиц, перемещающихся в сторону китайских зимовок (через Джунгарские Ворота), значительно (11,2% дневных и 22,4% ночных мигрантов) выше, чем на побережье оз. Алаколь.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков К. В. Лунный метод количественной оценки ночного пролета птиц (сбор, обработка и анализ данных)//Весенний ночной пролет птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. — Л.: Изд. ЗИН АН СССР, 1985. — С. 14—36.

Большаков К. В., Булюк В. Н., Шамурадов А. К. Сравнение показателей перемещений птиц в условиях оазисов предгорий Копетдага и пустынного ландшафта Каракумов//Актуальные проблемы орнитологии. — М.: Наука, 1986. — С. 143—162.

Гаврилов Э. И. Методика сбора и обработки материалов по количественной характеристике видимых миграций//Методы изучения миграций птиц. — М.: Наука, 1977. — С. 96—117.

Гаврилов Э. И. Сезонные миграции птиц на территории Казахстана. — Алма-Ата, 1979. — 256 с.

Гаврилов Э. И., Хроков В. В. Весенний пролет птиц в Джунгарских воротах//Миграции птиц в Азии. — Алма-Ата, 1976. — С. 5—26.

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

Дольник В. Р., Гаврилов Э. М. Эколого-физиологические аспекты миграции птиц//Ориентация и миграции птиц. — М.: Наука, 1975. — С. 5—18.

Лиена К. А. Ориентация зарянок при искусственных ориентирах//Ориентация птиц. — Рига, 1978. — С. 77—179.

Люлеева Д. С. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции//Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. — Л.: Наука, 1971. — С. 183—225.

Люлеева Д. С., Жалакявичус М. М., Шумаков М. Е. и др. Сравнение результатов учета дневного пролета осенью 1977 г. на Куршской косе пятью методами наблюдений//Методы обнаружения и учета миграций птиц. — Л.: изд. ЗИР АН СССР, 1981. — С. 57—70.

Яблонкевич М. Л., Люлеева Д. С. Оптические наблюдения дневного высотного пролета птиц осенью 1977 г. на Куршской косе//Методы обнаружения и учета миграций птиц. — Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1981. — С. 37—45.

Alerstam T. Bird migration in relation to wind and topography. Ph. D. thesis. — Sweden: Univ. Lund, 1976. — P. 3—51.

Beirlein F. The migratory strategy of the Garden Warbler: a survey of field and laboratory data//Ring and Migr. — 1987. — Vol. 8, N 2. — P. 59—72.

Bingman V. P. Earth's magnetism and the nocturnal orientation of migratory European robins//Auk. — 1987. — Vol. 104, N 3. — P. 523—525.

Garter W. Vogelzug in Westafrika: Beobachtungen und Hypothesen zu Zugstrategien und Wanderrouten Vogelzug in Liberia. T. 2//Vogelwarte. 1987. — Vol. 34, N 2. — P. 80—92.

Helbig Andreas J., Orth G., Laske V., Wiltschko W. Migratory orientation and activity of the meadow pipit (*Anthus pratensis*): A comparative observational and experimental field study//Behaviour. — 1987. — Vol. 103, N 4. — P. 276—293.

Мао Y., Zhon B.//Acta Zool. Sin. — 1987. — Vol. 33, N 3. — P. 277—284.

A. P. Gistov, S. V. Shimov, E. M. Auevov

AUTUMN MIGRATION OF BIRDS IN BALKHASH-ALAKOL DEPRESSION

Summary

Bird counts, observations through upraised binocular, and counts on the background of the moon disk were carried out on the Alakol Lake in September and in the Tentek Delta in October 1987. The calculated flow bulk of migrants across one kilometre line is 1 271 960 birds. Among them 45% of birds were diurnal and 45,5% nocturnal migrants. The migration of the main bulk of birds is directed along Dzhungarski Alatau Mountain Range to the West Asian and African wintering grounds. Only relatively few birds (up to 15,3% in daytime and 22,4% at night) pass through Dzhungarski Gate to China.

А. Адер, Ю. Кескнайк

ВЕСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ МОРЯНКИ, СИНЬГИ И ТУРПАНА В ПРОЛИВЕ СУУРВЯЙН В ЗАПАДНОЙ ЭСТОНИИ

Исследования весенней миграции морских уток в Западной Эстонии можно считать традиционными, так как проводятся уже с 1952 г. До 1958 г. имели место визуальные наблюдения, в ходе которых установлены видовой состав, численность и общий ход пролета морских уток (Йыги, 1957, 1959; Vegoman, Jõgi, 1961), а также некоторые экологические аспекты их миграции (Йыги, 1961). По данным А. Йыги (Jõgi, 1970), через Западную Эстонию пролетает каждый сезон 5—6 млн гусеобразных, из них морянка, синьга и турпан составляют примерно половину.

Целью настоящей работы, которая началась в 1984 г., является характеристика процесса отлета трех массовых видов морских уток из района их концентрации в Рижском заливе и выяснение, как эти данные могут быть приняты в качестве долговременного прогнозирования ухудшения орнитологической обстановки для авиации¹.

Материал и методика

Работа была выполнена на Виртсуском полуострове в одном из двух наблюдательных пунктов (рис. 1) в 1984 и 1986—1990 гг. Объектами визуальных наблюдений служили морянка (*Clangula hyemalis*), синьга (*Melanitta nigra*) и турпан (*Melanitta fusca*) с 1/V до завершения их миграции. Проводились ежедневные учеты по 4,5 ч до и 0,5 ч после захода солнца. В период интенсивной миграции уток в наблюдениях участвовали два наблюдателя. Ширина полосы наблюдений составила 4 км (рис. 1). Применяли бинокль 10×50 и (при необходимости) для определения видов зрительную трубу с 25- и 60-кратным увеличением. Фиксировали время начала миграции и количество птиц, пролетающих через полосы, и стаи уток. Время отмечали через каждые 10 мин.

Информативность проведенных визуальных наблюдений. Исходим из диаграммы, охватывающей логически возможные аспекты миграции птиц, подлежащие рассмотрению в региональных исследованиях (рис. 2). Так как целью настоящего исследования является характеристика отлета морских уток из района их концентрации, то сосредоточиваем наше внимание на комплексе по отлету (3), рассматривая информативность наблюдений в Виртсу по отношению этому процессу.

Исследуемым регионом для нас является Рижский залив, где весной скапливаются морские утки. Фиксация их отлета осуществляется на Виртсуском полуострове в проливе Суурвьяйн, расположенном по периферии района концентрации (рис. 1). Пространство наблюдений охватывает только узкую полосу, где регистрируются все летящие утки по признаку «отлет». В связи с этим возникает вопрос, насколько объективно отражают визуальные наблюдения в наблюдательном

¹ Авторы выражают благодарность Г. А. Кузнецову, А. Куресоо, В. Лиллелехту, В. Э. Якоби и всем, кто периодически участвовал в полевых наблюдениях в Пухту.

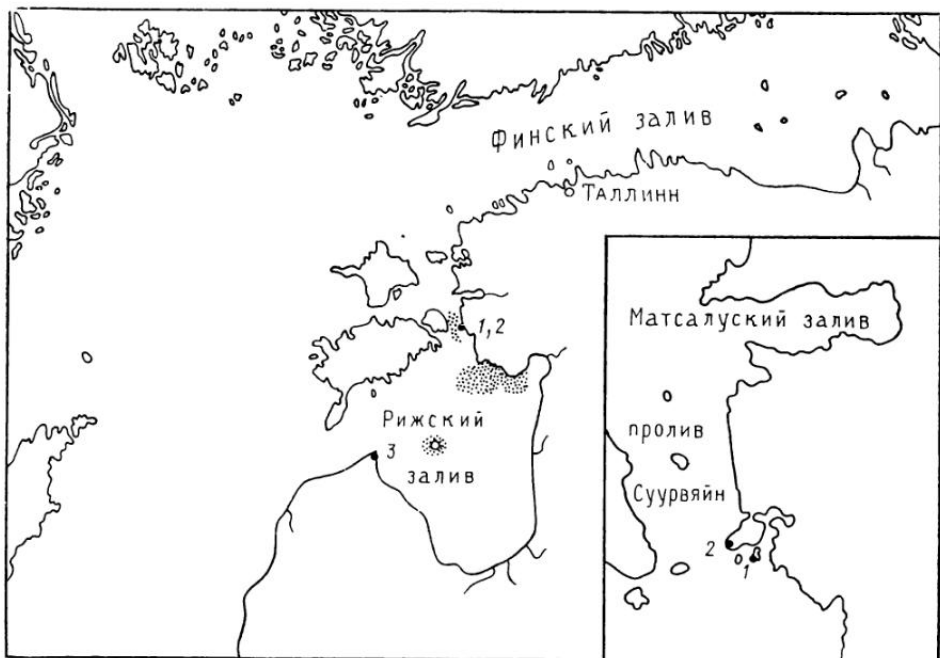


Рис. 1. Расположение наблюдательных пунктов по отношению района концентрации морских уток:

1 — основной наблюдательный пункт (НП); 2 — дополнительный НП (наблюдения были проведены при сильных восточных ветрах, при которых утки мигрировали вдоль западного берега пролива Суурвяйн); 3 — НП на п-ове Кюлка. Темные регионы — известные места скопления морских уток

пункте процесс отлета уток из района их концентрации. Для этого необходимо выяснить, являются ли регистрируемые в полете морянки, турпаны и синьги только отлетающими из района их концентрации или через Рижский залив происходит и пролет более южных птиц, а также правильно расположить наблюдательный пост в Пухту по отношению к миграционному потоку уток, покидающих Рижский залив.

При решении первого вопроса исходим из признаков так называемого высотного полета морских уток, характеризующего процесс отлета из района концентрации. Утки стартуют и набирают исходную высоту 300—500 м, а в дальнейшем полете поднимаются, по радарным исследованиям, до 1,5—2,5 км (Якоби, 1983). Старт уток к миграции имеет специфическую суточную ритмику, и вся миграция по этой причине наблюдается в интервале времени с 17 до 01 ч по восточноевропейскому времени (Яко-

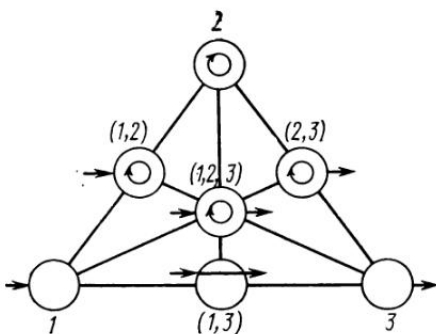


Рис. 2. Логически возможные аспекты и подходы в исследовании миграции птиц: 1 — прилет на наблюдательный участок (НУ); 2 — сезонное пребывание на НУ; 3 — отлет с НУ; (1, 2) — прилет местного населения; (2, 3) — отлет местного населения; (1, 3) — пролет через НУ; (1, 2, 3) — миграционная остановка на НУ (по Кескпайку, 1989)

би, 1983; Адер и др., 1988). В 1958 г. с 16 по 30/V были проведены наблюдения на п-ове Колка (рис. 1), где не был отмечен вышеупомянутый высотный полет (Лейнь, Гаспабсон, 1961). По данным визуальных наблюдений, в двух более южных наблюдательных пунктах на побережье Балтийского моря — в Папе (Selmins, 1989) и в Паланге (Пятрайтис, 1987) — пролет морянок, синьги и турпанов имеет место в основном в апреле и практически заканчивается в конце этого месяца. В этих пунктах высотный пролет также не наблюдается. Следовательно, регистрируемые в наблюдательном пункте морские утки являются отлетающими из района концентраций.

Наблюдательные посты на Виртсуском полуострове располагаются на берегу пролива Суурвяйн, который является единственным водным путем из Рижского залива по направлению к гнездовьям уток. Использование обзорного радиолокатора с большим радиусом действия (100 км) аэропортов Пярну и Хаапсалу, позволяющего следить за миграцией уток в значительной части западного побережья Эстонии, дало возможность оценить «качество» наблюдательного пункта. Выяснилось, что радиолокационным методом охватывается в 3,5 раза больший объем миграций по сравнению с визуальными наблюдениями. Это обусловлено фоторегистрацией птиц на больших высотах за пределами видимости при визуальных наблюдениях (Якоби, 1983).

Таким образом, исходя из вышесказанного, можно утверждать, что проведенные визуальные наблюдения обладают достаточной информативностью.

Статистическая обработка. Описание процесса отлета морянки, синьги и турпана из района их миграционной остановки (района концентрации) заключается в установлении начала и конца этого процесса, характера его интенсивности и временных параметров. Наиболее удобным способом представления результатов визуальных наблюдений являются временной ряд дневных сумм и соответствующая кумулятивная кривая (Кескпайк, 1989). По дневным суммам имеется возможность оценить динамику отлета, т. е. определить дни массового отлета, пиковую и абсолютную численность. Кумулятивная кривая позволяет характеризовать наиболее обобщенно процесс отлета и сосредоточить внимание на временных параметрах этого процесса.

При анализе эмпирических кривых возникает необходимость получения соответствующих теоретических кривых, что потребует устранения случайных флуктуаций результатов наблюдений. Для этого используется итеративно метод многократного скользящего среднего с базой усреднения 3 дня. Итерации продолжаются, пока сглаженная кривая имеет единственный максимум. Это соответствует предположению, что совокупности всех трех видов уток однородны по отношению времени отлета, т. е. теоретические кривые распределения их отлета унимодальные.

При таком подходе невозможно найти ошибку, которая возникает при существовании в теоретических кривых распределения двух или больше максимумов. Однако возможная ошибка, возникшая в процессе «перескользяния», может только увеличить оценку длительности интенсивного отлета, которая определяется по сглаженным данным, но не наоборот.

Численность морских уток. Общее число пролетающих через наблюдательный пункт на полуострове Виртсу исследуемых нами уток (суммарный поток) за сезон в среднем 220 000 особей, с пределами колебаний от 150 000 до 300 000 (табл. 1). Из таблицы видно, что численность синьги по сравнению с 1952—1958 гг. резко снижена, но численность морянки осталась стабильной.

Особый интерес для нас представляет турпан. А. Йыги (Jógi, 1970) предполагает, что основное количество зимующих в Западной Палеарктике турпанов мигрирует через пролив Суурвьяйн, следовательно, совершает и миграционную остановку в Рижском заливе.

Численность турпанов, пролетающих через наблюдательный пункт, колебалась от 6799 (1984) до 83 961 (1988). Используя среднюю численность 47 631 и учитывая коэффициент поправки для визуальных наблюдений 3,5 (Якоби, 1983), получаем, что через Суурвьяйн пролетает примерно 170 000 особей. Однако, исходя из максимальной численности этого вида в 1988 г., расчетной численностью турпана является 300 000, что превосходит расцениваемую численность зимующих в Западной Палеарктике, составляющую 250 000 (Laurson, 1989). Так как район весенней концентрации турпанов выходит за пределы Рижского залива, то действительная численность зимующих в Западной Палеарктике птиц, несомненно, выше 250 000.

Динамика отлета уток по численным параметрам. Дневные суммы отлета из района концентрации по видам и годам приведены в табл. 1—4. Видно, что у всех трех видов характер отлета в разные годы

Таблица 1

Общее число пролетающих морских уток в проливе Суурвьяйн в различные годы и процент морянки, синьги и турпана от этого числа

Год	Число пролетающих особей	<i>Clangula hyemalis</i>	<i>Melanitta nigra</i>	<i>Melanitta fusca</i>
1952 *	>200000		преобл.	
1953 *	>200000		преобл.	
1954 *	>703000	35	65	
1955 *	>629000	46,9	52,6	0,5
1957 *	>463000	32,0	35,2	32,8
1958	133000	32,6	42,5	24,9
1984	173636	90,7	5,4	3,9
1986	156663	67,0	3,5	29,5
1987	282044	70,5	3,6	25,9
1988	267535	55,1	13,5	31,4
1989	290339	81,0	0,1	18,9
1990	153183	84,4	2,0	13,6

Примечание. Данные с 1952 по 1958 г. по Йыги (1959) и Вероману и Йыги (Veroman, Jógi, 1961).

* Данные могут быть экстраполированы и наблюдения проведены по другой методике (Йыги, 1959).

чрезвычайно разнообразен. Такая неравномерность миграции обусловлена главным образом погодными условиями, препятствующими или облегчающими миграцию уток. В настоящей статье эта проблема не

Дневные суммы отлета морянки (*Clangula hyemalis*)
из района концентраций в различные годы

Май	1984	1986	1987	1988	1989	1990
01		0	0	0	0	0
02		0	0	0	0	0
03	0	0	0	0	1582	3165
04	0	0	0	0	33	0
05		0	0	0	0	16590
06		0	0	0	0	10958
07		0	0	0	7248	1
08		0	0	0	35116	4910
09		678	0	0	1397	0
10		0	0	0	93094	39962
11		109	0	0	6418	0
12		4229	0	3	519	0
13		1312	0	8052	21953	14581
14		1138	709	8022	35645	1498
15	541	7525	9143	0	983	8311
16	22371	28720	5816	17571	23735	14455
17	41694	10032	31638	55162	265	0
18	41158	1306	20229	16114	480	0
19	0	385	42031	13267	3658	0
20	22264	34933	42890	4203	0	9918
21	7456	11949	0	6792	0	4151
22	5314	0	0	0	529	239
23	9936	1365	15689	6614	519	351
24	1244	0	267	8588	1342	101
25	4812	0	27365	2564	453	0
26	532	1200	1252	386	10	0
27	0	0	2031	47	0	0
28	112	0	0	112	0	38
29	0	8	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0
31		0		0		
В общем	157434	104889	199060	147497	234979	129229

Таблица 3

Дневные суммы отлета синьги (*Melanitta nigra*)
из района концентраций в различные годы

Май	1984	1986	1987	1988	1989	1990
01		0	0	0	0	0
02		0	0	0	0	0
03	0	0	0	0	0	40
04	0	0	0	0	0	0
05	0	0	0	0	0	388
06		0	0	0	0	504
07		0	0	0	0	1
08		421	0	0	0	142
09		158	0	0	0	0
10		215	0	0	130	14
11		260	0	1080	80	0
12		1064	0	330	0	0
13		280	0	0	0	0
14		13	0	835	0	0

Май	1984	1986	1987	1988	1989	1990
15	0	61	0	0	0	817
16	0	295	0	15302	55	412
17	0	0	0	6529	0	0
18	0	0	205	921	0	0
19	0	0	1675	2732	130	0
20	0	2476	340	0	0	523
21	0	225	0	0	0	188
22	141	0	0	0	0	0
23	8583	0	2564	2425	0	65
24	607	0	0	50	0	18
25	0	0	2970	3536	0	0
26	72	5	268	1644	0	0
27	0	0	2044	693	0	0
28	0	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0
В общем	9403	5473	10066	36077	395	3112

Таблица 4

Дневные суммы отлета гурпана (*Melanitta fusca*)
из района концентраций в различные годы

Май	1984	1986	1987	1988	1989	1990
01		0	0	0	0	0
02		0	0	0	0	0
03	0	0	0	0	5954	6992
04	0	0	0	0	219	0
05		0	0	0	0	8825
06		0	0	0	0	809
07		0	0	0	645	0
08		0	0	0	21966	1304
09		0	0	0	418	0
10		0	0	0	17626	1068
11		74	0	0	2752	0
12		1477	0	0	17	0
13		1158	0	7136	1120	1134
14		606	4	2694	1877	60
15	0	18300	39	0	26	0
16	0	11734	12059	60175	975	79
17	3363	4586	3653	6769	0	0
18	1267	112	35692	931	0	0
19	0	0	8011	1654	176	0
20	1075	1463	3380	159	0	462
21	250	2873	0	37	0	91
22	362	21	0	0	0	0
23	388	2214	0	478	11	0
24	94	8	0	58	603	18
25	0	0	7206	1834	360	0
26	0	1140	0	807	220	0
27	0	311	2874	1113	0	0
28	0	171	0	116	0	0
29	0	23	0	0	0	0
30		30	0	0	0	0
31		0		0		
В общем	6799	46301	72918	83961	54965	20842

обсуждается. Отметим лишь, что раннее начало отлета в 1989 и 1990 гг. обусловлено отсутствием зимнего ледяного покрытия на Рижском заливе.

Временные параметры динамики отлета уток. Отлет уток из района их весенней концентрации хорошо описывается S-образной кумулятивной кривой, на которой следует разграничить по интенсивности процесса отлета три фазы: фазу начальной инерции отлета $T(0)$, фазу интенсивности отлета T и фазу затухания отлета $T(1)$. Временные параметры, характеризующие продолжительность отдельных фаз, приведены на рис. 3—5. Видно, что при наличии льда начало интенсивного отлета у всех трех видов в промежутке 11—14/V. Интенсивность отлета синьги по сравнению с другими видами понижена.

Как было сказано в предыдущем разделе, при отсутствии зимне-

Рис. 3. Кумулятивная кривая, изображающая отлет морянки (*Clangula hyemalis*) из района концентрации при наличии зимнего льда (A) и при отсутствии ледяного покрова (B). Календарные сроки: $t(0)$ — начало; $f(00)$ — обобщенное начало; $t(11)$ — обобщенный конец; $f(1)$ — конец отлета; $T(0)$ — фаза инерции; T — фаза интенсивного процесса; $T(1)$ — фаза затухания

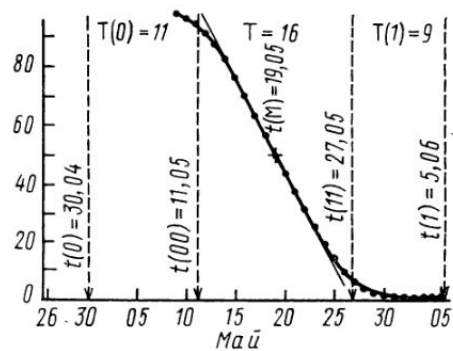
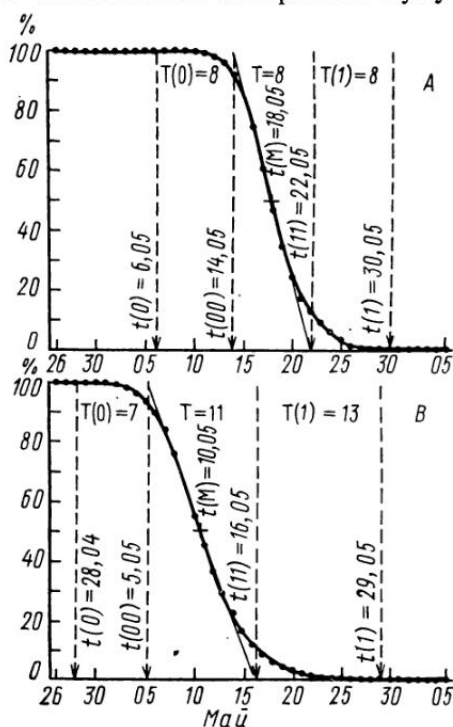


Рис. 4. Кумулятивная кривая, изображающая отлет синьги (*Melanitta nigra*) из района концентрации при наличии зимнего льда. Обозначения см. на рис. 3

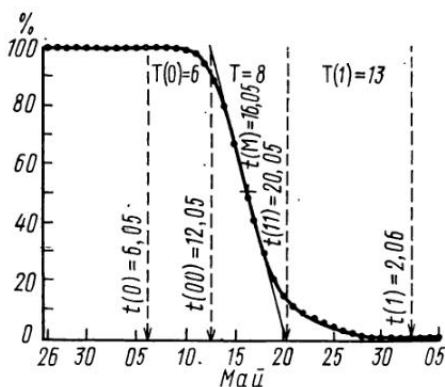


Рис. 5. Кумулятивная кривая, изображающая отлет турпана (*Melanitta fusca*) из района концентрации при наличии зимнего льда. Обозначения см. на рис. 3

го льда на Рижском заливе отлет всех видов уток начинается раньше (см. пример на рис. 3). Опережение по сравнению с нормальными условиями (считается наличие зимнего льда) по отдельным фазам раз-

лична, но завершение отлета Т (1) не претерпевает изменения. Существоют и видовые различия в этом (табл. 5).

Таблица 5.

Сдвиг временных параметров динамики отлета при различных условиях ледяного покрова в Рижском заливе *

Время	<i>Clangula hyemalis</i>	<i>Melanitta nigra</i>	<i>Melanitta fusca</i>
$t(0)$	8	5	11
$t(00)$	9	8	10
$t(M)$	8	5	8
$t(11)$	6	3	7
$t(1)$	1	0	2

* Например: $t=t(M, \text{наличие льда}) - t(M, \text{отсутствие льда})$.

Прикладной аспект. При передаче аэропортам оперативной информации об орнитологической обстановке установлено, что более опасными для авиации в регионе Балтийского моря являются дни, когда через наблюдательный пункт на Виртсуском полуострове пролетает свыше 20 000 уток. Как видно из наших результатов (рис. 6), массовые дни миграции ($n=25$), кроме одного (25/V), располагаются в пределах фаз интенсивного отлета, найденных по кумулятивным кривым (рис. 7). Из данных следует, что при отсутствии зимнего льда в Рижском заливе опасность столкновения наибольшая 5—16/V, а при нормальных зимних условиях — 13—22/V.

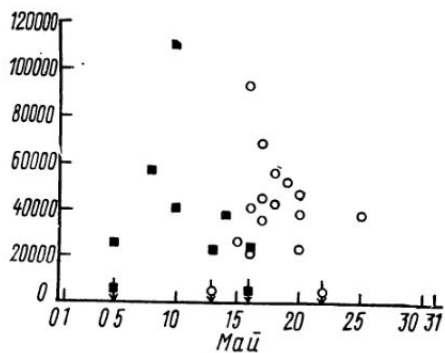


Рис. 6. Дни массового отлета уток (свыше 20 000 за день) при наличии (круги) и отсутствии (квадраты) ледяного покрова в Рижском заливе. Стрелки обозначают временные границы фазы интенсивного отлета при соответствующих условиях ледяного покрова

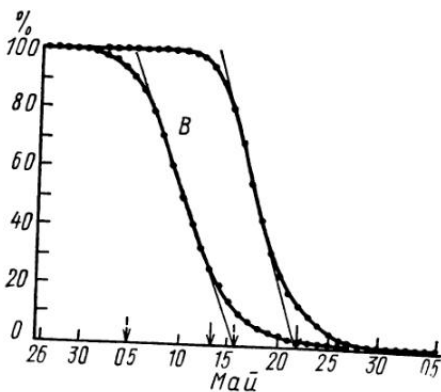


Рис. 7. Суммарные кривые динамики отлета морских уток при наличии (А) и отсутствии (В) ледяного покрова в Рижском заливе. Пунктирные стрелки обозначают период интенсивного отлета в отсутствие, сплошные — в присутствии льда

Таким образом, с точки зрения предотвращения столкновений самолетов с утками важна суммарная по видам кумулятивная кривая отлета, характеризующая развитие насыщенности воздушного пространства птицами. В фазе интенсивного отлета (Т) уток из района их

концентрации степень насыщенности воздушного пространства птицами наиболее опасна для авиации. Следовательно, интервал времени Т может быть использован в качестве прогнозирования ежегодического ухудшения орнитологической обстановки. В регионе Балтийского моря данные метеослужбы о наличии или отсутствии ледяного покрова могут дополнительно уточнить сроки ожидаемого ухудшения.

ЛИТЕРАТУРА

- Адер А. К., Кескпайк Ю. Э., Лиллелехт В. А., Якоби В. Э. Весенняя миграция морянки, синьги и турпана в окрестностях Пухту//Теж докл. XII Прибалт. орнитол. конф. — Вильнюс, 1988. — С. 4—5.
- Йыги А. И. Массовый весенний пролет некоторых видов водоплавающих птиц в окрестностях Пухтуской орнитологической станции Эстонской ССР//Тр. бюро кольц. — М., 1957. — Вып. 9. — С. 311—316.
- Йыги А. И. Пролет некоторых водоплавающих птиц в области пролива Суурвэйн Эстонской ССР//Тр. III Прибалт. орнитол. конф. 1957. — Вильнюс, 1959. — С. 127—133.
- Йыги А. И. Миграция водоплавающих птиц и погода//Экология и миграция птиц Прибалтики. — Рига, 1961. — С. 267—271.
- Леинь Г., Каспарсон Г. Перелет птиц на мысе Колкасагс в Латвийской ССР весной 1958 года//Орнитол. сб. 2. — Тарту, 1961. — С. 94—102.
- Кескпайк Ю. Э. Исследование миграций//Методические рекомендации по изучению журавлей. — Тарту, 1989. — С. 36—58.
- Пятрайтис А. Миграции птиц в районе Паланги//Изучение, моделирование и прогноз сезонных миграций птиц. — Вильнюс, 1987. — С. 52—59.
- Якоби В. Э. Радиолокационные и визуальные наблюдения за весенним перелетом морских уток на западном побережье Эстонии//Сообщ. Прибалт. ком. по изуч. мигр. птиц. — Тарту, 1983. — Вып. 16. — С. 24—37.
- Celmins A. Migrācijas poverojumi Pape 1987. g. pavasari (Наблюдения миграции птиц в Пале весной 1987 г.)//Putni daba. — Rīga, 1989. — Вып. 2. — С. 88—104.
- Jakoby V. E. Radar and visual observations of spring mass migration of sea ducks on the western coast of Estonia//Ornis Fenn. — 1983. — Suppl. 3. — P. 44—45.
- Jõgi A. Lindude rände uurimise tulemusi Eestis//Linde Kahel poot Soome lahte. — Tallinn, 1970. — Lk. 51—70.
- Laurson K. Estimates of sea duck winter populations of the Western Palearctic//Danish review of game biology. — 1989. — Vol. 13, N 6. — P. 1—22.
- Veroman H., Jõgi A. Veelindude Loendusel Lääne-Eesti meredel 1958. aasta kevadel//Орнитол. сб. 2. — Тарту, 1961. — С. 79—93.

A. Ader, J. Keskpäik

THE SPRING MIGRATION OF THE LONG-TAILED DUCK (*CLANGULA HYEMALIS*), THE COMMON SCOTER (*MELANITTA NIGRA*) AND THE VELVET SCOTER (*MELANITTA FUSCA*) IN THE STRAIT SUURVÄIN IN WESTERN ESTONIA

Summary

In the years 1984—1990 a study of the spring migration of the Long-tailed Duck, the Common Scoter and the Velvet Scoter was carried out to analyze their departure from the staging place in the Gulf of Riga to breeding areas. Field observations took place in the observation point at the strait Suurväin (Fig. 1) on 1—31 May, each year except 1985.

The total number of the 3 species observed was from about 150 000 to 300 000 (mean 220 000). Remarkable decrease in the number of the Common Scoter can be seen in comparison with earlier observations from the period 1952—1958 while number of the Long-tailed duck and the Common Scoter remains at about the same level (Tabl. 1).

The dynamics of migration flow was characterized by the cumulative curves (Fig. 3—5), which enables to distinguish between 3 phases of intensity: initial lag $T(0)$, intensive migration T and final lag $T(1)$ (Fig. 3—5). The most informative is the phase of intensive migration (PIM). In the presence of winter ice cover in Riga bay the PIM lasted from May 14—22 for the Long-tailed Duck, from May 11—27 for the Common Scoter and from May 12—20 for the Velvet Scoter, in the absence of ice cover it was from May 5—16 for the Long-tailed Duck, from May 3—24 for the Common Scoter and from May 2—13 for the Velvet Scoter.

Almost all days of mass migration can be found in the PIM derived from the total number of 3 seaduck species (Fig. 6—7). In the absence of winter ice cover in the Riga bay the bird hazard to aircrafts is the biggest in the period of May 5—16, in the presence of ice cover it is from May 13—22.

Э. И. Гаврилов, С. Н. Ерохов, В. В. Хроков, Ф. Ф. Карнов

ОСЕННИЙ ПРОЛЕТ КУЛИКОВ НА ОЗ. АЛАКОЛЬ (АЛАКОЛЬСКАЯ КОТЛОВИНА)

Наблюдения за осенним пролетом куликов проводили с III декады июня до конца сентября 1987 г. на западном побережье оз. Алаколь в районе урочища Горький Ключ. Побережье озера на этом участке слабо изрезано, мелководные заливы редки. В связи с падением уровня воды в последние годы прибрежные тростниковые заросли оказались на суше, а галечниково-песчаные и глинисто-илистые берега обнажились и зарастают солянками.

Отлов куликов проводили паутинными сетями (ячей 24—30 мм, длина 10—25 м) с двумя «карманами», которые устанавливали перпендикулярно урезу воды на отмелях и через устье залива. Численность куликов рассчитывали по количеству птиц, отловленных на 100 сетко/суток (с пересчетом на стандартную длину сети 10 м). Проверку сетей осуществляли с рассвета до полной темноты через 2—4 ч. Ежедневные учеты численности проводили с наблюдательного пункта на берегу озера в течение 2 ч перед закатом солнца. При этом регистрировали всех куликов, пролетающих в полосе 250 м (мелкие и средних размеров виды) или в пределах видимости (кроншнеп, веретенник и др.), отмечали их число, высоту и направление полета. Использованы также наблюдения за миграцией куликов в дельте р. Тентек (июнь, октябрь 1987 г.) и результаты отлова их на западной окраине оз. Сасыкколь в июле — августе 1981 г.¹

На осеннем пролете зарегистрировано 37 видов куликов, причем при ежедневных учетах — 27, путем отлова — 30. Полученные результаты (табл. 1) свидетельствуют о том, что метод отлова куликов паутинными сетями дает более объективное представление как о видовом составе их, так и о численности. На оз. Алаколь наиболее многочисленны морской зуек, травник и круглоносый плавунчик, обычны мородунка, малый зуек, кулик-воробей, белохвостый песочник и турухтан. Ходулочников летело очень мало, хотя в 1968 г. на юго-западном побережье этого озера (урочище Каратума) пролет их был хорошо выражен, и с 12/VIII по 3/IX там пролетело примерно 1500 птиц (Ауэзов, 1971). Резкие отличия объясняются, видимо, падением уровня воды в озере, исчезновением обширных мелководий и островков, что привело к сокращению количества гнездящихся в этом районе ходулочников. Мало отмечено и краснозобиков, хотя имеется указание, что через оз. Алаколь они пролетают «во множестве» (Козлова, 1962). Невысокой оказалась и численность камнешарки, хотя весной 1979 г. она была здесь обычной: с 28/V по 12/VI зарегистрировано 17 стай общим числом 296 птиц.

На пересыхающих небольших водоемах между озерами Сасыкколь и Балхаш более интенсивно мигрировали белохвостые песочники, перевозчики, малые и азиатские зуйки, краснозобики, грязовики, фифи, черныши и особенно бекасы. В то же время на оз. Алаколь значительно выше была численность травника, морского зуйка, мородунки, круг-

¹ Кроме авторов в работе участвовали А. П. Гисцов, В. В. Лопатин, В. В. Морозов, С. В. Шимов, Е. З. Бекбаев, С. А. Брохович.

Численность куликов на осеннем пролете
в Алакольской котловине

Вид	Оз. Алаколь, 1987, учет *		Оз. Алаколь, 1987, отлов *		Окраина оз. Сасыкколь, 1981, отлов *	
	1	2	3	4	5	6
Тулес	18	0,2	7	0,1	—	—
Бурокрылая ржанка	19	0,2	3	0,06	—	—
Галстучник	—	—	1	0,02	—	—
Малый зуек	71	0,8	340	6,7	116	12,5
Большеклювый зуек	8	0,08	11	0,2	—	—
Азиатский зуек	—	—	2	0,04	48	5,2
Морской зуек	456	4,9	1762	34,9	150	16,1
Чибис	18	0,2	10	0,2	5	0,5
Камнешарка	128	1,4	31	0,6	1	0,1
Ходулочник	104	1,1	3	0,06	—	—
Шилоклювка	2	0,02	—	—	—	—
Кулик-сорока	38	0,4	2	0,04	—	—
Черныш	3	0,03	3	0,06	6	0,6
Фифи	—	—	4	0,08	5	0,5
Большой улит	80	0,9	6	0,1	—	—
Травник	6859	73,8	1036	20,5	63	6,8
Щеголь	3	0,03	—	—	1	0,1
Поручейник	—	—	12	0,3	6	0,6
Перевозчик	9	0,1	89	1,8	73	7,8
Мородунка	457	4,9	365	7,2	26	2,8
Круглоносый плавунчик	84	0,9	544	10,8	12	1,3
Турухтан	76	0,8	217	4,3	1	0,1
Кулик-воробей	2	0,02	257	5,1	71	7,6
Песочник-красношейка	—	—	1	0,02	—	—
Длиннопалый песочник	—	—	8	0,21	4	0,4
Белохвостый песочник	73	0,8	223	4,4	253	27,2
Острохвостый песочник	—	—	—	—	1	0,1
Краснозобик	51	0,6	65	1,3	23	2,5
Чернозобик	—	—	9	0,21	—	—
Песчанка	—	—	9	0,21	—	—
Грязовик	—	—	2	0,04	17	1,8
Гаршнеп	2	0,02	—	—	—	—
Бекас	12	0,1	2	0,04	43	4,6
Кроншнеп-малютка	—	—	1	0,02	—	—
Большой кроншнеп	179	1,9	1	0,02	—	—
Средний кроншнеп	32	0,3	—	—	—	—
Большой веретенник	471	5,1	14	0,31	—	—
Луговая тиркушка	39	0,4	3	0,06	7	0,8
ВСЕГО	9294	100,0	5043	100,0	932	100,0
Проведено учетов, набрано сетко/дней	90	—	4211,5	—	260	—
Средняя численность	103,2	—	119,7	—	358,5	—

* В первой графе — абсолютная величина, во второй — %.

лонового плавунчика. В целом в районе Сасыкколя преобладали виды, предпочитающие открытые или поросшие травой илстые мелководья, тогда как на Алаколе — собирающие корм на плаву или в прибойной полосе. Здесь же был хорошо выражен транзитный пролет травника и морского зуйка.

Впервые для Алакольской котловины зарегистрированы галстучник (молодой, 13/IX), песочник-красношейка (взрослый и молодой, 2/VIII и 5/IX), острохвостый песочник (взрослый, 25/VII 1981 г.),

кроншнеп-малютка (молодой, 8/IX) и большеклювый зуек. Последний вид в Казахстане отмечен на гнездовье к северу до южного побережья Балхаша и Илийской долины (Долгушин, 1962). На оз. Алаколь одиночек и небольшие группы большеклювых зуйков встречали почти ежедневно с начала работ, что дает основание предполагать его гнездование в этом районе.

Средняя численность куликов на осеннем пролете в районе оз. Сасыкколь примерно в 3 раза превышала таковую на западном побережье оз. Алаколь (см. табл. 1). Для более правомочного сравнения мы просчитали их численность на оз. Алаколь за тот же период (с 13/VII по 7/VIII), которая составила 133,0 птицы (на 100 сетко/суток), т. е. лишь незначительно превышала среднюю численность за сезон (119,7). Характерно, что численность куликов в районе оз. Сасыкколь оказалась примерно на таком же уровне, как и вблизи Алма-Аты на оз. Сорбулак, где в 1977 г. она составила 352,7 птиц на 100 сетко/суток (Ерохов, 1978). Сходный состав и количественное соотношение отдельных видов, а также результаты кольцевания доказывают, что эти пункты расположены на одном миграционном пути.

При визуальных наблюдениях за пролетом куликов на оз. Алаколь выделены два основных направления их миграций: юго-восточное, в сторону Джунгарских Ворот (кроншнепы, травники и др.) и юго-юго-западное — юго-западное, вдоль предгорий Джунгарского Алатау (травники, морские зуйки и др.). Не исключено, что часть куликов, летящих по западному побережью Алаколя, в последующем также сворачивает в Джунгарские Вороты. Таким образом, в районе урочища Горький Ключ перекрещиваются миграционные пути куликов, следующих на юго-восточноазиатские (51,2% птиц) и индостанские (48,7%) зимовки.

Динамика численности куликов на осеннем пролете, по данным визуальных учетов, характеризуется высоким ее уровнем в конце июня — начале июля и постепенным снижением к концу сентября (рисунок). По результатам отлова птиц прослеживаются два подъема численности: в середине июля — середине августа и в конце августа — начале сентября, что обусловлено преимущественно различиями в сроках пролета взрослых и молодых особей. Зарегистрированное обоими методами резкое снижение численности куликов 30/VII—3/VIII объясняется, на наш взгляд, кратковременным похолоданием, блокировавшими миграционную активность птиц.

Первыми начинают кочевки закончившие размножение травники (табл. 2). Резкое преобладание в отловах молодых особей и почти месячный разрыв в сроках окончания миграций птиц разного возраста свидетельствуют о том, то пролет взрослых проходит преимущественно в июне — первой половине июля. В середине июня появились первые черныши, гнездящиеся в лесной зоне Сибири, прилетели на линьку большие веретенники, которые крупными скоплениями держались на мелководьях и отмелях, совершая до конца августа регулярные перелеты на кормные участки. В конце июня начинают кочевки большин-

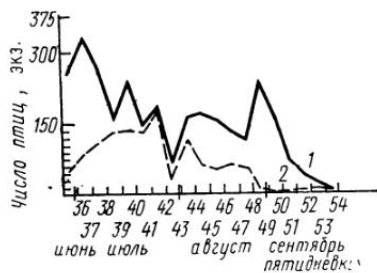


Рисунок. Численность куликов на осеннем пролете на оз. Алаколь по стандартным пятидневкам (Berthold et al., 1980):

1 — отлов (на 100 сетко/дней),
2 — учет (2 вечерних часа)

Сроки осеннего пролета и соотношение возрастных групп куликов на оз. Алаколь

Вид	Сроки пролета			Соотношение взрослых и молодых птиц в отлове (n)
	общие	взрослых	молодых	
Тулес	29/VII—5/X	29/VII—13/IX	—	1 : 0(7)
Бурокрылая ржанка	13/VIII—12/X	13/VIII—12/X	—	1 : 0(3)
Малый зуек	27/VI—20/IX	1/VII—29/VIII	10/VII—4/IX	1 : 1,93(340)
Большеклювый зуек	2/VII—14/IX	2/VII—19/VII	5/VII—14/IX	1 : 0,37(11)
Азиатский зуек	23/VII—10/VIII	—	—	0 : 1(2)
Морской зуек	27/VI—25/IX	30/VI—25/IX	29/VI—23/IX	1 : 2,1(176)
Чибис	20/VI—25/X	30/VI—4/X	17/VII— ?	1 : 1(10)
Камнешарка	24/VII—24/IX	24/VII—12/IX	30/VIII—24/IX	1 : 0,94(31)
Ходулочник	27/VI—17/IX	—	—	1 : 2(3)
Шилоклювка	27/VI—4/IX	—	—	—
Кулик-сорока	28/VI—19/VIII	—	—	1 : 1(2)
Черныш	16/VI—4/IX	—	23/VIII—4/IX	0 : 1(3)
Фифи	13/VII—19/IX	13/VII—30/VII	23/VII—19/IX	1 : 3,0(4)
Большой улит	6/VII—4/X	6/VII—20/VIII	12/VIII—4/X	1 : 2,0(6)
Травник	6/VI—4/X	6/VI—10/IX	? —4/X	1 : 7,71(1036)
Щеголь	28/VI—4/X	28/VI—1/VIII	—	—
Поручейник	26/VI—31/VIII	26/VI— ?	12/VIII—31/VIII	0 : 1(12)
Перевозчик	26/VI—12/IX	2/VII—13/VIII	10/VII—26/VIII	1 : 1,28(89)
Мородунка	29/VI—22/IX	29/VI—10/IX	14/VII—22/IX	1 : 1,07(365)
Круглоносый плавунчик	16/VII—23/IX	16/VII—3/IX	6/VIII—23/IX	1 : 4,85(544)
Турухтан	26/VI—30/IX	26/VI—18/VIII	25/VII—30/IX	1 : 35,16(217)
Кулик-воробей	11/VII—23/IX	11/VII—28/VIII	14/VIII—23/IX	1 : 6,34(257)
Песочник-красношейка	2/VIII—5/IX	? —2/VIII	? —5/IX	1 : 1(2)
Длиннопалый песочник	6/VIII—25/VIII	? —9/VIII	6/VIII—25/VIII	1 : 7,0(8)
Белохвостый песочник	18/VII—25/IX	18/VII—6/IX	22/VIII—25/IX	1 : 0,3(223)
Краснозобик	10/VII—12/IX	10/VII—19/VIII	16/VIII—12/IX	1 : 0,97(65)
Чернозобик	25/VIII—16/IX	?	1/IX—16/IX	0 : 1(9)
Песчанка	3/VIII—22/IX	3/VIII—22/VIII	8/IX—22/IX	1 : 1,25(9)
Грязовик	29/VIII—9/IX	—	29/VIII—9/IX	0 : 1(2)
Гаршнеп	25/VIII—4/X	—	—	—
Бекас	28/VII—22/X	—	—	1 : 1(2)
Большой кроншнеп	27/VI—14/X	—	—	—
Средний кроншнеп	6/VIII—10/IX	—	—	—
Большой веретенник	18/VI—4/X	? —22/VIII	? —17/IX	1 : 2,5(14)
Луговая тиркушка	20/VI—12/VIII	—	—	0 : 1(3)

ство гнездящихся в Алакольской котловине куликов, появляются также тулесы, камнешарки, турухтаны, мородунки, поручейники, щеголи, начинается пролет больших кроншнепов, продолжающийся до начала октября. В первой половине июля появляется большинство северных (таежных и тундровых) видов: фифи, большой улит, круглоносый плавунчик, кулик-воробей и белохвостый песочник, краснозобик; в начале и середине августа — песчанка и бурокрылая ржанка. Наиболее позднее начало пролета (в конце августа) зарегистрировано у гаршнепа, чернозобика и грязовика, причем если первый вид действительно является поздним мигрантом, то у остальных пролет в других районах Казахстана обычно начинается гораздо раньше. Поскольку отлавливали только молодых чернозобиков и грязовиков, можно предположить, что взрослые особи, мигрирующие в более ранние сроки, на

оз. Алаколь чрезвычайно редки осенью. В то же время в районе оз. Сасыкколь в 1981 г. с 16 по 26/VII отловлено 17 взрослых грязышек. Для многих видов, у которых имеются различия в сроках полета взрослых и молодых птиц, это проявляется и на оз. Алаколь.

Кроме травника резкие отклонения в соотношении возрастных групп отмечены у круглоногого плавунчика, турухтана и кулика-воробья (см. табл. 2). У круглоногого плавунчика подтверждается характерное для юго-востока Казахстана преобладание сеголеток, что объясняется различными путями пролета и тяготением взрослых особей на миграциях к центральным районам республики (Гаврилов и др., 1985). Аналогичная картина отмечена у турухтана, поскольку взрослые особи концентрируются для прохождения линьки на Северном Каспии (Cramp, Simmons, 1983), и, следовательно, большинство их минует Алакольскую впадину и Юго-Восточный Казахстан. Причины доминирования сеголеток у кулика-воробья не совсем ясны. Можно предполагать, что в Алакольской котловине взрослые мигрируют несколько западнее. В районе Алма-Аты на оз. Сорбулак при охвате отловом всего периода пролета среднесезонное соотношение возрастных групп составило 1:1,1. У малого и морского зуйков, мородунки, перевозчика, белохвостого песочника и краснозобика соотношение взрослых и сеголеток соответствовало средним показателям.

ЛИТЕРАТУРА

- Ауэзов Э. М. Осенний пролет ходулочника в Алакольской впадине//Мат-лы 6-го симпозиума по изучению вирусов, экологически связанных с птицами.— Омск, 1971. — С. 82—83.
- Гаврилов Э. И., Ерохов С. Н., Гаврилов А. Э., Хроков В. В. Об осенней миграции круглоногого плавунчика в Казахстане//Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1985. — Т. 90, вып. 6. — С. 14—23.
- Ерохов С. Н. Численность и возрастной состав куликов на осеннем пролете на оз. Сорбулак//Мат-лы 2-й Всесоюз. конф. по миграции птиц.— Алма-Ата, 1978. — С. 54—55.
- Долгушин И. А. Отряд кулики//Птицы Казахстана.— Алма-Ата, 1962. — Т. 2. — С. 40—245.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд кулики//Фауна СССР. Птицы.— М.; Л., 1962. — Т. 2, вып. 1, ч. 3 — 432 с.
- Berthold P., Bezzel E., Thielcke G. Praktische Vogelkunde. — Kilela-Verlag, 1980. — 159 p.
- Cramp S., Simmons K. E. L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. — L.; N. Y., 1983. — Vol. 111. — 913 p.

E. I. Gavrilov, S. N. Erokhov, V. V. Khrokov, F. F. Karпов

AUTUMN MIGRATION OF WADERS AT ALAKOL LAKE, ALAKOL DEPRESSION, EASTERN KAZAKHSTAN

Summary

In July—September 1987 9294 waders were counted and 5043 were mist-netted. Among 37 wader species recorded *Charadrius alexandrinus*, *Tringa totanus* and *Phalaropus lobatus* were the most numerous. *Charadrius hiaticula*, *Ch. leschenaultii*, *Calidris ruficollis*, *C. acuminata* and *Numenius minutus* are new species for the area. Dynamics of numbers at the season, phenology and age structure of migrants are described.

Н. Б. Колюхов

СЕЗОННАЯ СМЕНА РАМФОТЕКИ У ЧИСТИКОВЫХ

О смене рамфотеки, т. е. рогового чехла клюва, у большой конюги (*Aethia cristatella*) и тупика (*Fratercula arctica*) упоминали в своих работах Е. В. Козлова (1957), Ж. Бедард и С. Дж. Сили (Bedard, Sealy, 1984), М. П. Харрис (Harris, 1984), но в них говорилось лишь о факте смены рамфотеки без указания последовательности этого процесса. В упомянутых работах не была также приведена полная терминология для обозначения всех щитков, на которые можно разделить рамфотеку.

Материал по линьке щитков рамфотеки у большой конюги, конюги-крошки (*Aethia pusilla*) и белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) собирали на колонии, расположенной на мысе Уляхпэн (Чукотский полуостров). Птиц отлавливали сетью и после промеров выпускали. При помощи бинокля отмечали ход линьки щитков у птиц, прилетающих с кормом на колонию. Кроме того, для уточнения полевых наблюдений и сравнения с другими видами чистиковых просмотрены коллекции кафедры зоологии позвоночных и общей экологии МГУ, зоомузеев МГУ и ЗИН РАН¹. Как выяснилось, смену щитков рамфотеки лучше изучать на живом материале, поскольку на нем можно проследить весь процесс в динамике и связать его с этапами цикла размножения. Коллекционный материал такой возможности не дает, к тому же при хранении линяющие щитки могут обламываться.

В этой работе для лаконичности американскую конюгу (*Ptychoramphus aleuticus*), белобрюшку, большую конюгу, конюгу-крошку и малую конюгу (*Aethia pygmaea*) буду называть конюгами, а ипатку (*Fratercula corniculata*), топорка (*Lunda cirrhata*), тупика и тупика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) — тупиками.

Среди конюг наиболее выраженное и разнообразное щиткование обнаружено у большой конюги. За все время работ было просмотрено 755 больших конюг, у которых происходила линька рамфотеки. Рамфотеку у этого вида можно разделить согласно границам расчленения щитков при линьке на пять парных и два непарных щитка (рис. 1, А). Я предлагаю следующие названия для обозначения парных щитков: оперкулярный, прикрывающий ноздрю; верхний и нижний томиальный, образующие заднюю часть режущей поверхности верхней и нижней челюстей; субнариальный, лежащий под ноздрей перед верхним томиальным щитком, и риктальный — расположенный в углу рта. Последний щиток развивается только у большой конюги. Он сидит на особой риктальной лопасти. Непарные щитки — кульменальный и гониальный, как и у большинства видов птиц, прикрывают соответственно надклювье и подклювье. Подобно всем остальным щиткам, они меняют свой цвет и подвергаются сезонной смене. Очень редко встречаются птицы с аномальными щитками. За три полевых сезона из более чем 2 тыс. просмотренных птиц была встречена только одна взрослая самка, у которой с правой стороны между риктальным и верхним томиальным щитками был расположен дополнительный щиток, похожий по форме на клык кабана.

¹ Сотрудникам этих учреждений, обеспечивших работу с коллекционным материалом, выражаю глубокую благодарность.

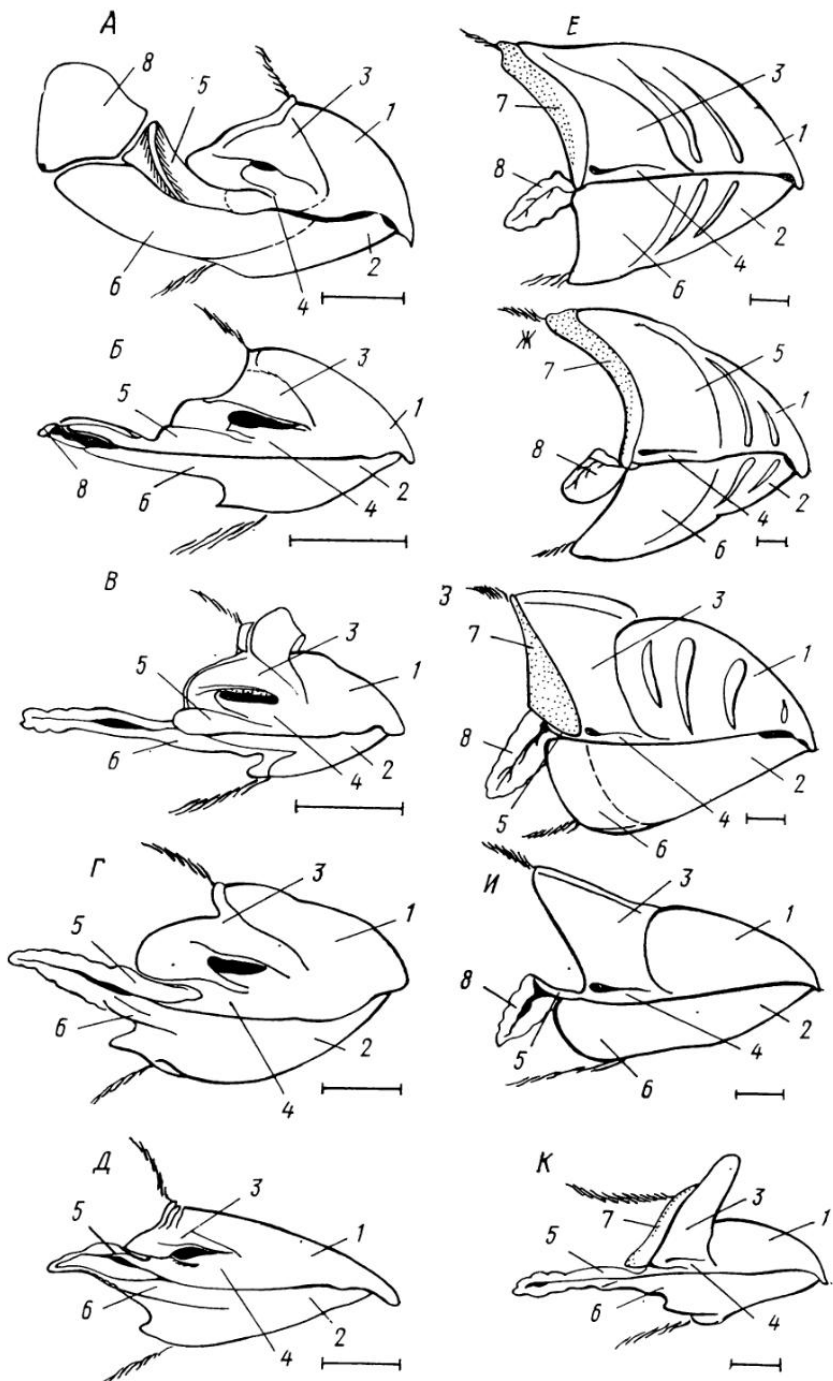


Рис. 1. Расположение щитков на клювах представителей подсемейства Fraterculinae:

А — большая конюга; Б — малая конюга; В — конюга-крошка; Г — бело-брюшка; Д — американская конюга; Е — тупик; Ж — ипатка; И — топорок (ad.), пунктиром показана граница между гониальным и нижним томиальным щитками; К — топорок (juv.); К — тупик-носорог. Щитки: 1 — кульменальный, 2 — гониальный, 3 — оперкулярный, 4 — субриарный, 5 — верхний томиальный, 6 — нижний томиальный, 7 — перфорированный, 8 — ректальный (или ректальная лопасть). Пунктирной линией обозначены границы между щитками (здесь и далее масштабный отрезок равен 5 мм)

Линька щитков у большой конюги начинается в конце июля и продолжается до ухода птиц в море после окончания сезона размножения. Она начинается с образования шва по границе между нижним томиальным и гонизальным щитками. До этого времени никакой видимой границы между ними нет. Парные и непарные щитки у большой конюги сходят по-разному. Последовательность их смены показана на рис. 2. Риктальный щиток всегда сходит целиком, снимаясь с риктальной лопасти подобно наперстку с пальца, но предварительно он может облущиваться у основания. Нижний и верхний томиальные щитки начинают отслаиваться сзади, со стороны угла рта, снизу и сверху соответственно. Сначала их края покрываются мелкими трещинами и по мере отслаивания, как правило, обламываются. Длина этих щитков с правой и левой стороны может быть различной. Очень часто сразу обламывается задняя половина щитка. Примерно на стадии, когда обломались задние концы верхнего и нижнего томиальных щитков, происходят разделение оперкулярного и кульменального щитков и образование щели между ними. Оперкулярный щиток постепенно истончается, и по мере роста нового темноокрашенного щитка со стороны оперения его яркоокрашенная часть остается в виде узких пластинок по переднему и нижнему краю.

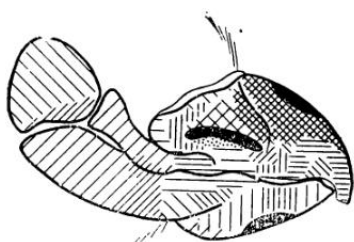


Рис. 2. Последовательность смены щитков рамфотеки клюва большой конюги. (Последовательность линьки — от I к VI. Одинаковой штриховкой показаны участки рамфотеки, отпадающие примерно в одни и те же сроки; участки, обозначенные более плотной штриховкой, отпадают позже)

Субнариальный щиток начинает сходить сверху вниз, от ноздри к режущему краю надклювья. Именно там, на режущем крае, дольше всего остается окрашенная часть щитка; иногда она очень тонкая, полупрозрачная. Кульменальный щиток начинает сходить сразу с двух сторон: со стороны режущего края (он постепенно слушивается) и на его границе с оперением (где прекращается синтез яркоокрашенного рогового вещества рамфотеки). Остаток этого щитка чаще всего остается на коньке в средней части надклювья. Этот «кусочек» рамфотеки затем отпадает целиком. Гонизальный щиток обламывается сначала в его задней части. Оставшаяся, большая его часть сходит, постепенно истончаясь. Мне никогда не доводилось видеть, чтобы его остатки слушивались. В общем плане последовательность смены парных щитков идет сзади к переду и от наружного к внутреннему режущему краю, а непарных — со всех сторон к центральной части конька. В начале сентября, к концу сезона размножения, перед слетом птенцов в море, около 13% просмотренных птиц сменили все щитки полностью, а у 45% на клювах были незначительные остатки кульменального, гонизального и оперкулярного щитков.

Рамфотеку других видов конюг также можно разделить на аналогичные щитки, хотя форма клювов этих видов отличается от таковой большой конюги. У белобрюшки, в отличие от остальных видов конюг, верхний томиальный щиток и задняя часть нижнего томиального не роговеют, оставаясь мягкими в течение всего сезона размножения. Эти мягкие части щитков имеют беловато-розовый, оперкулярный щиток — темно-красный, а остальные щитки — оранжево-красный цвет. Просмотр живых птиц и коллекционного материала говорит

о том, что каких-либо заметных изменений рамфотеки у белобрюшки во время сезона размножения не происходит. У конюги-крошки значительных сдвиганий щитков обнаружить не удалось. К концу сезона размножения у этого вида постепенно исчезает красная окраска с конца клюва и уменьшается «рог» на коньке клюва. У птиц, добытых зимой, он отсутствует полностью, и клюв взрослых птиц становится похожим на клюв слетков.

Данных о смене щитков у малой и американской конюги в литературе найти не удалось, однако, судя по форме клюва, более или менее значительную линьку щитков рамфотеки можно ожидать только у малой конюги. Надо отметить, что у малой конюги, видимо, развивается очень маленькая ректальная лопасть (рис. 1, Б), но недостаточное количество материала не позволяет более конкретно говорить о ее наличии. В норме ректальный щиток у нее не развивается.

Яркая окраска щитков у конюг и тупиков, видимо, несет функциональную нагрузку при формировании пар и социальных демонстрациях, поскольку полного развития как по форме, так и по окраске щитки достигают только к половой зрелости птиц. В отличие от взрослых птиц (половой зрелости конюги достигают на 3-м году жизни), форма и окраска клювов слетков конюг очень сходна (рис. 3) и напоминает таковую взрослой американской конюги, причем у незначительного числа слетков большой конюги и конюги-крошки у основания подклювья есть светлое пятно. У птенцов большой конюги ректальная лопасть развита уже с самого вылупления. По мере роста птенцов она скрывается оперением, и у слетков ее можно увидеть, только раздвинув оперение в углу рта. В процессе достижения птицей половой зрелости происходят изменения в форме и окраске клюва. Так, у молодых больших конюг к концу их первого года жизни клювы формой и окраской очень похожи на клювы слетков. К концу 2-го года они уже приобретают оранжевую окраску, однако имеют еще грязноватый оттенок: цвет конца клюва — роговой (у взрослых птиц он желтовато-белый). Щитки развиты достаточно хорошо, но еще не достигают размеров, присущих взрослым птицам. У неполовозрелых конюг-крошек клюв сплошь черный, без красной вершины.

Темная окраска клюва с желтым пятном у основания нижнего то-

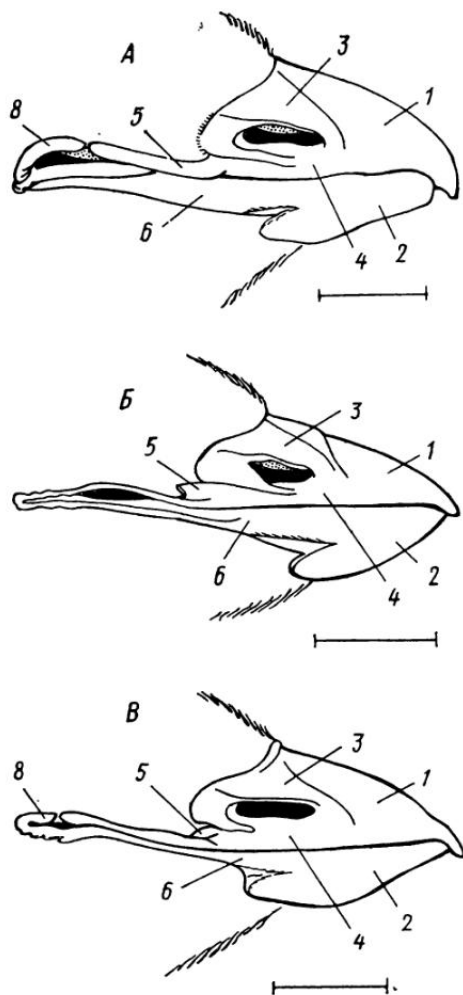


Рис. 3. Клювы слетков конюг: А — большая конюга; Б — конюга-крошка; В — малая конюга (обозначение щитков, как на рис. 1)

миального щитка у американской конюги, по всей вероятности, объясняется ночной активностью этого вида на колонии, когда не требуется яркая окраска клюва. Из четырех видов стариков, также активных на колонии ночью, у двух видов — старика Кравера (*Synthliboramphus craveri*) и старика Ксантуса (*S. hypoleucus*) клювы черные, а у обыкновенного (*S. antiquus*) и хохлатого (*S. wumizuzume*) стариков они желтовато-белые с довольно широкой черной полосой вдоль конька. У тутика-носорога клюв окрашен ярко, однако этот вид в одних частях ареала активен на колонии ночью (Richardson, 1961; Wilson, 1977), тогда как в других — в сумерки и даже днем (Leschner, 1986; Thorosen, 1980, 1983).

Рамфотеку у тутиков также можно разделить на отдельные щитки. Для удобства будем называть щитки на клювах тутиков по месту их положения на клюве по аналогии с таковыми у конюг (см. рис. 1), хотя, строго говоря, о гомологии в щитковании клювов конюг и тутиков пока говорить еще рано. Наибольшее сходство с конюгами в расположении щитков прослеживается у тутика-носорога (рис. 1, К). Только у него есть хорошо выраженные верхний и нижний томиальные щитки. У топорка размеры верхнего томиального щитка сильно уменьшаются, что, видимо, связано с увеличением высоты клюва, а у тутика и ипатки этот щиток исчезает полностью. Нижний томиальный щиток сливается с гониальным без образования видимого шва. О двойственном происхождении рогового покрова, прикрывающего подклювье, говорит только его цвет: у топорка гониальный щиток оранжево-красный, а томиальный — серовато-желтый; у ипатки — красный и ярко-желтый, а у тутика — ярко-красный и роговой соответственно.

Кроме щитков, аналогичных таковым у конюг, у тутиков есть еще один щиток, который я предлагаю называть перфорированным (см. рис. 1). У слетков и взрослых птиц зимой это место покрыто перьями (рис. 1, И). Весной эти перья выпадают, кожа роговеет и приобретает желтый цвет, а на тех местах, где росли перья, на щитке остаются углубления. Перфорированный щиток у тутика-носорога развит не так хорошо, как у других видов тутиков. Перфорированность развита только на его каудальной части, а передняя часть гладкая. У всех видов тутиков, за исключением тутика-носорога, есть яркая складка кожи в углу рта — нечто подобное риктальной лопасти большой конюги. У топорка она молочно-белая со складками красного цвета, у тутика и ипатки — полностью оранжево-желтая. Об аналогии этого образования говорить не очень просто. Если принять за более «древнего» представителя тутиков тутика-носорога, то самым близким к нему видом будет топорок, у которого есть очень маленький, рудиментарный верхний томиальный щиток и, как и у тутика-носорога, маленький роговой бугорок на коньке подклювья у его основания. Посмотрев на клюв слетка топорка, можно сказать, что мягкую лопасть, следующую за верхним томиальным щитком, можно считать образованием, подобным риктальной лопасти большой конюги.

Последовательность линьки щитков у тутиков прослежена по коллекционному материалу на малом количестве экземпляров и, возможно, не в полной мере отражает истинную картину линьки. Все щитки, кроме кульменального и гониального, на зиму опадают. Риктальная лопасть уменьшается в размерах или опадает. Более конкретно о ней можно будет говорить только после изучения живых птиц в зимнее время.

У тутика-носорога линька начинается с оперкулярного щитка; роговое вещество с «рога» слущивается постепенно, слой за слоем свер-

ху вниз. Долше всего остается небольшой участок старого субнариального щитка. После того как сошла примерно половина «рога», начинают слущиваться тонкие пластинки с перфорированного щитка. Примерно в то же время происходит отслаивание нижнего томиального, а чуть позже — верхнего томиального щитка. У топорка в первую очередь отпадает перфорированный щиток. Он сходит целиком, и на его месте начинает расти черное оперение, которое контрастирует с белым оперением «лица». Затем отслаивается верхний томиальный щиток, потом отламывается задняя половина субнариального щитка. Оперкулярные щитки, сросшиеся своими верхними концами воедино, видимо, сходят целиком, поскольку я никогда не видел птиц, у которых на клюве оставалась бы какая-либо часть этого щитка. Нижний томиальный щиток отпадает в последнюю очередь. Он начинает отслаиваться постепенно со стороны своего заднего края. Возможно, этот щиток впоследствии отпадает одновременно и с правой и с левой стороны, поскольку эти щитки срастаются нижними краями, но не исключено, что они отпадают и небольшими фрагментами.

У ипатки линька рамфотеки начинается также с перфорированного щитка, но, в отличие от топорка, этот щиток начинает отслаиваться снизу, от режущего края клюва, а по мере отслаивания обламывается. В это время он отделен глубокой щелью от оперкулярного щитка. Нижний томиальный, а затем и оперкулярный щитки начинают отслаиваться соответственно снизу и сверху, однако, возможно, их отслаивание происходит одновременно. Отпадают они, видимо, каждый единственным образованием. Данных по смене верхнего томиального щитка нет, но скорее всего он отпадает последним. Последовательность смены щитков у тупика на коллекционном материале проследить не удалось, но, судя по работе Харриса (Harris, 1984), у тупика сменяются те же самые щитки, что и у ипатки. По данным Харриса, нижний томиальный щиток может сходить как целиком, так и небольшими фрагментами.

Кроме перечисленных щитков у тупика есть еще очень узкий щиток, лежащий вертикально на границе нижнего томиального щитка и оперения (Harris, 1984). Нечто подобное было отмечено у топорка и тупика-носорога, однако на коллекционном материале этот щиток просматривается очень плохо и к тому же у небольшого числа птиц. Ясность по тому поводу может внести только изучение линьки рамфотеки у живых птиц.

У остальных видов чистиков рамфотека из щитков не состоит, а имеет обычный для большинства птиц вид (рис. 4). У гагарки (*Alca torda*), имеющей высокий клюв, зимой, вероятно, отпадает задняя часть рамфотеки подклювья; в коллекциях встречена всего одна птица в зимнем оперении, у которой отсутствовала эта часть рамфотеки. Кроме того, отпадает роговое возвышение перед ноздрей (рис. 4, А). В литературе данных о сезонной смене рамфотеки у гагарки найти не удалось. У толстоклювой кайры (*Uria lomvia*) зимой изменяется цвет

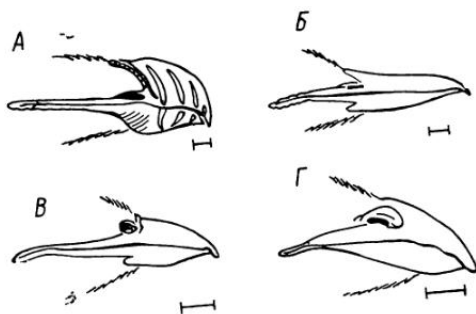


Рис. 4. Клювы представителей подсемейства Alcinae:

А — гагарка (заштрихованная часть рамфотеки зимой отпадает); Б — тихоокеанский чистик; В — старик; Г — люрик

«нижнего томиального щитка» (Harrison, 1985). У люрика (*Alle alle*) в зависимости от времени года, возможно, изменяется высота клюва. Судя по литературным источникам и по просмотренным коллекциям, никаких других сезонных изменений в облике рамфотеки не обнаружено.

По строению рамфотеки конюги и тупики хорошо обособлены от остальных видов чистиковых. Этот факт хорошо укладывается в схему, предложенную Огильви-Грантом (Ogilvie-Grant, 1898), разделившим чистиковых на два подсемейства: конюги и тупики им объединены в подсемейство Fraterculinae, тогда как все остальные виды — в подсемейство Alcinae. Более детальное изучение последовательности смены щитков у тупиков, малой и американской конюг в будущем пополнит наши знания о ходе линьки у этих видов, но скорее всего не изменит предложенную схему деления рамфотеки на щитки.

ЛИТЕРАТУРА

- Козлова Е. В. Ржанкообразные: подотряд чистиковые//Фауна СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — Т. 2, вып. 3. — 144 с.
- Bedard J., Sealy S. G. Molt and feather generation in Least, Crested, and Parakeet Auklets//J. Zool. — 1984. — Vol. 202. — P. 461—488.
- Harris M. P. The Puffin. — Caltan, 1984. — P. 1—224.
- Harrison P. Seabirds an identification guide. — Croom Heim; London, Sidney, 1985. — 448 p.
- Leschner L. L. The breeding biology of the Rhinoceros Auklet on Destruction Island. M. S. Thesis, Univ. of Wash. — 1986. — 77 p.
- Ogilvie-Grant W. R. Order Alcidae//Cat. Brin. Brin, Mus. — 1898. — Vol. 26. — P 559—622.
- Richardson F. Breeding biology of the Rhinoceros Auklet on Protection Island, Washington//Condor. — 1961. — Vol. 63. — P. 456—473.
- Thorosen A. C. Diurnal land visitation by Rhinoceros Auklet//Western Birds. — 1980. — Vol. 11. — P. 154.
- Thorosen A. C. Diurnal activity and social displays of Rhinoceros Auklets on Teuri Island, Japan//Condor. — 1983. — N 3. — P. 373—375.
- Wilson U. W. A study of the biology of the Rhinoceros Auklet on Protection Island, Washington. M. S. Thesis, Univ. of Wash. — 1977. — 98 p.

N. B. Konyukhov

THE SEASONAL SHEDDING OF THE BILL PLATES IN ALCIDS (AVES, ALCIDAE)

Summary

I examined the Alcid's bill plates both on museum collections and in the field in 1988—1990. Auklets' and Puffins' bill covering can be divided in 2 odd and 5 twin plates. The division was made according the natural boundaries between those plates during their fall pill off. The terminology for all of these plates was worked out. Bill plates shedding in Crested Auklet was studied more completely. Among Alcids only Auklets and Puffins change their bill plates annually. There is able to draw a parallel in structure of bill plates both in Auklets and Puffins. As a result of my investigations I make a supposition that Alcids can be divide in two subfamily — Alcini and Fraterculini.

В. М. Гаврилов

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ПОТРЕБЛЕНИЕМ ПИЩИ, ЭНЕРГЕТИЧЕСКИМ МЕТАБОЛИЗМОМ, ТЕМПЕРАТУРОЙ СРЕДЫ И РАЗМЕРАМИ В СЕМЕЙСТВЕ CORVIDAE

Накопленные наукой при лабораторных исследованиях данные о расходе энергии птицами в стандартизированных условиях оказались ценными и для полевых экологических исследований в связи с возникновением новых задач, основанных на разработке методов расчета затрат энергии свободноживущими птицами по их бюджетам времени. Однако их корректное использование требует определенной экологической интерпретации, учитывающей разные направления вариаций биоэнергетических показателей у птиц, различных по таксономическому положению и экологии.

Воробьиные птицы семейства Corvidae — широко распространенные виды, тяготеющие к высоким широтам, но обитающие и в очень жарком климате. Это подразумевает высокую эффективность их теплоизолирующей системы и систем, связанных с рассеиванием тепла, в первую очередь респирационной. Кроме того, птицы этого семейства образуют конец размерного ряда отряда воробьиных, обладающего отличной от других отрядов энергетикой. Виды же, расположенные на концах размерного ряда крупного таксона, еще в силу этого несут печать определенной специфичности, что представляет собой интерес в изучении их энергетики и экологии.

Проведено измерение различных параметров энергетики в покое и при обычном существовании у 9 видов семейства Corvidae в зимний период. Взаимосвязь параметров энергетики принята в соответствии с энергетической моделью, опубликованной ранее (Дольник, Гаврилов, 1982), с более поздними модификациями (Гаврилов, 1991, 1993; Гаврилов и др., 1990).

Теплоотдачу в покое измеряли ночью, у спящих птиц в постабсорбтивном состоянии; результаты представлены на рис. 1. Для двух видов проведены контрольные измерения в летний период (рис. 2). Потребление пищи измеряли, используя небольшой набор кормов известной калорийности (вареные измельченные куриные яйца, нежирное мясо). Зависимость энергии существования (EM) от температуры среды (T_A) получали, добиваясь соответствия с модифицированной моделью: $EM = h_{EM}(T_B - T_A) + BM$ (Гаврилов, 1993; Гаврилов и др., 1990), где h_{EM} — теплопроводность при обычном существовании; T_B — температура тела; BM — базальный метаболизм (рис. 3). Максимальный потенциальный метаболизм существования (MPE) определялся при нижнем пределе видовой температурной устойчивости (T_{II}). Последняя является такой температурой среды, при которой энергия, которую птицы извлекают из потребляемой пищи (энергия существования, EM), вся расходуется на поддержание теплового баланса (расход энергии в покое, SM). Следовательно, при этой температуре невозможна никакая продуктивная работа, т. е. $EM = SM$.

Таким образом, при T_{II} определяется максимальная мощность метаболизма существования — это потенциальная энергия, которую пти-

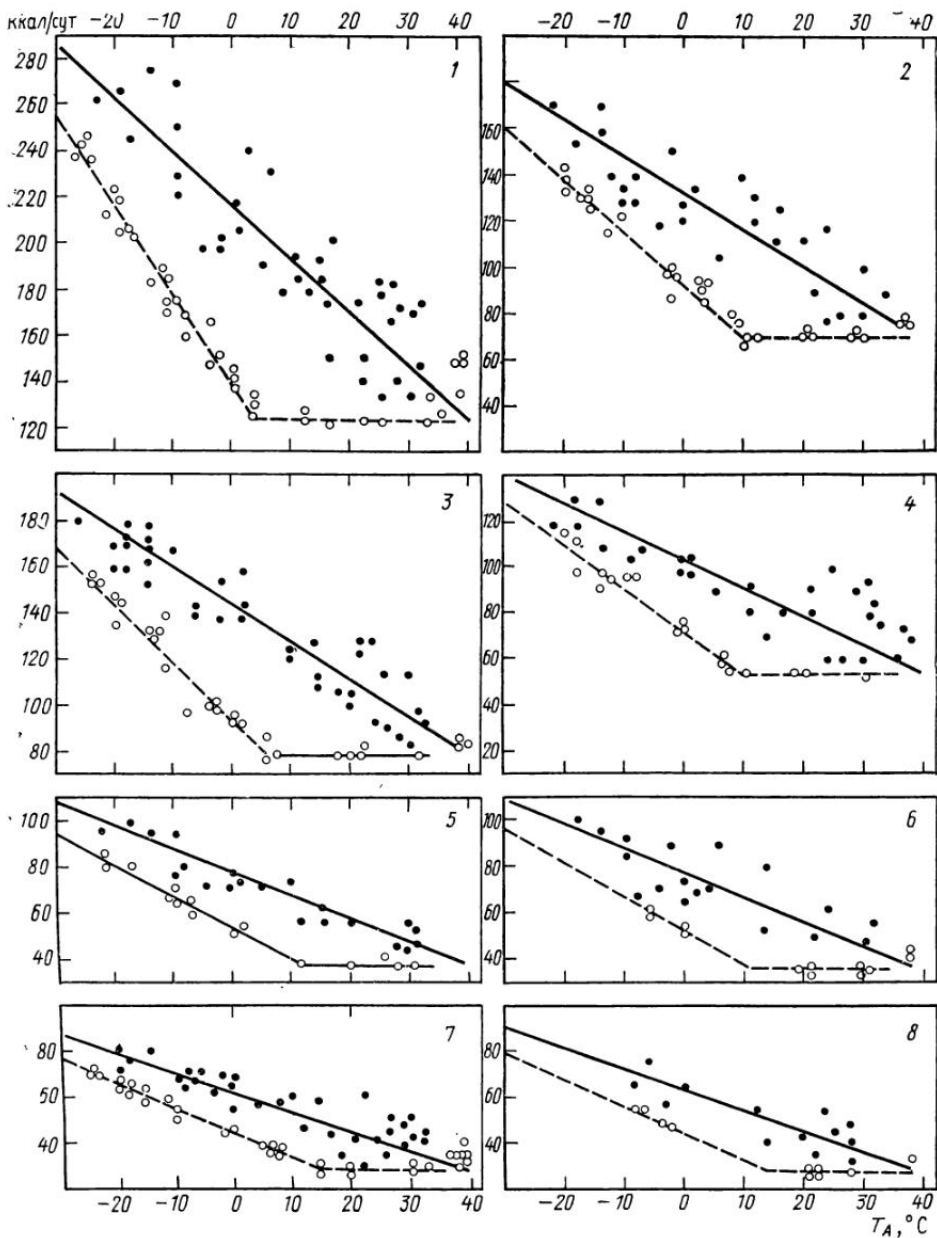


Рис. 1. Зависимость показателей метаболизма от температуры среды (T_A) у исследованных видов в зимний период. Темные точки и сплошная линия — энергия существования (EM); светлые точки и прерывистая линия — стандартный (SM) и базальный метаболизм (BM):
 1 — *Corvus corax*; 2 — *Corvus rufigollis*; 3 — *Corvus cornix*; 4 — *Corvus frugilegus*; 5 — *Coloeus monedula*; 6 — *Pica pica*; 7 — *Garrulus glandarius*; 8 — *Nucifraga caryocatactes*

ца может мобилизовать на длительный срок и при более высоких, чем T_{L_0} , температурах, тратить не только для поддержания теплового баланса, но и для удовлетворения любых проявлений жизнедеятельности, например для любых форм активности либо для обеспечения каких-

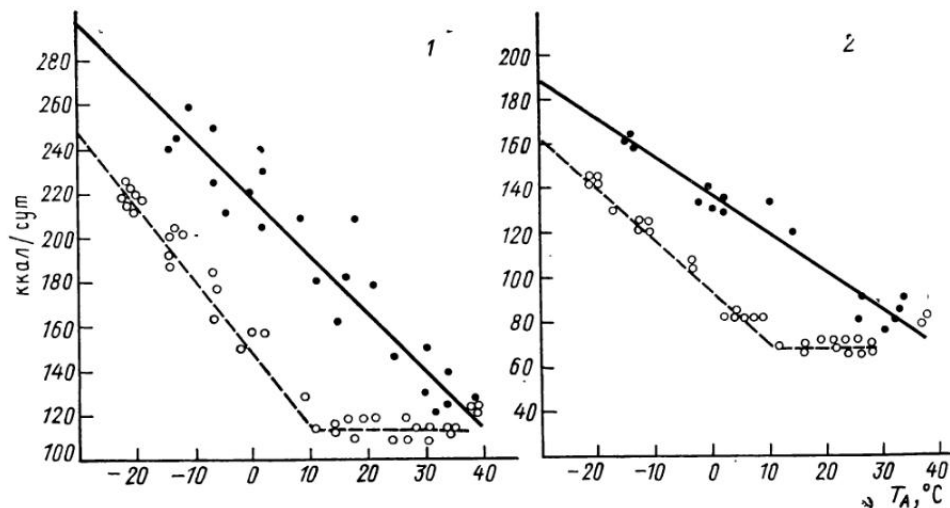


Рис. 2. Зависимость показателей метаболизма от температуры среды (T_A) у ворона (*Corvus corax*) — 1 и серой вороны (*Corvus cornix*) — 2 в летний период. Обозначения те же, что на рис. 1

либо продуктивных процессов. Существование при более низких T_A возможно лишь короткое время за счет накопленных резервов. Были измерены все названные параметры и по этим данным рассчитаны аллометрические зависимости показателей энергетики от массы тела у представителей семейства Corvidae, а также других воробьиных и неворобьиных птиц, оригинальные данные об энергетике которых публикуются отдельно (Гаврилов, 1993).

Проведено сравнение энергетики Corvidae с энергетикой воробьиных, а также неворобьиных птиц сходного размера. Часть измерений была опубликована ранее (Гаврилов, 1979а, б). Новые измерения значительно повлияли на связанные с потреблением пищи показатели (EM , h_{EM} , MPE), а также были получены дополнительные показатели. Все цифровые данные о теплоотдаче в покое и метаболизме существования исследованных видов представлены в табл. 1, 2¹.

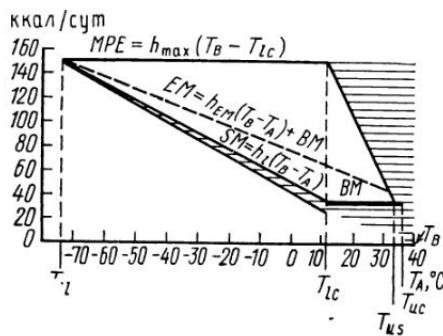


Рис. 3. Модель взаимосвязи показателей метаболизма и их зависимостей от температуры среды (T_A), принятая в настоящем сообщении. Количественные характеристики модели соответствуют зимним измерениям у альпийской галки (*Pyrrhocorax graculus*):

h_l , h_{EM} , h_{max} — степень наклона соответствующих уровней расхода энергии от T_A , т. е. теплопроводность в покое (h_l), при обычном существовании (h_{EM}) и максимальная теплопроводность без испарительных потерь тепла (h_{max}). Заштрихована доля тепла, рассеиваемого испарением воды: T_{us} — критическая температура для неспарительной теплоотдачи. Остальные обозначения см. текст

¹ В настоящее время для всех измеряемых величин в биоэнергетике применяется система СИ. Я позволил себе оставить для метаболизма и связанных с ним показателей традиционную размерность ккал/сут по соображениям сугубо субъективным. Модули перевода метаболизма как мощности в систему СИ 1 ккал/сут = $4,85 \cdot 10^{-2}$ Вт; 1 Вт = 20,62 ккал/сут; ккал как энергия — 1 ккал = 4,187 кДж.

Показатели расхода энергии в покое у исследованных видов

Вид	Сезон	Масса тела, г	SM , ккал/сут	h_1 , ккал/сут	$h_{и_1}$, °С	T_{IC} , °С	T_{uc} , °С	BM , ккал/сут
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	зима	147	45,2	1,16	4,63	15	36	27,8
<i>Garrulus glandarius</i>	то же	153	45,4	1,12	4,77	15	36	28,6
<i>Pica pica</i>	»	202	52,8	1,48	5,92	13	36	35,5
<i>Pyrhocorax graculus</i>	»	206	50,4	1,36	5,90	11	36	35,4
<i>Caloeus monedula</i>	»	215	53,2	1,34	6,33	11	36	38,4
<i>Corvus frugilegus</i>	»	390	72,3	1,83	9,00	10	36	54,0
<i>C. cornix</i>	лето	518	94,2	2,34	11,4	11	36	68,5
<i>C. coxni</i>	зима	540	92,7	2,28	13,2	6	36	79,0
<i>C. ruficollis</i>	то же	660	93,5	2,34	14,0	10	37	70,1
<i>C. corax</i>	лето	1203	150,4	3,67	19,0	10	36	113,7
	зима	1208	137,2	3,35	20,6	4	36	123,8

Основная биоэнергетическая проблема, с которой сталкиваются врановые птицы, — это рассеивание тепла в термонейтральной зоне. Врановые имеют такую же температуру тела, как и другие воробьиные птицы, и поэтому в равенстве $SM = h_1(T_B - T_A)$, определяющем расход энергии при любой температуре среды, в том числе и в термонейтральной зоне, разность $T_B - T_A$ у них такая же, как и у других воробьиных. Следовательно, одна из возможных адаптаций — изменение температуры тела — не реализуется врановыми птицами ни при высоких, ни при низких температурах среды. Верхняя критическая температура смещена у врановых птиц в сторону более низких температур незначительно и отличается, например, от T_{uc} самой маленькой воробьиной птицы — короля — всего на $2-3^\circ$, в то время как T_{ic} различаются у них на 15° . Врановые птицы в значительно большем диапазоне температур способны сохранять неизменную теплопродукцию, изменяя теплоотдачу. Когда перья прижаты плотно к телу, птица рассеивает в несколько раз больше тепла, чем когда перья распушены и удерживают между собой толстый слой воздуха, в результате чего теплопроводность покрова минимальна. Эффект распушения, естественно, возрастает с увеличением длины перьев, так как в этом случае увеличивается объем заключенного в них теплоизолирующего воздуха. У врановых птиц за счет этого эффекта теплопроводность в пределах одного сезонного состояния изменяется в 5—7 раз, что позволяет без видимого усиления испарительной теплоотдачи сохранять неизменный уровень теплопродукции при изменении T_A от $4-13$ до 36° .

В пределах термонейтральной зоны T_B врановых возрастает на $2-2,5^\circ$, что, по-видимому, является среди воробьиных пределом адаптивного повышения T_B в состоянии покоя при повышении T_A . Соотношение EM с SM более выгодно у врановых, чем у других воробьиных, особенно при низких T_A . Исследованные виды врановых хорошо сохраняют тепловой баланс при низких температурах и, следовательно, могут обитать в очень холодном климате. Энергетический эффект поведенческих адаптаций, направленных на уменьшение теплоотдачи, выражен слабее, чем у более мелких воробьиных птиц: сойки, галки при T_A ниже $2-10^\circ$, если их помещали в камеры для измерения потребления кислорода не поодиночке, группировались, что снижало расход

Показатели метаболизма, измеренные по потреблению пищи, у исследованных видов

Вид	Сезон	GE_0 , ккал/сут	GE_{30} , ккал/сут	EM_0 , ккал/сут	h_{EM} , ккал/сут·°C	T_{11} , °C	MPE , ккал/сут	MPE/VM	PPE , ккал/сут	PPE/VM
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	зима	80,2	54,0	63,8	0,90	-71	128,2	4,6	77,9	2,8
<i>Garrulus glandarius</i>	то же	78,0	56,0	62,6	0,85	-64	116,7	4,1	66,9	2,3
<i>Pica pica</i>	»	101,0	66,5	79,3	1,10	-70	156,1	4,4	91,1	2,6
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	»	98,0	65,5	75,8	1,01	-73	149,1	4,2	84,4	2,4
<i>Coloeus monedula</i>	»	97,5	69,0	78,0	0,99	-71	148,1	3,9	81,0	2,1
<i>Corvus frugilegus</i>	»	130,0	93,0	102,8	1,22	-50	163,8	3,0	73,2	1,4
<i>C. cornix</i>	лето	173,0	120,0	136,9	1,71	-68	252,8	3,7	134,7	2,0
<i>C. cornix</i>	зима	184,0	133,0	143,8	1,62	-77	269,2	3,4	135,1	1,7
<i>C. ruficollis</i>	то же	169,0	120,0	132,5	1,56	-50	210,5	3,0	93,6	1,3
<i>C. corax</i>	лето	270,0	200,0	220,1	2,66	-69	403,7	3,6	210,2	1,9
<i>C. corax</i>	зима	265,0	200,0	217,2	2,33	-78	400,0	3,2	192,1	1,6

энергии на терморегуляцию от 14—17% при птицах в камере до 21% при 3 (у 2 корольков — 25, у 3 — до 37%).

Зависимости параметров энергетрики от массы тела (m) у врановых описываются обычными степенными уравнениями ($\lim m$: 147—1208 г, $n=11$, значение Y -пересечения дается при $m=1$ кг):

Энергия, потребляемая из пищи (большая энергия), CE , ккал/сут:

при $0^\circ GE=241,8 m^{0,5880}$ ($r=0,99$, $R^2=98,3\%$);

при $30^\circ GE=173,2 m^{0,6135}$ ($r=0,99$, $R^2=98,7\%$).

Метаболизм существования (EM , ккал/сут):

при $0^\circ EM=190,8 m^{0,5830}$ ($r=0,99$, $R^2=98,4\%$).

Теплопроводность при обычном существовании (h_{EM} ккал/сут $\cdot^\circ C$):

$h_{EM}=2,16 m^{0,4848}$ ($r=0,98$, $R^2=95,6\%$).

Метаболизм покоя (SM , ккал/сут):

при $0^\circ SM=127,7 m^{0,5588}$ ($r=0,99$, $R^2=98,9\%$).

Теплопроводность в покое (h_1 , h_u ккал/сут $\cdot^\circ C$):

при максимальной изоляции (низкие T_A) $h_l=3,14 m^{0,5262}$ ($r=0,99$, $R^2=98,4\%$);

при минимальной изоляции (высокие T_A) $h_u=17,48 m^{0,6988}$ ($r=0,99$, $R^2=99,2\%$).

Базальный метаболизм (BM , ккал/сут):

$BM=104,6 m^{0,6806}$ ($r=0,99$; $R^2=98,6\%$).

Нижняя критическая температура (T_{lc} , $^\circ C$):

$T_{lc}=6,9 m^{-0,3727}$ ($r=-0,74$; $R^2=54,8\%$).

Верхняя критическая температура (T_{uc} , $^\circ C$):

$T_{uc}=36,2 m^{0,0028}$ ($r=0,24$; $R^2=5,8\%$).

Ширина термонейтральной зоны ($T_{uc}-T_{lc}$, $^\circ C$):

$T_{uc}-T_{lc}=28,9 m^{0,1358}$ ($r=0,81$, $R^2=65,7\%$).

Температура тела (T_B , $^\circ C$):

$T_B=40,7 m^{0,0326}$ ($r=0,58$, $R^2=33,2\%$).

Критический градиент (T_B-T_{lc} , $^\circ C$):

$T_B-T_{lc}=33,5 m^{0,1599}$.

Максимальный потенциальный метаболизм существования (MPE , ккал/сут):

$MPE=388,7 m^{0,5369}$ ($r=0,96$, $R^2=92,0\%$).

Потери воды на испарение (EWL , г/сут):

при T_{lc} $EWL=33,48 m^{0,6714}$;

при 25° $EWL=63,80 m^{0,8021}$;

при T_{uc} $EWL=115,7 m^{0,7410}$.

В тех случаях, когда по анализируемому параметру нет различий между воробьиными и неворобьиными птицами, соответствующие степенные уравнения, взятые из литературных источников: энергия существования при 0° (Kendeigh et al., 1977) и теплопроводность вблизи нижней границы термонейтральной зоны (Lasiewski et al., 1967), хорошо согласуются с нашими данными. Размерный диапазон, для которого определены параметры этих уравнений, включает в себя и размеры исследованных мной видов, поэтому влияние этих данных на параметры соответствующих уравнений незначительно. Для некоторых показателей (максимальная мощность метаболизма существования, отношение максимальной и минимальной мощностей) аллометрические зависимости рассчитываются впервые.

Существенно изменяют полученные данные параметры уравнений для BM и связанных с ним показателей и для потери воды на испарение. У врановых зависимость BM от массы тела точно соответствует «закону поверхностей». Это опять показывает, что у врановых не существует проблемы сохранения теплового баланса в термонейтральной

зоне. Теплоотдача и теплопродукция здесь сбалансированы, что, в частности, демонстрирует и уравнение потерь воды на испарение (EWL , г/сут) при нижней критической температуре (в начале термонейтральной зоны):

$$EWL=33,48 m^{0,67}, m=1 \text{ кг}, n=11.$$

Минимальная мощность — базальный метаболизм у врановых при расчете на 1 кг массы тела — ниже, чем у более мелких воробьиных. Эта величина особенно низка у самой крупной врановой птицы — ворона, из чего следует, что выгоды, связанные с повышением BM , как бы исчерпываются при массе тела в 1 кг. Для определения располагаемой мощности я соотнес максимальную мощность метаболизма с минимальной, т. е. определил отношение потенциальной энергии к базальному метаболизму:

$$MPE/BM=3,2 m^{-0,1469} (r=0,76, R^2=57,8\%).$$

Этот универсальный коэффициент мощности зависит от размеров тела по-разному у воробьиных и неворобьиных птиц: мелкие воробьиные птицы располагают большей мощностью (при массе тела 10 г у воробьиных мощность около 6,0 BM , у неворобьиных — около 4,3 BM), но с увеличением размеров разница уменьшается, и при массе тела 1 кг воробьиная птица располагает мощностью 3,2 BM , а неворобьиная — 3,5 BM . Дальнейшее увеличение размеров дает заметную и все более увеличивающуюся энергетическую выгоду неворобьиным птицам. Вследствие того что расходующая на активность мощность всегда кратна определенному числу BM , врановые будут испытывать дефицит мощности для движения. Это объясняет, почему среди врановых практически нет сколько-нибудь дальних мигрантов.

Вывод подтверждают и данные о потенциальной продуктивной энергии (PPE) у врановых, определяемой как разность между MPE и EM при этой же T_A :

$$PPE=MPE-EM=MPE-[h_{EM}(T_B-T_{lc})+BM] \text{ (табл. 2)}.$$

Регрессии PPE от массы тела у врановых:

$$PPE=160,3 m^{0,4414} (r=0,87, R^2=76,0\%)$$

показывают значительно меньшее увеличение продуктивной энергии от массы по сравнению с остальными воробьиными:

$$PPE=190,1 m^{0,6111} n=26 (r=0,98, R^2=95,5\%).$$

Этот же показатель, соотнесенный с базальным метаболизмом, наглядно демонстрирует недостаток продуктивной мощности у крупных форм:

$$\text{Corvidae } PPE/BM=1,55 m^{-0,2339} (r=-0,73, R^2=52,7\%);$$

$$\text{Passeriformes } PPE/BM=1,6 m^{-0,0911} (r=-0,82, R^2=67,5\%).$$

Полученные уравнения позволяют рассчитывать, что максимальная масса тела, при которой обнаруживается энергетическое превосходство воробьиных птиц, равна 142,5 г. При увеличении размеров по этим показателям преимущество начинают получать неворобьиные птицы, но, в силу того что базальный метаболизм у воробьиных птиц выше, энергетические возможности тех и других постепенно сравниваются и становятся практически одинаковыми при массе тела 1,2 кг, т. е. точно равны массе самой крупной врановой птицы — ворону. Птицы, имеющие большую массу тела, как бы автоматически становятся по энергетике неворобьиными.

Таким образом, можно заключить, что энергетика врановых — это как бы доведенная до предела энергетика воробьиных. Экологически это позволяет им занимать местообитания с широкими колебаниями температур среды, так как у них очень эффективны по сравнению с другими воробьиными и неворобьиными птицами системы поддержания

теплового баланса как при высоких, так и при низких температурах. И действительно, воробьиные птицы семейства Corvidae — широко распространенные виды, тяготеющие к высоким широтам, но обитающие и в очень жарком климате. Крупные виды этого семейства имеют наиболее протяженный в широтном отношении ареал среди всего класса птиц. Более того, мелкие виды этого семейства по своим энергетическим возможностям не могут обитать в сильно различающихся по температуре условиях, т. е. они должны быть либо «северными», либо «южными». Кукша (*Perisoreus infaustus*) с массой тела 70—90 г, обитающая только в очень суровых в температурном отношении условиях, и саксаульная сойка (*Podoces panderi*), имеющая практически такую же массу тела (75—92 г) и обитающая в жарком аридном климате, являясь двумя самыми мелкими представителями семейства на значительном пространстве Евразии, хорошо иллюстрируют это положение.

Общий высокий метаболизм и довольно крупные размеры требуют формирования всеядности и экологической пластичности; степень всеядности должна увеличиваться с увеличением размеров. Но при определенном размере (свыше 500 г) общий высокий метаболизм начинает требовать выработки определенной специализации в добывании пищи. Поэтому крупные виды семейства уже не могут быть столь экологически пластичны, и степень всеядности уменьшается. Не самое выгодное среди всего класса птиц, а также только воробьиных видов соотношение MPE/BM у врановых должно уменьшаться у крупных врановых продукцию, в частности величину кладки, и вообще затруднять продуктивные процессы (особенно у ворона).

Уменьшение наклона линии регрессии BM от массы тела до 0,67 у врановых по сравнению со стандартной для воробьиных и неворобьиных 0,72 должно препятствовать образованию дальнеперелетных популяций у представителей этого семейства. Уменьшение показателя степени в зависимости BM от массы тела, хотя и показывает увеличение эффективности перевода метаболической мощности в механическую (в этом случае эффективность равна 0,33 по сравнению со стандартной для всех птиц (0,28), оказывается очень неблагоприятным для располагаемой мощности, которая должна возрастать от массы тела пропорционально $m^{7/5}$ (подробнее см.: Гаврилов, 1993). Следовательно, дальний полет для самых крупных видов семейства представляет проблему.

Всеядность и экологическая пластичность видов со средней для семейства массой тела (галки, сороки, вороны, грачи), при которой соотношения у каждого из видов биоэнергетических параметров (BM , MPE , MPE/BM), с одной стороны, позволяют сохранять тепловой баланс в очень широких пределах, с другой — это соотношение не сильно препятствует продуктивным процессам (в частности, не ограничивает репродуктивные способности), обеспечивает им возможность при изменении условий существования значительно увеличивать свою численность. Самая крупная врановая — ворон — обладает наилучшими среди всех птиц термостатическими способностями, что позволяет иметь очень протяженный в широтном отношении ареал. Общий высокий уровень BM и MPE , а также относительно крупный размер заставляют иметь более определенную (обеспечивающую постоянный высокий поток энергии) экологическую нишу, т. е. быть менее экологически пластичным, чем вороны и галки. Невыгодное отношение MPE/BM ограничивает репродуктивную способность, не позволяет иметь высокую численность, а также способствует приобретению строгой территории.

альности для контроля численности. Самое невыгодное среди воробьиных птиц соотношение потребной и располагаемой мощностей ограничивает время пребывания в полете, что не способствует приобретению сколько-нибудь дальних миграций¹.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврилов В. М. Биоэнергетика крупных воробьиных птиц I. Метаболизм покоя и энергия существования//Зоол. журн.—1979а.—Т. 58, № 4.—С. 530—541.
- Гаврилов В. М. Биоэнергетика крупных воробьиных птиц II. Калорический эквивалент изменения веса тела, испарительная теплоотдача и зависимость параметров биоэнергетики от веса тела//Зоол. журн.—1979б.—Т. 58, № 5.—С. 693—704.
- Гаврилов В. М. Потенциальная энергия у птиц: связь с размерами, сезонный цикл, соотношение с другими уровнями расхода энергии, экологические и энергетические следствия//Мат-лы X Всесоюз. орнитол. конф.—Минск, 1991.—Ч. I.—С. 56—57.
- Гаврилов В. М., Горшков В. Г., Шерман С. Г. Энергетика неподвижных и передвигающихся организмов.—Л., 1990.—57 с. (Препринт 1649 ЛИЯФ).
- Гаврилов В. М. Энергетика и поведение птиц.—Изд-во Гордон и Бич, перевод на англ. (в печати).
- Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Энергетика зяблика в непродуктивные сезоны//Популяционная экология зяблика.—Л.: Наука, 1982.—С. 41—63.
- Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics//Granivorous birds in ecosystems eds. J. Pinowski and S. C. Kendeigh. International Biological Programme.—Cambridge University Press. 1977.—Vol. 12.—P. 127—204.
- Lasiewski R. C., Weathers W. W., Berstein M. H. Physiological responses of giant hummingbird, *Patagona gigas*//Comp. Biochem. Physiol.—1967.—Vol. 23.—P. 797—813.

V. M. Gavrilov

QUANTITATIVE INTERRELATIONS BETWEEN FOOD CONSUMPTION, ENERGETIC METABOLISM, ENVIRONMENTAL TEMPERATURE AND BODY SIZE IN FAMILY CORVIDAE

Summary

The standard metabolism at 0° (S_m , thermal conductance at high (h_u) and low (h_l) ambient temperature (T_A), lower (T_{lc}) and upper (T_{uc}) critical temperature, range of thermo-neutrality zone ($T_{uc}-T_{lc}$), existence metabolisme (EM), thermal conductance at existence (h_{EM}), maximal potential metabolism for existence ($MPE=SM/EM$ at $T_A=T_{ll}$; T_{ll} is the lowest limit of temperature resistance), evaporative heat and water loss (EWL) at different T_A were determined in 9 species of Family *Corvidae* from the fauna East Europe in winter season. Seasonal variation of these parameters were determined in two representatives: *Corvus corax* and *Corvus cornix*. Non-evaporation thermal conductance in all species was shown to change about 4-fold during one season; thermal conductance including evaporative heat loss was shown to change 5 to 7-fold. The higher basal metabolism is related to the dwelling in the moderately cold climate. Existence at high T_A is possible only by increasing the respiration water loss at the level which is higher than the one characteristic for the other Passerine and non-Passerine birds.

The analysis of dependence of the energetical parameters from body mass has shown that the energetics of the *Corvidae* is the limit energetics of Passeriformes. Energetics of *Corvidae* blockade the productive processus, for example of the decreasing clutch and prevent formation of migrations in species with large body mass.

¹ Работа частично финансирована грантом 191-103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

АВИФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

Гнездование птиц на островах залива Лаврентия Берингова моря. В июле—августе 1983, 1985 и 1988 гг. на небольших островах Беннета и Балка, расположенных в мелководной части залива Лаврентия и удаленных от побережья Берингова моря на 23 км, собраны материалы по гнездованию морских птиц. В литературе отсутствуют какие-либо сведения об орнитофауне этих островов. На о-ве Беннета (размером $1,5 \times 0,7$ км, высота 70 м над ур. м.) небольшая смешанная колония морских птиц ежегодно занимает обрывистые скальные берега северного и северо-западного склонов; тогда как на южном склоне невысокие скальные участки заселяются единичными особями. На о-ве Балка (размер $0,2 \times 0,3$ км, высота 30 м над ур. м.) гнездятся некоторые виды чистиковых, в основном на крупноблочных каменных осыпях северного склона вблизи вершины острова; на обрывистых скальных берегах птицы гнездятся единично. Острова имеют бедную растительность, характерную для горной каменной тундры восточного побережья Чукотки.

Орнитофауна островов представлена 9 гнездящимися видами, из которых 7 гнездятся постоянно.

Берингов баклан (*Phalacrocorax pelagicus*) постоянно гнездится только на о-ве Беннета, занимая верхний и средний ярусы скал и карнизов северо-западного участка смешанной колонии. Максимально отмечено 38—40 гнезд бакланов, в кладках — до 4 яиц. В конце I декады августа отмечаются гнезда с яйцами на последней стадии насиживания и гнезда с птенцами 1,5—2-недельного возраста. Сроки массового вылупления птенцов 1—8/VIII, таким образом, откладка яиц начинается с 25—28/VI и завершается до 10/VII. Масса эмбрионов за 7 дней до вылупления 13,5 г. за 2—3 сут — 23—24, с проклевом скорлупы — 33, птенцы в возрасте 1 сут — 37—39, около недели — 130—190, 2-недельные — 300—400 г. Птенцы из гнезд, расположенных в среднем ярусе скал, вылупляются значительно раньше, чем в кладках на карнизах. Неблагоприятные погодные условия существенно не влияют на гнездование птиц, имеющих гнезда под карнизами, но являются предпосылкой для снижения числа загнездившихся особей по краю верхнего яруса колонии. На о-ве Балка берингов баклан в годы наблюдений не гнезвился, хотя наличие недостроенных гнезд бакланов указывает на попытки гнездования.

Бургомистр (*Larus hyperboreus*) гнездится на о-ве Беннета по скальной полосе травянистого склона на всей протяженности колонии, единично — на подобных участках о-ва Балка. Число взрослых птиц, держащихся здесь, достигает 60, гнездятся в разные годы от 20 до 30 пар. В середине августа на участке гнездования находятся птенцы в возрасте от 2—3 сут до 1,5 недель. Массовый вывод птенцов и покидание ими гнезд приходится на первую половину августа, в теплое лето 1985 г. — на последние числа июля. Сроки откладки яиц и вылупления птенцов растянуты до 2—3 недель и зависят от погодных условий. В кладке от 2 до 4 яиц. Отмечены покинутые гнезда с яйцами. Начало насиживания соответствует первым числам июля, когда склон освобождается от снега.

Моевка (*Rissa tridactyla*) гнездится только в северо-западной части колонии о-ва Беннета, где ежегодно занимает средний и верхний ярусы двух отвесных скал. Отмечено от 36 до 61 гнезда. Массовое вылупление птенцов приходится на 9—12/VIII, причем происходит очень синхронно. Соответственно начало откладки яиц с 10 по 16/VII, в гнезде 2—3 яйца. В гнездах верхнего яруса кладки более поздние (на 2—3 дня), чем в среднем.

Ипатка (*Fratercula corniculata*) — фоновый вид на островах. Общая численность ее достигает в отдельные годы 400—500 особей. Гнездится как на о-ве Беннета (25—30 пар), так и на о-ве Балка (60—80 пар). На о-ве Беннета занимает верхний ярус каменных завалов, расщелин и трещин скального берега по всей территории смешанной колонии. Число загнездившихся птиц колеблется в зависимости от погодных условий весны и характера освобождения от снега и льда гнездовых участков. Гнездится небольшими группами по 6—8 особей, роет норы под завалами крупных камней или откладывая яйцо в нише между камнями и разломами. В кладке по 1 яйцу, которое откладывается прямо на грунт (в нишах под камнями) или на скудную подстилку из отдельных перьев (в норах). Плотность расположения кладок в каменных завалах привершинного склона о-ва Балка достигает 4 на 1 м^2 только в годы с ранней теплой весной.

Первые кладки появляются у птиц, загнездившихся в глубоких норах и расщелинах скал верхнего яруса, раньше освобождающихся от снежного припая. Сроки первых кладок приходятся на 5—8/VII, на о-ве Балка сроки откладывания яиц растягиваются до 20-х чисел июля, что связано с поздним освобождением от снега и льда.

участков между завалинами камней и расщелинами. Сроки массового вылупления птенцов приходится на период с 10 до 17/VIII на о-ве Беннета и до 20/VIII на о-ве Балка. Учитывая, что птенцы ипатки остаются в гнезде около 36—45 дней, их выход на воду начинается в конце сентября — начале октября. К этому времени устанавливается постоянный снежный покров, однако случаев массовой гибели птенцов в гнездах не отмечалось.

Топорик (*Lunda cirrhata*) гнездится на обоих островах в глубоких, трудно доступных норах. За все годы наблюдений число загнездившихся птиц не превышало 6 пар. Сроки кладок и вылупления птенцов практически совпадают с таковыми ипатки, опережая их на 2—3 сут.

Сибирская гага (*Polystict astelleri*) гнездится вдоль всего побережья островов. В теплые годы на островах отмечено до 12 гнезд, большая часть из них — на о-ве Беннета. Гнезда строятся как по краям обрывов в зарослях злаков и полыни, так и на каменных завалах, лишенных травостоя. Гага может использовать одно гнездо несколько лет, что, например, отмечалось в 1983 и 1985 гг.; в 1988 г. гнездо осталось пустым. Сроки массового вылупления птенцов — с конца июля до первой 5-дневки августа. К этому времени вблизи островов отмечается по несколько объединенных выводков гаги.

В 1983 и 1985 гг. на о-ве Беннета гнездилась одна пара канадских журавлей (*Grus canadensis*), у которых в начале августа было 2 крупных птенца.

В. Д. Анисимов, Л. И. Барсова, Т. Б. Голубева

Некоторые материалы о зимнем питании крохалей на островах Сахалин и Итуруп. За период с 1957 по 1980 г. нами проведено 157 наблюдений, добыто 35 птиц. На основании содержимого зобов можно считать, что птицы, зимующие на юге Сахалина, как и на оз. Тунайча, в основном кормятся в полынных рек, впадающих в озеро, колюшкой (*Pungitius pungitius tumensis*). В зобах птиц находилось от 13 до 18 рыбок. А у зимующих в полынных р. Большой Такое (Сусунайская долина) 7 птиц обнаружены многи (*Lampetra*), по 3—5 штук в зобу. Общее количество зимующих птиц не превышало 13—17. На о-ве Итуруп большинство крохалей (14—20 шт.) зимует в устье р. Тихой у вулкана Айсонопури, где они в основном добывают корюшку (*Osmerus eperlanus dentex*, *Hypomesus olidus*) и кунджу (*Salvelinus leucomaenis*) нередко крупных размеров (длиной 32—34 см, массой 205—211 г, $n=5$).

Район зимовок крохалей на островах определяется, видимо, не столько наличием открытых участков водоемов, скоростью течения и уровнем воды, сколько наличием и доступностью рыбы. Участки водоемов, открытые зимой, используются птицами из года в год. Одни из них, имеющие скорость течения 1—3 м/с, — как защитные места для ночевки и дневного отдыха. Другие, где скорость течения и глубина играют относительную роль, — как кормовые. Здесь они держатся светлое время суток.

Л. М. Беньковский

Антропогенный фактор как одна из возможных причин расселения малой крачки на север. Северная граница гнездового ареала малой крачки (*Sterna albifrons*) в Западной Сибири в начале 60-х гг. проходила под Новосибирском. В 70-х гг. отмечено расселение вида к северу, и в 1975—1978 гг. крачка гнездилась на Оби на протяжении 800 км от прежней границы.

В июне—июле 1978 г. найдено 17 колоний малой крачки на 700-километровом участке Оби, в зоне, заселенной видом в последнее десятилетие. В отличие от других мест гнездового ареала малая крачка подселалась здесь к гнездам речной (*Sterna hirundo*); сроки начала яйцекладки сдвинулись здесь на более поздние и имели пик в первой половине июня на Верхней и во второй — на Средней Оби. Расселившиеся крачки откладывали необычно крупные яйца, достоверно большие по размерам ($P < 0,05$), чем в других местах прежнего ареала. Так, ширина яиц ($25,5 \pm 0,2$ мм) возросла на 7—8% от исходной, длина ($41,4 \pm 0,2$ мм) — на 25—30, масса ($17,3 \pm 0,4$ г) — на 92—147%. При этом общие размеры и масса тела самих птиц остались в пределах видовой нормы (средняя длина крыла 176 мм, цевка 16,9, клюв 28,9 мм, масса 50,3 г).

Не последнюю роль в расселении вида к северу, на наш взгляд, сыграло возрастание антропогенной нагрузки на этом участке Оби. Создание Новосибирского водохранилища привело к затоплению поймы на протяжении 200 км. В связи с зарегулированием стока уровень воды в Оби ниже водохранилища понизился. При этом образовались песчаные острова и отмели, которые, по-видимому, сначала заселялись этим видом. Но затем на островах, не заливаемых паводковыми водами, стала развиваться кустарниковая и травянистая растительность. Малая крачка весьма стенофобна: она гнездится только на лишенных растительности песчаных островах и вынуждена была таким образом, постепенно продвигаться по Оби к северу в поисках пригодных для гнездования местообитаний.

Прямое воздействие антропогенного фактора выразилось в усилении пресса туризма (фактор беспокойства, уничтожение кладок и птенцов). Так, 22/VIII 1976 г. на 86-километровом отрезке Оби (от Новосибирска до Дубровино) зарегистрировано 25 моторных лодок на 10 км береговой линии. Выпас скота на крупных островах и побережьях также способствует вытаптыванию кладок.

Т. К. Блинова

Белый аист в Ивановской области. Впервые пара белых аистов (*Ciconia ciconia*) встречена около дер. Кукарينو Ивановской обл. в декабре 1984 г. Летом 1986—1987 гг. одиночные птицы отмечены в разных районах области. В 1988 г. зарегистрирована попытка строительства гнезда в Савинском р-не. Гнездо, найденное 18/V 1990 г., было построено на водонапорной башне на окраине с. Сакулино в Палехском р-не. Пара белых аистов появилась в этом селе 24/IV 1990 г. К насиживанию кладки птицы приступили 12/V. Гнездование прошло успешно, и в конце июля в гнезде были видны 3 полностью оперившихся птенца.

С. В. Буслаев, Г. М. Сальников

Орнитологические находки в Башкирии. 9 белошеких крачек (*Chlidonias hibrida*) встречены 8/VII 1987 г. на оз. Архимандритское Уфимского р-на. 5 из этих крачек имели ювенильный наряд. 19/VII 1987 г. в Давлекановском р-не на оз. Асликуль мы наблюдали еще 7 белошеких крачек. Они не сбивались в стаю как птицы с Архимандритского озера. Высота полета не превышала 3—4 м. Все замеченные особи данного вида держались на северной стороне озера, характеризующейся пологим залитым водой берегом с густым травянистым покровом. Они не боялись людей и пролетали в нескольких метрах от идущего человека. Крачки были во взрослом наряде.

Группа исландских песочников (*Calidris canutus*) встречена 19/VII 1987 г. на северном берегу оз. Асликуль. Наблюдения велись на расстоянии 15 м в 8-кратный бинокль. Местность представляла собой открытую, поросшую травой низину, местами залитую водой. На одном из таких «озерков» обнаружилось песчаное дно размером примерно 1 м², поросшее с одной стороны на треть редкой растительностью. На открытом пространстве этого «островка» собрались 2 чернозобика, 3 краснозобика, большой веретенник, 2 круглоносых плавунчика и 5 исландских песочников. Круглоносые плавунчики плавали парой; большой веретенник периодически вертел головой, стоя на одном месте; краснозобики дремали; один чернозобик спал, а другой бродил по колону в воде. Исландские песочники, сбившись в группу, спали, спрятав головы под крылья. Изредка один из них просыпался и, поправив перья на спине, снова прятал голову под крыло.

В. А. Валуев

Особенности видового состава, распределения и численности вороновых птиц, зимующих в антропогенных ландшафтах Нижнего Поволжья (Саратовская обл.). Наблюдения проводились в 1960—1988 гг. в северной части Нижнего Поволжья с приблизительными границами: Балашов — Ртищево — Хвалынский — Камышин — (Приволжье) и Балаково — Пугачев — Александров Гай — Палласовка (Заволжье). Они охватили южную окраину лесостепи и степную зону примерно (в Заволжье) до северных пределов полупустыни. Основные исследованные антропогенные биотопы — мелкие (до 1 000 чел.; разьезды, деревни), средние (меньше 10 000 чел.; поселки, преимущественно типа районного центра) и крупные (больше 10 000 чел.) населенные пункты и большие города (более 100 000 чел.; Саратов, Балаково, Балашов), а также лесополосы и поля. Для сравнения рассмотрены поймы рек (Хопер, Мевевица, Караманд Еруслан, Малый Узень и некоторые другие) и водораздельные лесные участки (дубравы и др.).

Грач (Corvus frugilegus). В районе исследований зимует лишь небольшая часть более северных перелетных популяций вида; местные же грачи, очевидно, почти все отлетают к югу. В Нижнем Поволжье доля грачей в зимнем населении вороновых птиц очень небольшая (табл. 1). Зимними биотопами являются крупные и средней величины населенные пункты (в Приволжье в них было учтено 85—92, в Заволжье — 83—87% всех грачей), а также поля при слабом снежном покрове (соответственно 15—16 и 10—17%). В лесополосах, поймах и лесных участках грачей зимой не наблюдали.

Серая ворона (Corvus cornix). В Нижнем Поволжье зимуют местные и значительная часть более северных перелетных ворон. В связи с этим зимующие вороны достаточно многочисленны и занимают второе (после галки) место среди зимних вороновых птиц (табл. 1). Основные биотопы, как и у грачей, — крупные и средние населенные пункты, в них было зарегистрировано 91—98% всех отмеченных зимовавших ворон. Лишь в малоснежных районах юга Заволжья серых ворон в поселках бы-

Доля разных видов вороновых птиц
от численности их зимующей группировки, %

Учено всего птиц	Вид	Нижнее Поволжье	Приволжье	Заволжье
54 307 особей (830 географических пунктов)	Грач	10,4	4—12	4—16
	Серая ворона	25,8	18—27	18—26
	Галка	48,4	20—54	45—66
	Сорока	15,4	6—25	9—20

Примечание. В разные зимы численность грачей изменялась очень резко.

ло менее 70%. Они находили здесь достаточно корма и на полях. В полевых же условиях Приволжья встречено лишь 2—6% зимовавших ворон. Численность зимующих птиц резко колеблется по годам.

Галка (*Corvus monedula*). В Нижнем Поволжье зимует основная часть более северных перелетных галок. По численности этот вид доминирует среди вороновых.

Зимние биотопы галок — почти исключительно средние и крупные населенные пункты, где обычно держатся практически все птицы этого вида (Приволжье — до 95—100, Заволжье — до 97—98%). В небольших селениях зимующих галок в более или менее заметном числе отмечали лишь на юге Приволжского региона. Очень редко наблюдали галок зимой на полях (Приволжье — менее 2, Заволжье — 0,5—5%), в лесополосах (Заволжье — 3—4%) и лишь единично — в поймах рек (Приволжье). Количество зимующих особей сильно изменялось в отдельные годы.

Сорока (*Pica pica*) в отличие от остальных видов в Нижнем Поволжье преимущественно оседлая птица. Популяция составляет 15—16% от зимующих врановых птиц (см. табл. 1). Основные биотопы зимой — лесополосы, где было учтено 44—60% всего зимнего населения сорок в первом регионе и 80—87% во втором. В населенных пунктах соответственно встречено не более 20—22 и 11—16% всех сорок, причем (также в отличие от остальных вороновых) сороки в мелких селениях Приволжья и Заволжья наблюдались не единично, а регулярно. Равно и на полях практически постоянно регистрировали 2—3% популяции этого вида, а в поймах рек и в лесных участках соответственно 4—5 и около 4%. В разные зимы относительная численность сороки сильно изменялась (табл. 2).

Таблица 2

Дневная численность вороновых птиц
в населенных пунктах зимой (1980—1988)

Вид	Всего учтено птиц	В крупных населенных пунктах		В мелких селениях с животноводческими фермами		В мелких селениях без животноводческих ферм	
		число населенных пунктов	на 1 населенный пункт	число селений	на 1 се- ление	число селений	на 1 се- ление
Грач	1145	21	48	15	7	11	4
Серая ворона	2580	20	79	15	47	11	27
Галка	7778	20	214	13	174	11	52
Сорока	1360	18	46	13	19	10	29

Основные источники пропитания вороновых птиц весь холодный период года — это свалки мусора, пищевых остатков и прочие отходы антропогенного происхождения. Наши наблюдения выявили роль животноводческих комплексов в зимнем разме-

щении вороновых птиц (особенно галок) в мелких населенных пунктах (табл. 2). Эти комплексы возникли в последние 15—20 лет и стали основными местами зимней концентрации птиц в сельских местностях.

Во всех случаях (данные 24 учетов) численность вороновых птиц здесь была в 2—3 раза выше, чем в подобных селениях без комплексов (ворона — почти в 2 раза,¹ грач — в 2 раза, галка — более чем в 3 раза). В прошлом же дефицит кормов, несомненно возникавший при сильном увеличении зимней численности птиц в небольших населенных пунктах, не имевших современных крупных товарных хозяйств, должен был существенно ограничивать возможность сколько-нибудь заметных скоплений вороновых в таких селениях в холодный период года.

С. Н. Варшавский, А. В. Тучин

К распространению обыкновенного ремеза в Казахстане. В апреле — августе 1987—1988 гг. проводили полевые исследования в дельте р. Или. Обыкновенных ремезов (*Remiz pendulinus*) встречали уже в первые дни работы: 11/IV на протоке между озерами Асаубай и Шакпак — 3 и 2 одиночные особи; 23/IV и 25/IV в зарослях тростника и ивы на берегу оз. Мынқырман отмечены 3 и 2 особи. 11/V была найдена ветка, оплетенная растительными волокнами, а 18/V была выстроена «чаша». При осмотре гнезда 13/VI в нем обнаружили одно яйцо. Второе гнездо с 2 яйцами было обнаружено в этот же день в 250 м от 1-го. 21/VI в 1-м гнезде оставалось 1 яйцо, а во 2-м оказалось 5 (размеры яиц: 17,5×11,1; 17,0×11,0; 17,1×11,3; 18,6×10,9; 16,8×11,4 мм; масса: 1,2; 1,1; 1,1; 1,2; 1,2 г соответственно). Возможно, что оба гнезда принадлежали одной и той же паре.

Таким образом, дельта р. Или — это самый южный достоверно известный район гнездования обыкновенного ремеза в восточной части Казахстана. Интересно, что в дельте Или наряду с обыкновенным обитает и тростниковый ремез (*Remiz macronyx*). Обыкновенный ремез населяет заросли ивы и джиджи по берегам проток, а тростниковый — исключительно тростниковые массивы. Кроме того, в долине Или, вероятно, соприкасаются ареалы обыкновенного и черноголового ремезов (*Remez coronatus*). Гнезда последнего найдены на южном побережье Капчагайского водохранилища Б. П. Жуйко (коллекции Ин-та зоологии АН Казахстана).

А. Э. Гаврилов, А. Ж. Жатканбаев

К распространению редких видов хищных птиц в Киевской области¹. Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*). Гнездо обнаружено в апреле 1988 г. между селами Халебье и Витачев Обуховского р-на. Оно было построено на тополе на дне глубокого оврага в 1,5 км от Каневского водохранилища. По данным работников лесного хозяйства, гнездо существует уже несколько лет. Еще одно гнездо орлана имеется на территории Днепровско-Тетеревского заповедного хозяйства. Помимо этого в области известны еще 3 места предполагаемого гнездования орлана: на левом берегу Киевского водохранилища в Вышгородском р-не, в районе сел Процев и Кийлов Бориспольского р-на, возле пос. Ржищев Кагарлыкского р-на.

Орел-могильник (*Aquila heliaca*). Место гнездования выявлено на правом берегу р. Рось между селами Бушево и Синява Ракитновского р-на. 24/IV 1988 г. мы наблюдали самих птиц, гнездо же, несмотря на поиски, обнаружить не удалось. По данным научного сотрудника Тарашанского краеведческого музея Л. И. Лашенко, пара могильников держится здесь ежегодно. Интересно, что могильники были обнаружены почти в том же месте, где их гнездование отмечал еще 60 лет назад Ф. Д. Великохвост (Про деяких рідких птахів Білоцерківщини//Зб. праць. Зоол. музею АН УРСР. — 1929. — № 7. — С. 147).

Большой и малый подорлики (*A. clanga* и *A. pomarina*). Два гнезда с яйцами малого подорлика обнаружены 3 и 4/V 1985 г. о верховьях р. Вильча в Полесском р-не. В Вильчанском лесничестве вероятно гнездование еще 2—3 пар подорликов. В мае 1987 г. мы наблюдали этих птиц у с. Мирча Бородянского р-на. Довольно высокая численность подорликов обнаружена в лесах у р. Кодра в Макаровском р-не в начале мая 1988 г. Здесь гнезилось не менее 4—5 пар. 2/V обнаружено гнездо еще без яиц на сравнительно молодом грабе диаметром всего 30 см. По данным экспедиций 1987—1989 гг., не менее 3—4 пар подорликов гнездятся в Ворпаевском и Жукинском лесничествах Вышгородского р-на.

Орел-карлик (*Hieraaetus pennatus*). Гнездо с 1 яйцом обнаружено 6/V 1986 г. в урочище Гошчив у с. Таецки Обуховского р-на.

3 мееяд (*Circaetus ferox*). 3/V 1985 г. гнездо с яйцом обнаружено восточнее

¹ Материал собран в ходе исследовательских работ по программе «Фауна» дружиной по охране природы Киевского университета в 1985—1989 гг.

пос. Вильча в Полесском р-не. 1/VIII 1987 г. найдено гнездо возле с. Жукин Вышгородского р-на. В мае 1988 г. гнездование 1—2 пар установлено у р. Кодра в Макаровском р-не. Гнездование пары змеяядов вероятно также в Воропаевском лесничестве Вышгородского р-на. 1/IV 1989 г. нами отмечен их прилет, впоследствии змеяядов неоднократно наблюдали здесь в весенне-летний период.

Осоед (*Pernis apivorus*). 26/V 1986 г. обнаружено гнездо возле с. Нещеров Обуховского р-на. 17/V 1987 г. нашли гнездо западнее с. Жукин Вышгородского р-на. В этих гнездах яиц еще не было. Гнездо с 1 яйцом найдено 4/V 1989 г. у с. Фурсы Белоцерковского р-на.

*В. Н. Грищенко, О. А. Горошко, И. А. Грищенко,
Г. Н. Дремлюга, И. В. Михалевич, И. И. Нечай,
Д. С. Осавлюк*

О гнездовании иранской пеночки в Центральном Копетдаге. Материал для сообщения собран во время полевых работ в мае—июне 1989 г. на г. Душакэрекдаг Центрального Копетдага. Обнаружено 6 жилых гнезд иранской пеночки (*Phylloscopus neglectus*). Находка гнезд представляет определенный интерес в связи с отсутствием данных по территории нашей страны, а также для уточнения систематического положения этого вида.

В Центральном Копетдаге иранская пеночка встречается в зоне арчового редколесья, на 1500—2700 м над ур. м. Пеночка-теньковка (*Ph. collybita menzhieri*) в этом же районе обитает среди лиственных пород деревьев и кустарников, не поднимаясь выше 1500 м.

По характеру пребывания иранская пеночка в Центральном Копетдаге — гнездящаяся перелетная птица. В. В. Леонович (устн. сообщ.) наблюдал 14—15/V 1969 г. на западной окраине региона в урочище Алмалы пеночку-теньковку совместно с иранской пеночкой. По данным 1985—1989 гг., весенний прилет иранских пеночек отмечали в первой половине апреля, гнездование — в I декаде мая. Сведения о 6 найденных на Душакэрекдаге гнездах приведены в таблице. Гнездится иранская пеночка по бортам ущелий юго-восточной и юго-западной экспозиций склона. Гнездо шаровидной или немного вытянутой формы с боковым летком. Строительный материал — сухие стебли трав. Внутренняя часть гнезда выстлана перьями птиц и лубом арчи. Количество яиц 4—5, скорлупа чисто-белого цвета, без крапин (размеры см. таблицу).

В найденном нами гнезде от 8/VI 1989 г. были 3 птенца и 2 яйца с невылупившимися птенцами. Птенцов обогрела взрослая птица, вторая приносила корм. Голы птенцов были покрыты серым пухом. На спине, хвосте, крыльях и боках тела пробивались пеньки, начинали разворачиваться кисточки перьев. Снизу птенцы были голые.

Численность иранской пеночки на 5-километровых постоянных маршрутах по ущельям Душакэрекдага в период 1985—1989 гг. составила в апреле 1—3 особи, мае — 2—4, июне — 2—4, июле — 2—3, октябре — 1—2 особи. В ущелье Дагиш численность пеночки в апреле составила 1—3, мае — 2—3, июне — 1—3, июле — 1—2, октябре — 1—2 особи. Последние встречи птиц отмечены в конце октября на г. Душакэрекдаг.

По пению и позывке голос иранской пеночки резко отличается от голоса теньковки. Кроме того, она более подвижна, чем теньковка. До начала гнездования иранская пеночка держится в кронах деревьев. Самец почти непрерывно издает свою короткую трель. При подходе человека на 15—20 м птицы улетают. Позже, в период наснивания яиц, птицы покидали гнездо при приближении человека на 1—5 м. Покинув гнездо, птица издает позывку беспокойства, на которую прилетает партнер. Через 1—2 мин обе птицы срываются, вновь появляясь у гнезда через несколько минут. Только после удаления человека на 20—30 м они окончательно возвращаются в гнездо.

Чисто-белая окраска яиц в отличие от теньковки, резкие отличия в песне и позывке, этологические особенности иранской пеночки говорят о том, что эти два вида не могут считаться близкими родственниками. То обстоятельство, что у *Ph. neglectus* полностью исчез пигмент в окраске яиц, свидетельствует о весьма давнем переходе ее к закрытому типу гнездования, об отличиях от *Ph. collybita lorenzii* путях становления вида. Морфологическая близость обоих видов пеночек в этом случае скорее всего должна рассматриваться как результат конвергенции.

Н. Н. Ефименко

О водяном пастушке в пойме Оби. Наблюдения проводили в весенне-летний период 1989—1990 гг. в г. Новосибирске и окрестностях в радиусе 40—45 км. Водяного пастушка (*Rallus aquaticus*) неоднократно отмечали 25/VI—16/VII 1989 г. в пойме р. Ини вблизи устья, 23/VII 1989 г. в окр. пос. Барышево, 3/VI 1990 г. на мелководьях

Кадастр гнезд иранской пеночки

Дата обнаружения, 1989 г.	Место гнездования	Размеры гнезда, мм	Количество яиц	Промеры яиц, мм
18/V	1500—1600 м над ур. м., куст полыни, 25 см от земли	Д — 123 Ш — 87 Г — 82 Ø — 32×25	5 насиженных	15,4×11,7 15,0×11,5 14,5×11,3 15,0×11,5
19/V	1800—1900 м над ур. м., стелющаяся арча, 40 см от земли	Д — 128 Ш — 84 Г — 83 Ø — 27×23	то же	15,2×11,4 15,0×11,5 15,0×11,3 14,5×11,3 15,3×11,7
20/V	1700—1800 м над ур. м., куст барбариса, 50 см от земли	Д — 134 Ш — 92 Г — 89 Ø — 23×23	»	15,0×11,5 15,3×11,3 14,7×11,4 15,0×11,5 14,8×11,3
20/V	2000—2200 м над ур. м., боковая ветка стелющейся арчи, 80 см от земли	Д — 137 Ш — 88 Г — 87 Ø — 24×24	»	14,7×11,5 14,9×11,5 15,0×11,5 15,4×11,3 15,2×11,2
21/V	1500—1600 м над ур. м., куст полыни, 20 см от земли	Д — 128 Ш — 89 Г — 84 Ø — 25×23	»	15,1×11,7 15,5×11,7 14,8×11,3 15,3×11,5 15,2×11,7
8/VI	2000—2200 м над ур. м., стелющаяся арча, 120 см от земли	—	птенцы	—

Примечание. Д — длина, Ш — ширина, Г — глубина по нижнему краю, — диаметр летка.

ном озере ниже пос. Верх-Тула, 8/VII 1990 г. у дер. Морозово в устьевой части р. Коен, 1/VII 1990 г. в окр. пос. Кудряшевский и 1—2/VI 1990 г. на старице р. Мильтюш вблизи пос. Бурмистрово. По устному сообщению А. А. Белозерова, гнездование этого вида отмечено летом 1985 г. В последних числах июня им было найдено брошенное гнездо водяного пастушка с 3 ненасиженными яйцами на заросшем тростником и рогозом берегу рыбопродуктивного пруда в окрестностях Новосибирского Академгородка. В последующие 3 года водяной пастушок на пруду не регистрировался. Вновь эта птица на водоеме появилась в 1989 г. Первые крики токующего самца здесь были отмечены 29/V. С 4/VI в зарослях надводной растительности пруда токовали 2 птицы; к самцу присоединилась прилетевшая позднее самка. Антифонический дуэт достигал вокальной активности в сумеречно-ночные часы суток. В конце II декады июня самец вновь стал токовать один. Вероятно, самка приступила к откладке или насиживанию яиц. Дальнейшая судьба этой пары водяных пастушков нами не прослежена.

Таким образом, в исследованном районе водяной пастушок редкая и, видимо, эпизодически гнездящаяся птица. Размещение по территории носит локальный характер. Гнездится единичными парами, заселяя богатые кормом и защищенные от врагов водоемы.

Т. К. Джусупов

Залет белопопаястрижного стрижа на Южный Урал. Белопопаястрижный стриж (*Arus pacificus*) отмечен 25/VI 1990 г. среди черных стрижей (*Arus arus*) возле здания

лабораторного корпуса заповедника. Стриж наблюдался с 10.30 до 11.00 ч местного времени на высоте 20—50 м. Хорошо отличался от черных стрижей голосом и яркой белой поясницей. Встреча эта произошла приблизительно на 2000 км западнее области распространения вида.

В. Д. Захаров

Сдвоенное гнездование у большого пестрого дятла. При изучении гнездовой биологии большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) в ряде случаев отмечали исчезновение самок либо сразу после откладки яиц, либо в различные периоды инкубации кладки или выкармливания птенцов.

В 1988—1990 гг. в результате наблюдений за гнездованием большого пестрого дятла в Окском заповеднике (Рязанская обл.) с применением отлова и кольцевания взрослых птиц были получены интересные данные, касающиеся этой особенности биологии дятлов. Всего нами было отловлено 108 птиц, при этом в 50 дуплах были выловлены обе птицы. Птиц отлавливали сачком, обычно поочередно: одну — за 1—2 дня до вылупления птенцов, другую — через 1—2 дня после вылупления птенцов. При отлове таким образом птицы дупел не бросали и продолжали гнездование. Пойманных птиц измеряли, кольцевали стандартными алюминиевыми кольцами и выпускали.

19/V 1989 г. мы отловили взрослую самку на кладке из 5 яиц, а 22/V 1989 г. ее же поймали в другом дупле в 374 м от 1-го во время кормления ею 7-дневных птенцов. Самец выкармливал птенцов только в одном гнезде (более раннем). Откладка яиц у этой самки в раннем дупле началась 1/V, а 8/V она начала вторую кладку в другое дупло (величина кладки соответственно 7 и 5 яиц). К сожалению, многие детали биологии в данном интереснейшем случае нами не были прослежены из-за позднего обнаружения сдвоенного гнездования. Самец, образовавший пару с этой самкой, как и она, был взрослым; между двумя дуплами с кладкой одной и той же самки, других дупел не было. В выводке, выращенном самкой, были 2 птенца, величина выводка у самца осталась неизвестной.

В том же 1989 г. была отмечена еще пара птиц, дупла которых располагались на расстоянии 184 м друг от друга. В одном из них все гнездовые работы осуществлялись самцом-первогодком, в другом — взрослой самкой (наблюдения проводили с конца инкубации яиц). Ни разу в этих дуплах не было отмечено другого гнездового партнера. В 1-м дупле откладка яиц (6 шт.) началась 2/V, во 2-м (4 шт.) — 11/V, т. е. в отличие от 1-го случая был перерыв между кладками. Величина выводков, выкармливаемых самкой (3 птенца) и самцом (2 птенца), по отдельности меньше выращенных птицами в парах — $4,44 \pm 0,10$ ($n=188$), но в сумме несколько больше. Надо отметить, что выводки из 5 птенцов встречаются в 24,5% случаев, а из 6 — в 19,1%, т. е. довольно часто. К тому же успешно гнездования (процент вылетевших птенцов от числа отложенных яиц) в случае сдвоенного гнездования составляет 50, а при нормальном гнездовании — 55,81—74,75%, в среднем в 1986—1990 гг. — 63,45%.

Гнездовые заботы: строительство дупла (в 1-м случае оба дупла были старыми, но птицы много потрудились над их расширением и углублением; во 2-м — оба дупла новые) и яйцекладка не намного превышают таковые при парном гнездовании. Выдалбливание одновременно нескольких дупел — не редкость для большого пестрого дятла (Митрофанов, Галюк, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983; наши данные). И видимо, только при насиживании (при парном гнездовании — попеременно) одиночно гнездящиеся птицы испытывали дефицит времени.

Причиной откладки яиц в 2 дупла мог послужить антагонизм между гнездовыми партнерами. Это явление наблюдалось нами в период выкармливания птенцов у трехпалого и седого дятлов.

Следует заметить, что 1989 г. был довольно благоприятным для гнездования больших пестрых дятлов из-за теплой и ранней весны. Предшествовавшая весна 1988 г. была также ранняя, и птицы, отгнездившиеся в ранние сроки, «ушли в зиму» в хорошем физиологическом состоянии. Кроме того, в 1989 г. были отмечены максимальная величина кладки — 10 яиц, а также 3 случая с максимальным числом птенцов в выводке — 7 штук. Создается впечатление, что сдвоенное гнездование — ответная реакция птиц на исключительно благоприятные условия существования.

В. П. Иванчев

О гнездовании альбиноса мухоловки-пеструшки в Окском заповеднике. Гнездование частичного альбиноса мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) наблюдали в 1989 г. в 3 км от пос. Брыкин Бор (Спасский р-н Рязанской обл.) в смешанном лесу. Птица, судя по поведению самка, была чисто-белого цвета, кроме наружных второстепенных маховых и части первостепенных маховых, окрашенных в темно-серый цвет. Несколько рулевых также были серовато-черного цвета. Клюв и радужина глаз — черные.

Гнездо было устроено в старом дупле малого пестрого дятла (*Dendrocopus*

minor) в сухом обломке ствола дуба на высоте 3,7 м. 8/VI 1989 г. в кладке было 6 яиц беловато-голубоватого цвета. Размеры яиц (мм): 17,6×13,2; 18,0×13,8; 17,8×13,8; 17,9×14,1; 17,8×13,3; 17,9×13,7. 22/VI в гнезде находились 6 птенцов 7-дневного возраста, которых в основном кормила самка-альбинос и очень редко нормально окрашенный самец. 28/VI все птенцы покинули гнездо.

В. П. Иванцев

Новые сведения о малоизученных птицах бассейна Байкала. 7/V 1990 г. в пойме р. Селенги в окр. г. Улаан-Удэ нами встречена стая индийских ибисов (*Threskiornis melanoccephalus*) из 3 птиц. Птицы спокойно летели с юга вдоль берега реки на небольшой высоте. Над лугом в 30—40 м от нас они сделали несколько больших кругов и, не останавливаясь, полетели дальше. В полете время от времени издавали громкие заунывные звуки. Птиц удалось хорошо рассмотреть в бинокль. Видовую принадлежность их определили по полевому определителю птиц Японии.

Черный аист (*Ciconia nigra*) — один из редких и малоизученных видов бассейна Байкала. По самым приблизительным подсчетам в Бурятии гнездится не более 80—100 пар, из них в восточной и южной частях Байкальской котловины — 20 пар, остальные по предгорьям хребтов в долинах крупных и средних рек (Джиды, Чикоя, Селенги, Убукуна, Оронгоя, Уды, Баргузина и др.).

В 1988—1990 гг. нам удалось найти 3 жилых гнезда: 2 располагались в смешанном лесу предгорий Заганского хребта на территории Алтачейского заказника (Мухоршибирский р-н Бурятия) и одно — в березовой роще на северном склоне небольшой горы на берегу р. Джиды в 5 км от с. Нижний Бургултай (Джидинский р-н Бурятия). По словам натуралиста Г. М. Лапинского, 2 гнезда, расположенные в заказнике, вероятно, принадлежат одной паре, так как они находились в 1,5—2 км друг от друга и в течение 3 лет аисты их занимали попеременно. Оба гнезда располагались на лиственницах на высоте 10—12 м. Во всех случаях в этих гнездах аисты гнездились успешно. В 1989 г. пара выкормила 4 птенцов. Гнездо, найденное на берегу р. Джиды, известно местным жителям с 1986 г., и его никто не беспокоил. В 1988 г. териолог Б. Б. Бадмаев (устн. сообщ.) дважды посетил это гнездо: в конце мая он обнаружил в нем 4 яйца, в начале августа—4 подросших птенцов. В 1989 г. нами это гнездо было осмотрено трижды— 19/V, 9 и 29/VI. Во всех случаях на кладке из 4 яиц находилась птица, т. е. процесс насиживания длился не менее 41 сут.

Гнездо располагалось на наклонившейся березе на высоте 3,4 м над землей. Дно его опиралось о главный ствол и поддерживалось толстыми боковыми ветками. Строительным материалом служили грубые старые ветки березы длиной 40—135 см (в среднем 70—100 см) и толщиной в среднем 1,5 см. Лоток был обильно выстлан зеленым мхом и стеблями пожелтевших злаков. Толщина выстилки достигала 14 см. Гнездо оказалось довольно массивным (см): диаметр 125×140, высота 70, диаметр и глубина лотка равнялись соответственно 59×62 и 6,5. Яйца имели белую скорлупу с матовой и чуть шершавой поверхностью. Размеры их составляли ($n=4$) (мм): 69,2×45,7, 63,2×42,9, 66,5×45,5 и 67,7×45,5. Масса яиц измерена дважды (г): 19/V она равнялась соответственно 70,3, 66,6, 67,4, 67,5; 9/VI — 61,4, 64,4, 62,0, 60,4. Судьба этого гнезда встретил 4 аистов, два из которых были молодыми.

Толстоклювый зук (*Charadrius leschenaultii*). Характер пребывания этого вида в бассейне Байкала остается не установленным. 29/VI 1972 г. из пары зуйков, отмеченной в Дагарах на северном Байкале, был добыт самец. 28/V 1976 г. была встречена еще одна пара в Муйской котловине (Толчин В. А., Садков В. С., Попов В. Д. К фауне птиц межгорных котловин Северо-Восточного Забайкалья//Экология птиц бассейна оз. Байкал. — Иркутск, 1979. — С. 130—143) и 11/VI 1990 г. английскими орнитологами М. Биманом и С. Мадже (устн. сообщ.) на о-ве Ярки на северном Байкале недалеко от с. Нижнеангарск (Северо-Байкальский р-н Бурятия) зарегистрирована одинокая птица. Эти летние встречи говорят о возможном гнездовании толстоклювого зуйка в Северном Прибайкалье.

11/VI 1990 г. на о-ве Ярки недалеко от с. Нижнеангарска (Северо-Байкальский р-н Бурятия) нами был вспугнут длиннопалый песочник (*Calidris subminuta*). Птица сильно беспокоилась и демонстративно отводила. Гнездо не найдено.

Восточная тиркушка (*Glareola maldivarum*). 13/VI 1990 г. в дельте р. Селенги недалеко от с. Истомино (Кабанжий р-н Бурятия) в колонии белокрылых крачек держалась пара тиркушек. Встревшие нами птицы, в том числе тиркушки, беспокойно облетели нас и не покидали район колонии.

Серый снегирь (*Pyrrhula cineracea*). 25/VI 1988 г. в смешанном лесу у подножия южного макросклона хребта в Гусиноозерской котловине в районе оз. Щучье был встречен выводок из 3 еще плохо летающих слетков. Птицы держались на лиственнице на высоте 5—8 м, родители интенсивно их кормили.

П. З. Доржиев, Э. Н. Елаев

Значение водно-болотных угодий Тверской области для околотовных колониальных птиц. Сбор материалов по колониальным околотовным птицам проводится в области с 1980 г. При этом широко используются опросные сведения, полученные от местного населения с последующей проверкой этих данных. Данные получены из всех 36 районов области (опрошено около 1 тыс. чел.), в 31 районе проведена их проверка. В 1986 г. разослано 345 анкет по учету колониальных околотовных птиц, возврат составил 21 анкету (6,1%), из которых 17 (4,9%) содержали положительные ответы. В настоящем сообщении обобщены результаты учетных работ за последние 10 лет с использованием литературных и анкетных данных (Зиновьев, 1980, 1981; Зиновьев и др. 1981).

Серая цапля (*Ardea cinerea*) — обычная гнездящаяся птица Верхневолжья. Ее колонии известны на водохранилищах: Ивановском (2 колонии — 100 пар), Угличском (2 — 100); озерах: Верестово (1 — 50 пар), Селигер (1 — 20), Кафтино (1 — 10). На остальных водоемах цапли гнездятся небольшими группами до 3—10 пар. На Моложском плесе Рыбинского водохранилища число птиц на 10 км маршрута в июне—июле составляет в среднем 1,7 особи. Поселяется и на берегах крупных рек (Волга, Западная Двина, Молога и др.), в болотах низинного типа (Савцинское, Свитский мох и др.). В большинстве случаев гнезда устраивает на высоких соснах и елях, редко — на низкорослом ольшанике (оз. Верестово, Ивановское водохранилище).

Известен случай гибели смешанной колонии серых цапель и белых аистов из-за осушительной мелиорации низинного болота в пойме р. Межи (Нелидовский р-н). Вторая колония исчезла при вырубке соснового леса на берегу Волги у дер. Селище, третья — при создании рыбопродуктивных прудов на месте Игнашкинского низинного болота (Тверской р-н). В целом по области численность серой цапли составляет около 1000—1500 пар.

Малая чайка (*Larus minuta*) — спорадично гнездящаяся птица, численность которой подвержена резким колебаниям. Гнездится на мелководных участках озер и рек, пойменных болотах и лугах, часто совместно с озерной чайкой, черной и речной крачками. Наиболее крупная колония из 200 пар, найденная на оз. Верестово (Бежецкий р-н) в 1979 г., в последние годы распалась на несколько более мелких группировок. Колонии из 10—50 пар имеются на оз. Соломинском (Торопецкий р-н), Скорбеж (Кесовогорский р-н), Шлино (Фировский р-н), Мстино и рыбхоз «Пуйга» (Вышневолоцкий р-н) и некоторых других водоемах. На Ивановском водохранилище в общей сложности гнездится до 150 пар чаек. Возможно гнездование вида на Селижаровском плесе оз. Селигер (Осташковский р-н) и оз. Жарки (Жарковский р-н). Ориентировочная численность вида составляет не менее 400—500 пар.

Озерная чайка (*Larus ridibundus*) — самый многочисленный вид чайковых птиц в области. Крупные колонии отмечены на Ивановском (не менее 7 колоний — 8000 пар) и Угличском (1 — более 100 пар) водохранилищах и на озерах Верестово (3 — 1000 пар), Селигер (не менее 2—1500 пар), Пено (1—200 пар) и др. Колониальные поселения появились в непосредственной близости от городов и поселков, расположенных у крупных водоемов (Тверь, Вышний Волочёк, Осташков и др.), в окрестностях звероферм и рыбопродуктивных хозяйств (Бологовский, Вышневолоцкий, Тверской, Торопецкий р-ны). В последние десятилетия наблюдается заселение озерной чайкой торфокарьерных разработок (Васильевский мох, Кулицкий мох и др.) и водоемов верховых болот, где по численности она значительно уступает сизой чайке. Общая численность вида в области — несколько десятков тысяч пар.

Сизая чайка (*Larus canus*) обычна в области, но по численности уступает озерной чайке. Гнездится колониями и одиночными парами. Основным типом местобитания вида являются торфокарьерные разработки. Наиболее крупная колония, насчитывающая 600 пар птиц, найдена на торфяных карьерах Васильевского мха (Тверской р-н), а всего на разработках этого болота гнездится около 1000 пар чаек. Реже поселяется на островках и бровках затопленных фрезерных торфяных полей, а также на карьерах песчано-гравийных разработок и прудах рыбохозов. На Ивановском водохранилище гнездится 60—100 пар чаек, но основные колонии располагаются вдоль северного побережья на Озерских торфоразработках (100—150 пар) и карьерах Галицкого мха у пос. Редкино (500 пар). Небольшие колонии (до 50 пар) отмечены на Петровских озерах Оршинского мха, оз. Верестово (Бежецкий р-н), на ряде озер Валдайской гряды. В последние десятилетия наблюдается расселение этого вида чаек по верховым грядово-мочажинным болотам области, где он образует небольшие колонии до 30 пар. Зарегистрированы случаи гнездования сизых чаек в вороньих гнездах на низкорослых болотных соснах. Общая численность гнездящихся птиц в области составляет около 10 тыс. пар.

Черная крачка (*Chlidonias nigra*) — обычная гнездящаяся птица Верхневолжья. Основные места гнездования вида приурочены к поясу прибрежной растительности озер, рек, стариц, пойменным низинным болотам. Отмечено несколько поселений на зарастающих торфяных карьерах (Кувшиновский р-н и др.). Наиболее крупная из

известных колоний найдена на низинном болоте Плисецкий мох в окрестностях пос. Пено, численность птиц в которой в разные годы составляет 150—270 пар. Общая численность черной крачки в области около 3000 пар.

Белокрылая крачка (*Chlidonias leucoptera*) — редкий вид Верхневолжья. Колониальное поселение известно в окрестностях оз. Верестово на мелиорированном низинном болоте (около 50 пар). В небольшом числе гнездится на оз. Соломинском (Торопецкий р-н), р. Волге у с. Городня, рыбопроизводных прудах колхоза им. С. М. Кирова (Тверской р-н), Ивановском водохранилище.

Речная крачка (*Sterna hirundo*) — обычная гнездящаяся птица. Селится одиночными парами или колониями до 20 пар, обычно вместе с другими видами чайковых птиц, чибисами, большими веретенниками.

Гнезда помещаются на сплавинах, илстых отмелях, песчаных островках, на кучах плавающей растительности. В последнее время отмечены единичные случаи гнездования на олиготрофных озерах верховых болот. Общая численность в области не менее 1000 пар.

Малая крачка (*Sterna albifrons*) — редкий вид области. В последние годы сведения о гнездовании вида отсутствуют. Возможно, в небольшом числе гнездится на оз. Верестово, Моложском плёсе Рыбинского, а также Ивановском водохранилище, где эти птицы отмечались в летне-весенний период.

Анализ полученных данных показывает значительное увеличение численности в области озерной и сизой чаек, которое сопровождается расширением спектра их местобитаний. В меньшей степени это характерно для черной и речной чаек. К редким видам Верхневолжья относятся малая чайка, белокрылая и малая крачки. Для серой цапли свойственным гнездование отдельными парами или небольшими колониями, что, возможно, связано с адаптацией вида к усиливающемуся антропогенному воздействию. Особенно пагубными для колоний околородных птиц являются осушительные работы в поймах и на болотах и возрастающая рекреационная нагрузка на водоемы. Наибольшее значение для околородных колониальных птиц имеют Верхнемоложский водно-болотный комплекс, отдельные участки Ивановского и Угличского водохранилищ, торфяные карьеры, некоторые низинные болота, пойменно-русловые озера и пруды рыбхозов.

[В. И. Зиновьев], В. И. Николаев

Материалы по экологии скопы в Тверской области. Скопа (*Pandion haliaetus*) относительно обычна на озерах Верхневолжской группы (Селигер, Пено и др.), где в гнездовой период встречается не менее 10 пар птиц. Кроме того, скоп мы наблюдали на озерах Кудинском и Федотовском Торопецкого р-на (2 пары), оз. Лучанинском Андреапольского р-на (1 пара), озерах Шлино и Серемо Фировского р-на (по 2 пары), оз. Тишедра Вышневолоцкого р-на (1 пара), озерах Бологовского р-на (2 пары), на рыбободных прудах по р. Уйвешь Бежецкого р-на (1 пара), в низовьях р. Медведицы Кимрского р-на (1 пара), Рыбинском водохранилище в пределах Весеьегоского р-на (2 пары). На основании этих данных можно предположить гнездование в Тверской обл. около 30 пар скоп.

Весной первые мигранты появляются у гнезд в середине апреля (13/IV 1985 г.). Гнезда располагаются на суховершинных соснах высотой 12—25 м. Диаметр гнезд до 1 м, высота — около 0,5 м. Лоток выкладывается кусочками коры, сфагнумом, дерновинами злаков.

Первые две недели после прилета птицы строят и ремонтируют гнезда, затем приступают к спариванию. Копуляция осуществляется на гнезде и длится не более 1 мин, чаще около 0,5 мин. Спаривание самки с двумя самцами, один из которых принадлежал соседней уже насиживающей кладку паре, отмечено 29/IV 1985 г. При этом, ни одна из участвующих в спаривании птиц не проявляла агрессивности. Загнездившиеся в 100 м от гнезда скоп обороны, постоянно преследовались хищниками и в результате бросили кладку. В жилых гнездовых постройках скопы регулярно поселялась белая трясогузка.

Полные кладки скопы отмечены в первых числах мая. Из 9 осмотренных в 2 кладках было по 2 яйца, в 4 — по 3, 1 кладка состояла из 4 яиц. Средний размер кладки 2,9 яйца. Насиживающая птица сидит плотно, особенно на последних этапах инкубации. Дистанция выпугивания зависит, по-видимому, от высоты гнездового дерева. С гнезд, расположенных на 12—15-метровых соснах, скопа слетает, подпустив наблюдателя на 30—50 м, а к 20-метровому гнездовому дереву птица подпускала человека вплотную к стволу. За 4 года наблюдений из 9 кладок погибли 3, из 18 вылупившихся птенцов вылетели 13, т. е. по 1,6 слетка на пару. Птенцы вылупляются с интервалом 1—2 дня в первой половине июня, в середине июля они оперяются. Во второй половине июля птенцы поочередно поднимаются на крыло, но еще в течение августа не теряют связи с гнездом. Непотревоженные выводки могут оставаться на гнездовой территории до начала сентября.

Площадь водоемов, на которых охотятся скопы, в среднем 2000 га. В питании отмечены лещ, чехонь, карп, судак, щука, окунь. Насиживающую самку кормит самец, приносит пищу обычно 2 раза в день. Он же преимущественно кормит птенцов.

Причиной гибели скоп часто становится человек (уничтожение гнездовых деревьев, беспокойство и браконьерство), кроме того, известен случай добычи ястребом-тетеревятником двух оперившихся птенцов и одной взрослой птицы. Интересно, что оставшаяся скопа благополучно вырастила 2 птенцов.

В. И. Зиновьев, В. И. Николаев, Д. А. Керданов

Новая находка ястребиной совы в Украинских Карпатах. 15/X 1987 г. в урочище Гундякова полонина Яминского лесничества (Ивано-Франковская обл.) добыт самец ястребиной совы: длина тела 430 мм; крыла — 240; хвоста — 205; цевки — 30,8; клюва — 10,4 мм.

А. И. Киселюк

Гнездование снегиря на севере Сумской обл. В окрестностях с. Старая Гута Середино-Будского р-на в высокоствольном спелом сосняке с примесью ели обнаружено гнездо снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*), в котором 10/V 1990 г. была кладка из 3 свежих яиц. Гнездо располагалось в 10,6 м от земли в мутовке ветвей у самой верхушки ели и имело следующие размеры (мм): ширина 120, диаметр лотка 68, глубина 48, высота 90. Каркас состоит из сухих еловых веточек, их концы торчат в стороны, стенки — размочаленные злаки и полоски растительного луба, лоток — лубяные волокна, немного шерсти козули, тонких корешков и зеленого мха. Окраска яиц светло-голубая с редким рисунком из глубоких сиренево-фиолетовых пятен, точек и поверхностных черных пятен, расположенных венчиком на тупом конце. 8/V самец немного пел. Во время осмотра гнезда снегири ни разу не показались. Дальнейшие поиски снегирей в Старогутском лесничестве (южная оконечность Брянских лесов) результатов не дали. По сообщению В. Т. Афанасьева, 2 гнезда были найдены в 1984 и 1989 гг. в окрестностях с. Боровичи. Одно — на подросте ели, другое — на бузине.

Н. П. Қыш

О гнездовании белошейной крачки в среднем течении р. Десны. Гнездование белошейной крачки (*Chlidonias hybridus*) в урочище Команьский луг в 7 км ниже г. Новгород-Северского (Черниговская обл.) впервые в 1984 г. отметил орнитолог-любитель В. Т. Афанасьев. Этот луговой участок поймы (7,5 км²), обтекаемый старым и новыми руслами Десны, отличается крупным гнездовым скоплением водно-болотных и луговых птиц. Белошейные крачки селятся на мелководных старицах с прозрачной водой и болотистых понижениях, затапливаемых весенним разливом. Эти водоемы к началу лета густо зарастают хвощом речным, манником, телорезом, осоками, другими гидрофитами. По нашим данным, в 1987—1990 гг. здесь ежегодно гнездились около 150 пар этого вида. В 1988 г. было учтено 7 колоний размером от 3 до 50 пар (чаще всего от 12 до 30 пар), а также 2 одиночных гнезда. Среднее минимальное расстояние между центрами гнезд ($n=49$) в 6 колониях составило 7,7 м (1—40 м).

Местоположение колоний в течение 3 лет не изменялось, но в 1990 г. появилась новая колония крачек на старице рядом с крупным поселением озерной чайки (*Larus ridibundus*). Обычно белошейные крачки образуют совместные колонии с белокрылой крачкой (*C. leucopterus*), черношейной поганкой (*Podiceps nigricollis*), малой (*Hydrocoloeus minutus*) и озерной чайками. Нередки поселения, где присутствуют все указанные виды. Реже с ними селятся речная крачка (*Sterna hirundo*) и чомга (*P. cristatus*). Известны и многовидовые колонии белошейной крачки — по одному случаю в 1938 и 1989 гг.

Гнезда белошейной крачки, как правило, плавучие. Лишь поздно загнездившиеся пары устраивают гнезда на обнажившихся к тому времени стлпавинах и кочках. В одном случае яйца крачки были найдены в брошенном гнезде черношейной поганки. Средние размеры (см) плавучих гнезд ($n=32$): внешний диаметр 65,8×59,4 (пределы 48—105×42—100), диаметр лотка 9,4×3,8 (8—11×7—11), его глубина 1,9 (0,5—3,5). Верхний край гнезда возвышается над водой на 3—6,5, в среднем на 4,6 см ($n=15$). Толщина всей гнездовой постройки 5—12, в среднем 8,6 см ($n=5$). Гнезда на сплавинах отличаются меньшим внешним диаметром: в среднем ($n=7$) 33,6×30,3 (25—50×23—38) см, остальные промеры идентичны.

Сроки откладки яиц весьма изменчивы. Так, в 1987 г. в конце мая крачки еще не приступали к гнездованию. А при осмотре 2 колоний 25/V 1988 г. в 7 из 32 гнезд откладка яиц еще не начиналась, в 4 гнездах было по 1 яйцу, в 8 — по 2, в 12 — по 3. в 1 — 4 яйца (возможно, двоянная кладка). 26/V в 3 других колониях в половине из 64 гнезд были кладки по 1 (12), 2 (9) и 3 (11) яйца. Необычайно рано гнездование

началось ранней теплой весной 1989 г. — уже 10/V в 3 колониях (51 гнездо) находились кладки по 1 (10), 2 (9) и 3 (12) яйца. i

По данным июньских учетов величина полных кладок ($n=17$) составила: 2 (2) — 3 (15), в среднем $2,9 \pm 0,08$ яйца. Размеры яиц ($n=126$, 59 кладок): длина $39,35 \pm 0,14$ (36,7—43,8) мм диаметр $28,43 \pm 0,08$ (26,1—30,7) мм. Масса 2 свежих яиц 17,36 и 18,08 г. В окраске основного фона яиц три цвета: светло-бирюзовый, светло-зеленый (салатный) и зеленовато-бурый — соответственно 61,9, 36,5, и 1,6% яиц. Изредка встречаются яйца без рисунка — 1,6%. Обычно все яйца кладки идентичны, однако в 15,8% гнезд они различались по цвету основного фона.

Массовое вылупление птенцов в 1989 г. происходило в первую неделю июня. 22/VI 1990 г. в колониях наблюдались разновозрастные птенцы, но были и насиженные кладки.

Неблагоприятный фактор для гнездования белошеких крачек — быстрое обсыхание мелководий в отдельные годы. Некоторые гнезда оказываются при этом на сухом месте, и крачки их бросают. Известны случаи разорения кладок камышовым лунем (*Circus veruginosus*) и серой вороной (*Corvus cornix*). 24/VI 1990 г. в одной из колоний (30 гнезд) было обнаружено 7 мертвых пуховиков и 2 взрослые крачки. Возможно, что их гибель связана с близким соседством большой колонии озерных чаек. Наблюдались случаи, когда озерные чайки преследовали крачек и на лету отбирали рыбу.

После подъема молодых на крыло крачки откочевывают (16/VII 1988г. в урочище их осталось всего 33 особи). О раннем отлете белошеких крачек на северо-востоке Украины свидетельствует встреча пролетной особи на прудах возле г. Сумы 27/VI 1990 г. (сообщ. Е. А. Лебедь).

Н. П. Кныш

Редкие и залетные птицы Чукотского полуострова. Основная часть наблюдений проводилась в 1987—1990 гг. в окрестностях пос. Сиреники. Надо отметить, что срок начала весны 1988 г. был нормальным, 1989 — очень поздним, а 1990 г. — ранним. В 1989 г. ко второй половине мая, началу прилета наземных птиц, снег только начал таять на склонах южной экспозиции. Именно здесь и концентрировались прилетающие птицы. В 1990 г. большая часть прибрежной территории освободилась от снега уже к началу мая. Постоянные наблюдения в районе пос. Сиреники проводились: 19/V—3/VI 1988, 21/III—24/V и 16/IX—9/X 1989 и 20—27/V и 18/IX—20/X 1990 г. Здесь будут освещены встречи только с птицами, необычными для прибрежных биотопов, или видами, новыми для восточной части Чукотского полуострова.

Чирки-свистунки (*Anas crecca crecca*, *A. c. carolinensis*) — оба подвида были встречены в 1989 г. в пос. Сиреники. Птицы держались на звероферме, единственном месте, где к моменту их прилета оттаял снег. Первые *A. c. crecca* появились 19/V, а пара *A. c. carolinensis* — 24/V. Надо отметить, что птицы этих двух подвидов всегда кормились отдельно друг от друга. Американский подвид свистунка встречается в районе пос. Сиреники не первый раз (Конюхов, Зубакин, 1988).

Беркут (*Aquila chrysaetus*). Молодая птица, парящая над сопками мыса Ягночмло, была отмечена 15/V 1989 г.

Фифи (*Tringa glareola*). 5 особей этого вида ежедневно, 19—24/V 1989 г., кормились под шедами зверофермы.

Tringa solitaria. Единочная птица этого вида встречена 1/VI 1988 г. в устье р. Сиреник-Кейвук. Она была вспугнута с берега. Темный верх птицы, включая надхвостье, и белый крап на крыльях не позволяют сомневаться в видовой принадлежности данной особи.

Американский пепельный улит (*Heteroscelus incanus*). Одиночные особи этого вида постоянно встречаются в мае — июне и августе—сентябре на побережье с выходами скальных пород — биотоп, характерный для этого вида во время миграций. 6/IX 1990 г. в устье р. Эткагырга встречена молодая кормящаяся птица. Вполне вероятно, что этот вид гнездится на Чукотском полуострове.

Перевозчик (*Actitis* sp.). Два кормящихся на звероферме перевозчика встречались с 19 по 24/V 1989 г. более конкретно о видовой принадлежности этих птиц говорить не приходится, поскольку зимний наряд пятнистого перевозчика (*A. maculata*), уже отмечавшегося на Чукотке (Томкович, Сорокин, 1983), очень похож на летний обыкновенного перевозчика (*A. hypoleucos*).

Турухтан (*Philomachus pugnax*) встречен только однажды (2/VI 1988 г.) на заболоченном травянистом участке в устье р. Сиреник-Кейвук. Это были два самца, кормившиеся здесь в течение всего дня.

Большой песочник (*Calidris tenuirostris*). 4 кормящиеся птицы встречены 2/VI 1988 г. на окраине пос. Сиреники на задерненных склонах.

Бекас (*Gallinago gallinago*). По крайней мере 3 птицы кормились на звероферме и прилежащих к ней оттаявших участках травянистых склонов. Первая птица встречена 19/V 1989 г.

Таитянский кроншнеп (*Numenius tahitensis*) встречен 21/V 1989 г. в районе зверофермы. На птице были цветные кольца, позволившие установить, что это была самка, помеченная в 1988 г. в дельте р. Юкон. Это первая встреча таитянского кроншнепа на территории нашей страны.

Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*) встречен 24/V 1989 г. в пос. Сиреники на травянистом склоне южной экспозиции.

Малый веретенник (*Limosa lapponica*) встречен 21/V 1989 г. у зверофермы. Птица в течение всего дня кормилась на заросшем злаками болотце.

Белая сова (*Nyctea scandiaca*). Самка, сидящая на льдине, встречена в море 31/III 1989 г. примерно в 1 км от берега. В августе—сентябре того же года 3—4 белые совы постоянно жили и охотились на колонии конюг на мысе Уляхпэн. Такие нехарактерные встречи этого вида на южном побережье полуострова летом были вызваны депрессией мышевидных грызунов в его северных частях.

Болотная сова (*Asio flammeus*). 18 и 21/V 1989 г. в пос. Сиреники встречены одиночные и, видимо, пролетные птицы этого вида.

Охристый колибри (*Selasphorus rufus*). Самец в брачном оперении встречен 12/VIII 1987 г. на северной оконечности о-ва Ратманова. Первая встреча этого вида в нашей стране произошла здесь же (Томкович, Сорокин, 1983).

Деревенская ласточка (*Hirundo rustica*). Одна птица встречена 20/V 1990 г. в пос. Сиреники. Кратковременность наблюдения не позволила установить подвидовую принадлежность данной особи.

Hirundo pyrronota встречена в пос. Сиреники 15/VI 1989 г.

Городская ласточка (*Delichon urbica*). Одиночная птица кормилась над колонией конюг в течение второй половины дня 12/VIII 1989 г. Ближайшие колонии этого вида находятся в г. Анадыре. В 1985 г. в одной из них было 7, а в другой — 3 гнезда.

Vermivora cellata встречена 21/IX 1989 г. на окраине пос. Сиреники. Это первая встреча данного вида в стране.

Вильсония (*Wilsonia pusilla*). Самка этого вида кормилась в колонии конюг 4/IX 1989 г. Встречена в нашей стране впервые.

Островная пуночка (*Plectrophenax hyperboreus*) встречена в пос. Сиреники в 1989 г. Первые птицы были обнаружены 2/IV на территории зверофермы. Последствия особи этого вида, как самцы, так и самки, постоянно встречались в поселке до 13/V. Больше всего островных пуночек было зарегистрировано в конце апреля—начале мая — 11 особей. Среди этих птиц были как полностью вылинявшие особи, так и находящиеся в линьке. Это позволило выяснить, что при примерно постоянном количестве птиц в поселке меняется их «качественный» состав, т. е. одни птицы улетают, а на смену им прилетают новые. 13/V я наблюдал отлет двух островных пуночек к местам их гнездования на о-ве Св. Матвея. Их сначала сопровождал самец обыкновенной пуночки (*P. nivalis*). Птицы, набирая высоту, летели в открытое море. После того как птицы оказались над морем, в некотором удалении от берега, обыкновенная пуночка вернулась, а островные, все набирая высоту, скрылись из вида. Этот вид постоянно зимует вдоль южного и, вероятно, восточного побережья полуострова, поскольку морские охотники пос. Сиреники рассказывали, что островные пуночки встречаются в поселке ежегодно. Столь странное для наземных птиц размещение зимовок севернее мест гнездования, видимо, вызвано направлением господствующих ветров. В мае еще дуют северные ветра, помогающие островным пуночкам достичь мест гнездования, а осенью — южные, доставляющие их на зимовки. Данный вид встречен на территории нашей страны впервые.

Пестрогрудая овсянка (*Passerela iliaca*) встречена в пос. Сиреники дважды: 1/VI 1988 и 2/X 1990 гг. В обоих случаях птицы придерживались склонов, поросших полынью. 18/IX 1990 г. 2 птицы кормились в зарослях полыни в колонии конюг мыса Уляхпэн.

Желтоголовая зонотрихия (*Zonotrichia atricapilla*). 26/VI 1988 г. в колонии конюг на мысе Уляхпэн самец занял территорию и пел там в течение всего дня. Линные самцы встречались 21/IX 1989 г. в пос. Сиреники и 3/IX 1990 г. в колонии конюг, 17 и 18/IX 1990 г. там же была встречена молодая птица этого вида.

Белоголовая зонотрихия (*Zonotrichia leucophrys*). 4 молодые птицы встречены 21/IX 1989 г. на заросшем полынью склоне в пос. Сиреники.

Юнко (*Junco hyemalis*). Самец кормился на дороге в пос. Сиреники 21/IX 1989 г.

Саванная овсянка (*Passerculus sandwichensis*) встречена 21/IX 1989 г. в пос. Сиреники.

Воробьиная овсянка (*Spizella arborea*) встречена 21/IX 1989 г. в пос. Сиреники.

Ржавчатый трупнал (*Euphagus carolinus*). Одиночный самец в осеннем наряде в течение всего дня, 21/IX 1989 г. кормился по всему пос. Сиреники.

Юрок (*Fringilla montifringilla*). 1/VI 1988 г. в пос. Сиреники на поросшем

полюнью склоне была встречена самка юрка. 2/Х 1990 г. на том же самом месте были встречены две пары птиц этого вида.

Если сопоставить данные из фаунистических публикаций по Чукотскому полуострову с данными по фауне Аляски (Портенко, 1972, 1973; Томкович, Сорокин, 1983; Коныхов, Зубакин, 1988; Gabrielson, Lincoln, 1959; Johnson, Herter, 1989), то можно увидеть, что ряд видов американской фауны могут здесь гнездиться. К ним относятся пестрогрудая и воробьиная овсянка, белоголовая и желтоголовая зонотрихи, гнездовой биотоп которых — кустарники. Эти виды появляются на побережье весной и осенью. Примерно в это же время здесь мигрируют варакушки и таловки, гнездящиеся на Аляске.

ЛИТЕРАТУРА

Конюхов Н. Б., Зубакин В. А. К орнитофауне Восточной Чукотки//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. — Вып. 23. — С. 213—215.

Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. — Л., 1972. — Ч. 1. — 423 с.; 1973. — Ч. 2. — 324 с.

Томкович П. С., Сорокин А. Г. Фауна птиц Восточной Чукотки//Распространение и систематика птиц (Исследования по фауне Советского Союза). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — С. 77—159.

Gabrielson J. N., Lincoln F. C. The birds of Alaska. Wash. (D. C.), 1959. — 992 p.

Johnson S. R., Herter D. A. The birds of Beaufort Sea. — Anchorage, Alaska, 1989. — 372 p.

Н. Б. Коныхов

Изменение статуса большого поморника в Восточной Европе. До настоящего времени большой поморник (*Stercorarius skua*) в Восточной Европе рассматривался исключительно как залетный вид. В основном его встречали в двух регионах: в Прибалтике и в пределах Баренцева моря, включая Мурман (Флинт, 1988). В Норвегии большой поморник также считался залетным видом до 1975 г. С 60-х гг. число встреч этих птиц в данной стране возросло, видимо, в связи с увеличением общей численности больших поморников в Шотландии, Исландии и на Фарерах (Vader, 1980). Первые данные о гнездовании этого вида в Норвегии были получены только в 1975 г. (Vader, 1980). В этот период на Мурмане большой поморник встречался исключительно редко. Но с конца 70-х гг. встречи стали регулярными. Так, летом 1979 г. на Семи островах (Восточный Мурман) мы дважды наблюдали одиночных взрослых птиц и, кроме того, одну особь нашли погибшей. Всего за период с 1979 по 1988 г. мы располагаем данными о 28 встречах большого поморника на Семи островах. Большинство птиц встречены в летние месяцы, наиболее часто в июне—июле и лишь в двух случаях в мае. С 1986 г. на архипелаге стали встречаться группы птиц из 2—3 особей. Общее число встреч большого поморника на Семи островах резко возросло с 1987 г.

В 1988 г. 21/VI на о-ве Большом Зеленце была обнаружена пара птиц с гнездовым поведением, а 23/VI найдено гнездо с 1 яйцом. Гнездо выглядело как углубление в грунте диаметром 20,5 см, глубиной 4,5 см. Выстилка в гнезде отсутствовала. Само гнездо находилось на участке плато острова в травянистой растительности. В 150—200 м от гнезда располагалась колония тупиков. Размеры яйца составили 72,8×49,5 мм. При следующем посещении острова 8/VII недалеко от гнезда был найден птенец в возрасте 3—5 дней. В этот же день у птиц было отмечено выраженное агрессивное поведение. Оба взрослых поморника пикировали на человека, однако их атаки ударами не завершались. Учитывая, что период инкубации равен 28—30 дням (Folkestad et al., 1980), откладка яйца должна была произойти в период между 3 и 7/VI, т. е. одновременно с началом кладки у короткохвостых поморников. Проследить судьбу птенца не удалось. При посещении острова 1/VIII в районе гнезда мы наблюдали взрослую птицу с признаками слабого беспокойства, а поиски птенца оказались безуспешными.

Интересно, что другая современная колониальная птица северо-западной Норвегии — олуша (*Sula bassana*) также стала обычным залетным видом на Мурмане с конца 70-х гг. Однако ее гнездование здесь может сильно сдерживаться ограниченными кормовыми ресурсами, состояние которых сильно ухудшилось именно в этот период в связи с деятельностью рыболовного флота. Большой же поморник и в этих условиях может иметь более или менее постоянную кормовую базу, хищничая или клептопаразитируя в колониях морских птиц. Подробных данных о питании загнздившейся пары мы не имеем, но полученные нами отрывочные сведения подтверждают это предположение. У гнезда поморников были найдены свежие остатки взрослой гаги, и, кроме того, мы несколько раз наблюдали попытки преследования одним из поморников одиночных тупиков.

Флинт В. Е. Большой поморник//Птицы СССР. Чайковые. — М.: Наука, 1988. — С. 11—18.

Folkestad O., Follestad A., Vald K. Successful nesting of Great Skua on Runde, W. Norway, in 1980//Fauna Norv. — 1980. — Ser. C. Vol. 3. — P. 55.

Vader W. The Great Skua (*Stercorarius Skua*) in Norway and the Spitsbergen area//Fauna Norv. — 1980. — Ser. C. Vol. 3. — P. 49—55.

Ю. В. Краснов, Н. Г. Николаева

Колпица и каравайка в дельте Амударьи. Последние документально зафиксированные колонии редких видов голенастых известны в дельте Амударьи лишь на начало 60-х гг. на Аккалинских и Караджарских озерах, т. е. до начала зарегулирования стока Амударьи. В 1987—1989 гг. при обследовании левобережной части дельты в тростниковых плавнях одного из озер Кунградской группы обнаружена поливидовая колония голенастых и веслоногих¹. Здесь гнездились около 100—120 пар колпиц (*Platalea leucordia*), 700—800 пар караваяк (*Plegadis falcinellus*), большая и малая белые цапли (*Egretta alba*, *E. garsetta*), серая цапля (*A. cinerea*), кваква (*Nycticorax nycticorax*), малый баклан (*Phalacrocorax pygmaeus*).

По опросным данным, колония существует не менее 10 лет. Колпица впервые гнездилась в колонии в 1987 г. (20—30 пар). Прилетает весной в район гнездовой уже в конце марта — первой половине апреля. Наиболее ранняя зафиксированная нами дата появления первых птиц 25/III 1989 г. на озерах Мошанкуль и Жаунгыр. Наиболее многочисленными стаи отмечены 25/III — 30 птиц (оз. Жаунгыр) и 19/V 1989 г. — 38 птиц (оз. Дауткуль).

Гнезда колпиц располагаются на заламах тростника, на высоте от нескольких сантиметров до 3 м над поверхностью воды. Из 11 гнезд, найденных весной 1988 г., 8 находились на высоте 1,5—3,0 м (в среднем 2,0—2,5 м), а гнезда, найденные на периферии колонии, были построены на заломанных куртинах более тонкого тростника на высоте 0,4—0,7 м. Все 17 гнезд, найденных там же в 1989 г., были расположены на высоте до 1,0 м над поверхностью воды, из них 8 гнезд были «плавающими» (построенными на небольших неприкрепленных к грунту сплавах). По-видимому, прочность тростника — основной фактор, определяющий высоту устройства гнезд колпицы. Гнезда колпиц напоминают гнезда цапель — толстые (25—30 см) платформы небольшого диаметра (0,5—0,8 м) с хорошо выраженным лотком (25—35 см). В отличие от гнезд цапель они не закрыты стоящими рядом стеблями тростника, которые птица обламывает во время строительства гнезда и насживания кладки.

Гнезда колпиц во всех известных колониях сконцентрированы по 2—3 (лишь однажды 6 гнезд) на расстоянии 1,0—1,5 м друг от друга, причем такие близко расположенные гнезда содержат либо кладки приблизительно одинаковой степени насыщенности, либо птенцов примерно одного и того же возраста. Из 15 осмотренных гнезд с кладками в мае 1988—1989 гг. в одном содержалось 1 яйцо, в 1 — 2, в 5 — по 3 и в 8 — по 4 яйца разной степени насыщенности. Средняя величина кладки 3,33 яйца. Длина 42 яиц составляла в среднем 68,6 мм ($\delta = \pm 3,2$), диаметр — 45,4 мм ($\delta = \pm 1,6$); масса 18 ненасиженных яиц 73,0 г ($\delta = \pm 6,3$).

На кормежку колпицы вылетают поодиночке, по двое и небольшими группами — в среднем 1,8 птицы в группе (при 95%-ном интервале — от 1,6 до 2,2, $n=83$). Кормятся на небольших мелководьях среди тростниковых зарослей озер на расстоянии 15—20 км от гнездовой колонии.

Первые летающие молодые птицы зафиксированы 5/VI 1989 г., в 1988 г. — двумя неделями позже, однако большинство птенцов становятся летными примерно к началу июля.

В результате аэровизуального обследования дельтовых водоемов 18—19/V 1989 г. обнаружены 4 колонии, где размножаются колпицы: две на оз. Тогузтуре (около 80 гнезд в северо-восточной части озера и не менее 160 гнезд в северо-западной), на оз. Судочье — в 8—10 км к югу от м. Урга (не менее 140 гнезд) и на Кунградских озерах (100—120 гнезд). Таким образом, общая численность гнездящихся птиц составляет не менее 500 пар.

Каравайка прилетает в дельту в первой половине апреля. Анализ данных учетов показал, что число птиц в стае во время пролета для этого вида представляет собой относительно постоянную характеристику и составляет в среднем 15,1 особи в стае (при 95%-ном доверительном интервале — от 10,8 до 21,0, $n=17$), тогда как аналогичный показатель, взятый в течение сезона размножения, составляет в среднем 2,1 осо-

¹ Пользуясь случаем, выражаю признательность участникам экспедиции Госцентра «Природа», а также сотруднику Муйнакского лесхоза В. Подгорнову за помощь, оказанную при сборе материала.

би в стае (при $P=0,95$ от 1,8 до 2,5, $n=123$). Среднее число птиц в стае во время весеннего пролета достоверно выше, чем в сезон размножения и послегнездовых кочевков ($t=9,16$; $d.f.=75$; $P\leq 0,001$). В 1988 г. наиболее интенсивный пролет весной наблюдали на Кунградских озерах 8—9/IV, когда в 8 стаях было учтено 185 птиц, пролетевших на север.

В обнаруженной нами колонии на кунградских озерах, как и в колонии на оз. Шомкекуль, каравайки занимали нижний ярус — до 1,2 м над уровнем воды, в среднем $0,58\pm 0,27$ м, большинство же гнезд было расположено не более чем на 1,5-метровой высоте; часть гнезд была приподнята лишь на 5—10 см над поверхностью озера. Гнездование этого вида в самом нижнем ярусе поливидовых колоний описано и для других районов — нижней Сырдарьи, дельты Волги, Кызылагаджского заповедника и представляет собой достаточно устойчивую характеристику вида. Каркас гнезда образуют сухие стебли и листья тростника, оплетенные вокруг основания более толстых стеблей, часто на самом основании сплавины. Хорошо выраженный лоток гнезда выстлан мягкими прошлогодними метелками тростника и размочаленными сухими листьями. Наружный диаметр гнезд 30—40 см, диаметр лотка 12—15 см.

Гнезда караваек собраны в группы по несколько десятков, где минимальное расстояние между ними составляет всего 30 см, в среднем же 0,8—1,0 м ($n=12$). Средний размер кладки в 1988 г. 3,67 яйца, в 1989 — 3,12, причем отличия эти статистически достоверны ($t=2,22$, $P<0,05$). Судя по расчетным данным, первые кладки появляются в колонии уже в конце апреля, массовая яйцекладка происходит в I декаде мая. Длина 151 яйца составляла в среднем 52,4 мм ($\delta=\pm 2,1$), диаметр — 36,2 мм ($\delta=\pm 1,2$), масса 75 ненасыщенных яиц 36,8 г ($\delta=\pm 2,4$).

Кормятся каравайки, как и большинство других голенастых, на мелководьях озер и сельскохозяйственных землях во время полива, однако могут использовать и нетипичные для других голенастых биотопы, например тростниковые гари. Количество птиц в стае во время перелетов с колонии на кормежку в сезон размножения составляет в среднем 2,1 птицы (при 95%-ном доверительном интервале — от 1,9 до 2,6, $n=50$), а после кормежки на колонию — 2,4 (от 1,9 до 3,0, $n=53$), но отличия статистически недостоверны ($P>0,05$).

Осенняя миграция караваек начинается с конца августа и продолжается в течение 1—1,5 мес, как и на нижней Сырдарье (Спангенберг, 1951). Ослабевших птиц находили после сильных морозов, сковывавших озера в ноябре. Наиболее поздняя находка истощенной птицы на оз. Мошанкуль — 22/XI 1987 г.

Р. Ю. Лукашевич

Находка таловки в Костромской обл. 14/VIII 1992 г. при отлове птиц паутинными сетями в Мантуровском районе Костромской обл. поймана молодая пеньочка-таловка (*Phylloscopus borealis*) Данный район — юго-западная граница ареала этого вида.

И. М. Марова

Залеты серой вороны в Приангарье.

За более чем 20-летний период изучения фауны птиц Прибайкалья серая ворона (*Corvus cornix*) встречена нами трижды. 18/V 1985 г. одна особь в стае из 6 черных ворон отмечена в устье р. Иркут. 4/VI 1986 г. здесь же встречена серая ворона в группе из трех черных ворон. Судя по поведению, это были не территориальные, а следовательно, и не гнездящиеся особи. 29/V 1990 г. зарегистрирована смешанная пара у дер. Оек Иркутского р-на, которая, вероятно, здесь гнездилась. Поскольку места встреч расположены сравнительно недалеко друг от друга в районе постоянных наших наблюдений, не исключено, что мы отмечали одну и ту же особь.

Встречи моевки и розовой чайки внутри Азиатского континента. Впервые моевка (*Rissa tridactyla*) на Северном Байкале (пос. Сосновка) добыта Н. Колывым 22/IX 1940 г. (Гагина, 1962; Васильченко, 1987). Во II декаде сентября 1976 г. она в массе появилась на Южном Байкале. Стаи этого вида до 20/X ежедневно отмечали по его побережью в этой части озера. Численность отдельных из них доходила до 50 особей (Васильченко, 1987). И наконец, 15/VI 1980 г. взрослый самец моевки добыт М. Кирилловым в заливе Еловый Иркутского водохранилища.

В северо-восточной части Барабинской степи (с. Вороново) она встречена 17/IX 1936 г. (Рузский, 1940), 19/X добыта у г. Новосибирска, а 11/XI 1970 г. в устье р. Томи (Гынгазов, Миловидов, 1977). В Северо-Восточной Монголии молодая особь добыта 12/X 1966 г. в Керулуне (Центральный Аймак) после периода сильных буранов со снегом (Stubbe, Bolod, 1971).

Ю. И. Мельников

Розовая чайка (*Rhodostethia rosea*) из стаи около 10 особей, находящейся на речной отмели, добыта в сентябре 1973 г. на р. Тунгир Тунгиро-Олекминского р-на Читинской обл. (с. Тупик) Б. Н. Дицевичем. Чучело птицы хранится в музее Иркутского сельскохозяйственного ин-та. На территории Северо-Западной Монголии в июне—июле 1977—1978 гг. она зарегистрирована на оз. Убсу-Нур (Штуббе и др., 1980). Известны залеты этого вида в Японию и Китай (Bledsoe, Sibley, 1985).

Для обоих видов характерно циркумполярное распространение. Наиболее южные точки зимовок в тихоокеанском секторе известны между 15—20° с.ш. (Юдин, Фирсова, 1988; Bledsoe, Sibley, 1985). Судя по неоднократным встречам данных видов, при достаточно слабой изученности этого региона, внутри Азиатского континента логично предположить, что часть особей летит с мест гнездования в меридиональном направлении и может пересекать его, достигая наиболее южных точек зимовочного ареала.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильченко А. А. Птицы Хамар-Дабана. — Новосибирск: Наука, 1987.
- Гагина Т. Н. Залетные птицы Восточной Сибири//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — Вып. 4.
- Гынгазов А. М., Миловидов С. П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. — Томск, 1977.
- Русский М. Д. Загадочные и залетно-заблудшие птицы Барабинской степи//Тр. Биол. ин-та. — Томск, 1940 — Т. 7.
- Штуббе М., Уленхаут К., Анзорге Н., Сумъява Д. Материалы к изучению орнитофауны Северо-Западной Монголии//Природные ресурсы и условия некоторых районов Монгольской Народной Республики: Тез. докл. — Улан-Батор, 1980.
- Юдин К. А., Фирсова Л. В. Москва//Птицы СССР. Чайковые. — М., Наука, 1988.
- Bledsoe A. H., Sibley D. Patterns of vagrancy of Ross's gull//Amer. Birds. — 1985. — Vol. 39, N 2.
- Stubbe M., Bolod A. Mowen und Seeschwaiben (Laridae, Aves) Der Mongolei//Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1971. — Bd 47. N. 1.

Ю. И. Мельников, Н. И. Мельникова

Птицы, встреченные на островах Земли Франца-Иосифа. Несмотря на 115 лет орнитологических наблюдений на архипелаге, остаются неясными локальные отличия орнитофауны в пределах архипелага и происходящие с течением времени изменения. Все это сохраняет актуальность публикации даже эпизодических наблюдений, таких, как сделанные летом 1990 г. с 1 по 19/VIII во время рейса ледокола «Диксон» с группой П. В. Боярского (НИИкультуры, Москва).

За время наблюдений в р-не архипелага почти не было ветров восточных румбов и температура воздуха держалась в пределах 2—4° тепла (сила ветра не превышала 15 м/с), лишь 2—3 раза опускаясь ниже нуля на 1—2°, хотя снег начинал падать многократно. К первым числам августа цветение полярного мака было массовым, выводки обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) были уже на воде и проходило вылупление у морского песочника (*Calidris maritima*).

Выйдя 26/VII из Архангельска, утром 30/VII ледокол вошел в пролив между Землей Георга и о-вом Белл. Над водой толстоклювые кайры (*Uria lomvia*), гульниши (*Fulmarus glacialis*, с преобладанием бурых особей), атлантические чистики (*Cerpphus grille*) и моевки (*Rissa tridactyla*).

О-в Алджера (80°25' с.ш., 56° в.д.). Столовые, примерно 300-метровой высоты сопки, плато обрывается скальными выходами в несколько десятков метров, ниже одна или несколько террас, еще ниже узкая лайда. Примерно половина территории закрыта льдом. Ежедневные 5-часовые экскурсии (1, 2, 3, 4/VIII) позволили осмотреть свободные ото льда участки от мыса Подгорного до мыса Пологого и расположенный вблизи западного края о-ва маленький о-в Матильды. На скалах гнезда кайр и моек, там же пары атлантических чистиков, а по периферии стайками держатся лырики (*Alle alle*). У последних двух видов гнезд не видел, а у моек птенцы почти взрослых размеров. У берега белые чайки (*Pagophila eburnea*) и бургомистры (*Larus hyperboreus*), единичные полярные крачки (*Sterna paradisaea*). На террасе пары короткохвостых (*Stercorarius parasiticus*) и средних (*S. pomarinus*) поморников, как бы отводящих от гнезда (самых гнезд не видел). Несколько пар морских песочников, в одном с 2 недавно вылупившимися птенцами. Стайки молодых пуночек (*Plectrophenax nivalis*). На воде у берега встречены 2 самки обыкновенной гаги с общим табуном из 7 птенцов и 1 самка с 5 птенцами.

О-в Нортбрука (79°57' с.ш., 50° в.д.). Рельеф тот же, но лишь 1/20 часть о-ва свободна ото льда. Пробыли на мысе Флоры с 7 по 9/VIII и повторно высадилась туда на несколько часов 18/VIII. Базары мыса Флоры имеют более высокую численность всех видов, отмеченных в других местах. Доля кайр на этих базарах выше,

18/VIII кайрат уже можно было видеть на озере под склоном. Моевки держатся на базарах и большими стаями у берега моря на лагуне. Видели пары атлантических чистиков. На большом валуне гнездо бургомистра с 2 крупными пуховыми птенцами (в течение 2 сут мы не заметили кормления). Над морем появляются глупыши (на берегу не отмечены). Поморники обоих видов, среди них 1—2 темные особи, демонстрируют гнездовое поведение, держатся на террасах и парах в лагуне. Редки морские песочники и пуночки. 18/VIII на склоне под базаром видели сидящую белую сову (*Nyctea scandiaca*), немного ниже имеется моховая кочка, истыканная клювом, и характерный гусиный помет (*Rranta* sp. или *Anser* sp.?). На лагуне держалась стая из нескольких десятков гаг и в стороне 3 взрослые гаги с 10—15 птенцами.

О-в Галля (80°05' с.ш., 58° в.д.). Лишь 1/20 часть о-ва свободна ото льда, 14/VIII в течение 5 ч осматривали крайний южный мыс Теггеткофф. Рельеф тот же, скалы спускаются в море живописными останцами. Среди пуночек есть птицы во взрослом оперении. Пары короткохвостых поморников на террасе. Крупных базаров не видно, немногочисленные белые чайки и атлантические чистики, на вершинах скал — бургомистры.

О-в Хейса (80°37' с.ш., 58°05' в.д.) выделяется среди прочих большой площадью, свободной ото льда (почти 4/5 о-ва). 16/VIII в течение 2—3 ч осматривали окрестности полярной станции под невысокой грядой на крайнем северо-восточном мысе Обсерваторский. Вокруг поселка держатся стайки пуночек. На стенде в кают-компании фотография тундрной куропатки (*Lagopus tuius*), сделанная на о-ве. Над морем полярная крачка, одиночные атлантические чистики, стайки люриков, несколько белых чаек. Появляется поморник.

Земля Вильчека (80°47' с.ш., 59°30' в.д.). Примерно 1/20 часть о-ва свободна ото льда. Вечером 16/VIII провели 2 ч на северо-западном мысе Геллера. Не-высокое (несколько десятков метров над ур. м.) плато с тригой, ниже терраса. Наблюдалась стайка пуночек и найден мертвый слеток. Над водой одиночные чайки и атлантические чистики.

О-в Вильчека (79°53' с.ш., 58°50' в.д.) ниже прочих о-вов, примерно 1/4 его свободна ото льда. 17/VIII несколько часов осматривали южный мыс Оргель. К берегу подходят скалы высотой в несколько десятков метров. На скалах моевки с птенцами и пары чистиков, на вершинах — гнезда бургомистров с птенцами (обычно по 3 крупных птенца). У гнезд бургомистров скалы с богатыми злаками и многочисленными костями мелких и средних тюленей. Над морем редкие глупыши. У берега на воде гага с 3 птенцами, на берегу пуночки, одиночный песочник, поморники обоих видов.

О-в Мей бл (80° с.ш., 49° в.д.) представляет собой 300-метровые сопки, часть острова свободна ото льда. 18/VIII провели 3 ч на юго-западной, обращенной в пролив между ним и о-вом Белл, стороне острова, у подножия сопки. На обрывах под плато редкие чайчи гнезда. Разглядеть их обитателей не удалось из-за расстояния. На террасе под склоном несколько пар поморников, один из них темный (возможно, короткохвостый, а не средний). Опять моховая кочка, истыканная клювами, и характерный гусиный помет. На другой стороне залива несколько морских песочников.

Эта опись орнитологических встреч свидетельствует о неполноте наблюдений.

В. Ф. Мужчинкин

К питанию орлана-белохвоста в Черноморском заповеднике. Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*) прилетает в этот заповедник на зимовку. Численность его составляет 35—45 особей.

Таблица

Состав кормов и их встречаемость в питании орлана-белохвоста

Вид корма	Количество встреч	Встречаемость, %
Птицы	102	82,9
лысуха	48	47,1
утки	51	48,0
лебеди (падаль)	5	4,9
Млекопитающие	19	15,5
заяц-русак	6	31,6
овца (падаль)	13	68,4
Рыба	2	1,6

удья представлены акваториями Тендровского и Ягорлыцкого заливов, а также Днепро-Бугского лимана. Эти же акватории являются кормовыми угодьями водно-болотных птиц. Нередко отдельные особи орланов отмечали на сельскохозяйственных угодьях и у скотоогильников. Заповедные участки птицы использовали как места отдыха и ночевки, реже для охоты. Питание изучали путем сбора и анализа погадок ($n=113$), а также визуальных наблюдений за охотой птиц. Материал собран в 1987—1989 гг. Результаты анализов погадок представлены в таблице.

Погадки, содержащие один компонент корма, составили 88,5%, несколько компонентов — 11,5%. В некоторых

погодках обнаружены фрагменты костей (конечности, позвонки, ребра). В одной находился очин пера лысухи размером 23,0×3,1 мм. Средний размер погадок 54,8×33,2 мм ($n=6$). Мы предполагаем также наблюдениями удачных охот орланов на лысух, зайца, ондатру и неудачных — на серых гусей.

Таким образом, Черноморский заповедник обладает широким спектром кормов для орлана-белохвоста, в котором значительная часть принадлежит родно-болотным птицам (82,9%).

Н. Г. Пирогов

К гнездованию обыкновенной пустельги и вяхири. В середине июня 1962 г. была найдена кладка вяхири (*Columba palumbus*) в прошлогоднем гнезде вороны. Пустельга (*Falco tinnunculus*) тоже заняла воронье гнездо, расположенное в 10 м от 1-го. Яйца вороны были уничтожены в середине мая. Оба гнезда располагались на елях, растущих у края лесного массива, на высоте примерно 8 м. Во время насиживания обе птицы видели друг друга. Агрессивных действий пустельги по отношению к вяхири не отмечено. Пустельга активно охраняла территорию около гнезда и отгоняла сорок и ворон. Пришлось наблюдать и совместные действия «соседей» по изгнанию вороны. Преследуемая пустельгой, она забилась в густую крону ели недалеко от гнезда голубя, в котором находился неоперившийся птенец. Слетевший с гнезда вяхирь юркнул в крону дерева, где скрылась ворона, и, перелетая за ней, вынудил перебраться на вершину. Здесь ее атаковала пустельга и прогнала.

В начале июля птенец вяхири покинул гнездо (2-е яйцо оказалось болтуном), а в конце II декады месяца стали на крыло 5 молодых пустельг. При посещении голубино гнезда в период, когда в нем находился птенец, пришлось столкнуться с любопытным случаем. Взрослая птица, слетев с ели, тут же упала в траву и забилась в ней, громко хлопая крыльями. Прикинувшись раненой, она почти минуту билась на одном месте, после чего, подлетывая 1—2 м, стала отводить от гнезда. Удалившись примерно на 30 м, голубь взлетел. На следующий год голубиное гнездо заняла пустельга, а пара вяхирей свила себе гнездо в 8 м от нее. Пустельга успешно вывела птенцов, а у голубей по неизвестной причине кладки не было.

Спустя 2 года были найдены гнезда пустельги и вяхири на одной ели. Пустельга заняла старое воронье гнездо, и в середине мая в нем уже находились 3 яйца. При посещении его в начале июня в 2 м ниже, на толстой ветке в 1 м от ствола, обнаружено гнездо вяхирей с кладкой из 2 яиц, которого в мае еще не было. Обе птицы насиживали: яйца были теплыми. В начале III декады июня у пустельги вывелись 3 птенца, вяхирь кладку оставил. Возможно, он погиб от какого-то хищника, так как неподатку были обнаружены останки голубя.

Т. В. Пleshак

О некоторых изменениях в орнитофауне Полтавщины. Большая белая цапля (*Egretta alba*) в 20-е гг. считалась редкой залетной птицей Полтавщины. Ее отмечали почти исключительно весной и главным образом в южных районах области (р. Орель и нижнее течение р. Псел). Сейчас большая белая цапля — обычная птица Полтавщины. Фенология первого наблюдения ее весной для Глобинского р-на такова: 9/IV 1978 г., 7/IV 1979, 30/III 1980, 27/III 1981, 22/III 1982, 31/III 1983, 27/III 1984, 6/IV 1985, 22/III 1986, 3/IV 1987, 3/IV 1988, 10/III 1989 г. Раньше всего отмечен 26/II 1990 г., а 4/III этого года около с. Опришки Глобинского р-на наблюдались одновременно 20 особей этого вида. Большая белая цапля летом весьма многочисленна на прудах Полтавского рыбхоза, где известны случаи гнездования отдельных пар в колониях серой цапли. Самое позднее наблюдение — 5/X 1986 и 9/X 1987 г.

Белошекая крачка (*Chlidonias hybrida*) на Полтавщине отмечена на гнездовании в пойме р. Сухой Кагамлык. 23/VI 1986 г. около с. Устимовки Глобинского р-на, недалеко от Кременчугского водохранилища, найдены 4 гнезда. Гнезда располагались на плавающих растительных остатках недалеко от колонии черной крачки. В двух гнездах были яйца, в двух — птенцы. Весной первое появление крачек в долине с. Сухой Кагамлык наблюдалось 23/IV 1983, 25/IV 1985 г. Как правило, белошекие крачки на перелетах образовывали смешанные стаи с черными и белошекими крачками.

Кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*) стала оседлым гнездовым видом Полтавщины. Гнездится около домов, в лесопосадках, садах, насаждениях шелковницы. К строительству гнезда приступает, в зависимости от хода весны, в конце марта — середине апреля. В конце мая молодые птицы покидают гнездо, что наблюдалось 29/V 1986 г. Птенцы 2-го выводка в этом году покинули гнездо в конце I декады июля. В конце лета горлицы начинают собираться в стаи численностью по несколько десятков особей. Кочуют по полям, появляются у пунктов приемки зерна, у дорог. На зиму концентрируются в населенных пунктах, где кормятся вместе с домашними птицами. В суровые зимы численность их резко снижается, иногда до полного исчезновения. Такое отмечалось зимой 1984/85 г.

Сирийский дятел (*Dendrocopus syriacus*) — сейчас обычная оседлая птица Полтавщины. Гнездится в населенных пунктах, лесопосадках и садах. Брачную дробь можно услышать уже в конце февраля — начале марта. Охотно делает дупла в старых плодовых деревьях. Полные кладки из 5—6 яиц отмечены 12/V 1981 и 16/V 1987 г. Птенцы появляются в конце этого же месяца. Можно говорить о возможном увеличении данного вида при достаточном количестве мест гнездования.

Желтоголовые трясогузки (*Motacilla citreola*) на Полтавщине начали отмечаться в последние годы. Фенология весеннего появления: 24/IV 1984, 16/IV 1985, 29/IV 1986, 20/IV 1987 г. Очень часто их можно наблюдать в апреле—июне в стаях среди желтых и белых трясогузок. На сегодня отмечен лишь один случай гнездования — 26/V 1985 г., в гнезде найдено 6 1—2-дневных птенцов.

На Полтавщине, в частности в Кременчугском, Глобинском, Семеновском р-нах, усатая синица (*Panurus biarmicus*) — обычный вид тростниковых зарослей. Встречи стаяк численностью от нескольких птиц до 50 особей на протяжении года дают право говорить о возможности гнездования этого вида в долинах малых рек Полтавщины и в Приднепровских плавнях.

Ю. Ф. Роговой

Гнездование кудрявых пеликанов в дельте Урала и у северо-восточного побережья Каспия. При летних авиаобследованиях прибрежных мелководий Северного Каспия в 1986—1988 гг. нами установлено гнездование кудрявых пеликанов (*Polecanus crispus*) на о-ве Пешной и в районе Ракушинских шалыг.

Первым свидетельством успешного размножения кудрявых пеликанов, по нашим данным, явилась встреча 16/VII 1986 г. 4 молодых птиц на о-ве Зюйдвестовая шалыга, расположенном в юго-восточной части аванделты р. Урал. 17/VII и 18/VII 1987 г.; на этом же острове было учтено 7 молодых птиц и 220 птиц встречено в районе Ракушинских шалыг у северо-восточного побережья моря. 1/VI 1988 г. колония из 20 гнезд кудрявых пеликанов была обнаружена у юго-восточного побережья п-ова Пешной. Гнезда располагались на наносе отмершей растительности. Рядом с пеликанами гнездились большие бакланы (около 100 гнезд). Не исключено, что обнаруженные в 1986 и 1987 гг. молодые пеликаны также могли выводиться в колонии на п-ове Пешной и позднее откочевывать на о-в Зюйдвестовая шалыга, расположенный в 8 км от гнездовой колонии.

Учитывая снижение численности пеликанов на Каспии, тревожное состояние их гнездовой в дельте Волги, обнаруженные колонии кудрявых пеликанов в дельте Урала и у северо-восточного побережья Каспия должны быть взяты под ответственное наблюдение специалистов и действенную охрану.

Г. М. Русанов

Новые данные о встречах и гнездовании редких птиц Ленинградской обл. В 1987—1990 гг. собирали материал по биологии птиц рыбноводных прудов пос. Коваша (Ломоносовский р-н Ленинградской обл.), которые представляют собой 12 мелких искусственных водоемов общей площадью примерно 9 км², заросших тростником и рогозом или полностью открытых. В процессе наблюдений получены данные, дополняющие сведения по птицам Ленинградской обл.

Красношейная поганка (*Podiceps auritus*) встречается в течение всего гнездового сезона небольшими группами по 2—4, а в конце апреля — начале мая до 12 особей.

Выпь (*Botaurus stellaris*). В 1989 и 1990 гг. на прудах гнездились по крайней мере 2 пары. Во 2-й половине апреля 1989 г. на одном из водоемов отмечены 2 тонущих самца. В начале мая одновременно можно было слышать 3 самцов. К концу мая интенсивность пения 2 самцов заметно сократилась, тогда как 3-й продолжал токовать до конца II декады июня. 21/V найдено гнездо с 5 яйцами. Самка насиживала кладку. При повторном посещении гнезда 3/VI было обнаружено, что оно разорено. В тот же день в 15 м от этого гнезда было найдено другое, с 5 птенцами примерно недельного возраста. В 1990 г. 3 токующих самца отмечены 14/IV на 3 разных озерах. Интенсивный ток продолжался до конца мая, лишь 1 самец пел до середины июня. 25/V в куртине тростника, расположенной в колнии озерных чаек, обнаружено гнездо с 1 яйцом и в 10 м от него — труп погибшей от выстрела самки. Другое гнездо с кладкой из 4 яиц найдено 1/VII; 16/VII в нем уже были птенцы в возрасте более 1 недели.

Серая цапля (*Ardea cinerea*). Одиночные птицы (иногда по 2—3 особи) встречались на прудах с середины апреля до середины июля. Во 2-й половине июля их количество значительно увеличилось, к середине августа одновременно можно было видеть до 25 птиц, кормящихся в зарослях тростника или рогоза.

Лебедь-кликун и малый лебедь (*Cygnus cygnus*, *C. bewickii*) в годы наблюдений в большом количестве останавливались на водоемах во время весеннего пролета. В 1987—1989 гг. первых кликунов встречали уже в начале марта, а в

1990 г. даже 24/II. Малые лебеди прилетали примерно на 3 недели позднее. В конце марта — начале апреля на прудах насчитывалось до 1,5 тыс. птиц. К концу II декады апреля практически все птицы покидали этот район.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*). В 1988 г. на Курголовском п-ове Г. А. Носков (устн. сообщ.) обнаружил гнездо шипуна. В Ковашах 1 взрослая и 4 молодые птицы держались на прудах с 26/III по 9/IV 1989 г.; 1 взрослая особь была отмечена 24/II 1990 г.

Канадская казарка (*Branta canadensis*). В 1989 г. 1 птица держалась на прудах среди лебедей по крайней мере с 25/III по 2/IV.

Скопа (*Pandion haliaetus*). Одиночные птицы охотились на водоемах с середины апреля до середины октября. В апреле и сентябре можно было видеть 2—3 особи одновременно. Направленность и частота полетов птицы с добычей позволяют предположить возможность ее гнездования в данном районе.

Болотный лунь (*Circus aeruginosus*). 1—2 пары отмечались в районе прудов с середины апреля до середины августа. 27/V 1990 г. на одном из водоемов в зарослях тростника найдено гнездо с полной кладкой из 4 яиц (впоследствии оно было разорено). В тот же день на другом водоеме в тростнике рядом с колонией озерных чаек обнаружено еще одно гнездо с расклеванными яйцами.

Серый журавль (*Grus grus*). Сюрьевское болото, примыкающее к прудам, является постоянным местом гнездования этого вида. В 1987—1990 гг. на этом болоте и прудах с апреля по октябрь встречались 2 пары. 6/VI 1990 г. найдено гнездо с 2 птенцами в возрасте не более недели. 10/VI того же года отмечена вторая пара с 2 птенцами в возрасте более 2 недель.

Большой веретенник (*Limosa limosa*). В 1990 г. на одном из прудов в течение мая можно было видеть до 16 птиц одновременно, а 7/VI найдено гнездо с кладкой из 3 яиц.

Голубой зимородок (*Alcedo attis*). В 1989 и 1990 гг. одна пара гнездилась в зоне рыбоводных прудов в обрывистом берегу р. Коваша, на высоте 2,5 м над водой. В 1989 г. птицы впервые отмечены во 2-й половине апреля. 9/VI они летали в нору с кормом. В 1990 г. старая нора была размыта весенним паводком, но к 28/IV примерно в том же месте появилась новая. 7/VI птицы кормили птенцов.

С. В. Семенова

Новые фаунистические находки в Кировской обл. Со времени выхода последней работы П. В. Плесского (1976), посвященной фауне птиц Кировской обл., в пределах этого региона обнаружен ряд интересных видов.

Полярная гагара (*Gavia immer*). Обессиленная молодая птица подобрана охотниками 31/XII 1987 г. на поле в Зуевском р-не; прожив несколько дней в неволе, птица погибла. Чучело хранится на кафедре охотоведения Кировского с.-х. ин-та (КСХИ).

Каравайка (*Plegadis falcinellus*). Одиночная взрослая птица в зимнем наряде добыта 17/IX 1988 г. на дне спущенного пруда рыбхоза у дер. Исаковцы Кирово-Чепецкого р-на. Каравайка кормилась в стайке турухтанов (*Philomachus pugnax*).

Белый аист (*Ciconia ciconia*). В начале июня 1988 г. на территории рыбхоза рабочими обнаружен пораженный электротоком аист. Рядом целый день летала вторая птица.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*). С 1981 г. эти лебеди ежегодно появляются на территории области и кочуют по крупным водоемам. Попыток гнездования не отмечено, хотя наблюдалось спаривание. Стаи, насчитывающие до 20 птиц, состояли в основном из неполовозрелых особей. Прилетают, как правило, в мае, отлетают в июле — августе.

Белошекая казарка (*Branta leucopsis*). Залет отмечен весной 1981 г. на р. Молому в Котельничский р-н: пара казарок держалась в стае гуменников (*Anser fabalis*). Чучело добытой птицы хранится на кафедре зоологии КСХИ.

Огарь (*Tadorna ferruginea*). Одиночная залетная птица отмечена 17/V 1990 г. на прудах рыбхоза Кирово-Чепецкого р-на. Это первая регистрация для области.

Неганка (*Tadorna tadorna*). Второй случай залета в область зарегистрирован 8/V 1990 г. Пара птиц держалась на территории рыбхоза.

Красноносый нырок (*Netta rufina*). Залет отмечен 27/XI 1973 г. на р. Вятку в Малмыжский р-н. Добытый самец доставлен в Зоомузей Казанского университета.

Камышовый лунь (*Circus aeruginosus*). П. В. Плесским за полувековой период ни разу не был найден на территории обл. С 1986 г. мы отмечаем гнездование 2—3 пар ежегодно на территории рыбхоза.

Авдотка (*Burinus oedicnemus*). Залетная птица добыта 7/V 1990 г. в окрестностях дер. Исаковцы. Птица держалась на пашне в стае с золотистыми ржанками (*Pluvialis apricaria*).

Бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*) впервые в области отмечена 5/X 1990 г. на прудах рыбхоза. В стае с тулесами (*Pluvialis squatarola*), чернозобиками (*Calidris alpina*) и турухтанами в условиях ледового покрова и температуры воздуха — 3° кормились 6 особей. Две добытые птицы оказались молодыми самками, одна тушка передана в Зоомузей МГУ.

Камнешарка (*Arenaria interpres*) впервые на территории обл. встречена 9/VIII 1989 г. По р. Вятке на 130 км маршрута учтено 8 взрослых птиц, которые кормились на песчаных заиленных пляжах в устьях рек в стаях с другими куликами. Более мощный осенний пролет наблюдался осенью 1990 г. 20/VIII встречена одиночная молодая птица на р. Вятке у г. Кирова. Около 20 птиц (3 взрослые, остальные молодые) держались с 29/VIII по 6/IX у рыбхоза. На весеннем пролете встречены у того же рыбхоза с 17 по 27/V 1990 г. стайками по 3—17 птиц.

Дутьш (*Calidris malanotus*). Одиночная молодая птица добыта 29/IX 1990 г. на территории рыбхоза из стаи чернозобиков и галстучников (*Charadrius hiaticula*).

Исландский песочник (*Calidris canutus*). Одиночная молодая птица добыта 13/IX 1987 г. там же, из стаи турухтанов.

Грязовик (*Limicola falcinellus*) впервые в области добыт 16/VIII 1986 г. на р. Вятке у с. Старый Бурец Малмыжского р-на (Сотников, 1988). 29/VIII 1989 г. одиночная птица встречена в рыбхозе. 16/VIII 1990 г. один грязовик обнаружен в стае песочников на р. Вятке в Халтуринском р-не.

Средний крошшеп (*Numenius phaeopus*). П. В. Плесский указывал на сомнительность двух встреч этого вида, известных для территории области, так как ни разу птица не была добыта. В середине сентября 1979 г. птица встречена нами в Опаринском р-не. 17/V 1990 г. весь день наблюдали одиночного среднего крошшепа, летавшего над прудами рыбхоза.

Малый веретенник (*Limosa lapponica*). Впервые на территории области наблюдали 4 молодых птиц с 10 по 14/IX 1988 г. на спущенных прудах рыбхоза. Одна из 2 добытых птиц передана в Зоомузей МГУ.

Короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus*). Одиночную взрослую птицу наблюдали 18/V 1990 г. над колонией озерных чаек на прудах рыбхоза.

Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*). Залетная взрослая птица встречена там же 13/V 1988 г.

Малая чайка (*Larus minutus*) ранее отмечена лишь как залетная птица. В настоящее время гнездится в нескольких небольших колониях; одна из них, состоящая из 20—30 пар, имеется на территории рыбхоза.

Клуша (*Larus fuscus*). Впервые для области 3/IX 1986 г. отмечены 2 взрослые птицы на р. Вятке у г. Кирова. 17/IX 1990 г. одиночная взрослая клуша держалась в стае серебристых чаек на карьере у пос. Стрижи Оричевского р-на.

Белокрылая крачка (*Chlidonia leucoptera*) впервые в области зарегистрирована 31/V 1977 г. у г. Кирова. В июне 1982 г. обнаружена смешанная колония с черными крачками (*Ch. niger*), найдены 3 гнезда. 15 птиц отмечены 12/V 1989 г. на прудах рыбхоза.

Кольчатая горлица (*Sireptopelia decaocto*) впервые в области встречена 18/VIII 1979 г. в г. Кирове. Пара птиц держалась там до 10/X. Мы наблюдали горлицу 9/V 1984 г. в Советском р-не, 24/V 1984 г. в г. Кирове, 30/XI 1984 г. в пос. Зуевка. В 1990 г. в Кирово-Чепецком р-не нескольких птиц наблюдали с 13/V по 16/VI.

Золотистая шурка (*Merops apiaster*) впервые на территории области обнаружена нами 5/VIII 1987 г. Гнездовая колония из 6 пар размещалась в небольшом карьере у с. Верхняя Тойма. Птенцы еще находились в норках. В 1989 г. шурки гнездились там же.

Желтолобая трясогузка (*Motacilla lutea*) ранее на территории области не была отмечена, хотя предполагалось ее обитание в южных районах. Гнездившаяся пара встречена 21/V 1988 г. на территории рыбхоза: самка строила гнездо.

Черная ворона (*Corvus corone*). 3/V 1982 г. 2-летняя самка добыта в пойме р. Чепцы в Фаленском р-не.

Обыкновенный сверчок (*Locustella naevia*) ранее никем в области не наблюдался. Поющий самец отловлен 27/V 1990 г. у дер. Исаковцы, а 16/VI 1990 г. там же встречена пара. Еще одна птица отловлена в Даровском р-не 14/VI 1990 г.

Пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata*) за более чем полувековой период найден единственный раз в Верхнекамском р-не (Плесский, 1976). В 1986 г. отмечен в 2 местах: 15/VI в Опаринском р-не 5 поющих самцов и 30/VI в Верхнекамском р-не также 5 самцов. Две птицы отловлены.

Черноголовый чекан (*Saxicola torquata*) впервые в области отмечен в 1980 г. у с. Филиппово Кирово-Чепецкого р-на. В настоящее время спорадически распространен на гнездовании во многих районах области в подходящих местообитаниях.

Сероголовая гаичка (*Parus cinctus*) впервые в области отмечена в 1988 г. в нескольких местах: 10/III одна птица отловлена у г. Кирова, 31/III пару птиц наблюдали в Даровском р-не, 13/IV в Опаринском р-не на маршруте 4 км — две стайки из 4 и 6 птиц.

Овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*) встречена на осеннем пролете. 23/IX 1976 г. добыта из стайки у с. Спас-Заозерье Зуевского р-на. 25/IX там же отмечена одиночная птица. 28/III отловлена в Даровском р-не.

ЛИТЕРАТУРА

Плесский П. В. Класс птицы//Животный мир Кировской области. — Киров, 1976. — Вып. 3. — С. 49—134.

Сотников В. Н., Литун В. И. Находка грязювика в Кировской области//Орнитология — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. — Вып. 23. — С. 223.

В. Н. Сотников

Необычное появление северных олуш осенью 1988 г. у Айновых о-в (Западный Мурман). С начала текущего столетия наблюдается рост численности мировой популяции олуши (*Sula bassana*). Во второй половине века началось ее расселение в новые районы Северной Атлантики, в том числе и в Норвегию (Barrett, 1979). В 1946 г. на Лофотенских островах возникла первая колония этих птиц. К настоящему времени норвежская популяция олуш населяет 4 группы островов, и численность ее возросла до 2550 пар (Montevocchi et al., 1987). Залеты олуш на Мурман также заметно участились и приобрели характер регулярных. Отдельные встречи этих птиц отмечены даже в Кандадакшском заливе Белого моря (Шкляревич, Коханов, 1980).

Самая северная гнездовая колония располагается к западу от Варангер-фьорда на 70°35' с.ш., 30°17' в.д. В восточной части Варангер-фьорда в р-не Айновых о-в, находящихся примерно на этой же широте, олуши за период наблюдений с начала 50-х гг. были отмечены только дважды — в августе 1979 и июле 1986 г. Осенью 1988 г. здесь была зарегистрирована необычная концентрация этих птиц: с 22/VIII по 2/XI почти постоянно можно было наблюдать от 1—2 до 10 взрослых птиц. Держались олуши одиночно или по 2—3 особи вместе, активно кормились.

Осень 1988 г. отличалась очень тихой погодой, что редко бывает в этих местах. В августе отмечено 8 штормовых дней, в сентябре — 12. В середине августа наблюдались подходы косяков рыбы, на которых кормились чайки и крачки. Общее положение с рыбными кормами в Варангер-фьорде более благополучно, чем в других районах Мурмана. Известно, что олуши охотно используют именно такое сочетание — наличие рыбы в штилевых прибрежных водах (Mardic, Platteeuw, 1987). В начале октября олуши из района наблюдений исчезли.

ЛИТЕРАТУРА

Шкляревич Ф. Н., Коханов В. Д. Встречи северной олуши (*Sula bassana bassana* L.) на Белом море и на Мурмане//Экология птиц морских побережий. — М.: Наука, 1980.

Barrett R. T. Changes in the population of Gannets *Sula bassana* in North Norway//Fauna Norv. — Ser. C, Cinclus. — 1979. — Vol. 2, N 1. — P. 16—21.

Mardic L., Platteeuw M. Talrijk Voorkomen van Jan Genten *Sula bassana* bej Texel in de herfst: reactie op locale voedselsituatie//Limosa. — 1987. — Vol. 60, N 3. — P. 4—18.

Montevocchi W. A. et al. The population and reproductive status of the Gannet *Sula bassana* in Norway in 1985//Fauna Norv. — Ser. C, Cinclus. — 1987. — Vol. 10. — P. 65—72.

И. П. Татарникова, Р. Г. Чемякин

Новые виды птиц Байкала. Залет морского голубка (*Larus genei*) на Байкал отмечен 15/VI 1989 г. Одна птица держалась среди озерных чаек на колонии, расположенной в нижней части дельты Селенги. Своим поведением она не вызвала агрессии у озерных чаек. Добытая птица оказалась взрослым самцом. Размеры птицы следующие (мм): длина крыла 306, хвоста 116, клюва 41,7, цевки 50,7; масса 332 г. Розовое оперение было наиболее ярким на груди, брюхе, нижних и верхних кроющих хвоста. Начальные стадии линьки отмечены на голове, спине, груди и кроющих хвоста. В желудке обнаружены гаммариды и хирономиды.

2/VII того же года в нижней части дельты Селенги встречен активно поющий самец индийской камышевки (*Acrocephalus agricola*), который держался в пределах небольшого (10×30 м) участка зарослей тростника на мелководье. Птица, добыта. Размеры ее следующие (мм): длина хвоста 53, крыла — 54, клюва — 11, цевки — 21; семенники — 12×7 (правый) и 13×6 (левый). Оперение сильно обношено, без признаков линьки. В желудке находились 5 ручейников (40% объема), 4 имаго

хируномид (20%), 4 имаго других двукрылых (5%), 4 нимфы равнокрылых (10%), 1 место и 1 личинка чешуекрылых (15%) и 1 паук (5%), а также яйца ручейников (5%) из съеденных насекомых.

Обе тушки хранятся в музее Селенгинской орнитологической станции НИИ биологии Иркутского университета.

И. И. Тупицын, И. В. Фефелов

Гнездование черноголового чекана в Москве. В сводке по птицам Московской обл. (Птушенко, Иноземцев, 1968) обсуждается вопрос о резонантности включения черноголового чекана (*Saxicola torquata*) в список видов региона на основании единичных неподтвержденных встреч в начале XIX в. В XX в. единственное наблюдение черноголовых чеканов (выводка летних молодых) в Московской области, в г. Пушкино в июле 1974 г., принадлежит Б. Н. Вепринцеву и В. В. Леоновичу (Благосклонов, 1976; Зубакин и др., 1981). К. Н. Благосклонов дал, однако, неверную информацию о том, что в тот год эти чеканы были обычны в Серпуховском р-не (В. В. Леонович, устн. сообщ.).

В 1990 г. на южной окраине г. Москвы впервые для города обнаружена пара черноголовых чеканов, у которых удалось найти гнездо. Пара обосновалась у ручья, текущего в Царицынский пруд, в нескольких сотнях метров от жилых кварталов микрорайона Орехово-Борисово. Гнездо помещалось в нише крутого склона, поросшего луговой растительностью; в долине ручья участки пойменного болота с розогом соседствовали с сухими участками, занятыми бурьяном с вейником, кое-где используемыми под огороды. Как в долине, так и на склоне рассеяны отдельные кусты ивняка и растет одиночная молодая береза. 14/V в гнезде были 6 слепых птенцов. Обе взрослые птицы кормили птенцов, собирая корм в долине ручья, улетая при этом на расстояние, примерно до 200 м. 26/V птенцы были уже готовы к вылету. Столь раннее размножение черноголовых чеканов позволяет предположить у них возможность 2-й кладки. Существенно отметить, что в тот год в середине мая выше и ниже по течению ручья на луговых склонах нередки были луговые чеканы (*S. rubetra*), которые, похоже, только приступили к размножению: самцы активно пели, у одной пары строительство гнезда удалось наблюдать 20/V.

Москва удалена почти в равной степени от известных областей размножения южной формы *S. t. rubicola* (L.) и северной *S. t. taura* (Pall.), поэтому особый интерес представляет подвидовая принадлежность загнездившихся в Москве птиц. Самец имел яркий белый крестец и надхвостье, а также белое подхвостье, что однозначно указывает на его принадлежность к *taura*. У самки крестец был неярким, рыжеватого цвета и вроде бы без темных пестрин, что сближает ее также с *taura*; однако птица имела черноватый цвет горла, редко встречающийся у самок этой формы (Сгамп, 1988).

ЛИТЕРАТУРА

- Благосклонов К. Н. Некоторые новые и редкие гнездящиеся птицы Москвы// Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1976. — Т. 81, вып. 4. — С. 15—23.
- Зубакин В. А. и др. Фауна наземных позвоночных Пушкина и его окрестностей // Экология малого города (программа «Экополис»). — Пушкино, 1981. — С. 44—85.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.: Лесная пром-сть, 1968. — 461 с.
- Сгамп S. (ed.). The birds of the Western Palearctic. — Oxford University Press. — Vol. 5. — 1063 p.

П. С. Томкович

К определению срока строительства гнезда некоторых видов воробьиных. Определение начала строительства гнезда — один из немногих фактов, позволяющих на раннем этапе судить о характере пребывания птиц в местообитаниях. Растянность сроков прилета, откочевки (вызванные ухудшением погодных условий), различные сроки занятия особями вида разных биотопов, а также скрытность самок, особенно в сомкнутых и высокоствольных лесах, усложняют задачу.

Предполагаемый метод базируется на использовании рядом видов воробьиных «искусственных» материалов при постройке гнезда. Метод был опробован в лесах Московской обл. и состоял в следующем: по определенному маршруту, на расстоянии 50 м друг от друга развешивали медицинскую вату, преимущественно на открытых местах, недоступных мышевидным грызунам. Кусок ваты рекомандуется плотно обернуть вокруг ветки и приладить мокрой рукой, придавая стандартную форму, что в дальнейшем позволит определить, прикасалась ли птица к вате. «Похитителя» устанавливают либо наблюдением за оставшейся ватой, либо поисками гнезда. Часто на-

правление поиска угадывают по кускам ваты, повисшим на ветках. В некоторых случаях регистрации исчезновения ваты достаточно для констатации начала строительства без установления конкретного «похитителя».

Основными потребителями были зяблики (*Fringilla coelebs*); ими за период с 15/IV по 25/VI с 34 точек вата была растащена и использована для выстилки лотка и строительства стенок основания гнезда (с маскировкой под фон). Максимальное удаление гнезда «похитителя» от ваты 30 м. При определении радиуса сбора гнездового материала необходимо иметь в виду, что ряд видов может использовать материал предыдущего гнезда при повторном гнездовании и, следовательно, перемещать вату. Снижения успешности размножения у особей, использующих вату, не отмечено.

Зарегистрирован случай использования ваты певчим дроздом (*Turdus philomelos*) — для выстилки основания гнезда и черноголовой славкой (*Sylvia atricapilla*) — для выстилки лотка. Простота данного метода позволяет обследовать большие площади при выявлении основных потребителей материала. Перспективным может быть применение цветной ваты с чередованием цвета во времени, что позволяет наиболее точно датировать строительство гнезд, найденных после вылета птенцов (если выяснено предпочтение видом различных цветов), а также использование ваты как приманки при дифференцированном отлове птиц в гнездовой период.

С. Е. Черенков

Насиживание зимняком яйца гуменника. На р. Кубалах в Таймырском заповеднике 29/VI 1985 г. найдено гнездо зимняка (*Buteo lagops*) на крутом склоне речного обрыва на высоте 10 м, в котором 4 яйца принадлежали зимняку и одно — гуменнику (*Anser fabalis*). Гусиное яйцо было сильно насиженным, имело размеры 82,3 × 50,2 мм и массу 102 г. Яйца зимняка имели среднюю степень насиженности. При повторном обследовании гнезда 4/VII гусиное яйцо оказалось проклюнутым. Из изъятых яйца позднее вылупился птенец, которого воспитывали в дальнейшем в неволе. Именно тогда удалось определить видовую принадлежность птицы. По срокам вылупление этого птенца совпало с массовым вылуплением в других гнездах гуменников. Судя по разнице в насиженности яиц, гуменник отложил яйцо в старое гнездо зимняка еще до того, как зимняки начали откладку своих яиц.

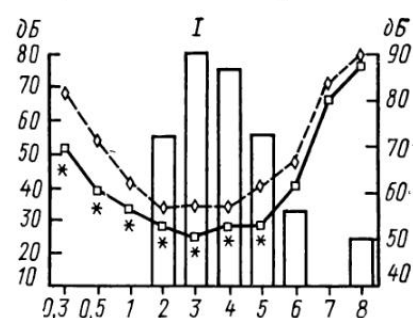
И. И. Чулин

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Влияние видовой песни на формирование слуховой чувствительности птенцов мухоловки-пеструшки. В настоящем исследовании ставилась задача проанализировать влияние видовой песни (необходимого компонента акустической среды гнездового периода онтогенеза) на формирование слуховой чувствительности птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*).

Четыре группы птенцов выращивали в условиях обогащенной среды. С 1-х суток жизни птенцам ежедневно воспроизводили через вмонтированный в дуплянку широкополосный звукоизлучатель предварительно записанную на магнитную ленту видовой песню мухоловки-пеструшки. Программу, длящуюся 30 мин, воспроизводили 2—3 раза с интервалами 4—5 ч. Вызванные потенциалы (ВП) из поля L неостриатума в ответ на предъявление посылок чистых тонов начинали отводить на 4—5 сут у бодрствующих, свободно перемещающихся птенцов биполярно через шариковые серебряные электроды. После усиления и фильтрации сигнал поступал в ЭВМ и усреднялся по 25 реализациям. Порогом возникновения ВП считали минимальный уровень звукового давления, при котором усредненный ответ был различим.

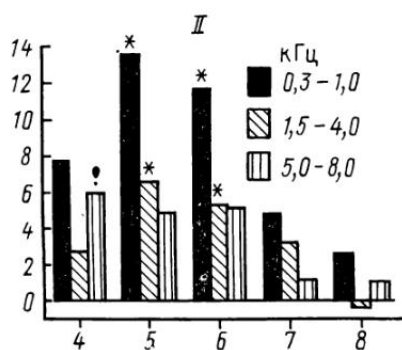
Озвучивание птенцов видовой песней вызывает на 5-й день жизни (рис., I) достоверное понижение порогов слуха в диапазоне низких и средних частот. При этом область снижения слуховых порогов на средних частотах совпадает с энергетическими максимумами спектра видовой песни мухоловки-пеструшки (1,5—4,0 кГц). Особенно важно отметить статистически достоверный эффект озвучивания на частотах 0,3—1,0 кГц, т. е. в диапазоне частот, не представленных в спектре видовой песни.



Анализ влияния «озвучивания» видовой песней на формирование слуховой чувствительности в пределах трех диапазонов частот

Рисунок. Влияние озвучивания видовой песней на пороги слуховых вызванных потенциалов у птенцов:

I — по горизонтали — частота, кГц; по вертикали слева — пороговый уровень звукового давления, справа — уровень звукового давления в спектре сигнала; штриховая линия — пороги контрольных птенцов; сплошная линия — пороги озвученных птенцов (5 дней); столбики — спектр видовой песни; II — по горизонтали — возраст, сут; по вертикали — разница между порогами слуховых вызванных потенциалов у контрольных и озвученных птенцов, дБ; звездочкой обозначены достоверные различия, восклицательный знак показывает отсутствие у контрольных птенцов слуховой чувствительности в этом диапазоне



(низкие — 0,3—1,0, средние — 1,5—4,0 и высокие — 5,0—8,0 кГц) (рис., II) показал, что у «озвученных» птенцов отмечалось более раннее появление ответов на высокочастотные звуки. В то время как у контрольных птенцов на 4-й день ВП в ответ на тон 6,0 кГц регистрируется лишь в 43% случаев и крайне неустойчиво, у «озвученных» видовой песней птенцов четкий, достаточно зрелый ответ был зарегистрирован более чем в 70% опытов. Ответы на 7,0 и 8,0 кГц у «озвученных» птенцов также появляются на день раньше, чем у контрольных, т. е. на 4-е, а не на 5-е сут гнездовой жизни. Наиболее выраженный эффект озвучивания наблюдали в диапазоне низких частот: во все дни, с 4-го по 8-й, разница между порогами озвученных и контрольных птенцов здесь была максимальной. С возрастом амплитуда различий существенно уменьшалась, и достоверность их исчезала. Таким образом, видно, что озвучивание видовой песней не приводит в конечном итоге к улучшению слуховой чувствительности, но способствует формированию ее дефинитивного уровня на более ранних сроках онтогенеза. Причем ярко выраженное влияние видовой песни на развитие слуховой чувствительности в диапазоне низких

частот (не представленных в спектре песни) свидетельствует о том, что этот сигнал является не только фактором акселерации развития слуха: его воздействие имеет специфический характер, так как выходит за рамки традиционных эффектов обогащения среды невидоспецифическими стимулами.

ЛИТЕРАТУРА

Голубева Т. Б. Сравнительный анализ развития слуха птиц. Дис. ... д-ра биол. наук. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — 349 с.

Gottlieb G. Development of species identification in birds. — Chicago: Chicago Univ. Press, 1971. — 315 p.

Levine S. The effects of differential infantile stimulation on emotionality at weaning//Can. J. Psychol. — 1959. — Vol. 13. — P. 243—247.

Smart J. L. et al. Evidence of non-maternally mediated acceleration of eye-opening in «enriched» artificially reared rat pups//Dev. Brain Res. — 1990. Vol. 56, N 1. — P. 141—143.

Л. И. Александров, [С. Н. Хаюгин], Е. В. Корнеева

Межвидовые ассоциации в смешанных стаях куликов во время их весеннего пролета на Нижней Колыме. Известно, что некоторые виды куликов, попадая в смешанные стаи с другими видами, меняют свое обычное поведение. Это происходит тогда, когда они образуют тесную ассоциацию внутри одной стаи с другим видом. Это значит, что ассоциирующий вид (Б) следует за ассоциированным видом (А): кормится более интенсивно в присутствии вида А, следует за всеми передвижениями вида А на земле, а также стартует в полет вместе с ним и следует за видом А в полете (Byrkjedal, Kalas, 1983; Byrkjedal, 1987; Metcalfe, 1989). Тем самым вид Б использует наблюдательность и бдительность вида А. Такие ассоциации позволяют виду Б переложить на вид А защиту себя от хищников и поиск более кормных мест. За такое поведение вид Б часто называют «пажом», или «паразитом» (Oakes, 1948; Byrkjedal, Kalas, 1983; Thompson, Thompson, 1985; Byrkjedal, 1987; Yalden, Yalden, 1988). (Обычно, при описании ассоциаций вид А упоминается первым, а вид Б вторым.)

Наиболее известна тесная ассоциация между золотистой ржанкой (*Pluvialis apricarius*) и чернозобиком (*Calidris alpina*) (Oakes, 1948; Byrkjedal, Kalas, 1983; Thompson, Thompson, 1985; Yalden, Yalden, 1988). Также найдены ассоциации между морским песочником (*Calidris maritima*) и чернозобиком; золотистой ржанкой и морским песочником (Byrkjedal, Kalas, 1983); американской ржанкой (*Pluvialis dominica*) и американским бекасовидным веретенником (*Limnodromus griseus*) (Byrkjedal, 1987); между морским песочником и куликом-сорочкой (*Haematopus ostralegus*) или травником (*Tringa totanus*), или камнешаркой (*Arenaria interpres*) (Metcalf, 1989).

Собственные исследования проводили в Нижнеколымском районе Якутии в мае — июне 1987, 1988 и 1990 гг. Наблюдения были сделаны в долине р. Малая Коньковая, примерно в 50 км от Восточно-Сибирского моря. Наблюдения проводили по 8—12 ч каждый день во время всего миграционного периода. Всего более 300 ч. Регистрировали число птиц в стаях, ассоциации между видами, их поведение и дистанцию между птицами в смешанных стаях куликов.

Всего во время весеннего пролета отмечено 13 видов куликов: тулес (*Squatarola squatarola*), бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*), краснозобик (*Calidris ferruginea*), хрустан (*Charadrius morinellus*), турухтан (*Philomachus pugnax*), дутыш (*Calidris melanotos*), чернозобик, американский бекасовидный веретенник, бекас (*Gallinago gallinago*), шеголь (*Tringa erythropus*), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus*), плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*), белохвостый песочник (*Calidria temminckii*). Тесные ассоциации найдены между тремя парами видов: бурокрылой ржанкой и краснозобиком, дутышем и американским бекасовидным веретенником, дутышем и чернозобиком (табл.).

Поведение птиц в ассоциациях полностью соответствовало приведенному выше описанию. Так, краснозобик, американский бекасовидный веретенник и чернозобик использовали наблюдательность и бдительность бурокрылой ржанки и дутыша. Поэтому они, как и другие виды, могут называться «пажами», или «паразитами». Если сравнить процент птиц в ассоциациях, учитывая численность наименее многочисленного вида, то окажется, что ассоциация между бурокрылой ржанкой и краснозобиком встречалась чаще (в 56% случаев), чем между дутышем и американским бекасовидным веретенником (33%). Следовательно, она более стабильна, и связь между птицами в смешанных стаях более тесная, что также подтверждается меньшей дистанцией между птицами в смешанных стаях бурокрылой ржанки и краснозобика, чем в стаях дутыша и американского бекасовидного веретенника (табл.). Поскольку число наблюдений чернозобика очень мало (2), говорить что-либо об ассоциации его с дутышем затруднительно.

Характеристика ассоциаций куликов

Ассоциирующие виды	Число наблюдений	Число птиц в стае, n	Число ассоциаций, n	Дистанция между птицами в ассоциации, м
<i>Pluvialis fulva</i>	186	$5,8 \pm 1,2$	20	$1,2 \pm 0,4$
<i>Calidris ferruginea</i>	36	$4,1 \pm 0,6$		
<i>Calidris melanotos</i>	248	$4,2 \pm 0,5$	54	$1,7 \pm 0,8$
<i>Limnodromus griseus</i>	162	$3,8 \pm 1,1$		
<i>Calidris melanotos</i>	248	$4,2 \pm 0,5$	1	$0,4 \pm 0,2$
<i>Calidris alpina</i>	2	1 ± 0		

Агрессивное поведение внутри ассоциаций между видами также было предметом изучения. Даже в одной ассоциации между золотистой ржанкой и чернозобиком одни авторы наблюдали его, а другие нет (Oakes, 1948; Byrkjedal, Kalas, 1983; Thompson, Thompson, 1985; Yalden, Yalden, 1988). Среди ассоциирующих видов в Нижнеколымском районе агрессивное поведение мы ни разу не наблюдали.

До последнего времени бурокрылая и американская ржанки считались разными подвидами одного вида, и только совсем недавно они стали различаться как два разных вида (Connors, 1983; Кнох, 1987). Как уже было сказано, раньше зарегистрировали ассоциации между американской ржанкой и американским бекасовидным веретенником (Byrkjedal, 1987). Я же, напротив, ни разу не видел ассоциации между бурокрылой ржанкой и американским бекасовидным веретенником.

Таким образом, из всех известных данных и результатов собственных наблюдений следует, что ржанки являются наиболее популярными видами в ассоциации. Многие виды стремятся использовать их наблюдательность и бдительность. С другой стороны, чернозобик и американский бекасовидный веретенник имеют тенденцию использовать бдительность и наблюдательность других видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Byrkjedal I. Short-billed Dowitchers associate closely with Lesser Golden Plovers//Wilson Bull. — 1987. — Vol. 99. — P. 494—495.
- Byrkjedal I., Kalas J. A. Plover's page turns into Plover's parasite: a look at the Dunlin/Golden Plover association//Ornis Fenn. — 1983. — Vol. 60. — P. 10—15.
- Connors P. G. Taxonomy, distribution, and evolution of golden plovers (*Pluvialis dominica* and *Pluvialis fulva*)//Auk. — 1983. — Vol. 100. — P. 607—620.
- Кнох А. Taxonomic status of Lesser Golden Plovers//Brit. Birds. — 1987. — Vol. 80. — P. 482—487.
- Metcalf N. B. Flocking preferences in relation to vigilance benefits and aggression costs in mixed-species shorebird flocks//Oikos. — 1989. — Vol. 56. — P. 91—98.
- Oakes C. «Plover's Page» behaviour of Dunlin//Brit. Birds. — 1948. — Vol. 41. — P. 226—228.
- Thompson D. B. A., Thompson M. L. P. Early warning and mixed species associations: the «Plover's Page» revisited//Ibis. — 1985. — Vol. 127. — P. 559—562.
- Yalden P. E., Yalden D. W. Plover's page or Plover's parasite? Aggressive behaviour of Golden Plover toward Dunlin//Ornis Fenn. — 1988. — Vol. 65. — P. 169—171.

В. В. Гаврилов

Постнатальный рост и энергия существования у короткохвостого поморника. Исследованию закономерностей роста, а также энергетики растущих птенцов посвящено довольно много работ (обзоры: Ricklefs, 1983; Drent, Klaassen, 1989). Однако при изучении роста птенцов из подотряда Lari все внимание авторов было сосредоточено на развитии птенцов различных видов крачек и чаек (Ricklefs, White, 1981; Karhu, Keskaik, 1983; Klaassen et al., 1989; и др.). В этом плане данные о росте и энергии существования представителя того же подотряда, но другого семейства, одного вида с тем же типом развития — короткохвостого поморника (*Stercorarius parasiticus*) — представляют несомненный интерес.

Работу проводили в Нижнеколымском районе Якутии в июле — августе 1984 г.¹ Для экспериментов был взят из гнезда 3-дневный птенец короткохвостого поморника.

¹ Автор выражает благодарность А. В. Андрееву за помощь в работе.

Регулярные исследования проводили с птенцами после достижения ими возраста 15 сут до завершения ими развития — возраст 37 сут. Рост изучали ежедневно, взвешивая птенцов и измеряя длину крыла. Энергию существования определяли по потреблению кислорода в респирометре (Андреев, 1986). В ходе опытов птенец продолжал свое обычное поведение: стоял, лежал, ходил, отряхивался и т. д. Эксперименты проводили практически каждый день в течение 1,5—2,5 ч при температуре 8—10°, что соответствовало естественной окружающей температуре. Некоторые опыты проводили при других температурах, что позволило оценить терморегуляторный ответ. Более подробно методика описана А. В. Андреевым (1986, 1990).

Рост массы короткохвостого поморника идет по S-образной кривой и описывается уравнением логистической функции (рис. 1). Это соответствует типу роста массы птенцов в подотряде Lari: развитие большинства видов описывается именно этим уравнением (Ricklefs, 1973; Ricklefs, White, 1981; Klaassen et al., 1989), хотя развитие некоторых других видов лучше описывает уравнение Гомперта (Ricklefs, 1973; Ricklefs, White, 1981).

Рост крыла короткохвостого поморника также лучше всего описывает уравнение логистической функции (рис. 2).

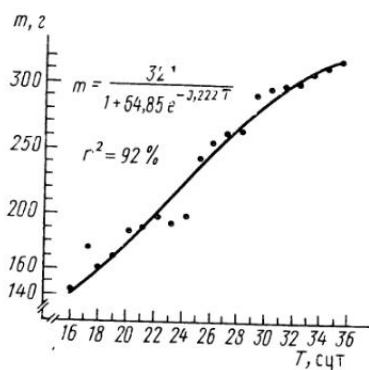


Рис. 1. Зависимость массы тела (m , г) от возраста (T , сут) у растущего короткохвостого поморника

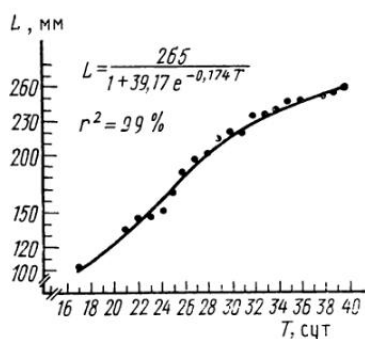


Рис. 2. Зависимость длины крыла (L , мм) от возраста (T , сут) у растущего короткохвостого поморника

Энергия существования короткохвостого поморника во время роста при 10° зависит от массы тела в виде аллометрической функции (рис. 3). Экспонента этой зависимости соответствует экспонентам зависимостей энергии существования от массы тела у взрослых ржанкообразных, а общий уровень энергозатрат птенца короткохвостого поморника больше энергозатрат взрослых птиц тех же размеров (Гаврилов, 1981; Ellis, 1984; Kersten, Piersma, 1987).

Известно, что рост птиц конечный (Ricklefs, 1983), т. е. он прекращается по достижении конечной массы. Поэтому изменение удельной энергии существования при 10° короткохвостого поморника в зависимости от возраста можно описать экспоненциальной функцией (рис. 4). Такой характер изменения удельной энергии существова-

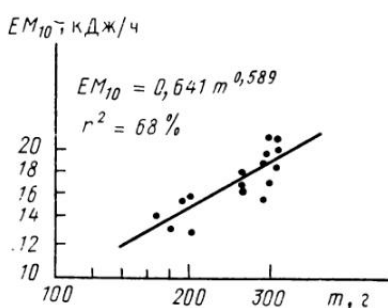


Рис. 3. Зависимость энергии существования при 10° (EM_{10} , кДж/г) от массы тела (m , г) у растущего короткохвостого поморника

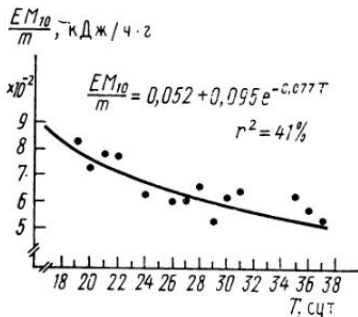


Рис. 4. Зависимость удельной энергии существования при 10° (EM_{10}/m , кДж/ч·г) от возраста (T , сут) у растущего короткохвостого поморника

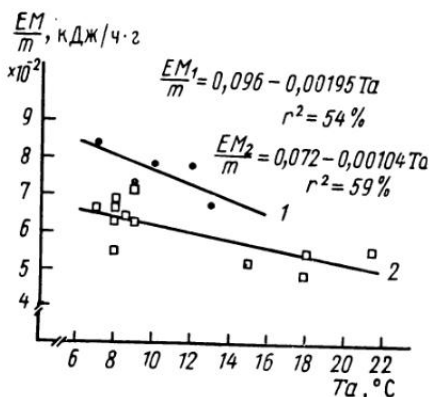


Рис. 5. Зависимости удельной энергии существования (EM/m , кДж/ч·г) от температуры (T_a , °C) у растущего короткохвостого поморника: 1 — для периода роста с 15 по 23 сут и массе тела 150—200 г (темные кружки); 2 — для периода роста с 23 по 37 сут и массе тела 265—320 г (светлые кружки)

короткохвостого поморника не отличаются от таковых же других видов птиц подотряда Lari. В целом это соответствует полуптенцовому типу развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А. В. Инструментальные методы в исследованиях по экологической энергетике птиц//Экспериментальные методы в изучении северных птиц и результаты их применения. — Владивосток, 1986. — С. 59—83.
- Андреев А. В. Экологическая энергетика арктических птенцов//Современная орнитология. — М.: Наука, 1990. — С. 5—21.
- Гаврилов В. М. Расход энергии в покое и при обычном существовании у *Charadriiformes*; соотношение между ними при разных температурах среды//Орнитология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — Вып. 16. — С. 162—164.
- Drent R., Klaassen M. Energetics of avian growth: the causal link with BMR and metabolic scope//Physiology of cold adaptation in birds/Eds. C. Bech, R. E. Reinertsen. — N. Y.; L., 1989. — P. 349—359.
- Ellis H. I. Energetics of free ranging seabirds//Seabird energetics/Eds. C. Whit-tow, H. Rahn. — N. Y., 1984. — P. 203—234.
- Kahru M., Keskpaiik J. Growth energetics of the Common Gull//Communi-cations of the Baltic commission for the study of bird migration/Ed. E. Kumari. — Tartu, 1983. — N 15. — P. 93—104.
- Kersten M., Piersma T. High levels of energy expenditure in shore-birds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life//Ardea. — 1987. — Vol. 75. — P. 175—187.
- Klaassen M., Bech C., Masman D., Slagsvold G. Growth and ener-getics of Arctic Tern chicks (*Sterna paradisaea*)//Auk. — 1989. — Vol. 106. — P. 240—248.
- Ricklefs R. E. Patterns of growth in birds. II Growth rate and mode of de-velopment//Ibis. — 1973. — Vol. 115. — P. 177—201.
- Ricklefs R. E. Avian postnatal development//Avian Biology/Eds. D. S. Far-ner, J. R. King, K. C. Parkes. — N. Y., 1983. — Vol. 7. — P. 2—71.
- Ricklefs R. E., White S. C. Growth and energetics of chicks of the Sooty Tern (*Sterna fuscata*) and Common Tern (*S. hirundo*)//Auk. — 1981. — Vol. 98. — P. 361—378.

В. В. Гаврилов

Оперение птиц как термостатическая система. Поддержание относительного постоянства температуры тела на фоне меняющейся температуры среды осуществляется у птиц двумя основными путями: путем изменения уровня теплопродукции и путем

изменения отдачи тепла во внешнюю среду. Птицы обладают способностью изменять свои теплоизолирующие свойства в довольно широких пределах. Достигается это изменением притока крови к коже, который варьируется в соответствии с нуждами терморегуляции (вазомоторные реакции), изменением положения перьев (прижимание или распушение), а также изменением теплоизолирующих свойств собственно оперения. Все эти явления существенно изменяют теплопроводность птиц, которая является мерой потока тепла от птицы в окружающую среду. Сюда включается перенос тепла от внутренних частей тела к поверхности кожи (в основном за счет изменения кровотока через кожные сосуды) и от кожи через перьевой покров во внешнюю среду. Низкая теплопроводность означает высокие теплоизоляционные свойства, высокая теплопроводность — низкие теплоизоляционные свойства, т. е. теплопроводность есть величина, обратная теплоизоляции. Это означает, что у птиц существует много теплопроводностей в зависимости от степени изоляции. При этом варьироваться они могут от минимальной (при низких температурах среды, когда изоляция максимальна) до максимальной (при высоких температурах среды, когда изоляция минимальна). Теплопроводность наряду с базальным метаболизмом является одной из фундаментальнейших энергетических характеристик гомойотермного животного (Гаврилов и др., 1990). Но величина теплопроводности как бы состоит из двух частей: одной, определяемой возможностями циркуляторной системы и, видимо, напрямую связанной с базальным метаболизмом, и другой, определяемой теплоизоляционными свойствами оперения как системы.

Оперение птиц может изменять теплопроводность из-за обнаживания и последующих линек, а также путем произвольного изменения положения перьев на теле птицы. Ниже приводятся данные, иллюстрирующие изменение теплопроводности оперения в результате линек и при произвольном изменении положения перьев у некоторых воробьиных¹.

Энергетический эффект зимнего оперения

Оперение после завершения послебрачной и постовенильной линьки обладает лучшими теплоизолирующими свойствами. Отсюда происходит сокращение расхода энергии при низких температурах. Следующие данные иллюстрируют экономию энергии за счет улучшения теплоизолирующих свойств оперения в результате линьки:

Вид	Масса оперения до линьки, мг	Масса оперения после линьки, мг	Экономия энергии, % от часового расхода при 0°
<i>Parus major</i>	1190±80	1280±65	18
<i>Serinus pusillus</i>	810±90	930±85	12
<i>Emberiza citrinella</i>	1870±115	2010±120	11
<i>Fringilla coelebs</i>	1400±60	1700±80	9
<i>Passer domesticus</i>	1920±85	2100±90	11
<i>Passer indicus</i>	1630±25	1750±55	8

Энергетический эффект распушения оперения

На уровень метаболизма влияют толщина оперения и его плотность, так как оба эти параметра контролируют скорость потерь тепла телом. Обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*) при перепаде температур от 20 до -5° распушает оперение и увеличивает его объем на 40%; близкая к ней садовая овсянка (*Emberiza hortulana*) более чувствительна к холоду и при таком перепаде увеличивает объем своего оперения на 83% (Wallgren, 1954). Перья распушаются постепенно и положительно коррелируют с падением температуры среды (McFarland, Baher, 1968), что наиболее часто наблюдается ночью у спящих птиц. Активность препятствует полной эрекции перьев.

Зяблик с рапушенными перьями при 0° теряет тепло со скоростью 0,523 ккал/ч, с прижатыми перьями — 0,112 ккал/ч, с полностью оципанными перьями —

¹ Работа финансирована грантом 191—103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

0,990 ккал/ч (Гаврилов и др., 1970; Гаврилов, 1972). Аналогичные данные для нескольких других видов дают следующие значения:

Вид	Расход энергии при 0°, ккал/ч	
	распушенные перья	прижатые перья
<i>Regulus regulus</i>	0,34	0,37
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,41	0,48
<i>Garrulus glandarius</i>	1,90	2,30
<i>Corvus corone</i>	3,90	3,70

Распушение оперения более эффективно для консервации тепла у птиц с длинными подвижными перьями (куриные Galliformes), чем у птиц с короткими перьями (пластинчатоклювые Anseriformes). Размер тела также имеет существенное значение, поскольку у крупных птиц перья длинные и могут захватить больший объем воздуха. У желтоголового короляка *Regulus regulus* (масса тела ~5 г) с нормально распушенным оперением нижняя критическая температура сдвигается в сторону более низких температур среды только на 2° по сравнению с тем, когда оперение не распушено; у ворон *Corvus corone* (масса тела ~500 г) она ниже на 7—8°.

Прятание головы под крыло обычно сопровождается распушением оперения, особенно ночью. Потери тепла с головы велики из-за коротких перьев, которые ее покрывают (Шилов, 1968). Использование оперения как термостатической системы свойственно всем видам птиц, и этот эффект будет проанализирован в отношении всего класса птиц в последующих публикациях¹.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилов В. М. Зависимость метаболизма от поведения у воробьиных птиц//Первое Всесоюз. совещ. по экол. и эволюц. аспектам повед. животных. — М.: Наука, 1972. — С. 241—243.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р., Кескпайк Ю. Э. Метаболизмы зяблика в зимний период//Изв. АН ЭССР. Сер. Биол. — 1970. — Т. 19. — С. 211—218.

Гаврилов В. М., Горшков В. Г., Шермен С. Г. Энергетика подвижных и неподвижных организмов. — Л., 1990. — С. 1—56. (Препринт 1649 ЛИЯФ).

Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. — 268 с.

McFarland D. Y., Baher E. Factors affectin feather posture in the Barbary Dove//Anim. Behav. — 1968. — Vol. 16. — P. 171—177.

Wallgren H. Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated migration//Auk. — 1954. — Vol. 77. — P. 306—329.

В. М. Гаврилов

Энергетический эффект гипотермии и гипертермии у некоторых воробьиных птиц. Развитие исследований по терморегуляции птиц может быть в значительной степени отнесено за счет стимулирующих идей Шоландера (Sholander et al.) с их моделью гомойотермов. Эта модель, подтвержденная многочисленными эмпирическими данными, показывает, что теплоотдача птицы при низких температурах среды (T_A) линейно снижается с повышением T_A , и при T_A , равной температуре тела (T_B), теоретически становится равной нулю. Видовая и индивидуальная вариации, обеспечивающие биологическое разнообразие, проявляются в степени повышения теплоотдачи с понижением T_A (теплопроводности, h) и, возможно, с различиями в T_B . Математически это выражается уравнением $H=h(T_B-T_A)$, где H — теплоотдача птицы (или уравновешивающий ее уровень метаболизма).

Гомойотермные животные всегда имеют определенный минимальный уровень теплопродукции, являющийся результатом образования тепла при осуществлении фундаментальных физиологических процессов, которые никогда не могут быть остановлены. Этот минимальный уровень теплопродукции называется базальным метаболизмом,

¹ Работа финансирована грантом 191-103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

и он начинает уравнивать теплоотдачу при T_A , равной нижней критической температуре (T_{lc}). Поэтому это уравнение справедливо в диапазоне температур от нижней сублетальной (T_{ll}) до нижней критической.

Любое понижение уровня температуры тела при низких температурах окружающей среды понижает тем самым уровень теплопродукции, необходимой птице. Гипотермия является адаптацией для сохранения удовлетворительного энергетического баланса со средой во время холодных периодов или при очень низких температурах, а также когда пищи не хватает или питание становится невозможным. Гипотермия приводит не только к уменьшению потери тепла в окружающую среду из-за уменьшения разности ($T_B - T_A$), но и обмен веществ может быть снижен, что позволяет осуществить дополнительную экономию энергии посредством эффекта Q_{10} . Q_{10} является коэффициентом увеличения скорости физиологических процессов и в конечном итоге влияет на лежание в их основе скорости биохимических реакций под воздействием температуры. Эта величина определяется для разности температур, равной 10° , но может вычисляться для любого температурного диапазона следующим образом:

$$Q_{10} = (R_2 - R_1)^{10/(T_2 - T_1)},$$

где R_1 и R_2 являются соответственно интенсивностями обмена веществ при температурах T_1 и T_2 . Для многих физиологических процессов величина Q_{10} приблизительно равна 2,5. Это означает, что небольшой температурный градиент и более значительное уменьшение производства тепла, являющееся результатом эффекта Q_{10} во время гипотермии, делают возможным значительную экономию энергии.

Гипотермия отмечена у многих видов птиц (обзор см. Reinertsen, 1983). Степень понижения температуры тела и глубина гипотермии по-разному выражены в разных таксономических и экологических группах птиц. Длинные, холодные зимние ночи часто бывают критическими, особенно для мелких птиц. Буроголовая гаичка (*Parus montanus*), сероголовая гаичка (*P. cinclus*) (Haftorn, 1972) и черноголовая гаичка (*P. atricapillus*) (Chaplin, 1974) понижали температуру тела на $8-9^\circ$ (по сравнению с нормальной 40°) в зимний период. Наиболее впечатляюще гипотермия выглядит у колибри, которые даже летом впадают в гипотермию по ночам (Calder, Booser, 1973; Calder, 1974). Понижение их температуры тела на 10° может уменьшить их стандартный метаболизм на 25% (Calder, 1974).

Виды, питающиеся аэропланктоном, — ласточки (Hirundidae) и стрижи (Apus) — при неблагоприятных погодных условиях впадают в регулируемую гипотермию, понижая температуру тела на $8-10^\circ$ и экономя при этом до 62% энергии существования (Koskimies, 1961; Dawson, Hudson, 1970; Кескпайк, 1972).

Я регистрировал ту или иную степень обратимой гипертермии у практически всех исследованных подробно видов птиц, особенно при очень низких температурах среды. У части видов гипотермия наблюдается во второй половине линьки, при еще довольно высоких температурах (рис.; табл.).

Т а б л и ц а

Гипотермия и экономия энергии у некоторых видов во время линьки при $T_A = 10^\circ$

Вид	Минимальная T_B , $^\circ\text{C}$	Экономия энергии, ккал/ч
<i>Fringilla coelebs</i>	32,5	0,14
<i>Emberiza citrinella</i>	34,0	0,12
<i>Erithacus rubeculla</i>	32,0	0,14
<i>Passer domesticus</i>	33,5	0,15

Вне периода линьки летом гипотермию при умеренно низких температурах ($0 \dots -5^\circ$) наблюдал у ласточки-береговушки (*Riparia riparia*), стрижа (*Apus apus*), зарянки (*Erithacus rubecula*) и пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*). В общем виде экономия энергии (H_T) от гипотермии может быть выражена уравнением $H_T = h_1(T_{B1} - T_{B2})$, где T_{B1} — нормальная температура тела; T_{B2} — температура тела во время гипотермии.

Гипотермия, напротив, является благоприятной при тепловом стрессе, вызываемом высокими окружающими температурами. Повышение температуры тела увеличивает радиацию тела и приводит к уменьшению стресса при помощи механизма испа-

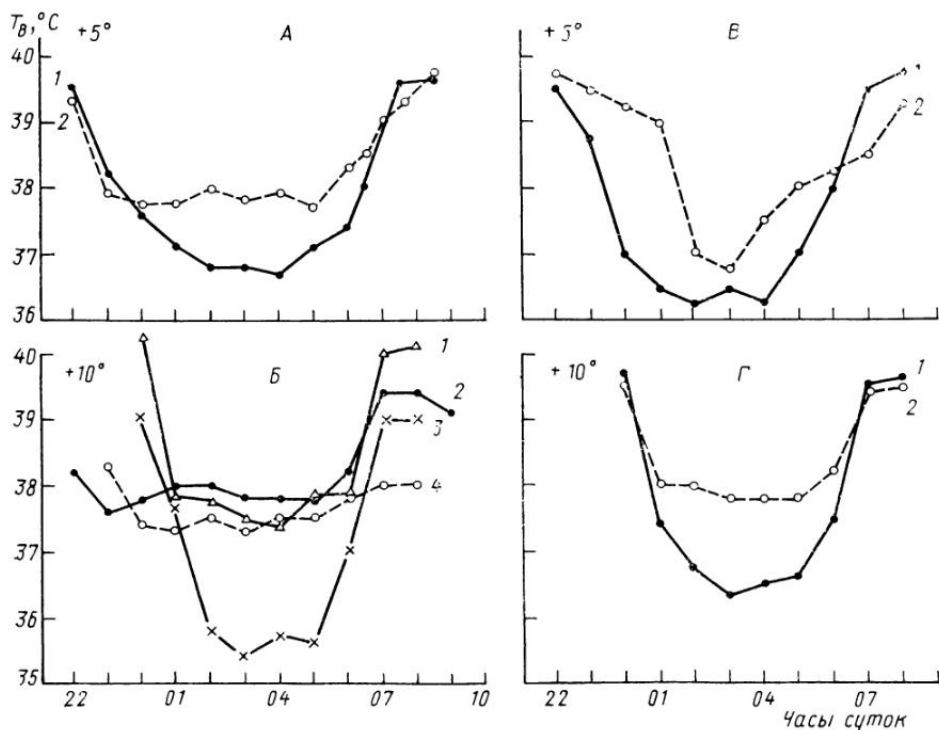


Рисунок. Изменение ночной температуры тела (T_B), регистрируемой дистанционно введенным в клоаку термистором Карманова, в конце линьки (конец августа — начало сентября) у некоторых воробьиных птиц
 А — при окружающей температуре $T_A=5^\circ$: 1 — зарянка (*Erithacus rubecula*); 2 — трясогузка (*Motacilla alba*); Б — при $T_A=10^\circ$: 1 — зарянка; 2 — трясогузка; 3 — большая синица (*Parus major*); 4 — зеленушка (*Chloris chloris*); В — при $T_A=5^\circ$: 1 — зяблик (*Fringilla coelebs*), не имеющий жировых резервов; 2 — зяблик, имеющий небольшие жировые резервы (балл «мало»); Г — при $T_A=10^\circ$: те же птицы, что в В.

рительного охлаждения. Амплитуда повышения температуры тела значительно меньше, чем при понижении температуры тела из-за близкого нахождения летальной температуры тела.

Успешное существование птиц в их естественной обстановке в периоды климатического стресса зависит от комплексного взаимодействия физиологических и поведенческих адаптаций, направленных на минимизацию стресса. Определенные поведенческие приспособления могут существенно оказывать влияние на сезонную терморегуляторную акклиматизацию свободноживущих птиц и во многих случаях усиливать или даже замещать физиологические способы приспособляемости¹.

ЛИТЕРАТУРА

- Кескпайк Ю. Обратимая гипотермия у ласточки-береговушки (*Riparia riparia*) в естественных условиях//Сообщ. Прибал. комис. по изуч. миграций птиц. — 1972. — Т. 7. — С. 176—183.
- Calder W. A. Consequences of body size for avian energetics//Avian energetics/Ed. R. A. Paynter. — Cambridge, Mass., 1974. — P. 86—151.
- Calder W. A., Booser J. Hypothermia of broad-tailed hummingbirds during incubation in nature with ecological correlations//Science. — 1973. — Vol. 180. — P. 751—753.
- Chaplin S. B. Daily energetics of the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*, in winter//J. Cell. Comp. Physiol. — 1974. — Vol. 89. — P. 321—330.

¹ Работа финансирована грантом 191-103-18 по программе «Исследования в области фундаментального естествознания», раздел Биология.

Dawson W. R., Hudson J. W. Birds//Comparative physiology of thermo-regulation/Ed. G. G. Whittow. N. Y., 1970. — P. 223—310.

Haftorn S. Hypothermia of tits in the arctic winter//Orn. Scand. — 1972. — Vol. 3. — P. 153—166.

Koskimies J. Fakultative Kaltelethargie beim Mauersegler (*Apus apus*) im Spathebst//Vogelwarte. — 1961. — Bd 21. — S. 161—166.

Reinertsen R. E. Nocturnal hypothermia and its energetics significance for small birds living in arctic and subarctic region. A review//Polar Res. — 1983. — N 1. — Nov. Ser. — P. 269—284.

Scholander P. F. et al. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds//Biol. Bull. — 1950. Vol. 99. — P. 237—258.

В. М. Гаврилов

*Наблюдение редкого способа гашения скорости у кеклика. Кеклик (*Alectoris chukar*)* — типичный обитатель гор, адаптированный к обитанию в пересеченной местности. Спугнутый, слетает обычно вниз или вбок и вниз по склону, быстро набирая скорость. При полете вдоль склона приземляется обычным способом, тормозя движение взмахами крыльев. Подлетая перпендикулярно к склону, обычно планирующим полетом, изменяет траекторию полета круто вверх, что гасит скорость, и садится, сделав напоследок пару взмахов крыльями. Такой способ характерен для кайр и других чистиковых, гнездящихся на карнизах отвесных скал (Tuck L. M. The murrens — their distribution, populations and biology. Ottawa, 1960. 262 p.). Ежегодно охотятся на кекликов, мы наблюдали это сотни раз.

Осенью 1967 г. в Таласском Алатау (заповедник Аксу-Джабагы) я наблюдал необычный способ приземления птиц. Поднимаясь по крутому склону к перевалу Қши-Қаинды, я остановился передохнуть. Вдруг из-за скалы, расположенной выше меня, вылетели два кеклика и быстро полетели вниз по небольшому крутому распадку на высоте около 1 м. Не долетев до меня метров 10, обе птицы синхронно, как по команде, развернулись на 180°, хвосты их были полностью раскрыты веером и подняты под прямым углом к туловищу. Сделав несколько частых резких взмахов крыльями, они сели на склон около кустов. Вся эволюция заняла считанные секунды. Такое поведение свидетельствует, что для приземления кеклики используют несколько способов гашения скорости в зависимости от направления полета по отношению к склону и его крутизне.

Э. И. Гаврилов

Реакция приближения к источнику монотональных сигналов у сизой и серебристой чаек и полярной крачки. Анализ ранних поведенческих реакций птиц с различными типами онтогенеза показывает, что слуховая афферентация является пусковым и ведущим стимулом ряда функциональных систем, которые обеспечивают поддержание гомеостаза организма и которые условно можно обозначить как системы «достижения комфортного состояния». У многих птиц заметной поведенческой реакцией в комплексе этих систем оказывается реакция следования или приближения к источнику акустического сигнала. В естественных условиях эта реакция возникает при предъявлении соответствующего видоспецифического сигнала, а у птенцов, вылупившихся в инкубаторе, реакция возникает и в ответ на монотональные сигналы (Ильичев, Тихонов, 1979 а. б). Исследование эффективности действия монотональных сигналов для проявления реакции следования позволяет определить диапазон ответа у птенцов каждого вида, наиболее значимые для этой реакции частоты и период, когда акустическая афферентация особенно важна в поведении.

При исследовании реакции приближения у птенцов серебристой и сизой чаек и полярной крачки эмбрионы были взяты из гнезд в разном возрасте и далее инкубировались в искусственных условиях. Тесты на реакцию приближения ставили с 1-го дня после вылупления и до 10-дневного возраста. Стимулом служили тональные сигналы, подаваемые после формирования специальным ключом с генератора ГЗ-33 или записанные на магнитофон. Давление сигналов было равно 75—80 дБ, длительность 140 мс, частота следования 1—4 в секунду. Птенца помещали на исходную площадку на полу, в 1 м от динамика.

В 1-й день после вылупления птенцы в ответ на предъявление сигналов соответствующей частоты ориентируются на источник звука и пытаются двинуться в его направлении, однако они еще не способны перемещаться на большие расстояния. Со 2—3-го дня их движения становятся очевидными, и они также предвзрывают ориентацией на источник звука. Достигнув источника звука, птенцы сизой чайки 3—5-го дня после вылупления и полярной крачки 2—7-го дня издают комфортные и пищевые сигналы, а со второй недели показывают ориентировочную реакцию.

Как видно из табл. 1, птенцы серебристой чайки отвечают хорошо выраженной реакцией приближения на сигналы частотой 0,4—0,7 кГц. Птенцы сизой чайки реагируют на сигналы более широкого диапазона — от 0,5 до 1,2 кГц, максимально

Таблица 1

Реакция приближения у птенцов серебристой чайки

Возраст, сут	Количество птенцов	Частота сигнала, кГц											
		0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,2	1,5	2,0
1	7	—	ор	ор	ор	ор+	ор	ор—	—дк	—дк	—	—	—
2	10	ор—	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	—дк	—	—	—	—
3	8	—	—	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	ор	—	—	—	—
5	8	—	—	ор+	ор+	ор+	ор	ор—	—	—	—	—	—
7	8	—	—	ор+	ор+	ор+	ор	ор	—	—	—	—	—
10	5	—	—	ор	ор+	ор+	ор	—	—	—	—	—	—

Примечание. Прочерк означает отсутствие реакции ориентации и движения к источнику звука: ор — ориентация на источник звука 60—100 % птенцов; (ор—) — ориентация на источник звука менее 60 % птенцов; (+) — движение к источнику звука 80—100 % птенцов; (—дк) — птенцы издают сигнал дискомфорта при отсутствии реакции ориентации и направленного движения.

реакция у них выражена на частоты от 0,6 до 1 кГц (табл. 2). У птенцов полярной крачки максимум ответа приходится на частоты 0,7—1 кГц, а общий диапазон частот, вызывающих реакцию, составляет от 0,4 до 2,5 кГц (табл. 3).

Таким образом, «наивные» птенцы всех трех видов отвечают реакцией приближения на монотональные сигналы относительно низкого диапазона частот. Диапазон частот, наиболее эффективно стимулирующих реакцию, совпадает с первой областью повышенной чувствительности слуха, выделяющейся на I (начальном) этапе его развития, и захватывает максимум чувствительности на 0,8 кГц, возникающий в течение II (интенсивного) этапа развития слуха (у сизой чайки и полярной крачки). С конца первой недели после вылупления реакция приближения на тональный сигнал угасает, одновременно наблюдается сужение диапазона действенных частот.

ЛИТЕРАТУРА

Ильичев В. Д., Тихонов А. В. Биологические основы управления поведением птиц. I. Куриные (Galliformes)// Зоол. журн. — 1979а. — Т. 58, № 7. — С. 1021—1032.

Ильичев В. Д., Тихонов А. В. Биологические основы управления поведением птиц. II. Пластинчатоклювые (Anseriformes)// Зоол. журн. — 1979 б. — Т. 58, № 8. — С. 1172—1182.

Т. Б. Голубева, А. В. Тихонов

Летнее население птиц Комсомольского заповедника. В 1980 г. Комсомольский заповедник получил новую территорию площадью 61 203 га в устье р. Горюн. Рельеф заповедника низкогорный, хребты и увалы чередуются с низменными участками. Наивысшая точка расположена на высоте приблизительно 800 м над ур. м., площадь водных угодий составляет примерно 5000 га, а занятых лесной древесной растительностью — 51 390 га.

Работу проводили в летние периоды 1985—1987 гг. Учеты осуществляли в ранние утренние часы в основных типах лесов и на кустарничково-сфагновых болотах. С лодки учитывали околотовные виды и птиц, обитающих в пойме р. Горюн. Плотность населения каждого вида рассчитывалась по наибольшей дальности обнаружения (табл. 1). Для кукушек принимали, что число самцов равно числу самок; кочующие ширококрыты и клесты в пары объединены условно.

Реакция приближения у птенцов сизой чайки

Возраст, сут	Количество птенцов	Частота сигнала, кГц													
		0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,2	1,5	2,0	2,5	3,0
1	7	—	ор—	ор—	ор	ор	ор+	ор+	ор	ор	ор	ор—	—	—	—
2	7	—	ор—	ор—	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	ор	ор	—	—	—
3	7	—	—	ор	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	ор	—	—	—
5	7	—	—	—	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор—	—	—	—
7	5	—	—	—	—	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	—	—	—	—	—
10	5	—	—	—	—	ор+о	ор+о	ор+о	ор+о	ор+	ор	—	—	—	—

Примечание. Обозначения см. в табл. 1, кроме того: (++) — конформгия реакция по достижении источника звука; (+о) — обшая ориентировочная реакция по достижении источника звука.

Реакция приближения у птенцов полярной крачки

Возраст, сут	Количество птенцов	Частота сигнала, кГц												
		0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,2	1,5	2,0	2,5
1	14	—	—	ор	ор	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	—
2	12	—	—	ор	ор	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор	—
3	13	—	—	—	ор	ор	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	—
5	9	—	—	—	—	—	ор+о	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	—
7	9	—	—	—	—	—	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	—
10	7	—	—	—	—	—	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	ор+	—

Примечание. Обозначения см. в табл. 1 и 2.

Население птиц различных лесных местообитаний Комсомольского заповедника*

Вид	2		3		4		5		6		7	
	Кедровники урочища Сиутару, Таланда (21,5 км)		Смешанные леса урочища Таланда, кордон «Золотой» (28 км)		Белоберезовые леса урочища Таланда (7,5 км)		Лиственничники Таланда (3 км)		Лиственничники урочища Пуйля (13 км)		Дубянки, кордон «Бичи» (14,5 км)	
Коршун черный												
Ястреб-перелетник												
Канюк			<0,5	<0,5							0,6	<0,5
Каменный глухарь			<0,5	<0,5							1,0	0,6
Рябчик	2,9	2,2	0,6	0,5	2,2	3,1					6,7	4,4
Большая горлица	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5					2,2	1,4
Ширококрылая кукушка	1,4	1,1	1,6	1,4	0,7	1,0						
Индийская кукушка	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5
Обыкновенная кукушка	0,8	0,6	1,2	1,1	0,9	1,3	<0,5	<0,5	0,5	0,8	<0,5	<0,5
Глухая кукушка									0,8	1,3	<0,5	<0,5
Болотная сова												
Клюхевостый стриж											2,8	1,8
Широкорот	0,5	0,5	<0,5	<0,5								
Вертишейка			<0,5	<0,5							1,7	1,1
Седой дятел											<0,5	<0,5
Желна	<0,5	<0,5	0,6	0,5					0,6	1,0	<0,5	<0,5
Белоспальный дятел	0,6	0,5	1,3	1,2				2,8	0,8	1,3	0,8	0,5
Малый пестрый дятел											5,0	3,2
Трепалый дятел	<0,5	<0,5							<0,5	<0,5		
Зеленый конек			0,8	0,7				1,1		0,5	0,8	
Горная трясогузка			1,6	1,4								
Серый скворец											4,0	2,6
Кукушка	1,0	0,8	1,7	1,5								
Сойка	0,8	0,6	1,3	1,2							0,7	0,5
Кедровка	1,4	1,1	1,0	0,9	5,4	7,5						
Большеклювая ворона	<0,5	<0,5	0,5	0,5	<0,5	<0,5		1,1	1,3			
Черная ворона			<0,5	<0,5							1,2	0,8
Личинкоед	0,7	0,5	<0,5	<0,5							<0,5	<0,5
Короткохвостка	2,0	1,5	<0,5	<0,5					0,8	1,3	<0,5	5,2
Ташный сверчок											8,0	
Пеночка-таловка	<0,5	<0,5						2,2	0,5	0,8	0,8	0,5
Бледноногая пеночка	4,8	3,7	3,0	2,7	1,3	1,8						
Светлоголовая пеночка	2,6	2,0	2,0	1,8	6,7	9,3						
Пеночка-зарничка											10,5	6,8

1	2	3	4	5	6	7
Корольковая пеночка	4,6	3,5	2,2	3,8	4,5	<0,5
Бурая пеночка	0,8	0,6	1,8	2,5	1,0	1,0
Толстоклювая пеночка	<0,5	<0,5	1,3	1,8	4,9	8,0
Желтоголовый королек	6,7	5,2	4,4	6,1	9,2	15,1
Желтоспинная мухолов- ка	<0,5	<0,5	1,1	1,5	<0,5	<0,5
Таяжная мухоловка	16,2	12,5	2,7	3,8	4,6	7,5
Синяя мухоловка	12,9	9,9	2,3	3,2	<0,5	<0,5
Пестрогрудая мухоловка	2,7	2,1	2,3	3,2	0,8	1,3
Ширококлювая мухолов- ка	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5
Лесной каменный дрозд	1,0	0,8	2,2	10,0	4,6	3,0
Сибирская горихвостка	4,0	1,0	0,7	10,0	<0,5	<0,5
Синий соловей	10,2	5,4	4,8	1,1	0,8	1,3
Соловей-свистун	14,6	2,5	2,2	1,3	<0,5	<0,5
Бледный дрозд	9,3	1,1	1,0	10,0	<0,5	<0,5
Сибирский дрозд	2,0	0,5	0,5	8,0	3,0	4,9
Пестрый дрозд	10,6	8,8	<0,5	8,9	0,8	1,3
Длиннохвостая синица	9,3	3,1	7,2	9,3	7,4	12,1
Буроголовая гайчка	2,0	7,8	6,2	7,4	10,3	16,9
Московка	10,6	11,2	9,6	1,0	3,0	4,9
Восточная синица	9,3	7,2	7,7	3,8	11,8	6,0
Полупальца	2,0	1,5	0,9	5,6	6,6	10,1
Белоглазка	10,6	8,2	3,3	2,8	7,9	2,0
Чиж	<0,5	<0,5	2,7	1,8	5,4	8,9
Обыкновенная чечевичка	0,6	0,5	5,2	3,8	1,0	1,0
Длиннохвостый снегирь	1,4	1,1	2,2	3,8	2,5	2,5
Уссурийский снегирь						
Большой черноголовый дубонос		<0,5	<0,5		2,3	3,8
Обыкновенный дубонос		0,6	0,5			
Белшапочная овсянка		0,6	0,5			
Желтогорлая овсянка	5,4	4,2	0,7	11,2	4,0	4,0
Таяжная овсянка	3,8	2,9	7,9	7,4	5,1	8,4
Седоголовая овсянка		0,6	0,5	6,7	7,9	2,7
Рыжая овсянка		0,6	0,5	6,7	7,9	2,7
Общая плотность насе- ления	130	110	100	85	61	154
		112	100	100	100	100

* В левой графе — пар на 1 км², в правой — доля участия в населении, %.

В кедровниках различных типов доминируют ширококлювая мухоловка, московка и синий соловей. Последний связан с сильно загущенными, захлалменными лесоповалом участками. Равномерно встречается таежная овсянка, в участках высоких берез держится бледноногая пеночка. Синяя мухоловка наблюдается у крутых склонов сопок. Ширококрылая кукушка явно преобладает над другими видами кукушек. Только в кедровниках отмечены вертихвостка, трехпалый дятел, желтоголовый королек.

Значительное число видов, отмеченное во вторичных смешанных, темнохвойно-мелколиственных лесах с примесью лиственницы, широколиственных пород и кедра, связано с большим числом различных местообитаний. Как и в кедровниках, здесь наибольшую плотность населения имеют ширококлювая мухоловка и московка. Обилие седоголовой овсянки объясняется наличием старых рубок, гарей, полян. Горные трясогузки держатся у грунтовых дорог. Таежная овсянка предпочитает участки кедровников, рыжая — лиственничников, белошапочная селится на старых гарях. В целом население птиц здесь неоднородно, носит мозаичный характер.

В березняках доминирует желтогорлая овсянка. Содоминантами являются длиннохвостая синица, светлоголовая пеночка, седоголовая овсянка. В прибрежных зарослях отмечена буряя пеночка. В небольших островках ельников встречаются московка, синий соловей.

В лиственничниках по правому берегу Горюна, удаленных от устья на 15 км (урочище Таланда), доминируют таежная мухоловка, поползень, московка. Велика плотность населения гаички, чижа, седоголовой и рыжей овсянок. Наиболее часто (из всех прочих лесных биотипов) здесь встречаются зеленый конек, пеночка-зарничка.

В лиственничниках, расположенных в низовьях р. Горюн, в непосредственной близости от дубняков (урочище Пуяля) также доминирует московка. Содоминантами являются желтоспинная мухоловка, буроголовая гаичка, чиж. Обычны седоголовая овсянка, толстоклювая пеночка, ширококлювая мухоловка. Следует отметить, что желтоспинная мухоловка встречается в нетипичных для этого вида местообитаниях — в светлых лесах.

Самая большая плотность населения отмечена в дубняках. Наиболее высоко обилие у желтоспинной мухоловки. Также высока плотность населения у светлоголовой пеночки, белоглазки, пухляка, личинкоеда. По сравнению с другими местообитаниями здесь особенно часто встречаются рябчик, большая горлица. Только в дубняках зарегистрированы серый скворец, индийская кукушка, восточная синица.

Особенно низкая плотность населения птиц зарегистрирована на редколиственных кустарничково-сфагновых болотах — 47,4 пары на 1 км². Доминируют здесь зеленоголовая трясогузка — 46,8% и ошейниковая овсянка — 18,8%. Характерно, что этот вид, типичный для амурских лугов, встречается на значительном удалении от Амура в необычных для него местообитаниях. На болотах также отмечены дубровник, сибирский жулан, черноголовый чекан, лесной дупель и обыкновенная кукушка.

По берегам устьевой части р. Горюн чаще других встречается перевозчик, затем следуют три вида уток (табл. 2). Лесной дупель держится по олуговешшим или заболоченным участкам поймы. Значительна численность орлана-белохвоста. Большой погоньш наиболее часто отмечается на дугах в приустьевой части реки.

Таблица 2

Численность птиц нижнего течения р. Горюн

Вид	Особей на 10 км	Вид	Особей на 10 км
Первозчик	11,3	Малый зуек	1,7
Касатка	10,0	Малая крачка	1,3
Кряква	8,5	Коршун	1,3
Чирок-свиистунок	5,0	Большой погоньш	0,7
Лесной дупель	3,7	Скопа	0,7
Речная крачка	3,7	Толстоклювая камышевка	0,3
Зимородок	2,6	Белая трясогузка	0,3
Орлан-белохвост	2,6		

Таким образом, наибольшая плотность населения птиц в Комсомольском заповеднике отмечена в дубняках, меньше она в кедровниках, лиственничниках и мелколиственных лесах, а самая наименьшая — на болотах. Наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано в смешанных лесах. Влияние Горюна на орнитофауну заповедника значительно, особенно на территориях, расположенных в приустьевых частях. По руслу реки вверх по течению идут желтоспинная и синяя мухоловка, ошейниковая овсянка и другие виды.

Наиболее эвритропными видами, встречающимися практически во всех типах леса, являются московка, буроголовая гаичка, чиж, ширококлювая мухоловка, седоголовая овсянка, длиннохвостая синица.

В. А. Колбин, В. Г. Бабенко

Динамика смены форм зрительно направляемого поведения птенцов мухоловки-пеструшки и нейрогенез Wulst. С. Н. Хаютиным с сотрудниками (Хаютин, Дмитриева, 1981, 1991) было показано, что у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) с 6-го дня жизни наиболее адекватным стимулом для запуска пищевого поведения становится кратковременный перепад освещенности внутри дуплянки, возникающий при затенении летка телом прилетевшей с кормом птицы (период диффузной fotocувствительности). В дальнейшем, с 10-го дня, у птенцов начинает функционировать предметное зрение, и пищевое поведение вызывается и направляется только подвижным силуэтом птицы (Хаютин, Дмитриева, 1981).

Для определения морфологических изменений, лежащих в основе сенсорного обеспечения ранних форм зрительно направляемого поведения, изучали нейронный состав области Wulst, являющейся аналогом зрительной коры млекопитающих (Karten, 1969). Данных, относящихся к строению этой области мозга незреловывлупляющихся птиц, в литературе обнаружиться не удалось.

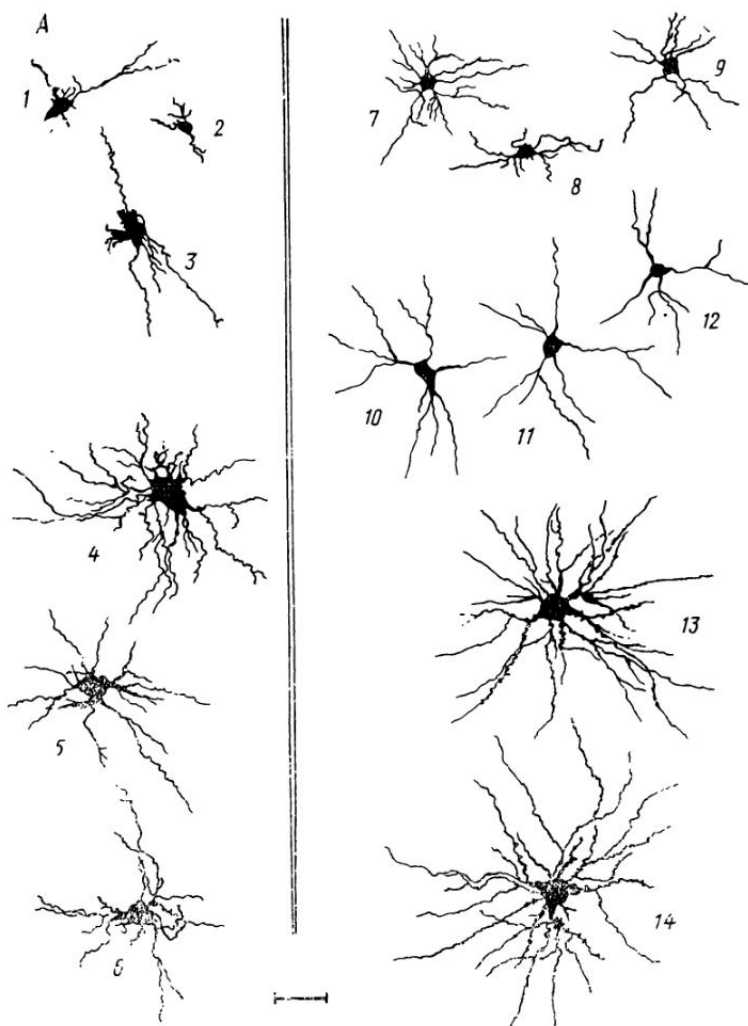
Материал для настоящей работы был собран в Приокско-террасном заповеднике. Мозг птенцов мухоловки-пеструшки импрегнировали по классическому методу Гольджи, окрашивающему нейрон со всеми дендритами, с последующим изготовлением фронтальных срезов. Нейроны на препаратах Гольджи были исследованы методом компьютерной морфометрии, позволяющим реконструировать нейрон в трехмерном пространстве.

Исследование импрегнированных нейронов области Wulst мухоловки-пеструшки показало, что в период функционирования диффузного зрения у птенцов (6-е сут) нейроны в изучаемой области в массе еще очень незрелы. Определить вид большей части клеток не представлялось возможным из-за недостаточной развитости дендритного дерева и отсутствия его специфических особенностей на этой стадии развития (рис., 1—3). Лишь некоторые нейроны обладали признаками, достаточными для их классификации, и были определены как густоветвистые звездчатые клетки (рис., 4—6). Однако среди этих нейронов можно было отметить определенные различия в степени зрелости, что позволило условно разделить их на 2 группы: менее зрелые (рис., 4) и более зрелые (рис., 5—6). Дендриты менее зрелых звездчатых клеток имели более разнообразную выросты, были неравномерными по толщине и более извитыми. Кроме того, у этих клеток было большее количество дендритов по сравнению с более зрелыми звездчатыми нейронами (сравни на рисунке клетку 4 с клетками 5, 6).

К 10-м сут, т. е. ко времени оформления предметного зрения, в зрительной области Wulst можно было выделить помимо звездчатых клеток (рис., 13, 14), оформившихся как вид уже у 6-суточных птенцов, еще два вида нейронов. Один из этих видов мы назвали ретикулоподобными клетками из-за их сходства с ретикулярными нейронами млекопитающих (рис., 10—12). Другой вид клеток мы определили как мелкие звездчатоподобные нейроны.

На основании сходства описанных в нашей работе видов клеток с клетками Wulst мозга цыпленка, у которых был определен принцип ветвления аксонов (Tombol, Magloczky, 1990), можно предположить, что густоветвистые звездчатые нейроны являются длинноаксонными проекционными клетками, а ретикулоподобные и звездчатоподобные — интернейронами. Таким образом, для периода диффузного зрения характерно преобладание в Wulst проекционных (густоветвистых звездчатых) нейронов, тогда как интернейроны в это время еще незрелы.

Полноценное функционирование предметного зрения, выражающееся в том, что пищевое поведение птенцов и вызывается и направляется подвижным силуэтом птицы, предполагает более сложную интегративную деятельность нейронов Wulst с вовлечением сформированных интернейронов и коррелирует с появлением в этой области кроме густоветвистых звездчатых нейронов еще двух видов клеток — короткоаксонных ретикулоподобных и мелких звездчатоподобных. С. И. Хаютин и Л. П. Дмитриева (1981, 1991) исследовали динамику вызванных потенциалов из области Wulst в ответ на диффузный засвет сетчатки и показали, что наиболее короткие и высокоамплитудные ответы наблюдаются в момент раскрытия глаз и в период, непосредственно следующий за этим событием. Впоследствии амплитуда ответов уменьшается, а длительность возрастает. Это явление объясняли тем, что в период диффузной fotocувствительности засвет сетчатки вызывает наиболее синхронный поток афферентации в Wulst (Хаютин, Дмитриева, 1991). Наши данные позволяют предполагать, что высокая амплитуда и короткая длительность вызванных потенциалов в период диффузной fotocувствительности объясняются также и тем, что интернейроны Wulst в этот



Б

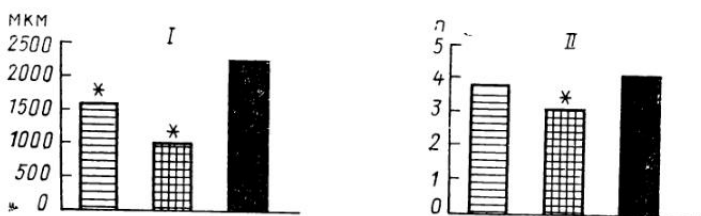


Рисунок. А — нейроны зрительного гиперстриатума 6-суточного (слева) и 10-суточного (справа) птенца мухоловки-пеструшки:

1, 2, 3 — незрелые нейроны, не поддающиеся классификации, с формирующимися дендритами на разных стадиях развития; 4 — звездчатый нейрон из группы менее зрелых клеток; 5, 6 — звездчатые нейроны из группы более зрелых клеток; 7, 8, 9 — мелкие звездчатоподобные нейроны; 10, 11, 12 — ретикулоподобные нейроны; 13, 14 — звездчатые клетки. Метод

период еще незрелы, в результате чего тормозные взаимодействия не развиты, и проекционные звездчатые клетки в ответ на поток афферентации дают мощный синхронный разряд.

Формирование предметного зрения может быть связано с созреванием высокоспециализированных тормозно-возбудительных взаимодействий, десинхронизирующих разряд нейронов (Шевелев, 1984). Таким образом, отмеченные Хаютиным и Дмитриевой (1991) снижение амплитуды зрительных вызванных потенциалов в ответ на диффузный засвет сетчатки обусловлено, вероятно, формированием тормозных взаимодействий и обеспечивается созреванием между 6-ми и 10-ми сутками жизни птенцов интернейронов — ретикулоподобных и мелких звездчатоподобных клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация естественного поведения птенцов. — М.: Наука, 1981. — 135 с.

Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация раннего видоспецифического поведения. — М.: Наука, 1991. — 230 с.

Шевелев И. А. Нейроны зрительной коры. Адаптивность и динамика рецептивных полей. — М.: Наука, 1984. — 231 с.

Karten H. J. The organization of the avian telencephalon and some speculation on the phylogeny of the amniote telencephalon//Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1969. — Vol. 167. — P. 164—179.

Tombol T., Magloczky Z. Cytoarchitecture of the Chicken Wulst: a Golgi study on cell types and their maturation after hatching//Acta Morphol. Hungarica. — 1990. — Vol. 38. — P. 35—537.

Е. В. Корнеева, Н. Г. Гладкович,
А. Д. Воробьева, К. В. Шулейкина

Орнитологическая ситуация в Горно-Алтайском очаге чумы. Всех птиц, представляющих интерес в плане эпизоотии чумы в Горно-Алтайском природном очаге, по характеру и степени потенциальной возможности заражения через контакт с носителями микроба можно условно разбить на 4 группы.

1. Регулярно контактирующие с основными носителями чумы. К этой группе относятся птицы-норники; каменка-плясунья (*Oenanthe isabellina*), обыкновенная и пустынная каменки (*Oe. oenanthe*, *Oe. deserti*), монгольский земляной воробей (*Pyr-gilauda davidiana*).

2. Регулярно контактирующие с второстепенными носителями инфекции. Это птицы-петрофилы: удод (*Upupa epops*), бледная завирушка (*Prunella fulvescens*), горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochrurus*), краснобрюхая горихвостка (*Ph. erythrogaster*), пестрый каменный дрозд (*Monticola saxatilis*), каменный и снежный воробьи (*P. peironia*, *Montifringilla nivalis*), клушица (*P. pyrrhocrax*).

3. Контактующие через трофические связи. Это птицы-териофаги: черный коршун (*Milvus korschun*), мохноногий курганник (*Buteo hemilasius*), канюк (*B. buteo*), степной орел (*Aquila rapax*), беркут (*A. chrysaetus*), степная и обыкновенная пустельги (*Cerchneis tinnunculus*, *C. naumanni*), балобан (*Falco cherrug*), филин (*B.ubo*), домовый сыч (*Athene noctua*) и ворон (*Corvus corax*).

4. Нерегулярно (факультативно) контактирующие через общие биотопы: полевой и рогатый жаворонки (*Alauda arvensis*, *Eremophila alpestris*), полевой, лесной и горный коньки (*Anthus campestris*, *A. trivialis*, *A. spinoletta*), горная коноплянка (*Cannabina flavirostris*).

Порядок видов в каждой группе не подчинен их значимости по отношению к рассматриваемой проблеме. Птицы первой группы, вероятно, вовлекаются в эпизоотический процесс чаще других, так как их контакт с норами зверьков — носителей инфекции очень велик. В норах птицы оставляют своих блох и собирают на себя блох млекопитающих, среди которых могут быть инфицированные. Особое внимание в литературе, посвященной этой проблеме, уделяется птицам рода каенок, а центром внимания большинства исследователей является каменка-плясунья.

В Горно-Алтайском природном очаге обыкновенная и пустынная каенки нарав-

Гольджи. Рисунок с рисовальным аппаратом. Масштаб 50 мкм; Б — динамика изменений суммарной длины дендритов (I) и разветвленности дендритов (II). Столбики с горизонтальной штриховкой — менее зрелые звездчатые клетки 6-дневных птенцов, столбики с клетчатой штриховкой — более зрелые звездчатые клетки 6-дневных птенцов, черные столбики — звездчатые клетки 10-дневных птенцов. Звездочкой обозначены достоверные отличия параметров звездчатых нейронов 6-суточных птенцов от аналогичных нейронов 10-суточных птенцов

не с плюсуной занимают под гнезда норы длиннохвостого суслика, монгольской и даурской пищух. Обилие этих двух видов каменок в некоторых случаях даже превосходит обилие каменки-плюсуны. Большое внешнее сходство всех видов каменок, особенно самок и молодых, затрудняет определение видовой принадлежности птиц этого рода, поэтому в первичных документах всех их нередко относят к одному названию — каменка-плюсуна.

Особое внимание в группе птиц-норников на Алтае следует уделить монгольскому земляному воробью — виду, практически совершенно не изученному. На очевидность участия монгольского земляного воробья в передаче и сохранении чумной инфекции в природе указывает Э. И. Клец (1974).

Наиболее благоприятным биотопом для проявления эпизоотии в Горно-Алтайском природном очаге чумы является мелкодерновинная злаковая шебнистая степь. Обилие монгольского земляного воробья в этом биотопе на Уландрыкском стационаре в гнездовой период — 50 особей/км², тогда как у плюсуны — 9,3, у обыкновенной каменки — 18, у пустынной каменки — 1,2. В осенний период к моменту подъема интенсивности эпизоотии численность монгольского земляного воробья возрастает и его обилие достигает 157 особей/км², тогда как у каменки-плюсуны — 18, обыкновенной и пустынной каменок — соответственно 10,8 и 3,5. Даже в зимний период обилие монгольского земляного воробья в этом биотипе в среднем 19 особей/км². На Алтае границы ареала монгольского земляного воробья полностью совпадают с границами энзоотичной территории. Кроме Алтая, как отмечал Г. П. Дементьев, этот вид обитает на территории Тувинского и Забайкальского природных очагов чумы (Птицы Сов. Союза, 1954). Создается впечатление, что монгольский земляной воробей является обязательным звеном в существовании природного очага чумы на Алтае или является индикатором условий, необходимых для существования возбудителя этой инфекции. К сожалению, направленных обследований этого вида на носительство чумы в природе не проводилось. Несколько особей монгольского земляного воробья, попавшие в исследование за много лет работы Алтайской противочумной станции, не дают возможности утверждать или отвергать его участие в эпизоотическом процессе.

Птицы и группы петрофилов гнездятся в расщелинах скал и в период гнездования могут контактировать с плоскочерепной полевкой через ее эктопаразитов. В Горно-Алтайском природном очаге неоднократно выделяли культуры чумы из органов плоскочерепных полевков и из их блох. Ю. М. Асташин и др. (1974) считают плоскочерепную полевку важным, хотя и второстепенным, носителем чумного микроба в условиях Горного Алтая. Вероятность выявления чумного микроба при наличии небольшого его количества в биоценозе очень мала, поэтому факт отсутствия данных об участии петрофильных птиц в цепи передач возбудителя чумы без целенаправленных поисков не дает убеждения в их непричастности к этому процессу. По литературным (Сонин и др., 1978) и нашим данным, зараженность блохами гнезд птиц этой группы может быть очень высокой. В Тувинском очаге чумы индекс зараженности гнезд птиц-петрофилов составляет 70%, в том числе блохами грызунов 32%. Предполагаем, что петрофилы могут играть определенную роль в эпизоотическом процессе, подобную птицам-норникам, хотя и в меньшем объеме.

Птицы-териофаги в природных очагах чумы являются естественными сборщиками больных инфицированных зверьков и их трупов (Демидова, 1958). Возбудитель чумы был найден в остатках пищи хищных птиц, в гнездах (Безрукова, Линник, 1944). В Горно-Алтайском природном очаге чумы от трупа монгольской пищухи, отобранного у ворона, была выделена культура чумного микроба (Бондаренко и др., 1974). Среди эктопаразитов, попадающих на птиц-териофагов с их жертв, встречаются инфицированные блохи. Известен случай выделения возбудителя чумы от блох, снятых с черного коршуна (Гусев, 1959). В условиях Горно-Алтайского природного очага на месте черного коршуна может оказаться любой из териофагов, число и обилие которых здесь довольно высоки (Деревшиков, 1974; Малков, 1987). Особое место в этой группе занимает домовый сыч. По своему контакту с носителями чумы он может быть отнесен к любой из перечисленных групп. По питанию он териофаг, а гнездится как в расщелинах скал, так и в разработанных норах зверьков.

Птицы четвертой (факультативной) группы имеют, вероятно, несомненное значение в эпизоотическом процессе. Они лишь иногда, во время сбора корма вблизи от входов нор, вступают в контакт с поселениями носителей чумного микроба. Естественно, что птицы этой группы меньше всего привлекают внимание медицинских зоологов, тем не менее при серологических исследованиях на чуму у рогатого жаворонка были обнаружены специфические антитела (Клец, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Асташин Ю. М. и др. Новые носители и переносчики в Горно-Алтайском очаге чумы//Докл. Иркут. противочум. ин-та. — 1974. — Вып. 10. — С. 178—179.

Безрукова М. И., Линник Т. Г. Гнезда хищных птиц как места концентрации чумного вируса в природе//Изв. Иркут. противочум. ин-та. — 1944. — Т. 5. — С. 153—160.

Бондаренко А. А. и др. О выявлении эпизоотии чумы на новых участках Юго-Восточного Алтая//Докл. Иркут. противочум. ин-та. — 1974. — Вып. 10. — С. 60—62.

Гусев В. М. Роль птиц и встречающихся на них эктопаразитов в эпидемиологии и эпизоотологии некоторых заболеваний//Десятое совещ. по паразитол. проблемам и природнооч. болезням. — М.; Л., 1959. — Вып. 2. — С. 6—7.

Демидова Е. К. О роли наземных и пернатых хищников в распространении чумы//Тез. докл. конф. Иркут. противочум. ин-та. — 1958. — Вып. 3. — С. 41—42.

Деревщиков А. Г. Птицы Горно-Алтайского очага чумы//Докл. Иркут. противочум. ин-та. — 1974. — Вып. 10. — С. 192—197.

Клец Э. И. Скрытые пути циркуляции чумного микроба в природных условиях центральноазиатской зоны очаговости чумы//Докл. Иркут. противочум. ин-та. — 1974. — Вып. 10. — С. 96—101.

Малков В. Н. О биологии некоторых соколообразных Алтая//Исчезающие, редкие и слабоизученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тез. докл. к конф. — Барнаул, 1987. — С. 92—94.

Птицы Советского Союза/Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. — М.: Сов. наука, 1954. — Т. 5. — С. 803.

Соин В. Д., Васильев Г. И., Зонов Г. Б. Блохи гнезд птиц юго-запада Тувы//Паразитология. — Л., 1978. — Т. 12, вып. 1. — С. 87—89.

В. Н. Малков

Инсулярность местообитания и случай инбридинга у белой трясогузки. На Северном Ямале в полевом лагере орнитологов в 1989 г. окольцевали пару белых трясогузок *Motacilla alba* и их 6 птенцов. Три птенца держались после вылета из гнезда в его окрестностях по меньшей мере до 6/VIII (наш отъезд), т. е. до возраста 33—34 дня с момента вылупления. В 1990 г. вернулись самка и 2 птенца. С одним из них самка образовала пару, и они загнездились в том же гнезде. Из 7 яиц 3 оказались «болтунами», 4 птенца поднялись на крыло. Мы расцениваем этот факт как проявление «инсулярного эффекта», когда из-за ограниченности послегнездовых кочевок запечатление будущего места гнездования произошло у молодых птиц в пункте их рождения. Известен очень высокий показатель возврата молодых птиц разных видов воробьиных в изолированный лесной массив на Куршской косе Балтийского моря (Соколов, 1982), а также случаи инбридинга у пухляка и садовой славки в антропогенных колках Удмуртии (Зубцовский и др., 1988). В нашем примере роль «острова» сыграл наш полевой лагерь, окруженный тундрой.

ЛИТЕРАТУРА

Зубцовский Н. Е., Матапцев В. А., Тюлькин Ю. А. Некоторые итоги изучения структуры и экологии птиц малых сообществ в УАССР//Экология птиц Волжско-Уральского региона. — Свердловск, 1988. — С. 33—35.

Соколов Л. В. Импринтинг гнездовой территории у птиц//Тез. докл. XVIII междунар. орнитол. конгр. — М., 1982. — С. 234.

В. К. Рябцев, Н. К. Искандаров

Некоторые сведения о линьке пластинчатоклювых в дельте р. Лены. Созданный в 1985 г. Усть-Ленский заповедник включает в состав своей территории большую часть дельты Лены и имеет одной из приоритетных задач охрану мест гнездования и линьки лебедей, гусей и уток. Анализируя данные, собранные сотрудниками заповедника в 1986—1991 гг., можно утверждать, что на линьку в дельту стекаются в основном гуси и лебеди; большинство уток, гнездящихся в этом районе, отлетают линять в другие места. Массовые скопления линных гусей можно наблюдать на узких протоках и озерах восточной (низинной) части дельты в конце июля — начале августа. В стаях, насчитывающих от 20 до 150 птиц, преобладают белолобые гуси, реже встречаются гуменники. Изредка на озерах в тундре попадаются одиночные линные гуси. Одновременно с линяющими холостыми особями там же встречаются и выводки молодых гусей, родители которых линяют при выводках. Различий в сроках линьки холостых и размножающихся гусей не отмечено. Пролет гуменников на линьку в дельту вдоль восточного берега р. Лены зарегистрирован 29/VI 1990 г.

Из 900 тундряных лебедей, встреченных в дельте, менее половины имели выводки, остальная часть птиц прилетает в заповедник на летовку и линьку. Весенний при-

лет лебедей в низовьях Лены сильно растянут и продолжается с середины мая по III декаду июня. Вероятно, последними прилетают холостые птицы. Линять тундряные лебеди предпочитают на таких несудоходных протоках восточной части дельты. 4—5/VIII 1988 г. 84% отмеченных во время учета лебедей не смогли взлететь из-за линьки махового оперения.

Ежегодно в дельту Лены прилетают линять горбоносые турпаны; в 1990 г. перелет этих птиц проходил в течение III декады июня — I декады июля. В дельте турпаны остаются до сентября, когда начинается их осенняя миграция на восток вдоль побережья моря Лаптевых.

В стаях горбоносых турпанов отмечается преобладание селезней, самки встречаются изредка и не составляют более 5% всех встреченных птиц. Чаще всего стаи селезней турпана держатся на озерах средней величины, сроки линьки не установлены.

Многочисленные морянки, гнездящиеся в устье Лены, линяют на местах гнездования. Так, на о-ве Таас-Ары на озере площадью 1,5 га в июле — начале августа постоянно держались 15—23 самца морянки, самки гнездятся здесь же, в тундрах острова. В I—II декадах июля холостые морянки, большей частью самки, встречаются в арктических тундрах островов Дунай (море Лаптевых), где, вероятно, и линяют.

Самцы сибирской гаги и гаги-гребенушки, регулярно размножающиеся в дельте, на линьку в местах гнездования не остаются. Уже в начале июля проходит отлет самцов гаг в западном направлении, после середины июля в дельте остаются только самки гаг. Холостые самки гребенушек объединяются в стаи от 2 до 11 птиц и остаются линять в дельте, холостые самки сибирских гаг нам не встречались, зато отмечался их отлет в стаях самцов.

Недостаточность сведений не позволяет нам сделать однозначные выводы о линьке в заповеднике малочисленных и нерегулярно гнездящихся видов, таких, как пскулька, лебедь-кликун, шилохвость, чирок-свистун, клоктун, хохлатая чернеть и средний крохаль. Не располагаем мы и данными о дельтовой популяции американской казарки, гнездящейся в приморских тундрах вдоль побережья моря Лаптевых.

Д. В. Соловьева

Распространение и численность большой белой цапли в Узбекистане. Для полной характеристики сезонной численности и территориального распределения большой белой цапли нами использованы материалы авиа-, авто-, лодочных и пеших учетов, которые проводились на основных водоемах в различных районах Узбекистана в 1987—1991 гг.

Одновременно образование нескольких искусственных озер явилось одной из основных причин расширения ареала и проникновения для гнездования в центральные и южные районы Узбекистана, где раньше эта птица встречалась только во время пролета и зимовок. Численность большой белой цапли на вновь образованных водоемах колеблется в зависимости от фазы жизненного цикла (таблица).

Гнездование большой цапли достоверно установлено лишь на трех вновь образованных водоемах: на оз. Айдаркуль, Каракир, Аланских разливах. Встречи данного вида в мае на других водоемах юга Узбекистана дают основание предположить ее гнездование на озерах Замонбобо, Денгизкуль. На оз. Айдаркуль в 1981 г. найдены их гнезда, однако количество размножившихся птиц оставалось неизвестным. В 1987 г. колонии цапель обнаружены только на участке Тузкан оз. Айдаркуль. На 7 островах насчитали 25 гнезд, в 1988 г. на этом участке загнездились около 20 пар больших белых цапель. С 1989 г. численность гнездящихся птиц резко увеличилась. На 17 островах Тузкана и 1 острове Айдара насчитали 104 гнезда. В 1990 г. по сравнению с предыдущим годом число гнездящихся цапель возросло более чем в 2 раза. В 1991 г. численность птиц, участвующих в размножении, была на уровне 1989 г. Численность гнездящихся цапель на оз. Каракир в пределах 30 пар (данные 1990 г.), на Аланских разливах — 10 (данные 1991 г.).

Кроме этого в небольшом количестве птицы отмечены и на других озерах. В конце мая 1989 г. в низовье р. Амударьи численность учетных птиц достигала 1640 особей. Еще на нескольких озерах (Судочье, Тогузтур и др.) в дельте Амударьи численность вида перед началом размножения составляет 300—380 гнездящихся птиц (Лукашевич, 1990). По берегам Сырдарьи — немногочисленный вид в летний период. В I декаде июля между Бекабадом и Чардаринским водохранилищем учтено 47 птиц, из них 32 цапли зарегистрированы на стоке Сырдарьи в Чардаринское водохранилище. Таким образом, летняя численность больших белых цапель на водоемах Узбекистана оценивается нами не менее 3 тыс. особей.

В период сезонных миграций анализ учетных данных свидетельствует о неравномерном распределении этого вида. Несмотря на широкое распространение и увеличение общей численности птиц во время пролета, чаще всего они концентрируются на наиболее крупных водоемах центральных, южных и северо-западных районов Узбекистана. Большая белая цапля входит в группу ранних мигрантов. Весеннее движе-

Численность и распределение большой белой цапли на водоемах Узбекистана и сопредельных территорий в 1987—1989 гг. (по материалам авиаучетов)

Название водоема	Периоды жизненного цикла					
	Гнездование*		Миграции*		Зимовки*	
Озера						
Денгизкуль	12	0,6	161	3,8	209	11,8
Каракир	12	0,6	51	1,2		
Замонбобо	11	0,6	4	0,1	70	0,6
Айдаркуль	208	11,0	1736	40,6	440	24,9
Судочье	146	7,7	29	0,6		
Каратерень	2	0,1	74	1,7		
Думалак	413	21,8	5	0,1		
Узунайдын	33	1,7				
Караджар	310	16,4				
Дауткуль			214	5,0		
Закиркуль			1530	35,8		
Залив Жылтырбас	729	38,5				
Дельга Дарьялька	4	0,2				
Элликаалинская система			1	0,1		
Аланские разливы	14	0,7	62	1,4	65	3,7
Султандаг					359	20,2
Келифский узбой					51	2,8
Дейнауские					56	3,2
Охотничье хоз-во (близ Керки)					9	0,5
Водохранилища						
Кайракумское			166	3,9		
Чардаринское			179	4,2	32	1,8
Тудакульское			63	1,5	155	8,7
Талимарджанское					1	0,1
Прудовое хозяйство						
Кашкадарьинское					386	21,8
Всего	1892	100	4275	100	1773	100

* В первой графе — количество птиц, во второй — проценты.

ние их к местам гнездования скорее всего начинается в феврале — первых числах марта. На озерах Центрального Узбекистана — в 20-х числах марта, а в некоторые годы еще в более ранние сроки они уже приступают к откладке яиц.

В первой половине марта вблизи Чиназа численность цапель относительно высока. В различные дни на прудах держалось от 70 до 370 птиц. В конце марта — начале апреля здесь оставалось только 21—22 птицы, а в более поздние сроки (в апреле — мае) — всего 2—3 птицы.

На осеннем пролете массовые скопления пролетных цапель наблюдали на оз. Айдаркуль в среднем течении Сырдарьи и на оз. Закиркуль в низовье Амударьи. На каждом из указанных озер при авиаучете насчитывали более 1,5 тыс. особей. Пролетных цапель привлекают некоторые водохранилища. К их числу относятся Чардаринское и Кайракумское, расположенные в среднем течении Сырдарьи.

На территории прудовых хозяйств во время осенних миграций птицы рассредоточиваются неравномерно. В сентябре 1989 г. среди 6 обследованных рыбхозов Ташкентской области и Ферганской долины только в одном наблюдали 80—100 особей. Во второй половине октября на территории Хорезмского рыбокомбината (1,5 тыс. га) отмечено 9 больших белых цапель. В данном хозяйстве в сентябре—октябре 1986—1987 гг. численность цапель была незначительной. В последние годы ситуация изменилась, стало заметно увеличиваться число собирающихся здесь в эти месяцы птиц.

В некоторые дни сентября максимальная численность птиц составила 110, а в октябре — 130 особей. Результаты ежегодных учетов неодинаковы. В 1988 г. в октябре за 3 учета зарегистрировано 325 цапель, в 1989 г. за 4 учета — всего 86.

На зимовке большая белая цапля широко распространена на водоемах, но распределена на них неравномерно. Численность ее довольно высока на некоторых озерах и прудах. 8/II 1991 г. при авиаобследовании на оз. Айдаркуль учтены 2062 птицы. В этот период большое скопление цапель отмечено на территории рыбхоза вблизи Чиназа. Так, 29/I 1991 г. здесь нами учтено более 440 птиц. В феврале наблюдается увеличение численности за счет пролетных особей. 8/II было учтено 510 цапель, 19/II — более 720.

В небольшом количестве белые цапли встречаются на распаханых полях хлопчатника, когда проводится промывка почвы. На территории Бухарской обл., между пос. Газли и г. Бухарой, на полях встречены 2 птицы (по материалам авиаучетов). В Кашкардарьинской обл. по маршруту г. Карши — Талимарджанское водохранилище отмечено около 10 особей.

В итоге следует сказать, что данному виду присуща избирательность при выборе мест для гнездования, миграций и зимовок, поэтому численность на водоемах меняется по сезонам. Среди обследованных водоемов Узбекистана оз. Айдаркуль является единственным местом, где скопления большой белой цапли наблюдаются круглый год.

Э. Шахназаров

РЕЦЕНЗИИ

Т. А. Рымкевич, И. Б. Савинич, Г. А. Носков и др. *Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР*/Под ред. Т. А. Рымкевич. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. — 304 с. — Тираж 1600 экз.

Линька остается до сих пор одним из наименее изученных явлений в жизненном годовом цикле диких птиц. Связано это прежде всего с трудоемкостью исследования процесса линьки, поскольку для полной картины требуется знать календарные сроки линьки у разных видов и популяций, последовательность выпадения и регенерации перьев, полноту замены оперения птиц разного возраста в разные периоды года и закономерности роста каждого отдельного пера. Знание же особенностей протекания линьки имеет и чисто практический аспект: большинство методов определения возраста и пола птиц основано на признаках состояния отдельных элементов оперения. В связи со сказанным необходимость публикации специального труда по линьке птиц несомненна.

Рецензируемая монография представляет собой первое полное описание линьки 71 вида певчих воробьиных Северо-Запада СССР. Книга отличается огромной насыщенностью фактическим материалом и стройной последовательностью его изложения. В написании книги приняли участие 16 орнитологов, непосредственно связанных с Ленинградским университетом. Материалы собирались более 20 лет при поимках птиц в природе. Основные данные получены на Ладожском орнитологическом стационаре (ныне территория Нижнесвирского заповедника), где с 1968 г. под руководством Г. А. Носкова проводились массовый отлов птиц и их прижизненное обследование. Повторное обследование пойманных окольцованных птиц позволяло исследовать протекание линьки в природных условиях у отдельных особей. Данные, собранные в природе, дополнялись сведениями о линьке, изученной при содержании птиц в неволе, где еженедельно регистрировалось состояние оперения каждой птицы. Всего при написании книги использованы обследования ~ 80 тыс. особей.

Не существует в наше время методов регистрации линьки, в равной степени удовлетворяющих всех орнитологов. Вызвано это тем обстоятельством, что линька состоит из значительного количества отдельных процессов, суммирование которых при помощи обобщающего кодирования неизбежно приводит к потере детализации, а иногда и к ошибкам, особенно при анализе внутривидовой изменчивости линьки. Особенности сбора материала при изучении пойманных птиц также весьма существенно влияют на выбор метода регистрации линьки. При необходимости за очень короткое время обследовать и выпустить птицу на свободу (что важно при массовом отлове в целях кольцевания) приоритет получают быстрые методы регистрации, такие, как балльная оценка состояния первостепенных маховых, широко используемая западно-европейскими орнитологами, или же полуколичественный метод регистрации стадий линьки, разработанный на Биостанции ЗИН АН СССР (Дольник, Гаврилов, 1974). На той же основе разделение линьки на последовательные стадии создан метод, используемый авторами рецензируемой книги. Суть его, описанная в 1-й главе, состоит в регистрации количественного соотношения старых, новых и растущих перьев с помощью буквенно-цифрового кодирования. В отличие от других исследователей, авторы регистрируют состояние оперения практически на всех участках птерилий. Разумеется, такое полное описание требует очень тщательного, а следовательно, длительного осмотра каждой птицы.

В очень короткой, но информативной 2-й главе описаны птерилогрфия воробьиных птиц и общие принципы последовательности смены отдельных перьев на разных участках. Потребность в детализации процесса линьки обусловила выделение 49 участков первевого покрова; в отечественной литературе такое дробное деление приведено впервые.

Основное содержание книги составляют очерки по линьке отдельных видов воробьиных, излагаемых в систематическом порядке. Все очерки построены по единому плану: вначале идет описание линьки молодых, затем взрослых птиц с обязательным почти для всех видов рисунком «схемы линьки», где графически для каждой стадии линьки указано протекание ее на каждом участке оперения. Для некоторых видов в этой же схеме отображена и полнота линьки, т. е. доля перьев новой генерации после окончания всего процесса смены оперения. Помимо «схемы линьки» почти для всех видов приведено и графическое изображение календарных сроков хода и интенсивности линек под названием «сезоны постювенальной и послебрачной линек». Для ряда видов сроки и продолжительность сезона линьки даны также в табличной форме. Завершается каждый очерк определительными таблицами возраста и пола по признакам оперения.

Обобщение всех наиболее характерных признаков линьки воробьиных сведено редактором в завершающем разделе книги. Раздел этот, достаточно короткий, оставляет, однако, впечатление, что общих принципов изученного процесса гораздо меньше, чем всевозможных его вариаций. Вероятно, поэтому в книге отсутствуют попытки представления усредненных количественных критериев, по которым можно было бы изобразить продолжительность и интенсивность линьки какой-то популяции как линейный процесс, математически прогнозируемый.

Из критических замечаний следует прежде всего указать на отсутствие специально выделенного (и упомянутого в оглавлении) раздела условных обозначений, что поначалу может затруднять чтение. К тому же при описании обозначений графических схем 2 типа явлений обозначены одинаково, а расшифровка обозначений на всех рисунках «сезонов линьки» (приводимая лишь в подписи к рис. 2) не соответствует изображенным знакам. С трудом воспринимается написание термина «постювенальный» по сравнению с общепринятым написанием «постювенильный» (хотя исходно первое более правильно). То же можно сказать и о написании «птерилезис» вместо «птерилизис». Термин «миграции расселения молодняка» приводится без ссылок, как само собой разумеющееся, хотя общепринятость его сомнительна. Наконец, к сожалению, книга издана в обложке, и это существенно сократит срок жизни экземпляров, которые будут использоваться в полевых условиях.

В целом обсуждаемая монография, очень богатая достоверным фактическим материалом, несомненно, явится важнейшей вехой на пути всех последующих исследований линьки европейских воробьиных птиц.

В. А. Паевский

Л. В. Соколов. Филопатрия и дисперсия птиц/Под ред. В. А. Паевского. — Труды Зоологического института. Т. 230. — Л.: ЗИН РАН, 1991. — 234 с. — Тираж 600 экз. — Цена 9 р.

Книга Л. В. Соколова посвящена чрезвычайно интересному и во многом загадочному явлению — верности перелетных птиц родине и «дому». С древних времен люди пытались понять, почему перелетные птицы из года в год возвращаются гнездиться на прежнее место и как они находят свой «дом» после долгого отсутствия. После изобретения в конце прошлого века металлического кольца для индивидуального мечения птиц исследователи в разных странах мира получили огромное количество данных кольцевания, которые представляют собой уникальный материал для анализа проблемы территориальной верности птиц. Время от времени в мировой литературе появляются обзорные работы по данной проблеме, но не было, насколько мне известно, монографии, специально посвященной данной проблеме. Книга Л. В. Соколова, с моей точки зрения, удачно заполняет этот пробел.

Другим достоинством книги является широта рассматриваемых в ней вопросов. В книге приводится не только материал по вопросам верности птиц родине (1-я гл.), месту гнездования (2-я гл.), зимовке, местам линьки и миграционных остановок (3-я гл.), но и по дисперсии, эмиграции и иммиграции птиц (4-я гл.), времени формирования территориальных связей (5-я гл.), хомингу и навигации птиц (6-я гл.). Важно, что в книге приводятся данные не только по одной или двум систематическим группам птиц, а практически по всем отрядам (14), куда входят перелетные виды. В целом автором проанализировано на предмет верности территории примерно 300 видов птиц. Все это дает возможность читателю получить достаточно полное представление о том, насколько широко распространено явление верности территории в классе птиц.

Наряду с данными мировой литературы (список цитируемых работ состоит из 590 названий, в том числе 432 иностранных) автор приводит собственные результаты, полученные им со своими коллегами на Куршской косе Балтийского моря на протяжении почти 30 лет. Следует отметить, что эти результаты не просто добавляют новый материал по кольцеванию, а являются принципиальными для понимания исследуемой проблемы. В частности, на основании этих результатов автор формулирует свою центральную концепцию, согласно которой различия между видами в степени проявления верности родине (филопатрии) в первую очередь являются следствием степени совпадения времени запечатления ими территории будущего гнездования и времени нахождения их в послегнездовой период в районе рождения. Исследуя сроки отлета молодых птиц из района рождения и возвращение их на следующий год у 12 перелетных видов, автор установил «чувствительный» период, когда у птиц происходит формирование связи с территорией будущего гнездования. Далее автор делает попытку понять механизм становления территориальных связей у птиц, опираясь на результаты своих экспериментов и других исследователей с заводами молодых птиц разного возраста в новые районы. На основании этих результатов автор выдвигает гипотезу «точечной» навигации, согласно которой перелетные птицы при возвращении на свою территорию не совершают случайных поисковых полетов, а прямо выходят к цели, радиус которой составляет всего 1—2 км. Спорным является вопрос о том, лежит ли в основе механизма образования территориальных связей у птиц процесс,

сходный с импринтингом (запечатлеванием) птицами определенных образов. Возможно, что здесь имеют место какие-то иные формы научения.

Весьма важным является вывод автора о том, что масштаб предгнездовой (натальной) дисперсии у птиц в первую очередь определяется масштабом расселения молодых особей в послегнездовой период. При этом автор указывает на важность разделения причин дисперсии птиц на эндогенные (избегание инбридинга, экспансия вида, обмен генетической информацией между популяциями) и экзогенные, обусловленные внешними факторами (кормовыми, погодными, поведенческими и др.).

Представляет интерес гипотеза автора о «поэтапной» стратегии миграции — от одной знакомой птице остановки до другой на протяжении всей трассы миграции. Данная гипотеза предполагает способность птиц осуществлять навигацию только по отношению к основным целям (миграционным остановкам), расположенным на трассе миграции, как осенней, так и весенней.

В целом книга Л. В. Соколова представляет собой важный вклад в развитие общей теории филопатрии птиц, а также навигационной теории. Кроме того, представленный в книге материал может быть использован для разработки специальных программ по расселению и акклиматизации к новым условиям полезных для человека видов птиц. Без знания времени и механизма формирования территориальных связей у птиц их переселение и последующая акклиматизация не могут быть успешными.

Из недостатков книги можно отметить наличие опечаток в тексте, а также излишнюю лаконичность некоторых разделов, особенно в последней главе.

Книга включает 38 таблиц и 40 рисунков, которые являются доступными для восприятия и информативными.

Г. Н. Симкин

СОДЕРЖАНИЕ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

В. С. Фридман. Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена	3
А. Б. Керимов, Е. В. Иванкина, В. С. Шишкин. Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки	13
В. Г. Высоцкий. Окраска самцов мухоловки-пеструшки и ее связь с другими признаками	28
А. В. Артемьев. Индивидуальные вариации летних явлений годового цикла у мухоловки-пеструшки в Приладожье	33
В. В. Баранюк, Е. В. Сыроечковский. Использование естественных маркеров малых белых гусей о-ва Врангеля для популяционных исследований	45

БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

А. В. Кречмар. Шилохвость в среднем течении Анадыря	50
В. И. Гулай. Экология красноголового нырка в верховьях Южного Буга	62
В. Н. Калякин. О гнездовании большого поморника на Вайгаче	72
В. В. Якименко, А. А. Тагильцев, В. Н. Рыжановский. Трансзональная характеристика комплексов колониальных поселений береговых ласточек в Западной Сибири и Казахстане	76

ФАУНИСТИКА

Ю. Б. Артюхин. К. авифауне Командорских островов	85
Т. С. Пономарева. Гнездовая орнитофауна окрестностей острова Колгуева	92

ОНТОГЕНЕЗ

В. С. Шкарин. Размножение и эмбриогенез большой синицы на юге Западной Сибири	97
И. Р. Беме. Развитие акустических сигналов буроголовой и джунгарской гайчак в онтогенезе	105
Т. Б. Голубева. Развитие слуховой чувствительности у сизой и серебристой чаек и полярной крачки	114
Л. И. Барсова, Т. Б. Голубева. Морфофункциональные корреляции в развитии периферических отделов слуховой системы врановых	128

МИГРАЦИИ, ЛИНЬКА, ЭНЕРГЕТИКА

А. П. Гисцов, С. В. Шимов, Э. М. Ауэзов. Осенняя миграция птиц в Балхаш-Алакольской впадине	136
А. Адер, Ю. Кекспайк. Весенняя миграция морянки, синьги и турпана в проливе Суурвяйн в Западной Эстонии	143
Э. И. Гаврилов, С. Н. Ерохов, В. В. Хроков, Ф. Ф. Карпов. Осенний пролет куликов на оз. Алаколь (Алакольская котловина)	153
Н. Б. Конюхов. Сезонная смена раффотеки у чистиковых	158
В. М. Гаврилов. Количественные взаимосвязи между потреблением пищи, энергетическим метаболизмом, температурой среды и размерами в семействе Corvidae	165

АВИФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

Гнездование птиц на островах залива Лаврентия Берингова моря, В. Д. Анисимов, Л. И. Барсова, Т. Б. Голубева. — Некоторые материалы о зимнем питании крохалей на островах Сахалин и Итуруп. Л. М. Беньковский. — Антропогенный фактор как одна из возможных причин расселения малой крачки на север. Т. К. Блинова. — Белый аист в Ивановской области. С. В. Буслаев, Г. М. Сальников. — Орнитологические находки в Башкирии. В. А. Валуев. — Особенности видового состава, распределения и численности вороновых птиц, зимующих в антропогенных ландшафтах Нижнего Поволжья (Саратовская обл.). С. Н. Варшавский, А. В. Тучин. — К распространению

обыкновенного ремеза в Казахстане. А. Э. Гаврилов, А. Ж. Жатканбиев. — К распространению редких видов хищных птиц в Киевской области. В. Н. Грищенко, О. А. Горошко, И. А. Грищенко, Г. П. Дремлюга, И. В. Михалевич, И. И. Нечай, Д. С. Осавлок. — О гнездовании пранской пеночки в Центральном Копетдаге. Н. Н. Ефименко. — О водяном пастушке в пойме Оби. Т. К. Джусупов. — Залет белопопачничного стрижа на Южный Урал. В. Д. Захаров. — Сдвоенное гнездование у большого пестрого дятла. В. П. Иванчев. — О гнездовании альбиноса мухоловки-пеструшки в Окском заповеднике. В. П. Иванчев. — Новые сведения о малоизученных птицах бассейна Байкала. П. З. Доржиев, Э. Н. Елаев. — Значение водно-болотных угодий Тверской области для околоводных колоннальных птиц. В. И. Зиновьев, В. И. Николаев. — Материалы по экологии скопы в Тверской области. В. И. Зиновьев, В. И. Николаев, Д. А. Керданов. — Новая находка ястребиной совы в Украинских Карпатах. А. И. Киселюк. — Гнездование снегиря на севере Сумской обл. Н. П. Кныш. — О гнездовании белешокой крачки в среднем течении р. Десны. Н. П. Кныш. — Редкие и залетные птицы Чукотского полуострова. Н. Б. Колюков. — Изменение статуса большого поморника в Восточной Европе. Ю. В. Краснов, Н. Г. Николаева. — Колпица и каравайка в дельте Амударьи. Р. Ю. Лукашевич. — Находка таловки в Костромской обл. И. М. Марова. — Залеты серой вороны в Приангарье. Ю. И. Мельников. — Встречи моевки и розовой чайки внутри Азиатского континента. Ю. И. Мельников, Н. И. Мельникова. — Птицы, встреченные на островах Земли Франца-Иосифа. В. Ф. Мужчинкин. — К питанию орлана-белохоста в Черноморском заповеднике. Н. Г. Пирогов. — К гнездованию обыкновенной пустельги и вяжиря. Т. В. Плешак. — О некоторых изменениях в орнитофауне Полтавщины. Ю. Ф. Роговой. — Гнездование кудрявых пеликанов в дельте Урала и у северо-восточного побережья Каспия. Г. М. Русанов. — Новые данные о встречах и гнездовании редких птиц Ленинградской обл. С. В. Семенова. — Новые фаунистические находки в Кировской обл. В. Н. Сотников. — Необычное появление северных олуш осенью 1988 г. у Айновых островов (Западный Мурман). И. П. Татарникова, Р. Г. Чемякин. — Новые виды птиц Байкала. И. И. Тулицын, И. В. Фелелов. — Гнездование черноголового чекана в Москве. П. С. Томкович. — К определению срока строительства гнезда некоторых видов воробьиных. С. Е. Черенков. — Насиживание зимняком яйца гуменника. И. И. Чупин

17

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Влияние видовой песни на формирование слуховой чувствительности птенцов мухоловки-пеструшки. Л. И. Александров, С. Н. Хаютин, Е. В. Корнеева. — Межвидовые ассоциации в смешанных стаях куликов во время их весеннего пролета на Нижней Колыме. В. В. Гаврилов. — Постнатальный рост и энергия существования у короткохвостого поморника. В. В. Гаврилов. — Оперение птиц как термостатическая система. В. М. Гаврилов. — Энергетический эффект гипотермии и гипертермии у некоторых воробьиных птиц. В. М. Гаврилов. — Наблюдение редкого способа гашения скорости у кеклика. Э. И. Гаврилов. — Реакция приближения к источнику монотональных сигналов у сизой и серебристой чаек и полярной крачки. Т. Б. Голубева, А. В. Тихонов. — Летнее население птиц Комсомольского заповедника. В. А. Колбин, В. Г. Бабенко. — Динамика смены форм зрительно направляемого поведения птенцов мухоловки-пеструшки и нейрогенез Wulst. Е. В. Корнеева, Н. Г. Гладкович, А. Д. Воробьева, К. В. Шудейкина. — Орнитологическая ситуация в Горно-Алтайском очаге чумы. В. Н. Малков. — Инсулярность местообитания и случай инбридинга у белой трясогузки. В. К. Рябицев, А. К. Искандаров. Некоторые сведения о линьке пластинчатоклювых в дельте р. Лены. Д. В. Соловьева. — Распространение и численность большой белой цапли в Узбекистане. Э. Шерназаров

200

РЕЦЕНЗИИ

Т. А. Рымкевич, И. Б. Савинич, Г. А. Носков и др. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. — В. А. Паевский
Л. В. Соколов. Филопатрия и дисперсия птиц. Г. Н. Симкин

223

224

CONTENTS

POPULATION ECOLOGY

W. S. Friedmann. Territorial behaviour of the Great Spotted Woodpecker (<i>Dendrocopus major</i>) in settlements of high density: types of social structure in autumn-winter period and their alternation	3
A. B. Kerimov, E. V. Ivankina, V. S. Shishkin. Unstable sexual dimorphism and reproductive rates in the Pied Flycatcher (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	13
V. G. Vysotsky. Plumage colour of the male Pied Flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> and its connection with other characteristics	28
A. V. Artemiyev. Individual variations in summer events in the Pied Flycatcher (<i>Ficedula hypoleuca</i>) near Ladoga Lake	33
V. V. Baranjuk, E. V. Syroechkovski. The usage of the natural marks in Wrangel Island Snow Geese for the population studies	45

BIOLOGY OF SEPARATE SPECIES

A. V. Krechmar. The Pintail (<i>Anas acuta</i>) in the middle reaches of Anadyr River, Chukchi Autonomous Region	50
V. I. Gulaj. Ecology of the European Pochard (<i>Aythya ferina</i>) in the upper reaches of the Yuzhny Bug River, Western Ukraine	62
V. N. Kalyakin. On breeding of the Great Skua (<i>Stercorarius skua</i>) at Vaigach Island	72
V. V. Yakimenko, A. A. Tagil'tsev, V. N. Ryzhanovski. Latitudinal characteristic of colonial complexes of the Sand Martin (<i>Riparia riparia</i>) in Western Siberia and Kazakhstan	76

FAUNISTICS

Yu. B. Artiukhin. On avifauna of the Commander Islands	85
T. S. Ponomaryova. Nesting ornithofauna of the environs near Kologuyev Island	92

ONTOGENY

V. S. Shkarin. Breeding and embryogeny of the Great Titmouse (<i>Parus major</i>) at the south of West Siberia	97
I. R. Boehme. Development of vocal signals in Willow (<i>Parus montanus</i>) and Jungarus (<i>P. songarus</i>) Tits in the ontogeny	105
T. B. Golubeva. Development of the auditory sensitivity in the Herring Gull (<i>Larus argentatus</i>), Common Gull (<i>L. canus</i>) and Arctic Tern (<i>Sterna parasdisaea</i>)	114
L. I. Barsova, T. B. Golubeva. Morphological and functional correlations in the development of the peripheral auditory systems in Corvidae	128

MIGRATIONS, MOULT, ENERGETICS

A. P. Gistsov, S. V. Shimov, E. M. Auevov. Autumn migration of birds in Balkhash-Alakol Depression	136
A. Ader, J. Keskaik. The spring migration of the Long-tailed Duck (<i>Clangula hyemalis</i>), the Common Scoter (<i>Melanitta nigra</i>) and the Velvet Scoter (<i>Melanitta fusca</i>) in the strait Suurvain in Western Estonia	143
E. I. Gavrilov, S. N. Erokhov, V. V. Khrokov, F. F. Karpov. Autumn migration of waders at Alakol Lake, Alakol Depression, Eastern Kazakhstan	153
N. B. Konyukhov. The seasonal shedding of the bill plates in Alcids (Aves, Alcidae)	158
V. M. Gavrilov. Quantitative interrelations between food consumption, energetic metabolism, environmental temperature and body size in Family Corvidae	165

FAUNISTIC NOTES

Breeding of birds in islets of the Lavrentia Harbour, the Bering Sea.
V. D. Anisimov, L. I. Barsova, T. B. Golubeva. — Some materials on winter foods

of Mergansers at Sakhalina and Iturup Islands. L. M. Benkovski. — Anthropogenic factor as a possible reason of the northward expansion of the Little Tern (*Sterna albifrons*). T. K. Blinova. — The White Stork (*Ciconia ciconia*) in Ivanovo Region. S. V. Buslaev, G. M. Salnikov. — Ornithological records in Bashkiria. V. A. Valuev. — Peculiarities of species composition, distribution and numbers of Corvids wintering in anthropogenic landscapes of the Lower Volga area, Saratov Region. S. N. Varshavski, A. V. Tuchin. — To the distribution of the Penduline Tit (*Remiz pendulinus*) in Kazakhstan. A. E. Gavrilo, A. Zh. Zhatkanbaev. — To the distribution of rare species of birds of prey in Kiev Region, Ukraine. V. N. Gristchenko, O. A. Goroshko, I. A. Gristchenko, G. N. Dremlyuga, I. V. Mikhalevich, I. I. Nechai, D. S. Osavlyuk. — On breeding of the Olian Willow Warbler (*Phylloscopus neglectus*) in Central Kopet Dag Mountains, Turkmenistan. N. N. Efimenko. — On the Water-Rail (*Rallus aquaticus*) in flooded plain of the Ob' River. T. K. Dzhushupov. — A vagrant White-rumped Swift (*Apus pacificus*) in Southern Urals. V. D. Zakharov. — «Double clutch» breeding in the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopus major*). V. P. Ivanchev. — About breeding of the albino Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Oka Nature Reserve. V. P. Ivanchev. — New data on poorly studied birds from the Baikal Lake basin. Ts. Z. Dorzhiev, E. N. Elaev. — Importance of wetlands for colonial shorebirds in Tver' Region. V. I. Zinoviev, V. I. Nikolaev. — Materials on ecology of the Osprey (*Pandion haliaeetus*) in Tver' Region. V. I. Zinoviev, V. I. Nikolaev, D. A. Kerdanov. — New record of the Hawk Owl (*Surnia ulula*) in the Ukrainian Karpatians. A. I. Kiselyuk. — Breeding of the Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*) in northern Sumy Region, Ukraine. N. P. Knys. — On breeding of the Whiskered Tern (*Chlidonias hybrida*) in the middle reaches of the Desna River, Ukraine. N. P. Knys. — Rare and vagrant birds of Chukotski Peninsula. N. B. Konyukhov. Changing of the status of the Great Skua (*Stercorarius skua*). Yu. V. Krasnov, N. G. Nikolaeva. — The Spoonbill (*Platalea leucorodia*) and the Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*) in Amu Darya Delta. R. Yu. Lukashevich. Record of Arctic Willow Warbler (*Phylloscopus borealis*) in Kostroma region. I. M. Marova. — The vagrant Hooded Crows (*Corvus cornix*) in Angara River area. Yu. I. Melnikov. — Records of the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and the Ross' Gull (*Rhodostethia rosea*) in inland Asia. Yu. I. Melnikov, N. I. Melnikova. — Birds recorded on the Franz Josef Land. V. F. Muzhchinkin. — To the foods of the White-tailed Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in Chernomorski Nature Reserve. N. G. Pirogov. — To the breeding of the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the Wood Pigeon (*Columba palumbus*). T. V. Pleshak. — About some changes in the ornithofauna of Paltava Region, Ukraine. Yu. F. Rogovoi. — Breeding of the Dalmatian Pelican (*Pelecanus crispus*) in the Ural River Delta and along the north-eastern Caspian Sea shore. G. M. Rusanov. — New data about records and breeding of rare birds of Leningrad Region. S. V. Semenova. — New faunistic records in Kirov Region. V. N. Sotnikov. — Unusual appearance of the Gannets (*Sula bassana*) near Oirovy islets, Murmansk coast in autumn 1988. I. P. Tatarinkova, R. G. Chernyakin. — New bird species at the Baikal Lake. I. I. Tupitsyn, I. V. Fefelov. — Breeding records of the Stonechat (*Saxicola rubetra maura*) in Moscow. P. S. Tomkovich. — To the determination of the nest building time in some Passerine birds. S. E. Cherenkov. — Incubation of an egg of the Bean Goose (*Anser fabalis*) by the Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*). I. I. Chupin

174

SHORT NOTES

Influence of the species specific song on the formation of acoustic sensitivity in chicks of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). L. I. Aleksandrov, S. N. Khayutin, E. V. Korneyeva. — Interspecific associations in mixed flocks of waders at spring migration on the Lower Kolyma River, East Siberia. V. V. Gavrilo. — Postnatal growth and existence metabolism in the Arctic Skua (*Stercorarius parasiticus*). V. V. Gavrilo. — Plumage of birds as thermostatic system. V. M. Gavrilo. — Energetic effects of hypothermia and hyperthermia in some passerine birds. V. M. Gavrilo. — Observation of a rare case of speed extinction by the Rosk Partridge (*Alectoris kakelik*). E. I. Gavrilo. — Approach reaction to a source of pure-tones signals in the Common Gull (*Larus canus*), Herring Gull (*L. argentatus*) and Arctic Tern (*Sterna paradisaea*). T. B. Golubeva, A. V. Tikhonov. — Summer population of birds in Komsomolsk reserve. V. A. Kolbin, V. G. Babenko. — Dynamic of the pattern changes of visually directed behaviour in chicks of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and neurogenesis of Wulst. E. V. Korneyeva, N. G. Gladkovich, A. D. Vorobieva, K. V. Shuleikina. — Ornithological situation in the Gorni-Altai hotbed of the plague. V. N. Mal-

лов. — Insulation of habitat and a case of inbreeding in the Pied Wagtail (*Motacilla alba*). V. K. Ryabitsev, A. K. Iskandarov. — Some data on moult of Anseriformes birds in Lena River Delta. D. V. Solovieva. — Distribution and number of the Great Egret (*Egretta alba*) in Uzbekistan. E. Shernazarov

220

REVIEW OF LITERATURE

T. A. Rymkevich, I. B. Savinich, G. A. Noskov et al. Moult of passerine birds in the NW of the USSR. — V. A. Payevsky

223

L. V. Sokolov. Phylopatry and dispersal of birds. — G. N. Simkin

224

Научное издание

ОРНИТОЛОГИЯ

Вып. 26

Редактор *Г. М. Полева*

Художественный редактор *Л. В. Мухина*

Младший редактор *М. Л. Будниченко*

Технический редактор *Г. Д. Колоскова*

Корректоры *В. П. Протасова, Л. С. Клочкова, В. В. Конкина*

ИБ № 6273

ЛР № 040414 от 27.03.92

Сдано в набор 22.10.93.

Подписано в печать 21.11.94.

Формат 70×100¹/₁₆. Бумага тип. № 2.

Гарнитура литературная. Высокая печать

Усл. печ. л. 18,85. Уч.-изд. л. 20,93.

Тираж 800.

Заказ 274.

Изд. № 2586.

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.

103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.

119899, Москва, Воробьевы горы