ВЕСТНИК ТВЕРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

СЕРИЯ: БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ № 1(53), 2019

Научный журнал *Основан в 2005 г.*

Зарегистрирован Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Свидетельство ПИ № ФС 77-61025 от 5 марта 2015 г.)

Учредитель

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ТВЕРСКОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Редакционная коллегия серии:

Д-р биол. наук, проф. А.В. Зиновьев (*главный редактор*),
д-р биол. наук, проф. А.Я. Рыжов,
действительный член РАМН, д-р мед. наук, проф. В.М. Баранов,
д-р биол. наук, проф. А.Н. Панкрушина, д-р биол. наук В.И. Николаев,
д-р биол. наук, проф. М.Б. Петрова, д-р биол. наук, проф. Л.В. Алексеева,
д-р биол. наук Н.П. Александрова, д-р хим. наук, проф. Г.П. Лапина,
д-р биол. наук, проф. Г.М. Зубарева, д-р биол. наук А.Д. Потёмкин,
д-р биол. наук, проф. Л.В. Маловичко, д-р биол. наук, проф. А.А. Нотов,
д-р биол. наук А.Ф. Мейсурова, д-р биол. наук, проф. М.С. Игнатов,
д-р биол. наук, проф. А.Е. Родионова,
д-р биол. наук Ю.К. Виноградова, PhD Марк Молтби (Великобритания),
канд. биол. наук, доц. И.С. Митяй (Украина),
канд. биол. наук, доц. Л.В. Петухова, д-р мед. наук проф. И.И. Макарова,
канд. биол. наук, доцент А.А. Емельянова,
канд. биол. наук, доцент В.В. Ивановский (Беларусь)
канд. биол. наук, доцент Н.Е. Николаева,
канд. биол. наук, проф. С.М. Дементьева,
канд. биол. наук, доцент С.А. Иванова (*отв. секретарь*),
канд. физ.-мат. наук, доц. В.Е. Домбровская,
канд. биол. наук Д.И. Игнатьев (*техн. редактор*)

Адрес редакции:

Россия, 170002, Тверь, пр-т Чайковского, д. 70/1, лит. Б
Тел.: (4822) 32-06-80

Все права защищены. Никакая часть этого издания не может быть репродуцирована без письменного разрешения издателя.

© Тверской государственный университет, 2019

VESTNIK TVGU

Seriya: Biologiya i Ekologiya No. 1(53), 2019

Scientific Journal *Founded in 2005*

Registered by the Federal Service for Supervision in the Sphere of Telecom,
Information Technologies and Mass Communications
PI №ФС 77-61025 from March 5, 2015.

Translated Title

HERALD OF TVER STATE UNIVERSITY. SERIES: BIOLOGY AND ECOLOGY

Founder

FEDERAL STATE BUDGET EDUCATIONAL INSTITUTION
OF HIGHER EDUCATION «TVER STATE UNIVERSITY»

Editorial Board of the Series:
Dr. of Sciences, Prof. A.V. Zinoviev *(Editor-in-Chief)*,
Dr. of Sciences, Prof. A.Ya. Ryzhov,
Corresponding Member of RAMS, Dr. of Sciences, Prof. V.M. Baranov,
Dr. of Sciences, Prof. A.N. Pankrushina, Dr. of Sciences V.I. Nikolaev,
Dr. of Sciences, Prof. M.B. Petrova, Dr. of Sciences, Prof. L.V. Alekseeva,
Dr. of Sciences N.P. Aleksandrova, Dr. of Sciences, Prof. G.P. Lapina,
Dr. of Sciences, Prof. G.M. Zubareva, Dr. of Sciences A.D. Potemkin,
Dr. of Sciences, Prof. L.V. Malovichko, Dr. of Sciences, Prof. A.A. Notov,
Dr. of Sciences, Docent A.F. Meysurova, Dr. of Sciences, Prof. M.S. Ignatov,
Dr. of Sciences, Prof. A.E. Rodionova, Dr. of Sciences Yu.K. Vinogradova,
PhD Mark Maltby (United Kingdom),
Candidate of Sciences, Docent I.S. Mytiai (Ukraine),
Candidate of Sciences, Docent L.V. Petukhova, Dr. of Sciences, Prof. I.I. Makarova,
Candidate of Sciences, Docent A.A. Emelyanova,
Candidate of Sciences, Docent V.V. Ivanovsky (Belarus),
Candidate of Sciences, Docent N.E. Nikolaeva,
Candidate of Sciences, Prof. S.M. Dementyeva,
Candidate of Sciences, Docent S.A. Ivanova *(Executive Secretary)*,
Candidate of Sciences, Docent V.E. Dombrovskaya,
Candidate of Sciences D.I. Ignatiev *(Technical Editor)*

Editorial Office:
Russia, 170002, Tver, 70/1 Chaikovsky Avenue, Lit. B
Phone: (4822) 32-06-80

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced without the written permission of the publisher.

© Tver State University, 2019

Слово Главного редактора

С 29 января по 4 февраля 2018 года в Твери состоялось знаковое для Российской и мировой орнитологии событие – Первый Всероссийский орнитологический конгресс. Собравший около пяти сотен участников со всей Российской Федерации и 12 зарубежных стран, Конгресс был организован и финансово поддержан совместными усилиями Русского общества сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира, Тверского государственного университета, Тверского филиала Московского гуманитарно-экономического института, Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, Мензбировского орнитологического общества и многих других фондов, научных и общественных организаций. В течение семи дней участники Конгресса, именитые ученые, молодые исследователи и просто любители-бердвотчеры, обменивались мнениями по животрепещущим вопросам изучения, охраны и рационального использования птиц. Исключительная представительность Конгресса и насыщенность его разноплановыми орнитологическими исследованиями отразил сборник тезисов, занявший, несмотря на убористый шрифт строго лимитированных по объему тезисов, 370 страниц[1].

Представленные в настоящем томе «Вестника…» статьи позволяют детальнее познакомиться с рядом исследований, доложенных в рамках Первого всероссийского орнитологического конгресса. Статьи прошли строгий отбор и рецензирование ведущих специалистов-орнитологов.

А.В. Зиновьев

[1] Поповкина, Харитонов, ред. 2018. Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. 370 с.

СОДЕРЖАНИЕ

А.А. Ананин
ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ
В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ……...…….7

А.В. Андреев, Е.Ю. Голубова
МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И УСПЕХА РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ *AETHIA CRISTATELLA* PALLAS, 1769 НА ОСТРОВЕ ТАЛАН
(ОХОТСКОЕ МОРЕ)…….……..15

А.В. Артемьев
ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ЭКОЛОГИЮ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ
*FICEDULA HYPOLEUC*А В КАРЕЛИИ…….....……31

Т.М. Вайтина, Д.А. Шитиков
РЕКЛАМНАЯ ВОКАЛИЗАЦИЯ САМЦОВ ЛУГОВОГО ЧЕКАНА *SAXICOLA RUBETRA L.*:
ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СХОДСТВО ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ
В ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ…….…...43

Ю.Н. Герасимов, Е.Г. Лобков
МНОГОЛЕТНИЕ ТРЕНДЫ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ
ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ КАМЧАТКИ……...……54

Ю.Н. Герасимов, Р.В. Бухалова, А.С. Гринькова
МОНИТОРИНГ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ЗИМУЮЩИХ ПТИЦ
ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА……..……...……..60

Х. Гроот Куркамп
ВКЛАД ЛЮБИТЕЛЕЙ ПТИЦ В РАЗВИТИЕ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ
В НИДЕРЛАНДАХ…….……68

А.В. Ежов
РЕАКЦИЯ МОЕВОК (*RISSA TRIDACTYLA*) И КАЙР (*URIA AALGE* И *U. LOMVIA*)
МУРМАНА НА МНОГОЛЕТНЮЮ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ КОРМОВОЙ БАЗЫ
В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ…….……...72

М.В. Калякин, А.В. Бушуев, С.С. Гоголева, Е.Н. Зубкова, А.Б. Керимов,
П.В. Квартальнов, И.В. Палько, Л.П. Корзун
К ОЦЕНКЕ СТЕПЕНИ РАЗОРЯЕМОСТИ ГНЁЗД ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ
В ЛЕСНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ БИОЦЕНОЗАХ НА ЮГЕ ВЬЕТНАМА…….……...83

P. Voříšek, М.В. Калякин, О.В. Волцит, S. Herrando, V. Keller
ОТ АТЛАСА ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ – К ПРОГРАММЕ МОНИТОРИНГА
ОБЫЧНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ……..101

А.Л. Мищенко
ДУБРОВНИК *OCYRIS AUREOLUS* (PALLAS, 1773) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ:
РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ……....115

Т.А. Обозова, З.А. Зорина
ОСОБЕННОСТИ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ КУДРЯВЫХ ПЕЛИКАНОВ
(*PELECANUS CRISPUS*) И ИХ ПТЕНЦОВ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ…….……...124

А.С. Опаев, Ю.А. Колесникова, А.И. Антонов
ВЫРАЖЕНИЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ АГРЕССИИ В ПЕНИИ ПЕНОЧЕК (*PHYLLOSCOPUS*)……133

И.Н. Панов, Д.А. Пушкин, Г.Л. Накул, С.В. Выходцев, И.С. Ищенко
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУППИРОВОК ЗЯБЛИКА *FRINGILLA COELEBS* У СЕВЕРНЫХ ПРЕДЕЛОВ АРЕАЛА В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ……148

А.А. Романов, Е.В. Мелихова, М.А. Зарубина, Н.А. Миклин, В.О. Яковлев
АВИФАУНА ГОР СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ……169

В.Н. Рыжановский
ГОДОВЫЕ ЦИКЛЫ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: АДАПТАЦИОННЫЙ АСПЕКТ……188

М.В. Самулеева, А.А. Смирнова
ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА УСВОЕНИЯ ЗНАКОВ У СЕРЫХ ВОРОН……203

Е.Г. Стрельников
ЛИНЬКА ВОРОБЬИНЫХ КАК ИНСТРУМЕНТ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА……218

С.П. Харитонов
«РАЦИОНАЛЬНОЕ» И «ИРРАЦИОНАЛЬНОЕ» В ПОВЕДЕНИИ ПТИЦ: СОЧЕТАНИЕ РАЦИОНАЛЬНО-ВЕРОЯТНОСТНОЙ И РЕЛИЗЕРНОЙ МОДЕЛЕЙ ПОВЕДЕНИЯ ПРИ ПРИНЯТИИ РЕШЕНИЯ О ВЫБОРЕ МЕСТА ГНЕЗДОВАНИЯ……233

М.В. Яковлева
ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЗИМУЮЩИХ ПТИЦ В КАРЕЛИИ……251

CONTENT

A.A. Ananin
LONG-TERM CHANGES OF THE WINTER POPULATION OF BIRDS IN NORTHEAST BAIKAL REGION……7

A.V. Andreev, E.Yu. Golubova
LONG-TERM DYNAMICS OF THE CRESTED AUKLET *AETHIA CRISTATELLA* PALLAS, 1769 POPULATION AND ITS BREEDING SUCCESS ON TALAN ISLAND (SEA OF OKHOTSK)……15

A.V. Artemyev
INFLUENCE OF CLIMATE ON THE ECOLOGY OF THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* IN KARELIA……31

T.M. Vaytina, D.A. Shitikov
ADVERTISING SONG TYPE VOCALISATION IN WHINCHAT *SAXICOLA RUBETRA* L.: AGE-RELATED CHANGES AND SONG TYPE SHARING IN LOCAL POPULATION……43

Yu.N. Gerasimov, E.G. Lobkov
LONG-TERM TRENDS OF PASSERINE BIRDS' NUMBERS IN KAMCHATKA……54

Yu.N. Gerasimov, R.V. Bukhalova, A.S. Grinkova
MONITORING OF THE NUMBERS OF WINTERING FOREST BIRDS OF THE KAMCHATKA PENINSULA……60

G. Groot Koerkamp
THE CONTRIBUTION OF BIRDWATCHERS TO THE DEVELOPMENT
OF ORNITHOLOGY IN THE NETHERLANDS……..……..68

A.V. Ezhov
MURMAN KITTIWAKE (*RISSA TRIDACTYLA*) AND GUILLEMOT
(*URIA AALGE* & *U. LOMVIA*) REACTION ON THE LONG-TERM
INSTABILITY OF FOOD AVAILABILITY IN BARENTS SEA…….72

M.V. Kalyakin, A.V. Bushuev, S.S. Gogogleva, E.N. Zubkova, A.B. Kerimov,
P.V. Kvartalnov, I.V. Pal'ko, L.P. Korzun
ESTIMATION OF NEST FAILURE IN PASSERINE BIRDS IN TROPICAL FOREST
ECOSYSTEMS IN SOUTHERN PART OF VIETNAM…….…...83

P. Voříšek, M.V. Kalyakin, O.V. Voltzit, S. Herrando, V. Keller
FROM A BREEDING BIRD ATLAS TO A COMMON BIRD MONITORING
SCHEME IN EUROPEAN RUSSIA…….101

A.L. Mischenko
YELLOW-BREASTED BUNTING *OCYRIS AUREOLUS*
(PALLAS, 1773) IN EUROPEAN RUSSIA: RETROSPECTIVE ANALYSIS
AND THE CURRENT CONDITION OF POPULATION……115

T.A. Obozova, Z.A. Zorina
FEATURES OF SOCIAL BEHAVIOUR OF DALMATIAN PELICANS
(*PELECANUS CRISPUS*) AND THEIR CHICKS DURING BREEDING PERIOD……124

A.S. Opaev, Yu.A. Kolesnikova, A.I. Antonov
EXPRESSION OF TERRITORIAL AGGRESSION IN THE SINGING
OF LEAF WARBLERS *PHYLLOSCOPUS*)…….....133

I.N. Panov, D.A. Pushkin, G.L. Nakul, S.V. Vykhodtcev, I.S. Ishchenko
ECOLOGY AND POPULATION CHARACTERISTICS OF CHAFFINCH
FRINGILLA COELEBS AT THE NORTHERN LIMITS OF THE SPECIES RANGE
IN EASTERN FENNO-SCANDIA……148

A.A. Romanov, E.V. Melikhova, M.A. Zarubina, N.A. Miklin, V.O. Yakovlev
AVIFAUNA OF NORTH-EASTERN SIBERIA MOUNTAINS…….….169

V.N. Ryzhanovkiy
ANNUAL CYCLES OF PASSERIFORMES IN THE NORTH OF WESTERN
SIBERIA: THE ADAPTIVE ASPECT…….….188

M.V. Samuleeva, A.A. Smirnova
THE STUDY OF THE SIGNS LEARNING PROCESS IN HOODED CROWS…….203

E.G. Strelnikov
MOULT OF PASSERINES AS A TOOL OF ORNITHOLOGICAL MONITORING……218

S.P. Kharitonov
"RATIONAL" AND "IRRATIONAL" FEATURES IN AVIAN BEHAVIOUR:
COMBINATION OF RATIONAL PROBABILISTIC AND RELEASER MODELS
OF THE BEHAVIOUR DURING NEST SITE CHOICE…….233

M.V. Yakovleva
LONG-TERM DYNAMICS OF WINTERING BIRDS IN KARELIA……251

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 7-14.

УДК 598.2:591.9 (571.54)

ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

А.А. Ананин
ФГБУ «Заповедное Подлеморье», Улан-Удэ

Долговременные изменения обилия зимующих птиц в горно-лесном поясе западного макросклона Баргузинского хребта проанализированы за период 1984/1985-2014/2015 г.г. Плотность населения птиц за 31 год наблюдений флуктуировала от 92 до 490 ос./км^2. Максимумы отмечены через 2-4 года. Положительный тренд плотности зарегистрирован у 9 видов, отрицательный – у двух. Метеорологические показатели зимнего периода (соотношение морозности и снежности) не оказывают существенного влияния на уровень обилия большинства зимующих видов птиц. Процессы формирования и сезонного изменения зимнего населения птиц ключевого участка определяются успешностью гнездования, осенними кочевками и обеспеченностью кормами.
Ключевые слова: *зимующие птицы, динамика обилия, метеорологические факторы, Байкал, Баргузинский хребет.*

DOI: 10.26456/vtbio45

Введение. Важным направлением многолетних исследований популяций птиц можно считать оценку тенденций долговременных изменений обилия зимующих птиц на модельной территории, обнаружение возможности межгодовых перераспределений видового населения на высотном экологическом профиле и выявление внешних факторов, оказывающих влияние на межгодовые флуктуации зимней плотности населения пернатых. Решение такой задачи невозможно без получения долговременных рядов наблюдений на территории заповедника, своеобразного эталона сохранения естественного состояния природных комплексов.

Методика. Долговременные исследования изменений населения зимующих видов птиц выполнены на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника им. К.А. Забелина, расположенного в центральной части западного макросклона Баргузинского хребта (54˚01′-54˚56′ с.ш., 109˚28′-110˚22′ в.д.).

Общий характер территории ключевого участка горно-таежный. Он включает прибрежно-равнинный (байкальские террасы, 460-520 м н.ур.м.), предгорный (нижняя часть горно-лесного пояса, 520-630 м н.ур.м.) и горно-лесной (верхняя часть горно-лесного пояса, 630-1200 м н.ур.м.) выделы. Верхнюю границу леса образуют парковые березняки, пихтачи и ельники подгольцово-субальпийского пояса (1200-1400 м н.ур.м.) (Ананин, 2001, 2006, 2010 б). Лежащие выше участки высотной поясности (подгольцово-субальпийский и гольцово-альпийский) в зимнее время вследствие очень мощного снежного покрова (свыше 2-3 м) и почти полного отсутствия надснежной растительности практически не посещаются птицами.

Зима, то есть период после установления постоянного снежного покрова и понижения максимальных температур воздуха ниже 0 ºС, в Северо-Восточном Прибайкалье подразделяется на три субсезона (Филонов, 1961): снежную зиму (до замерзания озера Байкал), морозную зиму (до устойчивого перехода минимальных температур воздуха выше –25 ºС) и предвесенье. Окончание зимы и наступление первой весенней фенофазы (снежная весна) определяется сроками относительно устойчивого перехода максимальных температур воздуха выше 0 ºС.

Динамика плотности зимнего населения птиц прослежена в 1984/1985–2014/2015 гг. на постоянном учётном маршруте от побережья оз. Байкал до верхней границы леса (460–1150 м н.у.м.) в долине р. Езовки протяженностью 35 км. Учеты птиц проводились ежегодно в период зимней стабилизации населения, в фенологическую фазу морозной зимы, с 25 января по 1 марта.

Общая протяженность пеших маршрутных учетов зимой – 7860 км, из них на постоянных маршрутах 2100 км. Обилие птиц рассчитано по методу Ю.С. Равкина (1967). Статистические расчеты выполнены с применением пакета программ Statistica 6.0 с использованием методов непараметрической статистики.

Результаты и обсуждение. Современная фауна птиц, отмеченных в зимний период на территории Баргузинского заповедника, включает 74 вида. Из них 30 видов – резиденты (постоянно обитают на исследуемой территории), 4 вида – прилетают на зимовку, 21 вид птиц относится к редким или случайным, они регистрировались зимой за весь период наблюдений (с 1914 г.) от 1 до 5 раз (Ананин, 2010 б). 19 видов птиц зарегистрированы в зимний период только вблизи жилья человека – в пос. Давша и на кордонах.

Максимальное среднее многолетнее обилие зимующих птиц отмечено в верхней части горно-лесного пояса – 332,2 ос./км^2. Оно снижается на предгорном участке – 274,5 ос./км^2 и на прибрежно-равнинном участке – 181,1 ос./км^2.

В целом на ключевом участке доминирует буроголовая гаичка (*Parus montanus*), к субдоминантам относятся московка (*Parus ater*) и обыкновенный поползень (*Sitta europaea*), а в горно-лесном выделе к ним добавляется обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea*). 4 вида многочисленны – пестрый дятел (*Dendrocopos major*), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*), белокрылый клест (*Loxia leucoptera*) и кедровка (*Nucifraga caryocatactes*), 6 обычны – рябчик (*Tetrastes bonasia*), щур (*Pinicola enucleator*), кукша (*Perisoreus infaustus*), обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*), желтоголовый королек (*Regulus regulus*) и трехпалый дятел (*Picoides tridactylus*), остальные малочисленны и редки.

Обилие зимующих птиц Баргузинского хребта на ключевом участке подвержено значительным межгодовым колебаниям, изменялось от 92 до 490 ос./км^2. Общий уровень численности зимующего населения птиц определяется в основном флуктуациями состояния популяции наиболее многочисленных оседлых и нерегулярно зимующих видов. Максимумы отмечены через 2-4 года: в 1984/85, 1987/88, 1990/91, 1994/95, 1997/98, 2004/05, 2007/08 и 2009/10 гг. (рис. 1). Подъемы численности зарегистрированы в годы с хорошим урожаем семян древесных пород – сибирского кедра, березы и лиственницы, в первую очередь за счет повышения количества зимующих московок, чечеток и белокрылых клестов (Ананин, 2010 б, 2012).

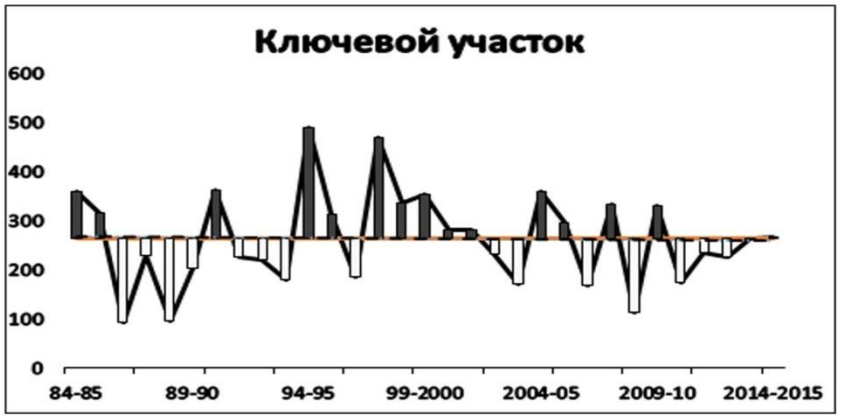


Рис. 1. Динамика зимнего населения птиц на ключевом участке Баргузинского хребта в 1984/85 - 2014/15 г.г., ос./км^2)

Минимумы обилия птиц были зафиксированы зимой 1986/87, 1988/89, 1993/94, 1996/97, 2003/04, 2006/07, 2008/09 и 2010/11 гг. После зимы 2009/10 гг. началась затяжная депрессия у фоновых видов зимующих птиц, которая продолжается до настоящего времени и связана, вероятно, с длительным засушливым периодом, оказывающим

свое влияние на урожайность основных кормов семеноядных птиц (Ананина, Ананин, 2017). Долговременный тренд плотности населения зимующих птиц отсутствует.

На прибрежно-равнинном выделе зарегистрированы 22 вида. На этом участке доминируют буроголовая гаичка и обыкновенный поползень. Кроме них к многочисленным видам относятся московка, длиннохвостая синица, пестрый дятел и белокрылый клест. Обычны кедровка, обыкновенная чечетка, рябчик, щур, кукша, обыкновенная пищуха и трехпалый дятел. Остальные виды малочисленны и редки. В этом выделе наблюдается положительный тренд долговременных изменений обилия зимующих фоновых видов птиц.

В нижней части горно-лесного пояса (предгорный выдел) на постоянном учетном маршруте зарегистрированы 23 вида. В этом орнитокомплексе доминирует буроголовая гаичка. К числу субдоминантов относятся поползень и московка. Многочисленны пестрый дятел, белокрылый клест, кедровка и длиннохвостая синица, обычны – обыкновенная чечетка, желтоголовый королек, рябчик, щур, трехпалый дятел, обыкновенная пищуха и кукша. На предгорном участке долговременный тренд обили фоновых видов – отрицательный.

В орнитокомплексе верхней части горно-лесного пояса в число субдоминантов часто, но не ежегодно, включается обыкновенная чечетка. Многочисленна также кедровка. К числу обычных видов в этом выделе добавляются желна (*Dryocopus martius*), обыкновенный клест (*Loxia curvirostra*) и нерегулярно зимующий серый снегирь (*Pyrrhula cineracea*). Долговременный тренд плотности населения зимующих птиц отсутствует.

На модельном высотном профиле можно отметить периодическое перераспределение зимующих птиц между прибрежно-равнинным и предгорным выделами, в то время как перераспределение птиц из этих выделов в верхнюю часть горно-лесного пояса отсутствует. Причины таких изменений связаны, в первую очередь, с неравномерным распределением урожайности основных древесных пород – лиственницы, кедра, сосны и березы (Ананина, Ананин, 2002; Ананин, 2012, 2013).

Немаловажный интерес представляют долговременные тенденции динамики плотности – стабильность, снижение или рост. Они могут отражать изменения среды обитания на конкретном участке и общие тенденции динамики численности вида.

Снижение обилия на ключевом участке отмечено для московки – вида с регулярными ярко выраженными кочевками, численность которого тесно связана с урожайностью пихты. Тенденция к росту обилия выявляется для белокрылого клеста, численность которого определяется флуктуирующей урожайностью лиственницы.

Буроголовая гаичка и обыкновенный поползень – семеноядные с широким спектром потребляемых кормов, склонные к их запасанию, не проявили достоверных тенденций изменений (рис. 2). Также отсутствие долговременных тенденций выявлено у обыкновенной чечетки, массовые налеты которой связаны с урожайностью березы, в первую очередь в верхней части горно-лесного пояса.

Среди 20 фоновых зимующих видов птиц, включенных в анализ, за 31-летний период наблюдений на ключевом участке снижение обилия отмечено только для 2 видов – московки и длиннохвостой синицы, имеющих выраженные массовые осенние кочевки.

Тенденция к росту зимнего обилия выявлена у 9 видов – 3 насекомоядных (желна, пестрый и трехпалый дятлы), 3 семеноядных (белокрылый клест, щур и кедровка) и 3 плотоядных врановых (кукши, сойки (*Garrulus glandarius*) и ворона (*Corvus corax*).

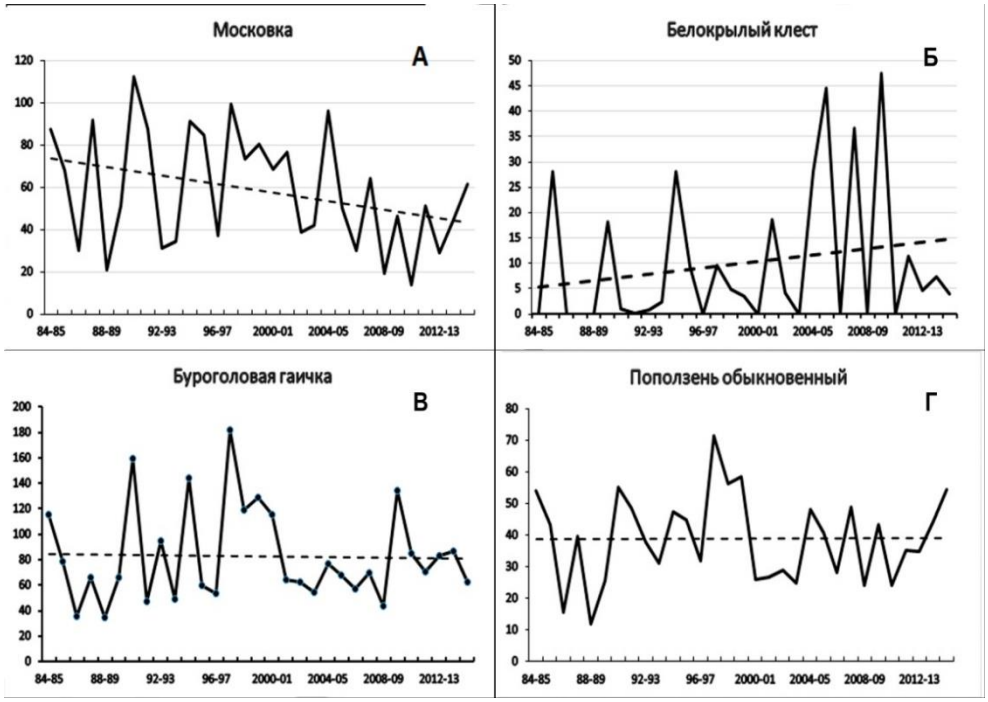


Рис. 2. Долговременная динамика зимней численности фоновых видов птиц ключевого участка Баргузинского хребта, 1984/85 - 2014/15 гг., ос./км^2

Для остальных 9 видов птиц – постоянных зимних обитателей ключевого участка (буроголовая гаичка, поползень, обыкновенная чечетка, желтоголовый королек, обыкновенная пищуха, обыкновенный клест, рябчик, каменный глухарь (*Tetrao parvirostris*), седой дятел (*Picus canus*) тенденции не выявлены.

Обилие оседлых птиц в зимний период зависит также от успешности их размножения (Ананин, 2010 б). При этом в позднелетний и осенний периоды почти ежегодно наблюдаются массовые кочевки буроголовых гаичек, московок, поползней и длиннохвостых синиц, приводящие к перераспределению обилия этих видов к началу зимы между разными речными долинами и высотными выделами.

Для ключевой территории отмечено долговременное повышение зимних температур только для февраля, в декабре и январе снижение или рост среднемесячных температур не выявлено (Ананина, Ананин, 2017). Ранее нами было показано (Ананин, 2010 а, 2013), что в горных условиях юга Восточной Сибири метеорологические показатели зимнего периода не оказывают воздействия на уровень обилия большинства зимующих видов птиц, как это отмечено в различных регионах Европы (Nilsson, 1987; Wesołowski, Tomiałojć, 1997). «Суровость» зимы, то есть соотношение морозности и снежности, не имеет решающей роли в распределении и численности зимующих видов птиц. Значимый уровень корреляции плотности видов птиц с зимними температурами и количеством осадков выявляется лишь у немногих оседлых и нерегулярно зимующих видов (Ананин, 2010 а).

Заключение. Анализ долговременной динамики численности зимующих видов птиц на ключевом участке Баргузинского хребта показало, что максимумы их обилия повторяются через 2-4 года. Положительный тренд зарегистрирован у 9 видов, отрицательный – у 2. Обилие зимующих птиц связано с успешностью размножения оседлых видов, результатами летне-осенних перекочевок и с межгодовыми колебаниями кормовой базы в районе исследований. Урожайность семян основных кормовых растений является главным фактором, определяющим особенности пространственного распределения и долговременных изменений обилия зимнего населения семеноядных птиц.

Поскольку для территории ключевого участка в период исследований не отмечено иных явных изменений среды обитания птиц, кроме локальных лесных пожаров естественного (грозового) происхождения, можно предполагать, что выявленные тренды (или их отсутствие) указывают на общие тенденции динамики численности зимующих видов птиц на Баргузинском хребте.

Список литературы

Ананин А.А. 2001. Многолетняя динамика численности летнего и зимнего населения птиц Баргузинского заповедника // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Тр. Междунар. конф.

«Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Евразии». Казань: Изд-во «Магариф». С. 295-316.

Ананин А.А. 2006. Птицы Баргузинского заповедника. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та. 276 с.

Ананин А.А. 2010а. Влияние абиотических факторов на динамику обилия зимующих видов птиц Баргузинского хребта // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». Т. 3. № 4. С. 45-51.

Ананин А.А. 2010б. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. – Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та. 296 с.

Ананин А.А. 2012. Долговременные изменения зимнего населения птиц лесного пояса Баргузинского заповедника // Байкальский зоол. журн. № 3 (11). С. 55-60.

Ананин А.А. 2013. Долговременный мониторинг зимнего населения птиц лесного пояса Баргузинского заповедника (западный макросклон Баргузинского хребта) // Природные комплексы Северного Прибайкалья: Тр. Баргузинского гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 10. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. С. 74-92.

Ананина Т.Л., Ананин А.А. 2002. Многолетняя динамика продуктивности ягодников, древесных пород и грибов // Мониторинг природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья: Тр. гос. прир. биосф. заповедника «Баргузинский». Вып. 8. Улан-Удэ: Изд-во БГУ. С. 70-93.

Ананина Т.Л., Ананин А.А. 2017. Характеристика климата Баргузинского заповедника (Северное Прибайкалье) за период 1955-2015 гг. и его влияние на насекомых // Природа Байкальской Сибири: тр. заповед. и национ. парков Байкальской Сибири. Вып. 2. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. С. 117-126.

Равкин Ю.С. 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66-75.

Филонов К.П. 1961. Зима в жизни птиц Баргузинского заповедника // Тр. Баргузин. гос. заповедника. Вып. 3. М.: Изд-во вост. лит. С. 37-98.

Nilsson S.G. 1987. Limitation and regulation of population density in the Nuthach *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural cavities // J. Anim. Ecol. V. 56. N 3. P. 921-937.

Wesołowski T., Tomiałojć L. 1997. Breeding bird dynamics in a primeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland) // Ecography. V. 20. № 5. P. 432-453.

LONG-TERM CHANGES OF THE WINTER POPULATION OF BIRDS IN NORTHEAST BAIKAL REGION

A.A. Ananin
FSE “Zapovednoe Podlemorye”, Ulan-Ude

Long-term changes of the winter population of birds in the Barguzin Range western macroslope are analyzed (1984/1985 - 2014/2015). The bird population density in the mountain forest belt during 31 years of observations fluctuated from 92 to 490 individuals/sq.km. The positive trend is registered for 9 species, negative is recorded for 2 species. Meteorological parameters of winter do not significantly affect the abundance of most wintering species of birds. The availability of food is crucial for the formation and seasonal changes in the winter population of birds.
Keywords: *the wintering birds, dynamics of abundance, meteorological factors, Baikal, Barguzin Range.*

Об авторе

АНАНИН Александр Афанасьевич – доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе, ФГБУ «Заповедное Подлеморье», 671624, Республика Бурятия, Баргузинский район, п. Усть-Баргузин, ул. Ленина, 71, e-mail: a_ananin@mail.ru.

Ананин А.А. Долговременные изменения зимнего населения птиц в Северо-восточном Прибайкалье / А.А. Ананьев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 7-14.

УДК 598.243.5:591.556(571.65)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И УСПЕХА РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ *AETHIA CRISTATELLA* PALLAS, 1769 НА ОСТРОВЕ ТАЛАН (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

А.В. Андреев, Е.Ю. Голубова
Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

Мониторинг состояния колонии большой конюги на о. Талан показал последовательное сокращение её численности в течение всего периода наблюдений: в начале 1990-х гг. величина репродуктивной популяции вида оценивалась в 950 тыс. ос., в 2000-х гг. – в 650 тыс., в 2007–2008 гг. – в 260–300 тыс., в 2016–2017 гг. в 35–70 тыс. Параллельно снижались показатели успеха размножения: от среднего значения 52,8% в 1987–2006 гг. до 16,7% в 2007–2017 гг. Обсуждаются причины коллапса некогда процветающего вида, которые видятся в изменениях ледового режима северной части Охотского моря, влияющих на распределение и доступность макропланктона, а также быстрый рост нерестового стада тихоокеанской сельди, с которой большая конюга конкурирует за общий кормовой ресурс – рачков-эвфаузиид.

Ключевые слова: *Aethia cristatella*, *численность, успех размножения, о. Талан, Охотское море.*

DOI: 10.26456/vtbio46

Введение. Большая конюга – автохтонный вид Северной Пацифики, отличающийся рядом уникальных черт морфологии, физиологии и социальной организации (Портенко, 1934; Конюхов, 1990; Hagelin, 2007; Зубакин и др., 2010). Как и другие представители рода *Aethia*, большая конюга – планктоноядный вид, питающийся в толще морских вод пелагическими ракообразными, главным образом различными видами Euphausidae и Copepoda. По этой причине её колониальные гнездовья приурочены к зонам турбуленции морских вод с выраженными течениями, апвелл ингами и гидрологическими фронтами, где птицы находят достаточную концентрацию пищи. В азиатских водах наиболее крупные колонии вида расположены на островах и побережьях Берингова и Охотского морей (Кондаратьев и др., 1992а; Артюхин и др., 2001; Зеленская, 2009; Андреев и др., 2010, Конюхов, 2016). На рубеже XX и XXI вв. общая численность вида оценивалась в 6–8,2 млн. ос. (Del Hoyo et al., 1996; Jones, 1998).

В 1986 г. крупная колония большой конюги была открыта на о-ве Талан, в юго-западной части Тауйской губы Охотского моря (59º18' с.ш.; 149º04' в.д.). Находка столь большой колонии океанического вида на небольшом прибрежном острове оказалась неожиданностью для специалистов. С 1987 г. здесь была организована полевая станция Института биологических проблем Севера (Кондратьев и др., 1992а; Андреев, 2016). Проведённые в 1988 г. учёты показали, что на острове гнездилось до 1,2 млн. морских птиц 12 видов. Наиболее массовым видом была большая конюга, чья численность на тот период оценивалась в 950–1200 тыс. ос. Это составляло примерно 16% мировой популяции вида и приблизительно 1/3 его численности на гнездовьях Охотского моря и Курильских островов. Повторные учёты, выполненные в 2007–2008 гг., показали, что численность всех видов морских птиц составляла примерно 700 тыс. ос. (Андреев и др., 2010). При этом численность большой конюги оценивалась в 260–300 тыс. ос. Столь заметное, почти троекратное снижение численности массового вида за 20 лет можно было бы отнести на счёт несовершенства и различия методик учёта данного вида, применявшихся в 1988 и 2008 гг. Однако расхождение результатов выглядело слишком значительным и не вполне объяснимым. Кроме того, многолетний мониторинг успеха гнездования большой конюги показывал устойчиво-негативный тренд (Голубова, 2007, 2009). В этой связи мы разработали более корректный метод учёта, позволивший оценивать численность гнездовой популяции и выявить её многолетнюю динамику. Эта работа привела к довольно неожиданным результатам.

Методика. Отличительная особенность о-ва Талан по сравнению с другими островами Тауйской губы заключается в распространении на его склонах обширных каменистых осыпей, среди которых большая конюга находит наилучшие условия для гнездования. Проективная площадь острова 175 га, площадь поверхности – 277 га, из которых 24 га (8,7%) приходится на глыбовые осыпи. Учёты 1988–1990 гг. были проведены на основе подсчёта плотности и числа особей птиц в начале-середине мая, когда на глыбовых полях ещё залегал сплошной снежный покров, и в утренние часы конюги занимали «территории», соответствующие положению их будущего гнезда (Кондратьев и др., 1992б). До начала 1990-х гг. достичь острова в первых числах мая можно было на вертолёте, но с конца 1990-х – только по морю и не ранее первой декады июня, т.е. после того, как открывался сезон прибрежной навигации. К этому времени большинство птиц уже насиживает кладки, и их учёт на поверхности колоний становится невозможен.

Предложенная нами методика учёта большой конюги основана на подсчёте числа птиц, пересекающих стандартную линию (пеленг) учёта во время их возвращения на остров в утренние и вечерние часы.

В дневное время конюги держатся рассеянными скоплениями в открытых водах Тауйской губы на удалении 6 –30 и более километров от острова. Возвращаясь на гнездовья, птицы подлетают к острову тремя постоянными маршрутами, ведущими к колониям на осыпях восточной, южной и северо–западной сторонах острова (рис. 1). При этом основная часть репродуктивной популяции конюг гнездится на северо–западном склоне острова. Птицы летят стаями по 3–70 ос. на высоте 0,5–0,7 м над водой. Огибая северо–восточную оконечность острова, конюги пролетают в сравнительно узком коридоре, удалённом от берега на 50–200 м. Эта картина повторяется изо дня в день, что позволяет вести учёт стай, пересекающих стандартный пеленг.

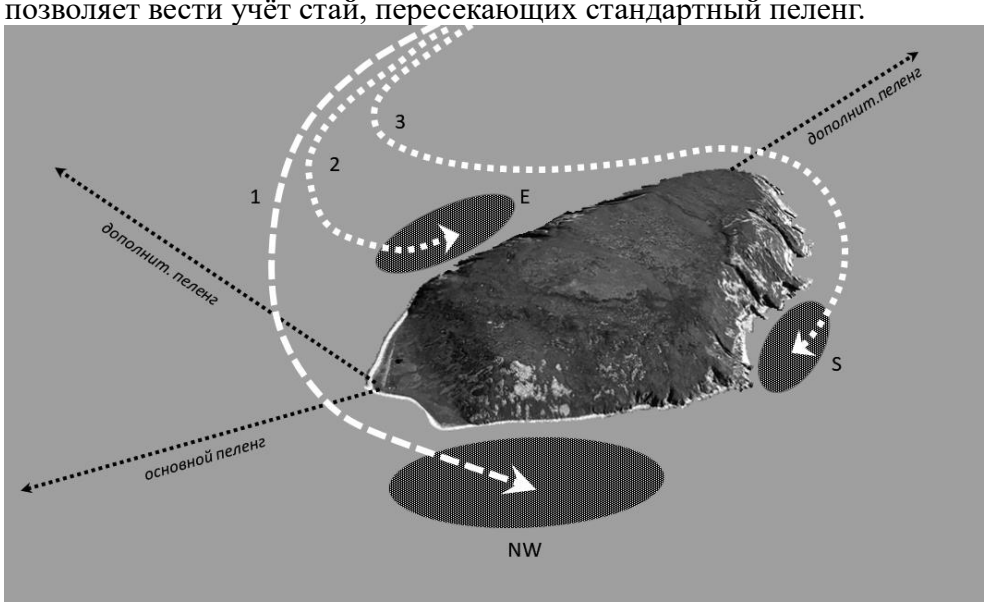


Рис. 1. Вид острова Талан от северо–запада с высоты 400 м. Пунктирные линии – пути подлёта стай большой конюг к северо–западной (1), восточной (2) и южной (3) колониям. Овальные поля – ‘очаги накопления” конюг на воде в северо–западной (NW), восточной (E) и южной (S) акваториях.

В 1999–2001 и 2006–2008 гг. подсчет стай и птиц выполняли путём прямого наблюдения при помощи бинокля из постоянной точки. Однако из-за частых штормов и туманов осуществить такое наблюдение удавалось не каждый день и даже не каждый год. С 2009 г. учётные работы автоматизировали: подлёт конюг к северо-западной акватории острова регистрировали на видеокамеру, ведя непрерывную запись из постоянной точки в одном или двух стандартных направлениях (в зависимости от освещения и ветра использовали пеленги 322º — мыс Станюкович и 29º — мыс Онацевича). Ещё один учётный азимут (121º) использовали в 2008–2009 гг. для подсчёта числа птиц, подлетающих к гнездовьям на южной стороне острова. По численности поселения

большой конюги на восточной и южной сторонах острова заметно уступали «основной» колонии на северо-западном склоне. В учётах 2008 г. соотношение между численностью трёх колоний определили путём нескольких повторных учётов стай, пересекающих южный учётный пеленг или прямым подсчётом скоплений птиц на воде напротив восточного склона.

Наблюдения показали, что число птиц, прилетающих на остров в утренние и вечерние часы, варьирует по дням, но в среднем эти величины приблизительно равны. Отлёт происходил преимущественно или только в утренние часы. Мы принимали, что в период инкубации половина птиц оставалась на кладках, а в период выкармливания птенцов все они покидали колонию в поисках корма для птенцов. Известно, что в начале сезона размножения вблизи острова держатся не только гнездящиеся птицы, но и неразмножающаяся «молодёжь». Эту часть популяции мы условно считали «размножающейся», поскольку для оценки многолетнего тренда численности такое подразделение значения не имеет. Таким образом, численность колонии в период инкубации (июнь) можно в первом приближении оценить, умножая величину вечернего подлёта на 4. Более точную оценку даёт умножение на 2 суммы вечернего и утреннего подлётов. В период выкармливания птенцов численность колонии принимали равной сумме вечернего и утреннего подлёта.

В течение последующих 9 сезонов (2009–2017 гг.) собрали и обработали 250 часов записей, полученные только при хорошей видимости.

Для оценки успеха размножения большой конюги проводили поиск гнёзд, расположенных на осыпях северной и западной экспозиции, при этом обследовали как ранее известные гнездовые камеры, так и вновь найденные. После обнаружения кладки с насиживающей птицей дальнейший осмотр гнёзд проводили ещё дважды: в период появления птенцов и накануне их схода на море. Дату откладки яиц определяли путём обратного счёта, принимая длительность инкубации в норме равной 35 сут. (Кондратьев и др., 1992а). В 1989–2017 гг. под наблюдением находилось 1219 гнёзд. До 2007 г. величина изученной выборки составляла 60–100 гнёзд за сезон. В последующие годы она снизилась до 15–25 гнёзд. После 2015 г. поиск доступных для наблюдений «поверхностно» расположенных гнёзд конюг стал затруднительным в связи с сокращением численности птиц, а ранее известные гнёзда не заселяются уже многие годы.

Успех размножения большой конюги оценивали по отношению числа покинувших гнёзда птенцов к числу отложенных яиц, выживаемость птенцов – по отношению числа молодых птиц, доживших до схода на море к числу вылупившихся птенцов, успех

инкубации – по отношению числа вылупившихся птенцов к числу отложенных яиц.

Результаты. Во все дни наблюдений интенсивность подлёта стай к острову и вечером, и утром постепенно нарастала. В период инкубации конюги начинали возвращаться к острову за 4,5–5 часов до захода солнца. Подлёт заканчивался в гражданских сумерках, за 15–20 мин до наступления темноты («синих» сумерек). В 2012–2017 гг. интенсивность подлёта достигала пика около 21:30 (время локальное, GMT+10 часов) и затем быстро снижалась. Интенсивность подлёта стай, величина стай и число птиц, пересекающих линию учёта, изменялись сходным образом и описывались волнообразной кривой и в вечерние, и в утренние часы (рис. 2). Подлетающие стаи оседали на поверхности моря, образуя на воде разрастающиеся пятна – «очаги накопления» на удалении 500–1000 м от острова. С наступлением сумерек птицы начинали «роение» над морем и колониями, заканчивавшееся посадкой птиц на осыпи. В утренние часы «роение» начиналось через 30–40 мин после восхода солнца и продолжалось дольше, чем вечернее.

Утренний подлёт птиц с кормёжки к острову начинался в сумерках за 35–40 мин до восхода солнца и длился в течение 4,5–5 часов. Очаги накопления на воде формировались как за счёт стай, подлетающих со стороны моря, так и за счёт “капельного” лёта одиночных птиц с колоний на море. Интенсивность подлёта стай к острову достигала пика на восходе солнца. Отлёт птиц в сторону открытого моря наблюдали, как правило, в утренние часы. Он начинался приблизительно за полчаса до восхода солнца, достигал пика через 40–50 мин после восхода и длился в течение 3–3,5 часов. Конюги улетали в море широким фронтом, а стаи из рассеянно летящих птиц, как правило, формировались на значительном удалении от острова (рис. 3), и поэтому их автоматизированный учёт не даёт надёжного результата.

Как уже отмечено, общее число птиц, возвращающихся на колонию с кормовых полей, складывается из чисел вечернего и утреннего подлёта. В период инкубации эта величина соответствует числу гнездящихся пар. После появления птенцов суммарное число прилетающих птиц возрастает и уравнивается с величиной гнездовой популяции. В июне 2014 г. утром и вечером на северо-западные колонии в сумме прилетало 24–25 тыс. ос. В первой декаде июля эта величина выросла до 32 тыс. ос., а позднее – до 44 тыс. ос. В этом сезоне успех инкубации был относительно высокий (60%), и в начале июля большинство взрослых птиц были заняты выкармливанием птенцов. Таким образом, общее число птиц на колонии северо–западного склона оценивалось в 2014 г. величиной порядка 50 тыс. ос. (рис. 4а). В начале июня 2017 г. на этой колонии прилетало до 27 тыс. ос., но позднее

конюги начали покидать гнёзда ещё до завершения инкубации и появления птенцов (рис. 4б). В этом сезоне успех гнездования равнялся нулю.

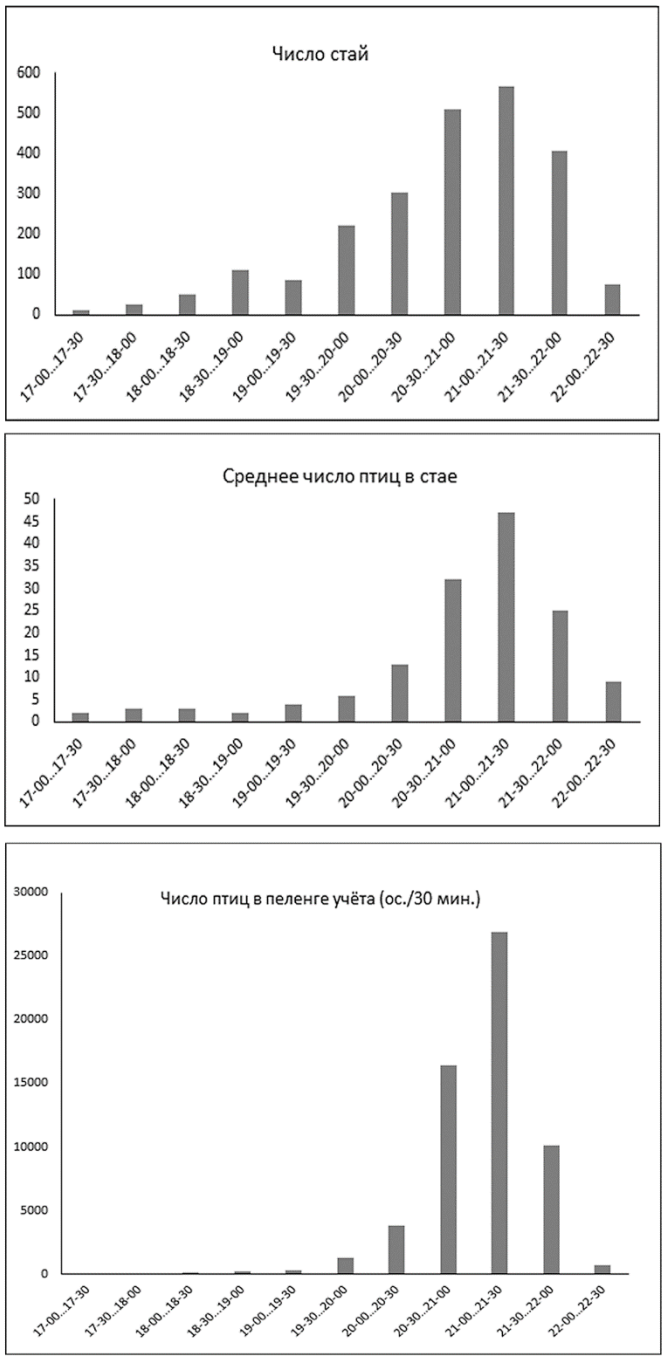


Рис. 2. Пример, иллюстрирующий типичную картину вечернего подлёта большой конюги к северо-западной акватории о. Талан 20.06.2008. На всех горизонтальных осях показано локальное время суток (GMT+10).

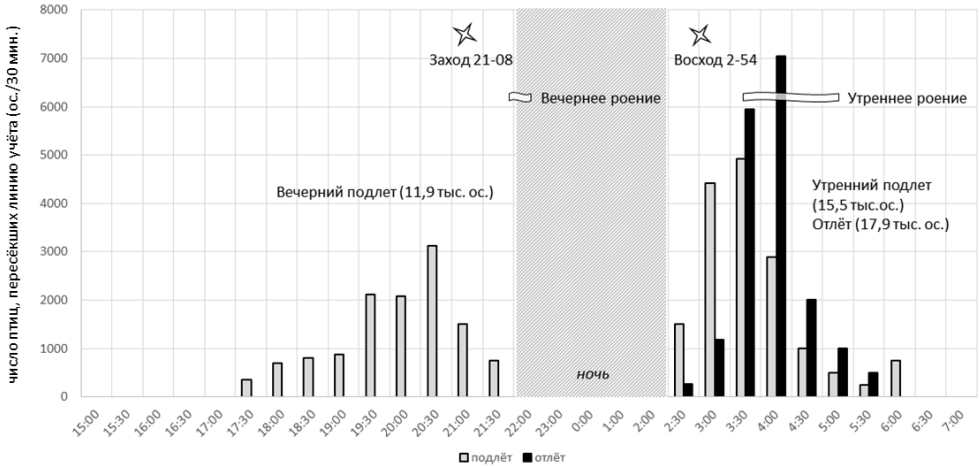


Рис. 3. Ритм активности и численность конюг, подлетающих на северо-западную акваторию о. Талан в период инкубации (5-6.06.2018). Суммарная численность прилетевших конюг (27,4 тыс. ос.) превышало число отлетающих птиц (17,9 тыс.), поскольку значительная часть конюг отлетала в море поодиночке.

В течение всего периода инструментальных наблюдений общее число птиц, прилетавших на западный и северный склоны острова в вечерние и утренние часы последовательно снижалось (рис. 5). Параллельно уменьшалась численность конюг на восточной и южной сторонах острова (табл. 1). Судя по этим данным, с начала 2000-х гг. репродуктивная популяция теряла до 30 тыс. ос. /год. К 2016 г. популяция большой конюги сократилась до 70–72 тыс.ос., в 2017 г. она оценивалась в 35-37 тыс. ос.

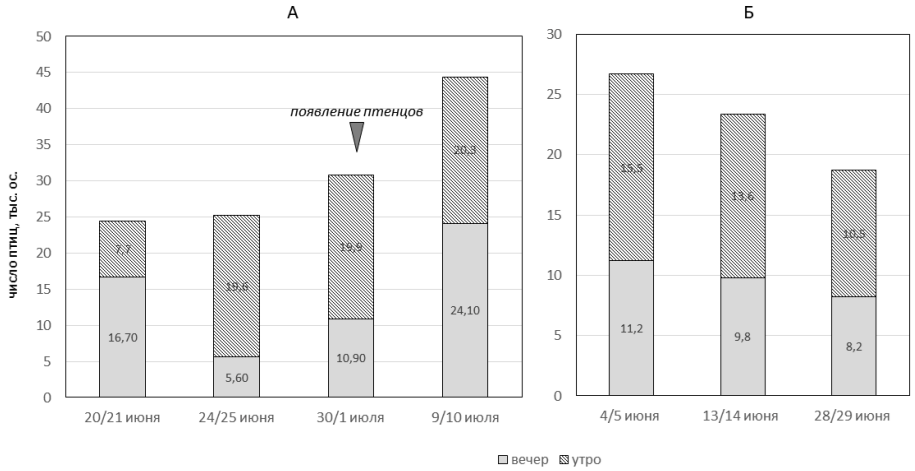


Рис. 4. Число особей большой конюги, прилетающих на северо-западные колонии о. Талан в различные периоды сезона размножения на примере 2014 (А) и 2017 гг. (Б).

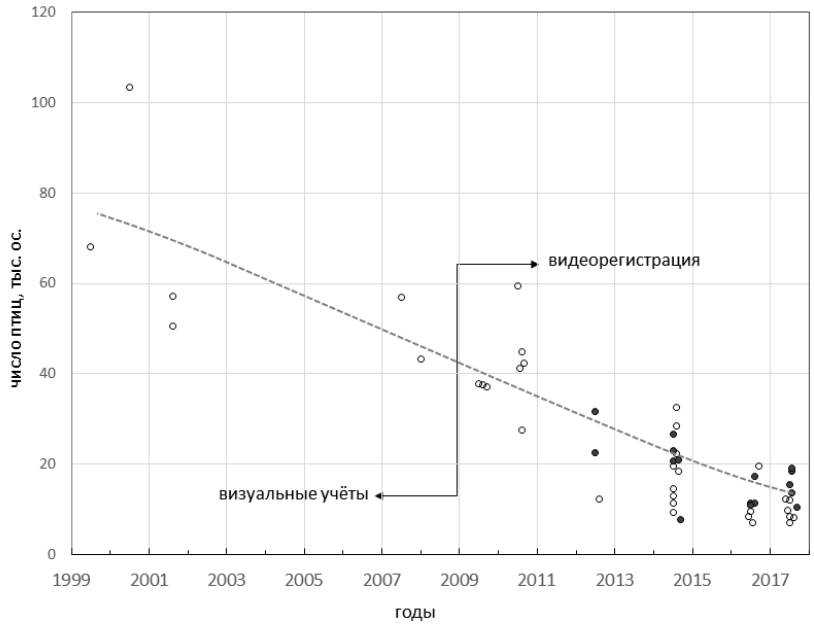


Рис. 5. Суммарная численность большой конюги, подлетающих к северо-западной колонии о. Талан в вечерние (светлые кружки) и утренние (тёмные кружки) часы в 1999–2017 гг. Пунктирная линия – многолетний тренд.

Таблица 1

Величина вечерних «очагов накопления» большой конюги в акваториях о. Талан в 2000-2017 гг. (тыс. ос.)

Колонии	2000	2007-2009	2016-2017
Северо-западная	80	40	15
Восточная	56	30	3
Южная	16	7	0
Сумма	152	77	18

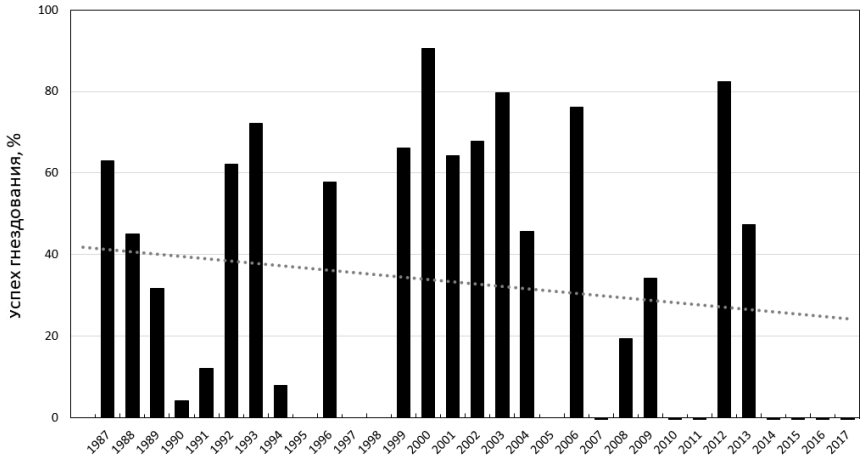


Рис. 6. Успех гнездования большой конюги на колониях о. Талан в 1987–2017 гг. Помимо оригинальных данных использованы опубликованные материалы А.С. Китайского за 1987–1988 и 1994 гг. (Kitaysky, 1996), В.Г. Перемитина за 1996 (Перемитин, 1999) и А.В. Клёновой и Д.С. Бахтуриной за 2013 г. (Клёнова, Бахтурина, 2014). Данные за 1995, 1997, 1998 и 2005 гг. отсутствуют. Годы с нулевым успехом размножения подчёркнуты тёмными линиями.

Успех размножения большой конюги снижался параллельно сокращению численности её гнездовий. Даже в относительно благоприятные годы (1987–2006) успех размножения широко варьировал между 4,2 и 90,6%, составляя в среднем 52,8%. В 2007–2017 гг. он снизился до 0–82,5%, в среднем он равнялся 16,7%. Нулевой успех размножения был впервые зафиксирован в 2007 г., позже он повторился в 2010–2011 гг., а с 2014 г. сделался малоутешительной «нормой» (рис. 6).

Обсуждение. Многолетние наблюдения на колониях большой конюги со всей очевидностью свидетельствует о коллапсе её репродуктивной популяции на о-ве Талан в первой четверти XXI в. Звено морских птиц-планктонофагов, игравших ранее заметную роль в балансе прибрежной экосистемы Тауйской губы, выпало из неё почти полностью. Параллельно падению численности большой конюги на таланских гнездовьях отмечено сокращение численности других планктоноядных чистиковых птиц – белобрюшки (*Cyclorrhynchus psittacula*) и старика (*Synthliboramphus antiquus*) (Голубова, 2015, 2018). Успех гнездования рыбоядных чистиковых птиц – кайр (*Uria spp.*), топорка (*Lunda cirrhata*) и ипатки (*Fratercula corniculata*) варьировал в широких пределах, но их численность была и остаётся на относительно высоком и приблизительно неизменном уровне (Голубова, 2007, 2009; Андреев и др., 2010). В настоящее время на острове абсолютно преобладают птицы-ихтиофаги. В чём причина таких перемен?

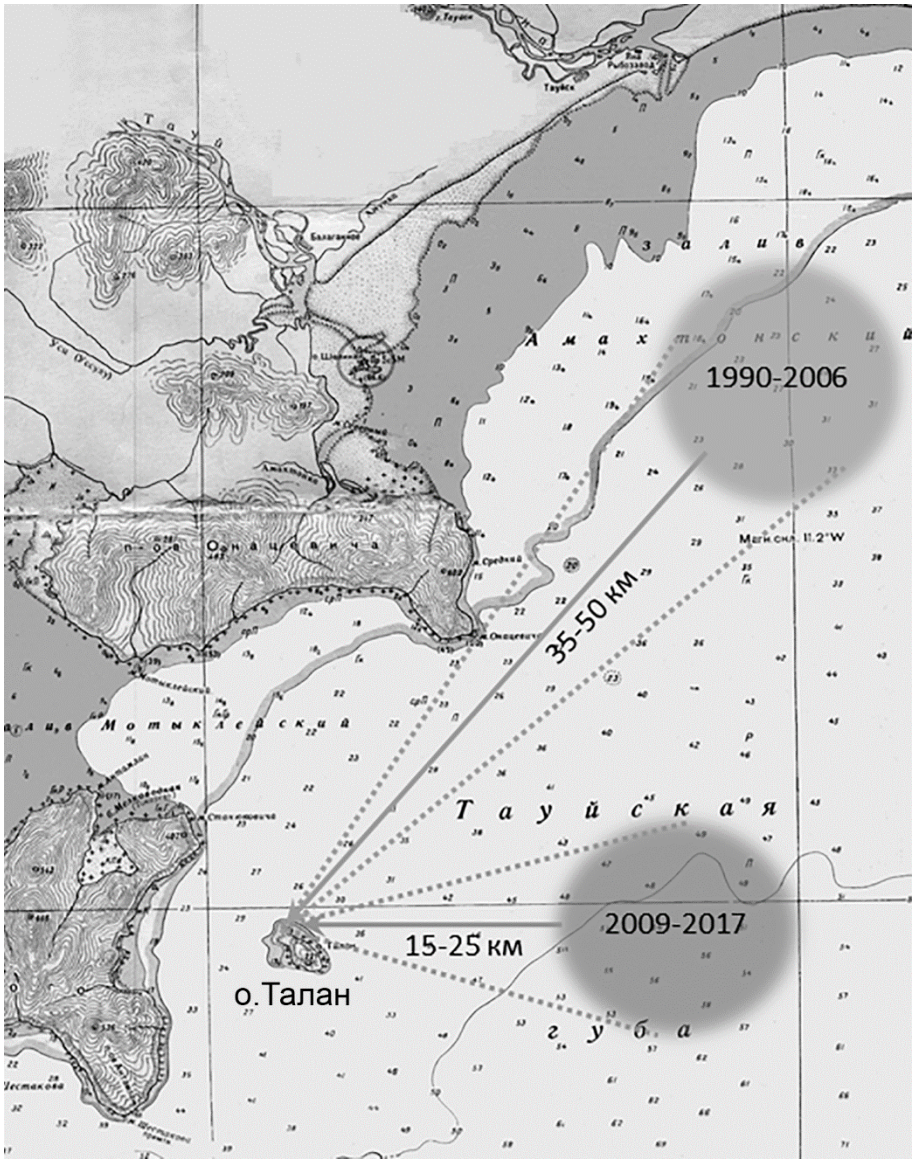


Рис. 7. Размещение кормовых полей большой конюги в западной части Тауйской губы в 1990–2006 и 2009–2017 гг.

Их источник видится в контрастном изменении состава питания планктоноядных птиц в конце 1990-х гг. Первым признаком таких перемен послужила окраска «клубных» камней, на которых после возвращения с моря имели обыкновение собираться птицы. В начале 1990-х гг. помёт птиц имел розовый тон, характерный для птиц, питающихся крупными эвфаузиидами (*Thysanoessa sp*). С начала 2000-х гг. подобная окраска помёта стала всё реже появляться на камнях, замещаясь белыми пятнами – свидетельство преобладания в питании

птиц более мелких веслоногих рачков и личинок рыб. Заметным образом изменилось, и расположение кормовых полей большой конюги. По нашим отрывочным наблюдениям с борта судов, пересекавших Тауйскую губу в 1990–2000-х гг., они располагались на удалении 35–50 км от острова, в северо–западной её акватории. В этом районе, по гидрографическим данным (Чернявский, Радченко, 19994; Афанасьев и др., 1994), существовали устойчивые циклонические круговороты, служившие своеобразными «ловушками» макропланктона. Не известно, существуют ли эти «воронки» сейчас, но в 2009–2017 гг. направление кормовых перелётов большой конюги изменилось с северо-восточного на восточное, и птицы летали кормиться в открытую часть губы на удалении 15–25 км от острова (рис. 7).

Эти наблюдения свидетельствуют о том, что доля эвфаузиид, ранее доминировавших в составе питании большой конюги, существенно сократилась. Птицы перешли на питание более мелкими представителями пелагической фауны – в основном, мелкими веслоногими рачками (копеподами). Однако их размеры и плотность концентрации в прибрежных водах, видимо, не позволяют устойчиво сбалансировать расходы и потребности птиц в период выкармливания птенцов.

Причины выпадения макропланктона из состава пелагической экосистемы Тауйской губы нам не известны. В то же время, данные по климату этого района, с одной стороны, и данные по успеху размножения морских птиц на о. Талан в 1988–2004 гг., с другой стороны, позволили выявить существование между этими рядами данных корреляции, напоминающей «маятник»: в сезоны с ранним разрушением ледового покрова и более тёплыми поверхностными водами более успешным было размножение рыбоядных птиц, в то время как сезоны с поздним разрушением льда и холодными поверхностными водами благоприятствовали размножению планктоноядных видов, из-за обилия и лучшей доступности в такие годы эвфаузиид (Kitaisky, Golubova, 2000). В течение последних 30 лет даты разрушения льдов в акватории Тауйской губы варьировали между 20 апреля (1996) и 29 июня (1999), при этом многолетняя средняя приходилась на 20 мая (https://sharaku.eorc.jaxa.jp/OKHSEA/). В последние годы эти даты сместились на более ранние сроки. В годы с “нулевым” успехом размножения большой конюги (2007, 2010–2011, 2014–2017 гг.) лёд уходил из акватории Тауйской губы в период между 28 апреля и 18 мая, что вряд ли благоприятствовало состоянию кормовой базы большой конюги в период выкармливания птенцов.

Параллельно успеху репродуктивного периода, заметным образом снизилась и выживаемость взрослых птиц в зимний сезон: в 1988–1991 гг. она составляла 77,6%, а в 2008–2015 гг. – 62,3%

(Vodolazova et al., 2016). Вполне вероятно, что, действуя в одном направлении и, дополняя друг друга, описанные обстоятельства поставили таланскую популяцию большой конюги в состояние «нисходящей спирали» и привели к её коллапсу.

На фоне описанных климатических перемен, а возможно и в связи с ними, в прибрежных водах Тауйской губы с начала 2000-х гг. отмечен прогрессирующий рост обилия тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) (Панфилов, 2014). Нерестовая миграция этого вида наблюдается в середине мая – начале июня, после чего косяки сельди нагуливаются в акватории губы до начала осенних миграций в конце сентября. Сроки подхода и места концентрации скоплений сельди хорошо известны (Харитонова, 1967; Елкин, 1973; Тюрнин, 1973). В акватории Тауйской губы места нагула сельди полностью перекрываются с кормовыми полями большой конюги в репродуктивный период. Основой питания сельди служит пелагический макропланктон и в частности – эвфаузииды (Горбатенко и др., 2012). В отношении питания большая конюга и тихоокеанская сельдь являются "конкурентами", но, потребляя общий ресурс, рыбы могут изымать его в несопоставимо большем диапазоне глубин (до 50-120 м) и объёме.

Добавим, что описанные выше явления и процессы наблюдаются в последние десятилетия у планктоноядных чистиковых птиц Берингова моря (Springer et. al., 2007; Bond et. al., 2011; Springer, van Vliet, 2014).

Заключение. Колониальные гнездовья большой конюги, численность которых на прибрежном о. Талан в конце XX в. составляла примерно 1/6 мировой и 1/3 охотоморской популяции этого вида, оказались в настоящее время на грани исчезновения. В 2017 г. численность островной популяции не превышала 4% «исходной» численности птиц в начале 1990-х гг. Популяции других видов планктоноядных чистиковых птиц на о. Талан также заметно сократилась. Выпадение морских планктоноядных птиц из состава экосистемы Тауйской губы, скорее всего необратимое, связано с нарушением хода репродуктивных процессов большой конюги на гнездовьях о. Талан и, возможно, на других колониях северной части Охотского моря.

Непосредственной причиной популяционного коллапса большой конюги явилось изменение состава пищи в период инкубации и выкармливания птенцов: из-за малой доступности макропланктона (эуфаузид) в близлежащих водах Тауйской губы птицы были вынуждены перейти на питание более мелкими ракообразными, чьи размеры и концентрация не обеспечивали потребностей гнездящихся птиц. Судя по всему, изменения в обилии и доступности макропланктона явились следствием совместного действия климатических факторов (более раннее разрушение ледового покрова)

и пищевой конкуренции с тихоокеанской сельдью — вида с возросшей численностью, основу питания которого также составляют эуфаузиды. Кроме того, деградацию островной популяции большой конюги могла ускорить понизившаяся выживаемость взрослых птиц в зимний период.

Список литературы

Андреев А.В. 2016. Остров Талан // // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М. РОСИП. С. 84-86.

Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.А., Харитонов С.П. 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд. // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 30–42.

Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю. 2001. Кадастр колоний морских птиц Курильских островов. // Биология и охрана птиц Камчатки. Изд-во Центра охраны дикой природы. В. 3. С. 3-59.

Афанасьев Н.Н., В.И. Михайлов, Чевризов Б.П., Карасев А.И. 1994. Условия формирования, структура и распределение кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря. // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: сб. науч. тр. МО ТИНРО. - СПб. Вып. 308. С. 25–41.

Голубова Е. Ю. 2007. Морские колониальные птицы северной части Охотского моря: автореф. дис. … канд.биол. наук. Владивосток. 22 с.

Голубова Е. Ю. 2010. Особенности сезона размножения морских птиц на о. Талан (Тауйская губа Охотского моря) в 2009 г. на фоне многолетних исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI Междунар. науч. конф. П.-Камчатский: Камчатпресс. С. 319-322.

Голубова Е.Ю. 2014. Мониторинг популяций тонкоклювой (*Uria aalge*) и толстоклювой кайр (*Uria lomvia*) в Тауйской губе Охотского моря // Зоол. журн. Том. 93. № 9. С. 1086-1105.

Голубова Е.Ю. 2015. Биология размножения белобрюшки (*Cyclorrhynchus psittacula*) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоол. журн. Т. 94. № 7. С. 832-847.

Голубова Е.Ю. 2018. Динамика численности ста*р*ика *Synthliboramphus antiquus* (Gmelin, 1789) на о. Талан (Охотское море, Тауйская губа) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 3. С. 72-86.

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Асеева Н.Л. 2013. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 172. С. 237-252.

Елкин Е.Я. 1973. К вопросу прогнозирования сроков образования крупных косяков охотской нагульной сельди // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 22-25.

Зеленская Л.А. 2009. Численность и распределение птиц на острове Матыкиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоол. журнал. Т. 88. С. 546-555.

Зубакин В.А., Володин И.А., Клёнова А.В., Зубакина Е.В., Володина Е.В., Лапшина Е.Н. 2010. Поведение большой конюги (*Aethia crstatells*,

Charadriiformes, Alcidae) в период размножения: двигательные и акустические демонстрации. // Зоол. журн. Т. 89. №3. С. 331-345.

Клёнова А.В., Бахтурина Д.С. 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на о. Талан в 2013 г. (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83-87.

Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С. 1992а. Фауна наземных позвоночных острова Талан// Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 72-108.

Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П. 1992б. Методы оценки численности массовых видов морских птиц (*Aethia cristatella, Aethia pusilla*) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 137-162.

Конюхов Н.Б. 1990. Большая конюга. Птицы СССР. Чистиковые. М. Наука. С. 112-121.

Конюхов Н.Б. 2016. Остров Ратманова, Сиреникoвское побережье Чукотки // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 24-25 и 30-32.

Панфилов А.М. 2014. Динамика возрастного состава и состояние запаса охотской сельди на современном этапе // Магаданский НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Отчетная сессия (2013). Отчетная сессия ФГУП «Магадан-НИРО» по результата научных исследований 2013 года: г. Магадан, 28-31 января 2014 г.: материалы докладов / Магадан. научн.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии; науч. ред. В.В. Волобуев. Магадан: Типография. С. 116-120.

Перемитин В.Г., 1999. Результаты размножения чистиковых птиц на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Беринги. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. Вып. 4. С. 7-11.

Портенко Л.А. 1934. Заметки о тихоокеанских люриках *Aethia cristatella* (Pall.) и *Phaleris psittacula* |(Pall.) // Труды Арктического института. Т. XI. Л. С. 5-21.

Тюрнин Б.В. 1973. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. Вып. 86. С. 12-21.

Харитонова О.А. 1967. О поведении и распределении охотской нагульной сельди в 1961 и 1962 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 205-210.

Чернявский В.И., Радченко Я.Г. 1994. Физико-географическая характеристика Тауйской губы Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: сб. науч. тр. МО ТИНРО. СПб. Вып. 308. С.10-24.

Bond A.L., Jones I.L., Sydeman W.J., Major H.L., Minobe S., Williams J.C., Byrd G.V. 2011. Reproductive success of planktivorous seabirds in the North Pacific is related to ocean climate on decadal scales // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 424. P. 205–218. doi: 10.3354/meps08975.

Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. 1996. Handbook of the birds of the world. V. 3: Hoatzin to Auks. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.

Hagelin J.C. 2007. The citrus-like scent of Crested Auklets: reviewing the evidence for an avian olfactory ornament. Journal für Ornithologie. S. 195-201.

Jones I.L. 1998. Crested Auklet (*Aethia cristatella*). In: Poole, A. & Gill, F. (Eds). The birds of North America, No. 070. Philadelphia, PA: The Birds of North America, Inc.

Kitaysky A.S. 1996. Bechavioral, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: Ph.D. Thesis. – IRVIWE: University of California, USA.

Kitaysky A.S., Golubova E.Yu. 2000. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 248-262.

Springer A.M, Van Vlietb G.B. 2014. Climate change, pink salmon, and the nexus between bottom-up and top-down forcing in the subarctic Pacific Ocean and Bering Sea // E1880–E1888 PNAS Published online March 31, 2014 www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1319089111.

Springer M., Vernon Byrd G., Iverson S.J. 2007. Hot oceanography: planktivorous seabirds reveal ecosystem responses to warming of the Bering Sea Alan // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 352. P. 289-297/ doi: 10.3354/meps07080.

Vodolazova D.S., Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V. 2016. Twenty years changes in survival rates of banded auks (Alcidae) on Talan Island, Russia // 5 th International Eurasian Ornithology Congess. 10-13 May 2016, Çanakkale, Turkey. P. 53.

LONG-TERM DYNAMICS OF THE CRESTED AUKLET *AETHIA CRISTATELLA* PALLAS, 1769 POPULATION AND ITS BREEDING SUCCESS ON TALAN ISLAND (SEA OF OKHOTSK)

A.V. Andreev, E.Yu. Golubova
Institute of Biological Problems of the North, Magadan

Long-term monitoring of the Crested auklet breeding population on Talan island displayed its continuous decline during the entire period of observation. By early 1990s, the size of the colony was estimated within 950 000 individuals, in 2000s – 650 000, in 2007-2008 – 260 000 – 300 000, in 2016-2017 – 35 000 -70 000 individuals. The species' breeding success also declined from the average 52,8% in 1987- 2006 to 16,7% in 2007-2017. We see the causes, which led that once abundant population down to the verge of extinction, in the changes of sea ice break timing, which affects the summer distribution and accessibility of macro-plankton in northern waters of the Sea of Okhotsk, as well as in the rapid growth of the Pacific herring stock. Crested auklets compete with the Pacific herring stock for the preferable food resource – the euphausids.

Keywords: *Aethia cristatella, population size, breeding success, Talan island, Sea of Okhotsk.*

Об авторах:

АНДРЕЕВ Александр Владимирович – доктор биологических наук, зав. лабораторией орнитологии, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000, Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: alexandrea@mail.ru.

ГОЛУБОВА Елена Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000, Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: elena_golubova@mail.ru.

Андреев А.В. Многолетняя динамика численности и успеха размножения конюги *Aethia cristatella* Pallas, 1769 на острове Талан (Охотское море) / А.В. Андреев, Е.Ю. Голубева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 15-30.

УДК 598.288:591.543(470.22)

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ЭКОЛОГИЮ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUC*А В КАРЕЛИИ*

А.В. Артемьев
Институт биологии – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра Карельский научный центр РАН, Петрозаводск

В ходе 38-летних исследований экологии мухоловки-пеструшки в северной зоне видового ареала (Республика Карелия, Россия) выявлены связи многих популяционных параметров с динамикой ряда климатических факторов. Установлено, что погода конца апреля – первой половины мая оказывала влияние не только на сроки прибытия птиц в гнездовую область, но и на уровень их выживаемости, систему спаривания и плотность гнездового населения. Ход температур воздуха во второй половине мая влиял на сроки массового начала гнездования и послебрачной линьки, а также на основные показатели размножения, включая его продуктивность. Погода в период выкармливания птенцов влияла на успешность размножения и будущую выживаемость потомства. Кроме того, она корректировала сроки начала послебрачной линьки птиц. Несмотря на неустойчивость весенне-летней погоды в регионе, в обследованной популяции не выявлено негативных тенденций основных репродуктивных показателей и динамики численности птиц.

***Ключевые слова**: климатические факторы, экология птиц, мухоловка-пеструшка, Ficedula hypoleuca.*

DOI: 10.26456/vtbio47

Введение. Известно, что климатические факторы определяют многие стороны экологии птиц, однако в большинстве исследований основное внимание уделяется анализу влияния изменений климата на ход фенологических явлений в их жизни и значительно реже анализируются связи с другими биологическими показателями, например, отражающими продуктивность популяции и др. (Newton, 1998; Sokolov, 2000; Соколов, 2006; Johansson et al., 2014; Bitterlin, van Buskirk, 2014;Valtonen et al., 2016; Halupka, Halupka, 2017; van de Pol et al., 2017 и др.). Исследования мухоловки-пеструшки в разных частях ареала выявили ряд изменений в экологии птиц, которые произошли в связи с современным потеплением климата. Помимо сдвигов сроков

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН (проект № 0221-2017-0046).

прилета и начала гнездования на более ранние календарные даты в ряде популяций, отмечено снижение величины кладки, изменение успешности и продуктивности размножения, а также заметное сокращение численности птиц в центральных и южных популяциях (Sanz, 2003; Both et al., 2006; Goodenough et al., 2009; Burger et al., 2012; Tomotani et al., 2017). Однако, несмотря на активное исследование влияния климата на экологию мухоловки-пеструшки в разных регионах Европы, остаются недостаточно изученными северные популяции, где не наблюдается выраженного положительного тренда весенних температур воздуха в последние десятилетия. Цель настоящей работы – анализ влияния некоторых климатических факторов на самые разные стороны экологии птиц в северной зоне ареала – на территории Карелии, в регионе, где не произошло столь значительного, как в центральной и южной Европе, повышения весенних температур воздуха.

Методика. Материалом для данной работы послужили результаты 38-летнего мониторинга (1980–2017 гг.) гнездового населения мухоловки-пеструшки на стационаре Маячино ИБ КарНЦ РАН, расположенном на юге Республики Карелия на побережье Ладожского озера (60º 46′ с.ш., 32º 48′ в.д.). Для привлечения дуплогнездников здесь в 1979–1980 гг. было вывешено 350 дощатых синичников, в дальнейшем их число варьировало по годам от 267 до 401. Искусственные гнездовья были размещены в типичных для региона таежных лесах на участке площадью около 10 км². Подробное описание района проведения работ, а также общие сведения по экологии обследованной популяции и основные методы исследований опубликованы ранее (Артемьев, 2008; 2013).

Характерной особенностью климата Карелии является его неустойчивость, связанная с высокой циклонической активностью и частыми чередованиями вторжений атлантических и арктических воздушных масс. Поэтому весенняя погода и сроки фенологических явлений здесь отличаются повышенной нестабильностью и значительными колебаниями по годам (Романов, 1961; Минин, 2000). Средняя годовая температура воздуха в районе исследований за вторую половину 20 века повысилась на 1,3ºС, это произошло за счет небольшого увеличения средних температур большинства месяцев, однако весной значимое потепление отмечено лишь в марте (Филатов, 2004). Основная же масса мухоловок-пеструшек появляется в районе исследования только в конце апреля – первой половине мая и держится осенью до конца сентября. Для характеристики погоды в эти месяцы были использованы данные метеостанции «Олонец», расположенной в 25 км к северо-востоку от стационара «Маячино» (http://rp5.ru/). Анализ

среднемесячных температур воздуха показал, что в период с 1980 по 2017 гг. значимо потеплели только июль, август и сентябрь. Согласно моделей линейной регрессии, градиент изменения температур июля и августа составил 0,06ºС в год, сентября – 0,05ºС (во всех случаях $p<0,05$). Тенденция незначительного потепления (на 0,04ºС в год) прослеживалась также в апреле и мае, но на фоне сильных межгодовых перепадов температур тренды были незначимыми.

В основу анализа легли подробные сведения о судьбе 3724 гнезд мухоловки-пеструшки и данные обследования 3388 самок (90% гнездившихся) и 2909 самцов (81% гнездившихся), включающие информацию о характере спаривания, продуктивности размножения, сроках послебрачной линьки и некоторые другие характеристики птиц. Для расчета медианы начала гнездования мухоловки-пеструшки использованы кладки, начатые в течение 30 дней после появления наиболее ранней в данном сезоне.

При обработке материала использованы обычные статистические методы. Связь переменных оценивали по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена, корреляционный и линейный регрессионный анализ проводили с помощью STATGRAPHICS.

Результаты и обсуждение. В ходе данного исследования экологии мухоловки-пеструшки в северной зоне видового ареала были выявлены связи многих популяционных параметров с динамикой некоторых климатических факторов. Как и в других частях ареала этого вида (Sokolov, 2000; Botch et al., 2004; Ahola et al., 2012), была выявлена значимая связь **сроков прилета птиц** в район гнездования с характером локальной погоды весной. Даты прилета первых особей в наш район исследования сильно варьировали по годам – от 27 апреля до 17 мая, они наиболее сильно коррелировали с показателями среднесуточных температур воздуха в период с 26 апреля по 20 мая ($r_s = -0,51$, $p <0,01$). При изменении этого показателя на 1ºС сроки прилета птиц сдвигались примерно на 1,8 дня ($p <0,05$).

С характером погоды также были тесно связаны основные параметры размножения птиц. Весенняя погода оказывала влияние на **систему спаривания** птиц. У мухоловки-пеструшки наряду с преобладающей моногамией существует регулярная полигиния (Lundberg, Alatalo, 1992), в нашей популяции около 5,3% самцов участвовали в формировании бигамных трио. Доля бигамных самцов варьировала по годам от 0 до 18,3%, причем чаще такая форма спаривания регистрировалась в холодные поздние весны. Наиболее тесно частота полигинии была связана со значениями среднесуточных температур воздуха в период с 26 апреля по 20 мая ($r_s = -0,33$, $p <0,05$).

Вероятно, эта связь обусловлена гендерными различиями выживаемости птиц в период прилета и распределения их по территории гнездовой области. Самцы этого вида прилетают на места гнездования примерно на неделю раньше самок. В условиях неустойчивой весенней погоды, с характерными для Карелии частыми возвратами холодов, в первые дни пребывания в районе размножения их смертность может повышаться и приводить к изменению соотношения полов в пользу самок и росту числа полигинных связей. Частота полигинии была связана также со значениями среднесуточных температур воздуха в период массового начала кладки (медиана начала кладки ±2 дня) (r_s = 0,32, p <0,05). Даты медианы начала кладки варьировали по годам от 21 мая до 6 июня. В теплую погоду в этот период повышалась токовая активность самцов на вторичных территориях и, соответственно, возрастала вероятность формирования полигинных трио.

Как и в других частях ареала, погодные условия отражались на **сроках размножения** птиц. Даты начала первых кладок наиболее тесно коррелировали со среднесуточной температурой воздуха в период с 1 по 20 мая (r_s = -0,71, p <0,001), а медиана начала гнездования – со среднемесячной температурой мая (r_s = -0,8, p <0,001). Как было установлено ранее (Артемьев, 2002), наиболее точным предиктором медианы начала размножения обследованной популяции выступала дата накопления суммы эффективных температур 150ºС (r_s = 0,66, p <0,01). Этот показатель оказался хорошим индикатором сроков массового гнездования мухоловки-пеструшки на сходных широтах на обширном пространстве Фенноскандии, что подтвердили исследования биологии птиц в юго-западной Финляндии (Laaksonen et al., 2006; Ahola et al., 2012).

При анализе многолетней динамики сроков размножения обследованной популяции обнаружен постепенный сдвиг дат начала первой кладки и медианы начала размножения на более ранние, со скоростью 0,16 и 0,14 дня в год (p <0,05). Очевидно, на фоне слабого (и не значимого) повышения майских температур воздуха в районе исследований происходили и некоторые другие изменения весенних фенологических явлений, на которые, вероятно, реагировали птицы.

Характер весенней погоды во многом определял **основные репродуктивные показатели** птиц. Со средними суточными температурами второй половины мая были связаны величина кладки (r_s = 0,5, p <0,001), выводка (r_s = 0,41, p <0,01) и продуктивность размножения (число слетков на гнездящуюся самку) (r_s = 0,44, p <0,01). При изменении среднесуточной температуры на 1ºС, продуктивность размножения самки менялась на 0,09 слетка (p <0,01). Учитывая, что этот показатель в среднем составлял 4,6 слетка на самку за сезон,

повышение температуры на 1ºС вело к росту продуктивности размножения на 2%. Значения среднесуточных температур второй половины мая колебались по годам от 6,5 до 16,7ºС, и нередко вели к изменениям продуктивности размножения птиц в смежные сезоны на 10-15%.

Значимое влияние на размножение птиц оказывала и погода июня в период выкармливания птенцов. Медиана вылупления птенцов в среднем приходилась на 16 июня с вариациями по годам от 9 до 25 июня. Продуктивность размножения птиц была значимо связана со среднесуточной температурой в течение 10 дней после этих дат (r_s = 0,27, p <0,05) и с суммой осадков за третью декаду июня (r_s = -0,27, p <0,05). Показатель возврата птиц в район рождения, также позитивно коррелировал со среднесуточной температурой в течение 10 дней после медианы их вылупления (r_s = 0,31, p <0,05). Т.е. вероятность достижения птенцами годовалого возраста зависела от погоды в период их выкармливания. Очевидно, описанные связи отражают влияние погодных условий на птиц через динамику их кормовой базы. Температура и осадки являются важными факторами, определяющими жизнедеятельность беспозвоночных животных. В холодную дождливую погоду при снижении их активности и уходе в укрытия, птицы испытывали затруднения в сборе корма для своих выводков. В такие сезоны наблюдался значительный отход птенцов в гнездах и снижение массы тела слетков. А с кондицией слетков перед вылетом из гнезда связана их будущая выживаемость.

Анализ многолетней динамики основных параметров репродукции обследуемой популяции показал, что несмотря на существенные межгодовые колебания величины кладки, выводка, продуктивности размножения и частоты возврата птиц в район рождения, направленного изменения этих показателей на протяжении исследованного периода не произошло.

Показано, что в ряде популяций мухоловки-пеструшки происходит отставание сроков гнездования от хода фенологических явлений в природе, и это негативно отражается на величине кладки, выводка, успешности размножения и качестве потомства (Sanz, 2003; Both et al., 2006; Goodenough et al., 2009; Botch, 2010). Подобные тенденции отмечены не только в центральных и южных частях видового ареала, где существенно повысились весенние температуры воздуха, но и в регионах слабо затронутых потеплением. Так, в юго-западной Финляндии у мухоловки-пеструшки уменьшилась средняя величина кладки и началось постепенное расхождение медианы начала гнездования с датой накопления суммы эффективных температур 150ºС, что привело к снижению частоты возврата птиц в район рождения (Laaksonen et al., 2006; Ahola et al., 2012). Но в нашей

популяции птицы адекватно реагировали на изменения фенологии в гнездовой области и достаточно точно подстраивали ход размножения к изменениям среды обитания, не снижая его продуктивности и качества потомства. Свидетельством относительно благополучного состояния популяции служит и отсутствие значимого отрицательного тренда динамики плотности гнездового населения за 38-летний период мониторинга.

Важным этапом годового цикла птиц является **послебрачная линька**. Мухоловки-пеструшки проводят ее в гнездовой области в июне – августе. Сроки смены оперения у данного вида контролируются эндогенно и настройка цирканного цикла происходит на зимовках на основе фотопериода в предмиграционный период (Gwinner, 1996). Помимо этого, в корректировке сроков линьки участвует ряд модифицирующих факторов, действующих в гнездовой области (Артемьев, 2008). К числу таких факторов относится и характер весенне-летней погоды. В районе исследований самцы приступали к смене оперения с 30 мая по 11 июля, (медиана – 19 июня), а самки – с 5 июня по 22 июля (медиана – 28 июня). Ежегодные даты медианы начала линьки самцов были связаны с температурами последней декады мая (r_s = -0,75, p <0,001). Столь же тесно этот показатель был связан и с датой накопления суммы эффективных температур 150ºС (r_s = 0,7, p <0,001). Погода июня также отражалась на сроках линьки птиц. Медиана начала линьки самцов слабо, но значимо коррелировала с суммой осадков за первую декаду июня и со среднесуточной температурой в этот период (r_s = 0,28, и r_s = -0,34 p <0,05). С последним показателем была связана и медиана начала линьки самок (r_s = -0,28, p <0,05). Влияние весенней погоды на сроки линьки отчасти опосредовано через ее тесную связь со сроками размножения. Известно, что участие птиц в размножении сдерживает наступление линьки и сдвигает сроки ее начала. Это подтверждают прямые связи медианы начала линьки самцов с медианами начала кладки (r_s = 0,74, p <0,001) и вылупления птенцов (r_s = 0,83, p <0,001). Помимо этого, весенняя погода могла влиять на состояние кормовой базы птиц. Известно, что в умеренных и высоких широтах критическим периодом для листогрызущих насекомых являются первые дни после выхода гусениц из яиц: в это время они наиболее чувствительны к температуре, и после холодных весен их численность сокращается в 5–6 раз по сравнению с обычным уровнем (Иноземцев, 1978). Вероятно, рост весенних температур способствовал формированию богатой кормовой базы птиц в летний период и этим инициировал раннее начало линьки. Погода начала июня, по-видимому, влила на активность и доступность для птиц их пищевых объектов, и таким образом стимулировала или сдерживала начало этого энергоемкого процесса.

Плотность гнездового населения птиц также зависела от характера весенней погоды и хода фенологических явлений в апреле – мае. Теплые ранние весны способствовали росту численности мухоловки-пеструшки, а холодные поздние приводили к ее падению. Наиболее важным для птиц был период прилета и распределения их по территории – изменения плотности населения были связаны со значениями среднесуточных температур воздуха в период с 21 апреля по 10 мая (r_s = 0,32, p <0,05). Среди других фенологических показателей анализируемый параметр наиболее тесно коррелировал со средней датой начала первых кладок большой синицы (r_s = -0,44, p < 0,01). При сдвиге сроков начала гнездования больших синиц на 1 день, плотность населения мухоловки-пеструшки изменялась на 1,2% от уровня предшествующего сезона (p <0,05). Сроки массового начала размножения синиц выступают как фенологический показатель, отражающий время наступления благоприятной экологической обстановки для насекомоядных птиц (комфортная погода и достаточная для продуцирования кладки синиц кормовая база). Средняя дата начала первых кладок больших синиц в 1980-2017 гг. – 11 мая, первые мухоловки-пеструшки прилетали в район исследований в близкие с этим событием сроки, в среднем 6 мая, состояние погоды и кормовой базы в это время, по-видимому, отражалось на выживаемости птиц. Прямое влияние весенней погоды на плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки, обнаружено и в других частях ареала. Так, в финской Лапландии погода мая и начала июня была главным фактором, определяющим динамику популяции (Järvinen, 1989), а на Куршской косе численность птиц была связана с температурами апреля (Sokolov, 2000).

Для перелетных птиц умеренных и высоких широт период прилета в гнездовую область и распределения их по территории является одним из критических этапов годового цикла, т.к. из-за нестабильности внешних условий он может сопровождаться повышенной смертностью (Newton, 1998; Паевский, 1999). В обследованной нами популяции это подтверждают прямые связи весенней погоды с показателями, отражающими ежегодную **выживаемость птиц**, – частотой возврата самцов на места прежнего гнездования и первогодков в район рождения. Названные переменные коррелировали со среднесуточной температурой воздуха в период с 26 апреля по 20 мая (r_s =0,32 и r_s =0,31, p <0,05, соответственно). Для самцов мухоловки-пеструшки характерны устойчивые связи с гнездовой территорией в течение жизни: в разных частях ареала почти все выжившие птицы возвращаются в район своего прежнего размножения (von Haartman, 1960; Lundberg, Alatalo, 1992). Поэтому, межгодовые вариации частоты возврата самцов в район гнездования

отражают колебания их выживаемости. Полученные нами результаты регрессионного анализа связи этого показателя с погодой в период с 26 апреля по 20 мая свидетельствуют о том, что с повышением среднесуточной температуры воздуха в этот период на 1ºС выживаемость птиц увеличивается на 1,5% ($p < 0,05$).

Птицы автохтонного происхождения играли незначительную роль в динамике местного населения – на их долю приходилось менее 8% гнездящихся птиц. Однако, возврат первогодков в район рождения положительно коррелировал с долей первогодков среди вселяющихся на контролируемую территорию птиц неизвестного происхождения (как самцов $r_s = 0,59$, так и самок $r_s = 0,61$, $p < 0,01$), по-видимому, изменчивость этого показателя отражала уровень выживаемости птиц на первом году жизни.

Влияние весенней погоды на межгодовые перепады численности может быть связано не только с изменением выживаемости птиц разных возрастных групп, но и с вариациями доли участвующих в размножении первогодков и интенсивности притока иммигрантов. Известно, что у птиц разных видов, в том числе и у мухоловки-пеструшки, часть особей не участвует в размножении и образует популяционный резерв. В Германии в окрестностях Брауншвейга около 60% самцов и 40% самок мухоловки-пеструшки не приступали к гнездованию и оставались холостыми, причем основную массу среди них составляли первогодки (Sternberg, 1989). Предполагается, что на вступление в размножение молодых птиц влияет плотность гнездового населения, наличие свободных дупел или гнездовий, а также весенняя погода (Чаун 1958; Стернберг и др., 2001; Sternberg et al., 2002). Помимо этого, на ход физиологических процессов, связанных с размножением, влияет температурный режим весны (Silverin, 1995; Meijer et al., 1999). Погодные условия в период прилета и распределения по территории отражаются на физиологии птиц, стимулируя или угнетая ход репродуктивных процессов, и через изменение соотношения холостых и участвующих в размножении первогодков могут влиять на плотность гнездового населения.

Влияние весенней погоды на динамику численности птиц может быть связано и с перераспределением их по ареалу. Известно, что низкие температуры могут задерживать перелетных птиц на трассе весенней миграции, и способствовать оседанию части особей на подходе к району гнездования. В крайних северных областях ареалов флуктуации численности часто бывают связаны с погодой: в холодные весны птицы не долетают до своих территорий и размножаются южнее, где плотность населения возрастает (Рябицев, 1993). Не исключено, что подобное перераспределение по территории происходит и у мухоловки-пеструшки в нашем регионе.

Заключение. В Карелии климатические факторы влияли на все основные этапы годового цикла мухоловки пеструшки, проходящие в гнездовой области. Критическим периодом для птиц исследуемого региона является конец апреля – первая половина мая – время прилета и распределения их по территории. Погода в этот период, помимо корректировки сроков прилета и начала размножения, влияла на выживаемость птиц, характер спаривания и плотность гнездового населения.

Температурный режим второй половины мая влиял на сроки массового начала гнездования и послебрачной линьки, а также на основные показатели размножения, включая его продуктивность. Погода в период выкармливания птенцов отражалась на продуктивности размножения и влияла на будущую выживаемость потомства. Кроме того, она корректировала сроки начала послебрачной линьки птиц.

Несмотря на неустойчивость весенне-летней погоды в регионе, в обследованной популяции не выявлено негативных тенденций динамики основных репродуктивных показателей и плотности гнездового населения. Это свидетельствует о достаточно широкой норме реакции птиц на климатические факторы, действующие в гнездовой области, позволяющей популяции поддерживать свое стабильное существование в неустойчивой среде обитания. Вероятно, в большинстве случаев влияние погоды на птиц было опосредованным, через динамику их кормовой базы, но для подтверждения этого предположения необходимо проводить специальные детальные исследования.

Список литературы

Артемьев А.В. 2002. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca,* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. Т. 81. № 7. С. 84-849.

Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 268 с.

Артемьев А.В. 2013. Влияние изменений климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии // Экология. Т. 44. № 3. С. 221-229.

Минин А.А. 2000. Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. М.: Изд-во АБФ. 160 с.

Паевский В.А. 1999. Адаптивная сущность сезонных миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелеты? // Зоол. журн. Т. 78. № 3. С. 303-310.

Романов А.А. 1961. О климате Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР. 140 с.

Рябицев В.К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука Урал. отделение. 296 с.

Соколов Л.В. 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 317-341.

Стернберг Х., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Шварц А., Керимов А.Б. 2001. Экспериментальное изучение популяционного резерва у мухоловки-пеструшки в России и в Германии // Матер. конф., посв. 250-летию МГУ им. Ломоносова и 90-летию Звенигородской биостанции им. Скадовского. М. С. 150-152.

Чаун М.Г. 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 73-99.

Филатов Н.Н. (ред.) 2004. Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Изд-во Кар НЦ РАН. 224 с.

Ahola M., Laaksonen T., Eeva T., Lehikoinen E. 2012. Selection on laying date is connected to breeding density in the Pied flycatcher// Oecologia. V. 168. №3. P. 703-710.

Bitterlin L.R., van Buskirk J. 2014. Ecological and life history correlates of changes in avian migration timing in response to climate change // Climate Research. V. 61. № 2. P. 109-121.

Both C. 2010. Food availability, mistiming and climatic change // Effects of climate change on birds. Møller A.P., Fiedler W. and Berthold P. (eds.). Oxford: Oxford University Press. P. 129-147.

Both C., Artemyev A.V., Blaauw B. Cowie R.J., Dekhuizen A.J., Eeva T., Enemar A., Gustafsson L., Ivankina E.V., Jarvinen A., Metcalfe N.B., Nyholm N.E.I., Potti J., Ravussin P.-A., Sanz J.J, Silverin B, Slater F.M., Sokolov L.V., Torok J., Winkel W., Wright J., Zang H., Visser M.E. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier// Proceedings of the Royal Society B. V. 271. P. 1657-1662.

Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M. Visser M. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird // Nature. V. 441. P. 81-83.

Burger C., Belskii E., Eeva T., Laaksonen T., Magi M., Mand R., Qvarnstrom A., Slagsvold T., Veen T., Visser M., Wiebe K.L., Wiley C., Wright J., Both C. 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation // Journal of Animal Ecology 2012. V. 81. № 4. P. 926-936

Goodenough A.E., Elliot S.L., Hart A.G. 2009. The challenges of conservation for declining migrants: are reserve-based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? // Ibis V. 151. P. 429-439.

Gwinner E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration // Ibis. V. 138. P. 47-63.

Halupka L, Halupka K. 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // Proceedings of the Royal Society B. V. 284. № 1867. 20171710 DOI: 10.1098/rspb.2017.1710

Järvinen A. 1989. Patterns and causes of long-term variation in reproductive traits of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // Ornis Fennica. V. 66. P. 24–31.

Johansson J., Smith H.G., Jonzén N. 2014. Adaptation of reproductive phenology to climate change with ecological feedback via dominance hierarchies // Journal of Animal Ecology. V. 83. № 2. P. 440-449

Laaksonen T., Ahola M., Eeva T., Väisänen R.A., Lehikoinen E. 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied flycatcher // Oikos. V. 114. P. 277-290.

Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. The Pied Flycatcher. London: T. and A.D. Poyser. 267 p.

Meijer T., Nienaber U., Lancer U., Trillmich F. 1999. Temperature and timing of egg-laying of European starlings // Condor. V. 101. P. 124-132.

Newton I. 1998. Population Limitation in Birds. London: Academic Press. 597 p.

Sanz J.J. 2003.Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe// Ecography. V. 26. P. 45-50.

Silverin B. 1995. Reproductive adaptations to breeding in the North // American Zoologist. V. 35. P. 191-202.

Sokolov L.V. 2000. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // Avian Ecology and Behaviour. V. 5. P. 79-104.

Sternberg H. 1989. Pied Flycatcher // Newton I. (ed.) Lifetime reproduction in birds. London: Academic Press. P. 55-74.

Sternberg H., Grinkov V., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kerimov A.B., Schwarz A. 2002. Evaluation of the sice and composition of nonbreeding surplus in a Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia //Ardea. V.90. №3 (spec. issue). P. 461-470.

Tomotani B.M., van der Jeugd H., Gienapp P., de la Hera I., Pilzecker J., Teichmann C., Visser M.E. 2017. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. // Global Change Biology. 2017.V. 24. № 2. P. 823-835.

Valtonen A., Latja R., Leinonen R., Pöysä H. 2016. Arrival and onset of breeding of three passerine birds in Eastern Finland tracks climatic variation and phenology of insects // Journal of Avian Biology. V. 48. № 6. P. 785-795

van de Pol M., Jenouvrier S., Cornelissen J.H.C., Visser M.E. 2017. Behavioural, ecological and evolutionary responses to extreme climatic events: challenges and directions // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 372. №1723. 20160134. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0134

von Haartman L. 1960. The ortstreue of the Pied Flycatcher // Proceedings XII International Ornithological Congress. V. 1. Helsinki. S. 226-273

INFLUENCE OF CLIMATE ON THE ECOLOGY OF THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* IN KARELIA

A.V. Artemyev
Institute of Biology of the Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk

38-years long research of Pied flycatcher in the northern part of the species range (Karelia, Russia) revealed the link of many populational characteristics with the dynamics of a number of climatic factors. The weather in the end of April - the first half of May influenced not only the timing of birds' arrival in the breeding area, but also their survival rate, mating system and density of the nesting population. The ambient temperature during the second half of May influenced the time when the mass breeding starts as well as the time of the postnuptial molt. The temperature of the second half of May also influenced breeding parameters of pied flycatcher, including their productivity. Weather conditions during the feeding of chicks affected the breeding success and survival of the offsprings. The weather also affected the time of the beginning of the postnuptial molt. Despite the instability of spring-summer weather in the region, the surveyed population showed negative trends neither in basic reproductive indicators nor in the number dynamics.
***Ключевые слова**: climatic factors, the ecology of birds, Pied flycatcher, Ficedula hypoleuca.*

Об авторе

АРТЕМЬЕВ Александр Владимирович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН, 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, e-mail: ficedul@gmail.com.

Артемьев А.В. Влияние климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии / А.В. Артемьев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 31-42.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 43-53.

УДК 574.32, 591.582.2

РЕКЛАМНАЯ ВОКАЛИЗАЦИЯ САМЦОВ ЛУГОВОГО ЧЕКАНА *SAXICOLA RUBETRA L.*: ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СХОДСТВО ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ В ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ*

Т.М. Вайтина, Д.А. Шитиков
Московский педагогический государственный университет, Москва

В статье представлены результаты исследования возрастной изменчивости индивидуальных репертуаров самцов лугового чекана *S. rubetra* на популяционном и индивидуальном уровнях. Рассмотрено сходство индивидуальных репертуаров в локальной популяции. Проанализированы записи вокализации 40 самцов, полученные на ограниченном участке (104 га) заброшенных полей в Национальном Парке «Русский Север» (Вологодская область). Всего было выделено 45 типов песен, размер индивидуального репертуара составил в среднем 23,5 ± 7,6 типов песен (от 9 до 34). Размер индивидуального репертуара существенно увеличивался с возрастом. Величина индекса Жаккара репертуаров варьировала от 0,5 до 0,7 и не зависела от расстояния между территориями самцов.

Ключевые слова: *песня, луговой чекан, Saxicola rubetra, размер репертуара, сходство индивидуальных репертуаров, возрастная изменчивость репертуара.*

DOI: 10.26456/vtbio48

Введение. Пение многих видов воробьиных птиц состоит из набора стереотипных (в той или иной степени) типов песен. При этом размер вокального репертуара (т.е. число разных типов песен у данной особи) обладает значительной вариабельностью (Catchpole, Slater, 2008). У одних видов в состав репертуара входит всего от одного до нескольких типов песен (Nordby et al., 2002), у других – десятки и сотни (Kiefer et al., 2009). Считается, что разнообразие индивидуального репертуара содержит в себе определенную информацию о качестве самца, например, может сигнализировать о его способности занимать хорошую территорию и заботиться о потомстве (Hesler et al., 2012).

Размер индивидуального репертуара воробьиных птиц может увеличиваться с возрастом (Garamszegi et al., 2007). При этом у одних

* Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты 13-04-00745 и 16-04-01383).

видов птиц репертуар увеличивается только в начале жизни – т.е., если говорить о половозрелых особях, в промежутке от второго календарного года жизни к третьему (Balsby, 2000a; Kiefer et al., 2009). А у других видов – изменяется в течение всей жизни (Mountjoy and Lemon, 1995).

В основе этой изменчивости лежат, вероятно, межвидовые различия в вокальном обучении. Известно, что молодым птицам для развития нормальной песни необходимо слышать пение собственного вида. Такая восприимчивость к вокализации других особей может сохраняться в течение всей жизни, либо сокращаться или вовсе угасать к возрасту 1–3 лет (Catchpole and Slater, 2008). Одно из следствий вокального обучения – явление «*song sharing*», т.е. исполнение разными самцами одинаковых («общих») типов песен (обзор см. у Kipper, Kiefer, 2010).

В мировой литературе имеется целый ряд исследований как возрастной изменчивости, так и сходств индивидуальных репертуаров (song sharing) у разных видов воробьиных птиц. Однако, большинство видов, в том числе объект нашего исследования, остаются неизученными в этом плане. В данной статье мы приводим результаты исследования возрастной изменчивости индивидуальных репертуаров самцов лугового чекана *S. rubetra* и оцениваем сходство репертуаров разных особей в локальной популяции.

Методика. Исследование проведено в южной части Национального парка «Русский Север» (Кирилловский р-н Вологодской области, 59°46′ с.ш., 38°22′ в.д.) на участке заброшенных сельскохозяйственных земель площадью 104 га. На модельной площадке в 2012–2014 и 2016 гг. проводили поиск гнезд лугового чекана. Взрослых самцов отлавливали на гнездах на 6–7 день после вылупления птенцов с помощью паутинных сетей, определяли их возраст, различая птиц второго календарного года и более старших (Jenni and Winkler, 1994), и метили индивидуальными комбинациями цветных колец.

Пение записывали только у холостых самцов в начале каждого гнездового сезона. Мы делали это в утренние часы, в сухую маловетреную погоду, используя диктофон Marantz PMD 670 и направленный конденсаторный микрофон RODE NTG-1. Птиц записывали не менее 10-15 минут с расстояния 10-50 м, добиваясь максимально чистого звучания песен в записи. Анализировали фонограммы как меченых самцов, вернувшихся в район рождения или предыдущего гнездования (n = 16), так и немеченых (n = 23), которых отлавливали позже на гнездах.

В основной анализ включены записи пения, состоящие из 40 песен и полученные от 39 самцов. Эти фонограммы использовали для

оценки влияния возраста на размер индивидуального репертуара, а также для изучения степени сходства индивидуальных репертуаров. Чтобы оценить репрезентативность выборки из 40 песен, у 20 самцов из 39 мы дополнительно анализировали более длительные последовательности, содержащие не менее 160 песен. Более тонкие возрастные изменения в размере репертуара оценивали по выборке из 6 индивидуально меченых особей, пение которых записывалось два года подряд. Размер репертуара этих самцов оценивали по фонограммам, содержавшим 75 последовательных песен.

Визуализацию фонограмм осуществляли с помощью программы «Syrinx 2.5» (Burt, 2001). Размер песенного репертуара определяли как число различных типов песен, исполненных особью (Kroodsma, 1982). Под типом песни понимали акустическую конструкцию, которая имеет устойчивую структуру и регулярно повторяется в неизменном (или малоизменённом) виде несколько раз на протяжении сеанса пения; песни, которые имели одинаковые или похожие звуки, считали песнями одного типа (Панов, Опаев, 2011). Общими для двух самцов считали песни, сходные по набору звуков и порядку их размещения внутри песни (Панов и др., 1978).

Влияние возраста самца на размер его репертуара оценивали с помощью обобщённых линейных моделей со смешанными эффектами (GLMM). Размер индивидуального репертуара использовали в качестве зависимой переменной, распределенной по Пуассону, возраст был дискретным фиксированным эффектом (1- самцы второго календарного года жизни, 2 - самцы старше второго календарного года жизни), а год и индивидуальный номер самца являлись случайными факторами. Моделирование проводили с помощью пакета lme4 (Bates et al., 2014) в среде R.2.3 (R Core Team 2015).

Для оценки степени сходства индивидуальных репертуаров применяли индекс Жаккара, который рассчитывали с помощью пакета betapart (Baselga, 2013) в среде R.2.3 (R Core Team 2015). Для оценки связи между индексом Жаккара двух данных самцов и расстоянием между их территориями применяли тест Мантеля (Mantel-test) из пакета ecodist (Goslee et al., 2013). В качестве меры расстояния между территориями использовали расстояние между гнездами, которое рассчитывали с помощью пакета geosphere (Hijmans et al., 2014) в среде R.2.3 (R Core Team 2015).

Результаты. Чеканы обычно исполняют каждый тип песни отдельно (одиночные песни), т.е. он отделен четкой паузой от других таких же. Но иногда самцы объединяют 2–3 типа в одной песне, исполняя их последовательно и без пауз (слитно) (рис.1). Одиночные песни составили 82,3% проанализированных песен, доля сдвоенных песен была 17,45%, а строенных – 0,25%. «Слитное» исполнение разных

типов песен встречается и у восточного соловья *Luscinia luscinia* L. (Ivanitskii et al., 2016).

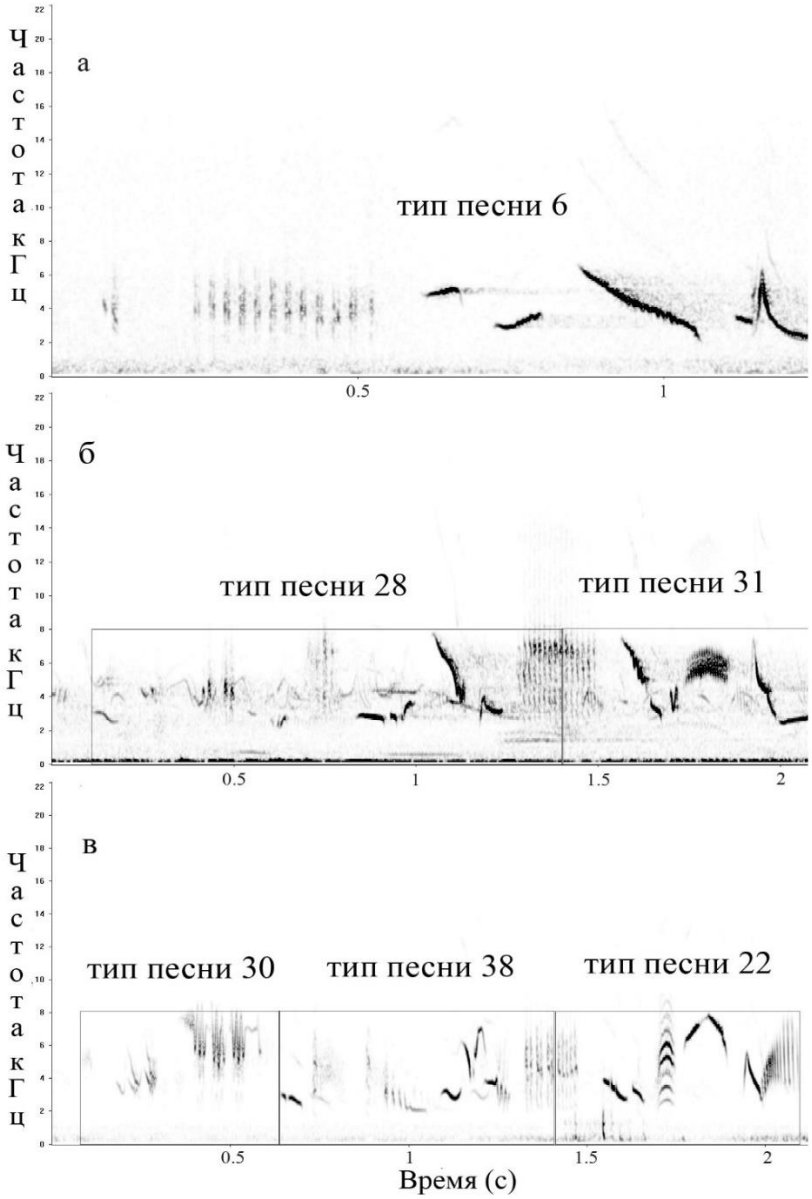


Рис.1. Спектрограммы одиночных (а), сдвоенных (б) и строенных (в) песен самцов лугового чекана. Прямоугольными фигурами обозначены типы песен в составе сдвоенных и строенных песен.

Всего в репертуаре локальной популяции лугового чекана было обнаружено 45 типов песен. Средний размер индивидуального репертуара самца составил 23,5±7,6 типов (от 9 до 34), что сопоставимо с аналогичными данными для других представителей семейства Muscicapidae (Garamszegi et al., 2007; Sethi et al., 2014; Ivanitskii et al.,

2016). Вероятность появления нового типа песни в зависимости от количества уже проанализированных песен в фонограмме варьировала индивидуально. Так, для выявления относительно полного размера индивидуального репертуара у одних самцов было достаточно 40 песен, у других – 100, но отдельные особи продолжали добавлять новые типы песен и после 140 исполненных песен: лишь затем графики аккумуляции выходили на плато (рис.2). В целом можно заключить, что анализ 40 последовательных песен позволяет репрезентативно оценить репертуар данной особи.

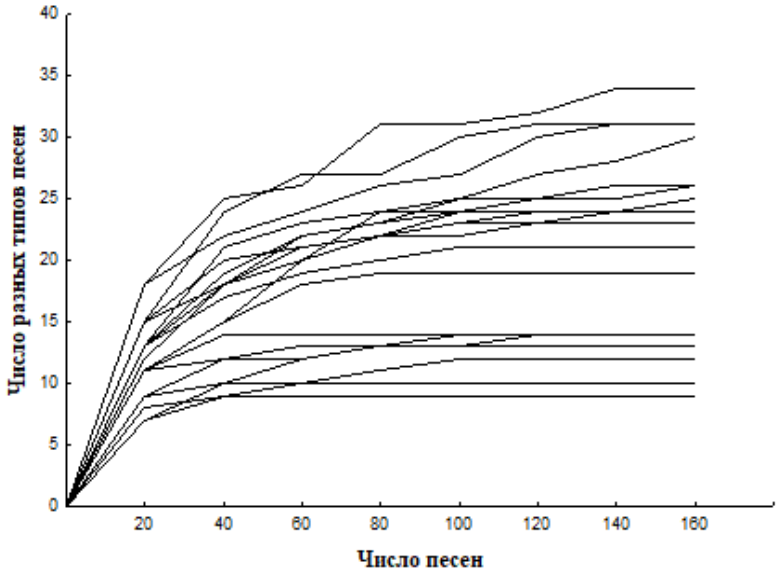


Рис. 2. Графики аккумуляции новых типов песен в зависимости от общего числа проанализированных песен 20 самцов лугового чекана

Возраст самца значимо влиял на размер его индивидуального репертуара ($\beta = 0{,}29 \pm 0{,}1$; $p < 0{,}05$). Самцы второго календарного года жизни (т.е. впервые размножавшиеся) имели в среднем (± SD) 14,0 ± 8,5 типов песен, в то время как самцы старше второго календарного года жизни исполняли 24,0 ± 7,1 типа.

Сравнение репертуаров 6 индивидуально меченых птиц в разные годы жизни показало, что максимальное увеличение репертуара (на 12–14 типов песен, n=3) происходило между вторым и третьим календарными годами жизни. От третьего календарного года жизни к четвёртому размер репертуара самца также увеличивался, но не столь значительно – на 5–7 типов песен (n=3). Наряду с добавлением новых типов песен, некоторые типы «выпадали»: в возрастных промежутках от второго календарного года жизни к третьему и от третьего к четвёртому «выпало», соответственно, 1–4 и 3–6 типов песен. Таким образом, луговой чекан относится к видам птиц, у которых размер

репертуара увеличивается преимущественно от второго календарного года жизни к третьему, по сравнению с более поздними возрастами (Balsby, 2000a; Garamszegi et al., 2007; Kiefer et al., 2009).

В локальной популяции большинство типов песен было исполнено почти половиной самцов. Один тип песни в среднем исполнялся 17 самцами, наиболее редкие типы—встречались в репертуаре 2 самцов, самые распространенные – у 35. Таким образом, с одной стороны, не было ни одного типа песни, который был бы общим для всех самцов. С другой – не выявлено индивидуальных типов, свойственных лишь одной особи. Среднее (± SE) за 4 года значение индекса Жаккара составило 0,62 ± 0,01. Это сопоставимо со значениями, полученными для некоторых других видов певчих воробьиных (Wegrzyn and Leniowski, 2010; Sosa-López and Mennill, 2013), но значительно выше, чем у близкородственного чёрного чекана *Saxicola caprata L.* (0,35 ± 0,02: Sethi et al., 2014). Мы не обнаружили статистически значимых корреляций между индексами Жаккара индивидуальных репертуаров самцов и расстоянием между их гнездами (табл. 1, рис. 3). Отчасти это может быть связано с тем, что мы не записывали пение соседних самцов (Palmero et al., 2013; Demko et al., 2016).

Таблица 1

Индексы Жаккара индивидуальных репертуаров в локальной популяции и их связь с расстоянием между гнездами

Год	Число записанных самцов	Средний индекс Жаккара индивидуальных репертуаров (±SE)	Связь между индексом сходства репертуаров и расстоянием между гнездами (тест Мантеля)
2012	5	0,47 ± 0,05	r = -0,43, p = 0,88
2013	7	0,53 ± 0,04	r = -0,29, p = 0,73
2014	19	0,67 ± 0,01	r = -0,03, p = 0,59
2016	9	0,46 ± 0,02	r = -0,1, p = 0,66

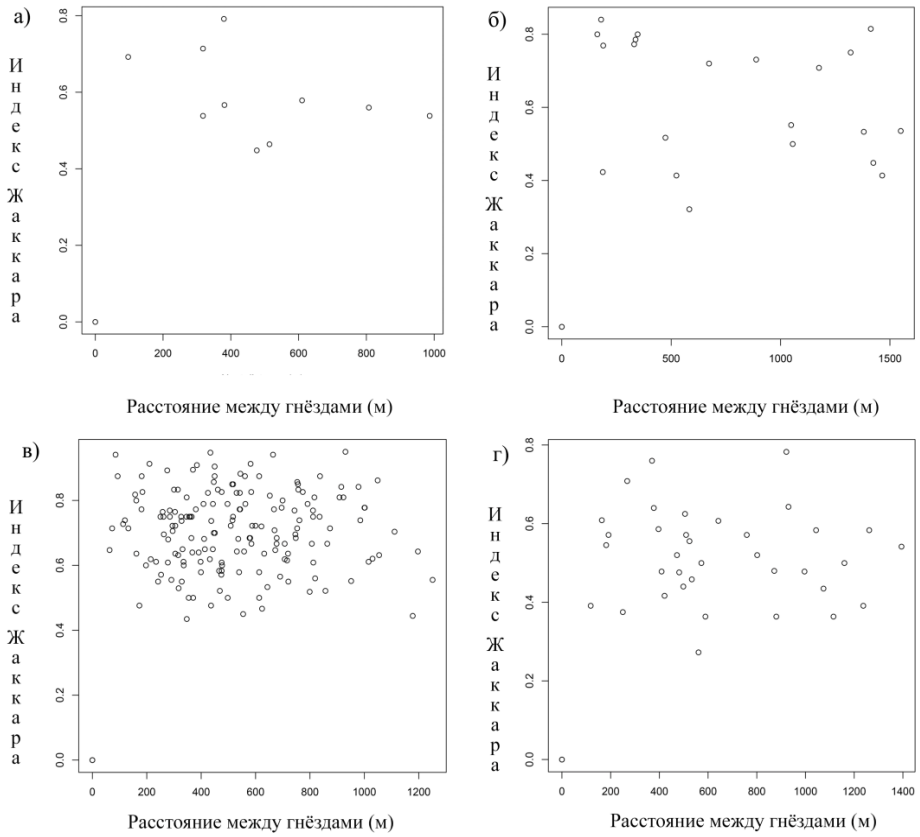


Рис. 3. Парные индексы Жаккара индивидуальных репертуаров и расстояния между гнёздами самцов лугового чекана в разные годы исследования: а) 2012 год; б) 2013 год; в) 2014 год; г) 2016 год

Обсуждение. Молодые птицы могут выучивать песни на одной из стадий своего жизненного цикла (Catchpole and Slater, 2008).

Во-первых, птенцы могут запоминать песни взрослых на местах гнездования. Однако, самцы лугового чекана прекращают петь намного раньше, чем птенцы покидают гнездо, а холостых и активно поющих особей к концу гнездового цикла очень немного (Вайтина, неопубликованные данные). Таким образом, в первые месяцы жизни чеканы едва ли могут слышать пение взрослых особей. Кроме того, большинство самцов второго календарного года жизни, прилетающих на места гнездования, родились в другом месте (Shitikov et al., 2015). Поэтому, если бы они обучались петь на местах рождения, состав песен дефинитивного репертуара существенно разнился бы между разными самцами, что на наших данных не выполняется.

Во-вторых, молодые самцы могут запоминать песни на местах зимовки или во время миграционных остановок, как это выявлено у болотной камышевки *Acrocephalus palustris* (Dowsett-Lemaire, 1979). Известно, что луговые чеканы также поют на зимовках (Will Cresswell, личное сообщение). Однако, имеется обстоятельство, противоречащее преимущественному обучению молодых на зимовках. Известно, что зимующие в одном районе самцы разлетаются для гнездования по обширной территории Восточной Европы (Blackburn et al., 2017). И, вероятно, наоборот: в одном месте могут гнездиться самцы с разных зимовок. В этом случае сходство индивидуальных репертуаров должно быть небольшим, но этого как раз не наблюдается.

В-третьих, самцы могут выучить песни весной на местах гнездования, прилетев сюда на следующий год после рождения, т.е. на второй календарный год жизни (Catchpole, Slater, 2008). Мы предполагаем, что именно этот вариант характерен для лугового чекана. Молодые самцы могут выучивать песни в течение короткого периода перед установлением территории сразу после возвращения с первой в своей жизни зимовки. Это предположение хорошо объясняет высокий уровень сходства репертуаров самцов изученной популяции, наряду с отсутствием корреляции индекса сходства репертуаров с расстоянием между индивидуальными территориями.

В рассмотренное предположение хорошо укладывается также выявленная нами способность молодых чеканов запоминать новые типы песен, как минимум – на втором и третьем годах жизни. Выше мы показали, что размер репертуара самцов второго календарного года меньше, чем у более старших птиц. При этом наиболее заметное увеличение репертуара наблюдается от второго календарного года жизни к третьему.

В организации полевых работ в Вологодской области неоценимую помощь оказали сотрудники администрации национального парка «Русский Север» и лично А.Л. и Л.В. Кузнецовы. Авторы признательны А.С. Опаеву и В.В. Иваницкому за полезные комментарии и предложения по написанию статьи.

Список литературы

Панов Е. Н., Костина Г. Н., Галиченко М. В. 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 4. С. 569-581.

Панов Е.Н., Опаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). М.: Этология и зоопсихология. С. 1-31.

Balsby T.J.S. 2000a. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats Sylvia communis. Journal of Avian Biology. V. 31. P. 56-62.

Baselga A. 2013. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. Ecography. V. 36. P. 124-128.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2014. Lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4 R package version 10-6.

Blackburn E., Burgess M., Freeman B., Risely A., Izang A., Ivande S., Hewson C., Cresswell W. 2017. Low and annually variable migratory connectivity in a long-distance migrant: Whinchats Saxicola rubetra may show a bet-hedging strategy // Ibis. V. 159(4). P. 902-918.

Burt J. 2001. Syrinx: real time spectrographic recording, analysis, and playback of sounds. [Internet], Seattle: Department of Psychology, University of Washington. Available from: http://www.syrinxpc. com/

Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird Song. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.

Demko A.D., Reitsma L.R., Staicer C.A. 2016. Repertoire structure, song sharing, reproductive success, and territory tenure in a population of Canada Warblers (*Cardellina canadensis*) in central New Hampshire. Can J Zool. V. 94(4). P. 283-290.

Dowsett-Lemaire F. 1979. The imitative range of the song of the marsh warbler Acrocephalus palustris, with special reference to imitations of African birds // Ibis. V. 121(4). P. 42-550.

Garamszegi L.Z., Török J, Hegyi G., Szöllösi E., Rosivall B., Eens M. 2007. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. Ethology. V.113(3). P. 246-256.

Goslee S, Urban D., Goslee M. 2013. Package 'ecodist' R package version 129. http://CRAN.R–project. org/package=ecodist.

Hesler N., Mundry R., Dabelsteen T. 2012. Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? Acta ethologica. V. 15(2). P. 203-210.

Hijmans R., Williams E., Vennes C. 2014. Geosphere: spherical trigonometry. R package version 1.3- 11. http://CRAN.R–project.org/package=geosphere.

Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A. 2016. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types. Bioacoustics. V. 26(2). P. 199-215.

Jenni L., Winkler R. 1994. Moult and ageing of European passerines. London: Academic Press.

Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Kipper S., Mundry R. 2009. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season // J. Avian Biol. V. 40(2). P. 231-236.

Kipper S., Kiefer S. 2010. Age-related changes in birds' singing styles. Adv Study Behav. V. 41. P. 77-118.

Kroodsma D. 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. Acoust Commun Birds. V. 2. P. 1-23.

Mountjoy J., Lemon R. 1995. Extended song learning in wild European starlings. Anim Behav. V. 49(2). P. 357-366.

Nordby J.C., Campbell S.E., Beecher M.D. 2002. Adult song sparrows do not alter their song repertoires. Ethology. V. 108(1). P. 39-50.

Palmero A.M., Espelosín J., Laiolo P., Illera J.C. 2013. Information theory reveals that individual birds do not alter song complexity when varying song length. Anim Behav. V. 87. P. 153-163.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org.

Sethi V.K., Bhatt D., Kumar A. 2014. Song sharing in the pied bush chat (Saxicola caprata) // Belg J Zool. V. 144(2). P. 67-76.

Shitikov D.A., Vaytina T.M., Gagieva V.A., Fedchuk D.V. 2015. Breeding success affects site fidelity in a Whinchat Saxicola rubetra population in abandoned fields // Bird Study. V. 62(1). P. 96-105.

Sosa-López J.R., Mennill D.J. 2013. Vocal behaviour of the island-endemic Cozumel Wren (*Troglodytes aedon beani*): Song structure, repertoires, and song sharing. J Ornithol. V. 155(2). P. 337-346.

Wegrzyn E., Leniowski K. 2010. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, Acrocephalus arundinaceu // J Ornithol. V. 151(2). P. 255-267.

ADVERTISING SONG TYPE VOCALISATION IN WHINCHAT *SAXICOLA RUBETRA* L.: AGE-RELATED CHANGES AND SONG TYPE SHARING IN LOCAL POPULATION

T.M. Vaytina, D.A. Shitikov
Moscow Pedagogical State University, Moscow

Here we provide the results of a study of the age-related variability of individual repertoires in Whinchat *S. rubetra* at the population and individual levels. To infer the Whinchat song learning strategy, we described and cataloged song-type repertoire, revealed age differences and examined song sharing strategies among males. We recorded song vocalizations of 40 males in a limited (104 ha) study plot for four years. Whinchats produce short and discrete songs with clear intersong pauses. Total 45 song types were allocated, the individual repertoire size averaged 23,5 ± 7,6 song types (range 9–34 song types). The males' age significantly influenced the song-type repertoire size. The second calendar year (first breeding) males had a smaller repertoire size than the older males. The majority of song types were shared by less than half of males. The Jaccard similarity indexes varied from 0.5 to 0.7. We could not find a relationship between males' song sharing and geographic distances between their nests.

***Keywords**: bird song, Whinchat, Saxicola rubetra, repertoire size, song-type sharing, age-related song changes.*

Об авторах:

ВАЙТИНА Татьяна Михайловна – аспирант института биологии и химии кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 3, e-mail: vaitinatm@gmail.com.

ШИТИКОВ Дмитрий Александрович – кандидат биологических наук, доцент, преподаватель института биологии и химии кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 3, e-mail: dash.mpgu@gmail.com.

Вайтина Т.М. Рекламная вокализация самцов лугового чекана *Saxicola rubetra* L.: возрастная изменчивость и сходство индивидуальных репертуаров в локальной популяции / Т.М. Вайтина, Д.А. Шитиков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 43-53.

УДК 598.28.29

МНОГОЛЕТНИЕ ТРЕНДЫ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ КАМЧАТКИ

Ю.Н. Герасимов[1], Е.Г. Лобков[2]
[1]Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский
[2]Камчатский государственный технический, Петропавловск-Камчатский

На основании более 5 тыс. км учетов, выполненных авторами в гнездовой период, определены тренды изменения численности воробьобразных птиц на территории Камчатского края. За последние десятилетия заметно снизилась численность дубровника, овсянки-ремеза, сибирского горного вьюрка и восточной черной вороны, возросла у пеночки-таловки, бурой пеночки, соловья-свистуна, малого и оливкового дроздов, сибирской и малой мухоловок, юрка, дубоноса, сизой и полярной овсянок. Для большинства видов птиц численность остается относительно стабильной, либо имеет выраженные межгодовые колебания.

Ключевые слова: *воробьеобразные птицы, численность, тренды, Камчатка.*

DOI: 10.26456/vtbio49

Введение. Наши исследования птиц Камчатки охватывают 45-летний период. Авторы работали независимо друг от друга в границах полуострова Камчатка и континентальных районов Камчатского края и при учетах пользовались практически одной методикой. За многие годы исследований накоплен большой фактический материал по численности птиц в различных районах и местообитаниях Камчатки, который трудно изложить в рамках небольшого сообщения. Поэтому статья имеет краткий, выборочный и обобщающий характер.

Методика. Всего авторами с учетами на территории Камчатского края в сезон размножения пройдено более 5 тыс. км. Использовался трансектный метод с фиксированными полосами обнаружения птиц. Учеты были выполнены в различных районах региона и практически во всех типах местообитаний, встречающихся на Камчатке. В ряде пунктов учеты проводятся регулярно на одних и тех же маршрутах в течение 12–20 лет, в других выполняются однократно, либо повторяются с перерывом в несколько лет. Так как авторы использовали отличные друг от друга полосы учета, в обобщающей таблице мы сравниваем не плотность населения, а долю в населении

различных видов птиц. Русские и латинские названия приведены по Е.А. Коблику и В.Ю. Архипову (2014).

Результаты и обсуждение. Большой объем собранного материала позволил нам с достаточной степенью достоверности оценить тренды изменения численности многих воробьеобразных птиц, произошедшие на территории Камчатки в последние десятилетия. Некоторые предварительные оценки уже были сделаны ранее (Лобков, 2015, 2016). В таблице 1 продемонстрировано изменение доли участия разных видов воробьеобразных птиц в формировании населения различных лесов центральной части полуострова в 1975–1978 и 2016–2018 гг. Тренды изменения численности птиц в каменноберезняках, являющихся самым большим по площади типом лесов на Камчатке, определены на основе многолетних учетов в окрестностях г. Елизово.

Значительное число воробьеобразных птиц Камчатки мы можем отнести к видам с относительно стабильной динамикой численности, у которых не отмечено не только прогрессирующих положительного либо отрицательного трендов за многолетний период, но также значительных колебаний численности. При этом мы не принимаем во внимание локальные изменения численности, а оцениваем камчатские популяции в целом.

К этой группе мы отнесли полевого жаворонка *Alauda arvensis*, всех трясогузок, гнездящихся на территории полуострова: белую *Motacilla alba*, камчатскую *M. lugens*, берингийскую желтую *M. tschutschensis* и горную *M. cinerea*; всех коньков: пятнистого *Anthus hodgsoni*, сибирского *A. gustavi*, краснозобого *A. cervinus* и гольцового *A. rubescens*. Также относительно стабильной остается численность обоих гнездящихся на Камчатке сверчков: охотского *Locustella ochotensis* и пятнистого *L. lanceolata*. Не отмечено значительных колебаний численности у сибирского жулана *Lanius cristatus*, соловья-красношейки *Luscinia calliope*, варакушки *Luscinia svecica*, снегиря *Pyrrhula pyrrhula*. Из овсянковых мы не отмечали значительных изменений численности у камышовой овсянки *Schoeniclus schoeniclus*, лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* и пуночки *Plectrophenax nivalis*.

Ко второй группе мы отнесли виды, численность которых не имеет заметного многолетнего отрицательного, либо положительного тренда, но очень значительно колеблется год от года. Такие изменения численности отмечены у всех видов синиц. И если у пухляка *Parus montanus* численность, как в гнездовой период, так и во время зимовок изменяется в несколько раз, то у московки *Parus ater* и ополовника *Aegithalos caudatus* – в десятки раз. Также очень существенны колебания численности у инвазионных видов: кедровки *Nucifraga caryocatactes*, обыкновенной *Acanthis flammea* и пепельной *A.*

hornemanni чечеток, щура *Pinicola enucleator* и клеста-еловика *Loxia curvirostra*. Отмечены резкие падения численности с последующим ее постепенным восстановлением, например, у чечевицы *Carpodacus erythrinus*. Это может быть следствием эпизоотий либо неблагоприятных погодных условий в период миграции.

Таблица 1

Доля (%) в населении различных видов воробьеобразных птиц в лесах п-ова Камчатка в 1975–1978 гг. и 2016–2018 гг.

Вид	Пойменные леса		Смешанные леса		Лиственнич-ники		Ельники	
	1970-е	2010-е	1970-е	2010-е	1970-е	2010-е	1970-е	2010-е
Anthus hodgsoni	0,7	2,4	8,9	8,7	21,2	7,0	1,0	5,5
Motacilla cinerea	0,4	0,9	0,3	0,1	–	–	–	–
Motacilla lugens	–	1,4	–	0,5	–	–	–	–
Bombycilla garrulus	–	–	1,2	–	3,1	–	–	–
Turdus obscurus	6,7	9,5	3,6	13,1	–	12,0	5,9	12,3
Luscinia sibilans	2,8	6,3	–	0,2	–	0,2	–	–
Luscinia calliope	3,2	1,2	–	–	–	–	–	–
Tarsiger cyanurus	–	–	0,3	2,1	–	1,1	6,0	12,5
Muscicapa griseisticta	1,1	–	1,2	1,0	–	–	1,0	–
Muscicapa sibirica	–	3,8	1,2	5,5	–	12,0	–	7,0
Ficedula albicilla	4,2	11,2	2,7	4,5	3,1	5,1	–	4,3
Locustella ochotensis	–	1,9	–	0,1	–	–	–	–
Locustella lanceolata	0,4	0,5	0,3	3,4	–	0,2	–	–
Phylloscopus borealis	9,2	8,4	0,6	0,5	–	0,6	7,9	0,6
Aegithalos caudatus	1,1	1,1	0,5	1,6	–	0,6		0,9
Parus montanus	10,5	1,2	17,7	4,4	15,1	7,5	19,8	6,2
Parus ater	1,0	–	12,9	2,2	12,2	–	22,9	3,5
Sitta europaea	4,9	2,9	7,7	2,2	15,1	6,4	1,9	4,2
Lanius cristatus	–	–	0,6	0,2	–	–	–	–
Pica pica	0,7	–	0,3	0,1	2,9	–	–	–
Nucifraga caryocatactes	–	–	–	0,5	–	1,2	1,9	3,0
Corvus orientalis	2,1	0,2	0,6	0,2	6,0	–	–	–
Corvus corax		0,1	–	0,1	–	–	–	–
Fringilla montifringilla	2,8	13,5	1,8	22,7	3,1	33,9	4,9	19,1
Chloris sinica	–	0,8	–	0,1	–	–	–	–
Spinus spinus	–	–	0,3	–	–	–	–	–
Acanthis flammea	4,1	1,0	3,6	1,1	6,0	–	4,0	2,4
Carpodacus erythrinus	11,8	8,1	10,7	9,9	6,2	1,7	–	9,8
Loxia curvirostra	–	–	–	0,1	–	–	–	0,2
Pyrrhula pyrrhula	0,4	0,6	2,7	1,4	3,1	1,4	9,8	2,1
Coccothraustes coccothraustes	1,0	0,5	0,6	1,6	–	1,7	–	0,7
Schoeniclus schoeniclus	3,2	1,5	–	0,1	–	–	–	–
Ocyris aureolus	1,1	2,3	0,3	1,3	–	–	–	–
Ocyris rusticus	26,6	17,8	19,4	10,5	2,9	7,4	13,0	5,7
Ocyris variabilis	–	0,9	–	–	–	–	–	–
Всего	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

К третьей группе мы отнесли виды, изменение численности которых на Камчатке имеет выраженный отрицательный тренд. В эту группу попадают овсянка-ремез *Ocyris rusticus* и дубровник *Ocyris aureolus*. Оба вида известны в настоящее время своим глобальным снижением численности (Kamp et al., 2015; Edenius et al., 2017). Однако в пределах Камчатки их численность снизилась не столь существенно, как в целом в мире. Падение плотности населения овсянки-ремеза отчетливо заметно в каменноберезняках (рис. 1). В хвойных же и пойменных лесах этот процесс менее выражен (табл. 1).

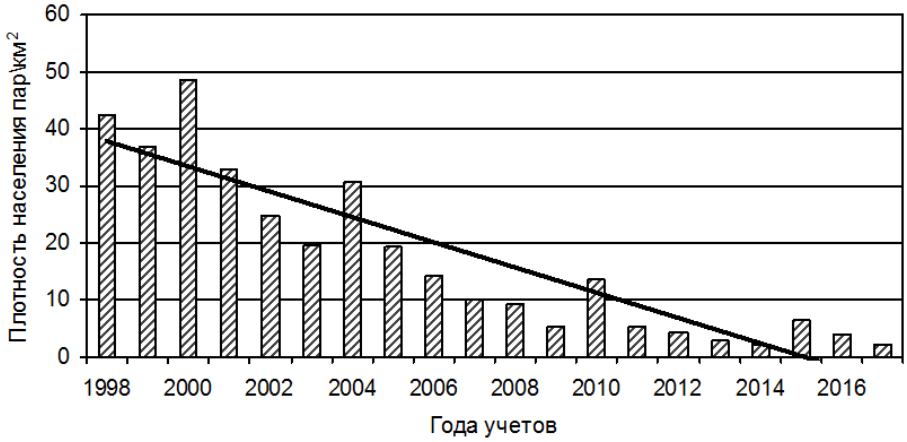


Рис. 1. Динамика численности овсянки-ремеза в гнездовой период в каменноберезняках возле г. Елизово

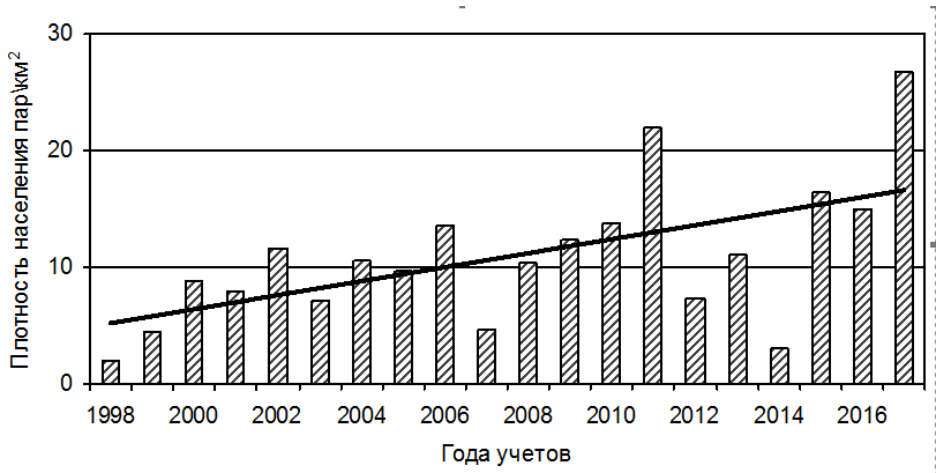


Рис. 2. Динамика численности юрка в гнездовой период в каменноберезняках возле г. Елизово

Численность дубровника с 2015 г. начала заметно возрастать и в настоящее время этот вид в некоторых местообитаниях вновь является многочисленным (Герасимов, Герасимов, 2018).

Еще более выраженный тренд снижения численности на Камчатке имеют сибирский горный вьюрок *Leucosticte arctoa* и восточная черная ворона *Corvus orientalis*, причем у последнего вида отчетливое снижение численности началось менее чем 10 лет назад.

К видам, имеющим положительный тренд численности на Камчатке, относятся пеночка-таловка *Phylloscopus borealis*, бурая пеночка *Ph. fuscatus*, оливковый *Turdus obscurus* и малый *Catharus minimus* дрозды, соловей-свистун *Luscinia sibilans*, юрок *Fringilla montifringilla* (рис. 2), дубонос *Coccothraustes coccothraustes*, сизая *Ocyris variabilis* и полярная *Schoeniclus pallasi* овсянки.

При этом у большинства перечисленных видов нами также отмечено и увеличение их ареала.

Кроме того, к видам, численность и ареал которых на Камчатке возрастали последние десятилетия, следует отнести недавних вселенцев – полевого *Passer montanus* и домового *P. domesticus* воробьев, но общая картина распространения (центры расселения, темп, векторы) у них различаются. Процессы проникновения на Камчатку видов-вселенцев в течение последних десятилетий, судя по всему, прогрессируют, но судьба их новых популяций складывается не всегда благоприятно (Лобков, 2016).

Наконец, есть виды птиц, характер тренда численности которых на Камчатке нам пока не ясен. Примером является чиж *Spinus spinus*, который в малом числе, но регулярно отмечался нами в период размножения в ельниках и смешанных лесах центральных районов Камчатки в 1970-х – начале 2000-х гг., а последние 10 лет регистрироваться перестал. Также непонятна ситуация с некоторыми другими редкими и малочисленными видами, в том числе с видами с очень ограниченным распространением в регионе, информации по которым не хватает.

Что касается суммарной численности воробьеобразных птиц в различных местообитаниях на территории Камчатского края, то она не имеет выраженного тренда на увеличение или возрастание. Происходит лишь изменение доли участия различных видов.

Список литературы

Герасимов Ю.Н., Герасимов Н.Н. 2018. Дубровник на Камчатке // Первый Всерос. орнитол. конгресс. Тезисы докладов. Тверь. 370 с.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования. № 14. 171 с.

Лобков Е.Г. 2015. Тренды динамики авифауны и населения птиц на Камчатке за последние 50 лет // XIV междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. 1. Тезисы. Алматы. С. 302–304.

Лобков Е.Г. 2015. Птицы – недавние вселенцы на Камчатку: судьба популяций. Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 1272. С. 1281-1284.

Kamp J., Oppel S., Ananin A.A, Durnev Yu., Gashev S.N., Hцlzel N., Mishchenko A.L., Pessa J, Smirenski S.M., Strelnikov E.G., Timonen S., Wolanska K., Chan S. 2015. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conservation Biology. V. 29. № 6. P. 1684-1694.

Edenius L., Choi C.-Y., Heim W., Jaakkonen T., De Jong A., Ozaki K., Roberge J.-M. 2017. The next common and widespread bunting to go? Global population decline in the Rustic Bunting *Emberiza rustica* // Bird Conservation International. V. 27. № 1. P. 35-44.

LONG-TERM TRENDS OF PASSERINE BIRDS' NUMBERS IN KAMCHATKA

Yu.N. Gerasimov[1], E.G. Lobkov [2]

[1] Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky

[2]Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky

Long-term trends of passerine birds' numbers in Kamchatka were determined on the basis of more than 5,000 km of transect counts made during the breeding season. The number of Oriental Carrion Crow, Asian Rosy-finch, Yellow-breasted Bunting and Rustic Bunting has significantly decreased over the last decades. On the contrary, the number of Rufous-tailed Robin, Eyebrowed Thrush, Grey-cheeked Thrush, Dark-sided Flycatcher, Taiga Flycatcher, Arctic Warbler, Dusky Warbler, Brambling, Hawfinch, Pallas's Bunting and Rustic Bunting has increased. The number of most bird species remains either relatively stable or undergoes significant annual fluctuations.

Keywords: *Passerine birds, number, trends, Kamchatka.*

Об авторах:

ГЕРАСИМОВ Юрий Николаевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории орнитологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6, e-mail: bird@mail.kamchatka.ru.

ЛОБКОВ Евгений Георгиевич – доктор биологических наук, прфессор кафедры водных биоресурсов, рыболовства и аквакультуры Технологического факультета Камчатского государственного технического университета, 683003, Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35, e-mail: lobkov48@mail.ru

Герасимов Ю.Н. Многолетние тренды изменеия численности воробьинообразных птиц Камчатки / Ю.Н. Герасимов, Е.Г. Лобков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 54-59.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 60-67.

УДК 598.28.29

МОНИТОРИНГ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ЗИМУЮЩИХ ПТИЦ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

Ю.Н. Герасимов, Р.В. Бухалова, А.С. Гринькова
Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

Учеты лесных зимующих лесных птиц Камчатки проводятся с 1960-х гг., а с 2007 г. они выполняются на 24 постоянных мониторинговых участках, охватывающих различные типы лесов и различные районы полуострова. За последние 11 лет с учетом пройдено более 3,6 тыс. км. Приведены данные по численности разных видов и ее изменениям в рассматриваемый период.

Ключевые слова: *мониторинг, численность, зимующие птицы. Камчатка*

DOI: 10.26456/vtbio50

Введение. Учеты лесных зимующих птиц Камчатки были начаты в 1960-х гг. Н.Н. Герасимовым. Результаты лишь незначительной их части были опубликованы (Герасимов, Герасимов, 1977). С 1973 г. аналогичные учеты, главным образом на территории Кроноцкого заповедника, выполнялись Е.Г. Лобковым (Лобков, 1986). Одним из авторов данного сообщения первая серия таких учетов была проведена в окрестностях г. Петропавловска-Камчатского в 1976–1979 гг. После почти 20-летнего перерыва работы были возобновлены в 1997 г. (Герасимов, Воропанов, 1999, 2003). С 2007 г. учеты стали выполняться на регулярной основе, в большом объеме и на постоянных мониторинговых площадках. В связи с этим они приобрели характер мониторинговых работ.

Методика. Всего за последние 11 лет регулярных работ (2007–2017 гг.) авторами с учетами лесных зимующих птиц пройдено 3633,0 км, в том числе 926,8 км – в пойменных лесах, 877,0 км – в каменноберезняках, 320,2 км – в белоберезняках, 483,7 км – в смешанных лесах, 519,1 км – в лиственничниках и 506,2 км – в ельниках. На Юго-западе и Юго-востоке Камчатки учетами выполняются в нескольких пунктах 2 основных типов лесов – в каменноберезняках и пойменных лесах. В центральных районах полуострова, в так называемом «хвойном острове» они, кроме того,

охватывают белоберезняки, лиственничники, ельники и смешанные леса.

Для мониторинга используется маршрутный учет с фиксированными полосами обнаружения птиц. Для синиц, поползней, глухаря и куропаток ширина полосы обнаружения составила 50 м; для дятлов, сов, свиристели и птиц семейства вьюрковых – 100 м; для вороны, сороки, кедровки, ястребов и соколов – 200 м; для ворона – 500 м; для беркута и орланов – 1000 м.

Результаты и обсуждение. Всего за период исследований отмечено 32 вида лесных зимующих птиц. Полученный материал обработан и хранится в табличном варианте. Для каждого вида, за исключением редких, построены графики изменения численности по годам как в целом по Камчатке, так и по отдельным ее участкам и разным типам местообитаний. Усредненные за 11 лет данные по регулярно отмечаемым видам приведены в таблице 1.

Таблица 1

Средняя плотность населения зимующих птиц в лесах южной половины п-ова Камчатка в октябре – ноябре 2007–2017 гг.

Вид	Типы лесов					
	1	2	3	4	5	6
Tetrao parvirostris	0,1	0,4	0,5	0,7	0,5	0,5
Lagopus lagopus	1,5	0,5	–	0,1	–	0,1
Surnia ulula	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,1
Dendrocopos minor	2,6	1,0	0,9	0,8	0,8	0,4
Dendrocopos major	2,4	0,8	0,6	0,8	1,4	2,1
Picoides tridactylus	0,6	0,1	0,3	0,9	1,1	1,3
Bombycilla garrulus	2,0	1,3	0,1	1,0	0,3	0,6
Aegithalos caudatus	7,9	3,9	14,0	24,4	20,6	10,9
Parus montanus	84,9	54,8	106,0	119,8	112,2	256,7
Parus ater	0,2	0,3	1,4	13,1	4,6	67,3
Sitta europaea	27,0	46,7	8,9	20,4	23,1	30,6
Acanthis flammea	17,9	18,9	10,8	50,9	33,3	32,9
Pinicola enucleator	0,7	0,1	0,4	1,3	5,6	4,3
Loxia curvirostra	0,0	0,1	0,2	2,4	0,8	5,6
Pyrrhula pyrrhula	4,2	3,8	2,8	7,4	6,8	9,1
Coccothraustes coccothraustes	4,9	0,2	3,7	9,1	1,6	2,3
Pica pica	0,8	0,4	0,3	0,2	0,1	0,1
Nucifraga caryocatactes	0,5	0,3	0,2	1,2	4,6	4,2
Corvus orientalis	3,6	2,0	0,4	0,7	0,2	0,0
Corvus corax	0,2	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1

Примечание. 1 – пойменные леса, 2 – каменноберезняки, 3 – белоберезняки, 4 – смешанные леса, 5 – лиственничники, 6 – ельники.

Из птиц отряда воробьеобразных, кроме того, в качестве редких встречены серый сорокопут *Lanius excubitor*, чиж *Spinus spinus*, сибирский горный вьюрок *Leucosticte arctoa*, белокрылый клест *Loxia leucoptera* и пуночка *Plectrophenax nivalis*. Также отмечены 7 видов птиц отряда соколообразных: кречет *Falco rusticolus*, сапсан *F. peregrinus*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, белоплечий орлан *H. pelagicus*, перепелятник *Accipiter nisus*, тетеревятник *Accipiter gentilis* и беркут *Aquila chrysaetos*. Не зарегистрированы во время наших учетов, но, несомненно, встречаются зимой в лесах п-ова Камчатка тундряная куропатка *Lagopus muta* и пепельная чечетка *Acanthis hornemanni*.

Самым многочисленным видом зимующих птиц Камчатки является пухляк, представленный эндемичным подвидом *Parus montanus kamtschatkensis*. Средняя плотность населения этого вида в октябре – ноябре составила 97,6 особей/км^2, причем она более чем 2 раза выше в центральных районах полуострова – 157,0 особей/км^2, чем на юго-западе – 71,0 особей/км^2 и юго-востоке – 64,9 особей/км^2. Исключительно большое число пухляков скапливается в середине октября в еловых лесах – 151,0–505,2 особей/км^2. Здесь их плотность населения в несколько раз выше, чем в других местообитаниях. В сезон размножения, в том числе и после его окончания, численность пухляков в еловых лесах значительно ниже, чем в октябре. Это указывает на то, что пухляки перемещаются в ельники на зимовку из других районов Камчатки. В целом в южной половине полуострова у пухляков очень существенных изменений численности не наблюдается (рис. 1). В ельниках же центральной Камчатки, где численность пухляков значительно выше, существенней и ее колебания.

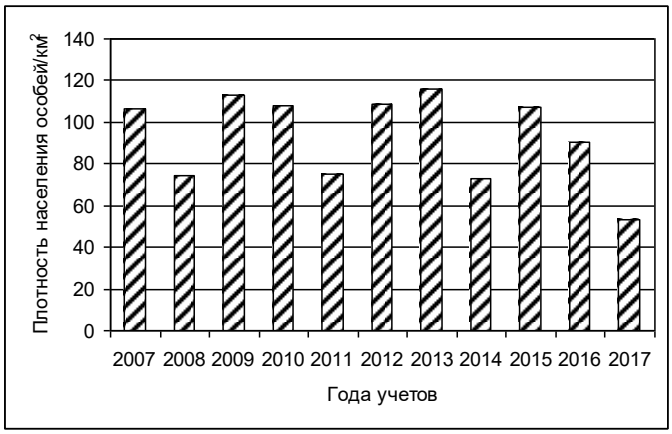


Рис. 1. Динамика численности пухляка в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

Вторым по плотности населения и также относительно стабильным по численности видом Камчатки является поползень

(эндемичный подвид *Sitta europaea albifrons*) (рис. 2). Его средняя плотность населения для лесных биотопов составляет 20,4 особей/км^2. Самая высокая численность поползней отмечена в отдельные годы в ельниках – 65,7 и 62,9 особей/км^2 (2009 и 2010 гг.) и в пойменных лесах на юго-востоке полуострова – 57,8 особей/км^2 (2008 г.).

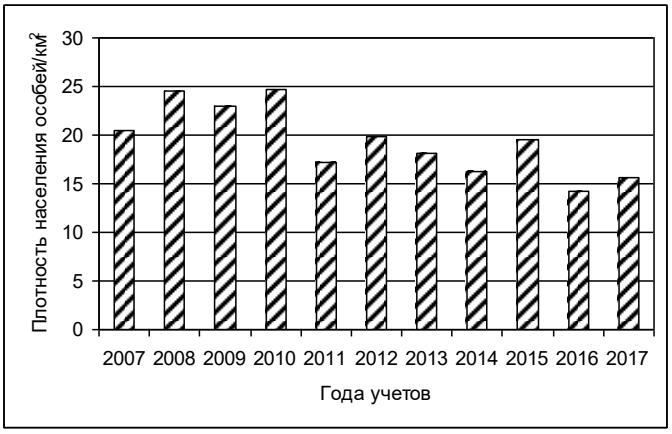


Рис. 2. Динамика численности поползня в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

Ополовник (камчатский подвид *Aegithalos caudatus kamtschaticus*) в целом многочислен – в среднем 20,0 особей/км^2 в центральных районах Камчатки и обычен на прибрежных низменностях – 3,9–4,2 особей/км^2. Численность ополовника по годам колеблется заметно сильнее, чем у предыдущих двух видов (рис. 3).

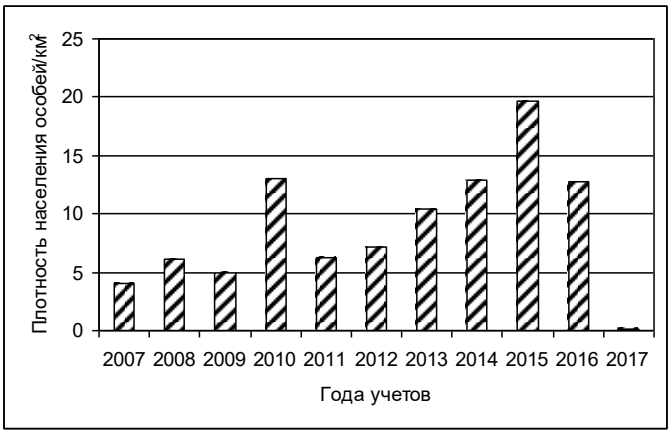


Рис. 3. Динамика численности ополовника в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

В качестве вида, имеющего ограниченное распространение на Камчатке, можно привести московку *Parus ater*. Она регулярно встречается только в центральных районах в области произрастания

хвойных лесов. Здесь московка многочисленна в еловых лесах, где средняя плотность населения в октябре составляет 75,9 особей/км^2, а максимальная – 182,9 особей/км^2 (2010 г.). Значительно меньше их в смешанных лесах (12,6 особей/км^2) и в лиственничниках (5,3 особей/км^2). Когда численность московки достигает пиковых значений, она проникает в нехарактерные для нее местообитания и районы Камчатки. Когда же численность находится в депрессии – сохраняется в небольшом количестве только в ельниках и полностью исчезает, в том числе из лиственничников и смешанных лесов.

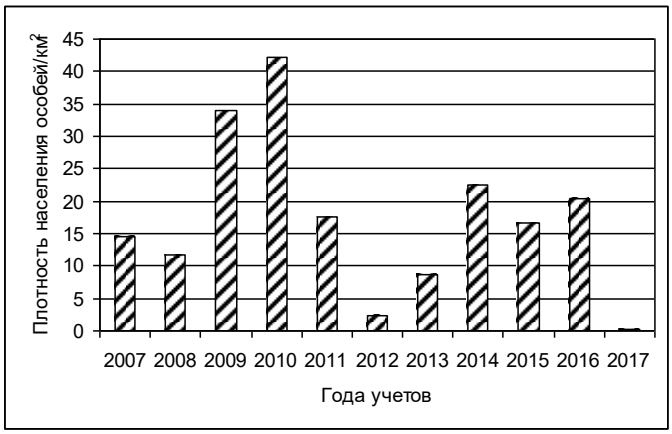


Рис. 4. Динамика численности московки в лесах центральной Камчатки в октябре – ноябре (средний показатель по всем лесным биотопам

Из других мелких воробьиных птиц зимой на Камчатке регулярно встречаются чечетка *Acanthis flammea*, снегирь *Pyrrhula pyrrhula*, щур *Pinicola enucleator*, свиристель *Bombycilla garrulus*. Численность, в том числе средняя по всем районам и местообитаниям, этих видов колеблется по годам очень значительно, что вероятно связано, в том числе, с их откочевками с территории полуострова, либо, наоборот инвазиями птиц из других районов севера Дальнего Востока.

Изменение численности всех трех гнездящихся на п-ове Камчатка дятлов имеет выраженный волнообразный характер, если мы рассматриваем его усредненно по всем типам местообитаний и районам (рис. 5–7). Такая волнообразность далеко не всегда просматривается, если мы рассматриваем численности в отдельно взятом районе или местообитании.

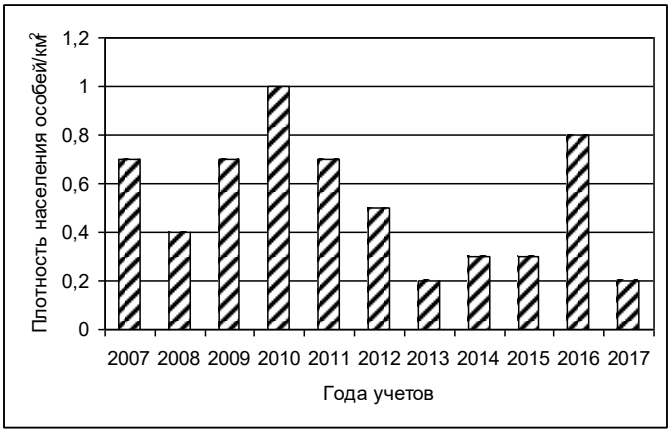


Рис. 6. Динамика численности трехпалого дятла *Picoides tridactylus* в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

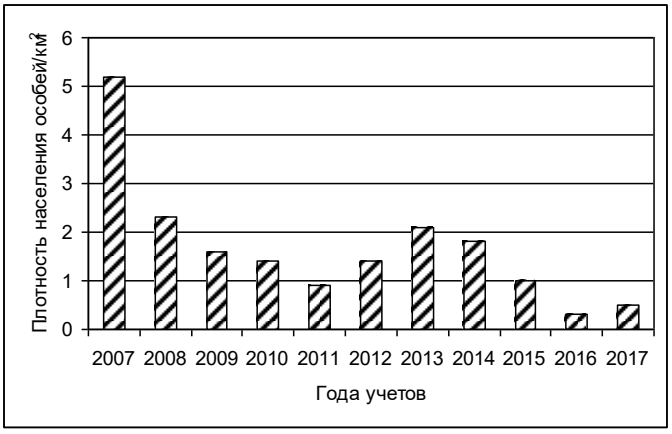


Рис. 5. Динамика численности большого пестрого дятла *Dendrocopos major* в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

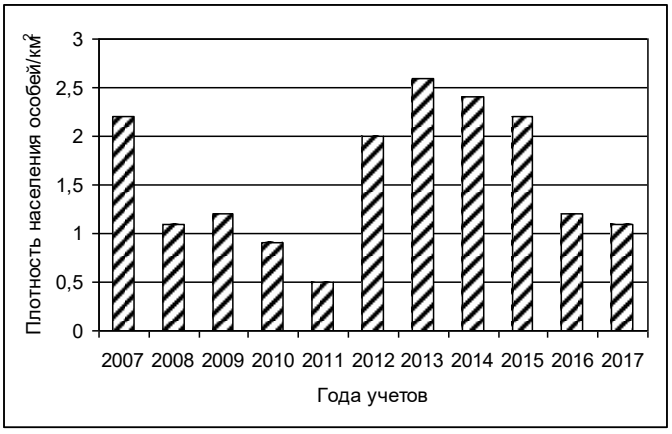


Рис. 6. Динамика численности малого пестрого дятла *Dendrocopos minor* в южной половине п-ова Камчатка в октябре – ноябре

Заключение. Пики и депрессия численности у неинвазионных зимующих видов (синицы, поползень, дятлы) часто не совпадают в разных частях Камчатки, но суммарные колебания их численности значительно меньше, чем колебания в отдельно взятом районе полуострова.

Пухляк и поползень, которые сравнительно равномерно в гнездовой период распределены по разным районам и типам лесов Камчатки, являются наиболее стабильными по численности зимующими видами. Численность же ополовника и московки, населяющих предпочтительно леса центральных районов Камчатки, колеблется в разных частях полуострова относительно синхронно и значительно сильнее, чем у пухляка и поползня.

Еловые леса Камчатки служат важным районом зимовки, в том числе для птиц, прикочевавших сюда из других местообитаний и районов Камчатки, а также возможно и из-за пределов полуострова. На это же указывает и значительное уменьшение численности пухляков в каменноберезовых лесах Камчатки зимой и их массовые перемещения в течение октября (Герасимов, Бухалова, 2016).

Список литературы

Герасимов Ю.Н., Бухалова Р.В. 2016. Воробьинообразные птицы еловых лесов Центральной Камчатки // Современные проблемы зоологии и паразитологии. Матер. VIII Междунар. науч.-практ. конф. «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова». Воронеж. Издательский дом ВГУ. С. 63-68.

Герасимов Н.Н., Герасимов Ю.Н. 1977. Зимующие птицы каменноберезников Камчатки // VII Всесоюз. орнитол. конф. Тез. докл. Т. 1. Киев: Наукова думка. С. 48-49.

Герасимов Ю.Н., Воропанов В.Ю. 1999. Материалы по численности зимующих птиц долины р. Камчатка // Биология и охрана птиц Камчатки, М.: Диалог МГУ, Вып. 1. С. 124-125.

Герасимов Ю. Н., Воропанов В. Ю. 2003. Материалы по численности зимующих птиц Центральной Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во ЦОДП, Вып. 5. С. 120.

Лобков Е.Г. 1986. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 304 с.

MONITORING OF THE NUMBERS OF WINTERING FOREST BIRDS OF THE KAMCHATKA PENINSULA

Yu.N. Gerasimov, R.V. Bukhalova, A.S. Grinkova
Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography FED RAS,
Petropavlovsk-Kamchatsky

Counting of forest wintering birds of Kamchatka has been carried out since the 1960s. Since 2007 the counting has been conducted on 24 permanent sites covering various types of forests in different areas of the peninsula. Over the past 11 years, more than 3.6 thousand km of counting routes have been covered. The data on the number of species and its dynamics over the mentioned period are presented.
Keywords: *monitoring, number, wintering species, Kamchatka.*

Об авторах:

ГЕРАСИМОВ Юрий Николаевич – кандидат биологических наук старший научный сотрудник лаборатории орнитологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6, e-mail: bird@mail.kamchatka.ru.

БУХАЛОВА Римма Викторовна – младший научный сотрудник лаборатории орнитологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6, e-mail: parusmontanus@rambler.ru.

ГРИНЬКОВА Анастасия Сергеевна – инженер лаборатории орнитологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6, e-mail: grinkova.94@mail.ru.

Герасимов Ю.Н. Мониторинг численности лесных зимующих птиц полуострова Камчатка / Ю.Н. Герасимов, Р.В. Бухалова, А.С. Гринькова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 60-67.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 68-71.

УДК 598.2

ВКЛАД ЛЮБИТЕЛЕЙ ПТИЦ В РАЗВИТИЕ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ В НИДЕРЛАНДАХ

Х. Гроот Куркамп
Программа «Птицы Москвы и Подмосковья» при Зоологическом музее МГУ, Москва

В начале 70-х годов идея создать первый атлас гнездящихся птиц Нидерландов с помощью большого количества орнитологов-любителей вызвала немало споров среди профессионалов. Скептики сомневались в том, что эти сотни, а может быть, и тысячи наблюдателей обладают необходимыми навыками и знаниями, чтобы осуществить столь амбициозный проект и собрать достоверные данные. И действительно, публикация первого нидерландского атласа в 1979 г. вызвала у некоторых удивление, даже подозрение, из-за неожиданно высокой численности некоторых редких видов. Последующие атласы показали, что в некоторых случаях, эти ранние оценки были даже слишком низкими. Также стало ясно, что численность многих других видов за эти годы неуклонно уменьшалась. В полевых работах для первого атласа приняли участие около 2800 наблюдателей, в основном непрофессионалы. Обследованную ими территорию можно сравнить по размеру с Москвой и Московской областью. Количество наблюдатели постепенно росло, и сегодня около 10000 голландцев участвуют в целом ряде орнитологических проектов. Работа для нового атласа гнездящихся птиц (выходит в конце 2018 г.) завершена. Кроме того, есть проекты по мониторингу гнездящихся и зимующих птиц, проводятся учёты пролётных птиц, ночёвок и колоний, а также отдельных видов или видовых групп, как, например, водоплавающих, куликов, пастушковых, хищных птиц и др. Этот широкий спектр разных проектов еще важен для того, чтобы привлекать всё новых и особенно молодых энтузиастов, т.к. средний возраст «армии» орнитологов-любителей постепенно растёт.

Ключевые слова: *Нидерланды, авифауна, атлас, орнитологи-любители.*
DOI: 10.26456/vtbio51

Когда в Нидерландах в начале 70-х годов впервые начали серьёзно обсуждать возможность создания первого атласа гнездящихся птиц, это вызвало немало скепсиса со стороны «официальной» орнитологии. Некоторые сомневались, что с помощью в основном непрофессиональных наблюдателей, тем более с разным уровнем знаний и опыта, вообще можно достичь каких-либо значимых и достоверных результатов.

Но сомнения были преодолены, и полевая работа началась в 1973 г., после создания организации SOVON, по примеру британского BTO. Голландцы были одушевлены опытом британских коллег, которые уже с 1962 г. проводили мониторинг птиц в рамках программы Common Bird Census. SOVON координировала работу разных общенациональных и региональных организаций и рабочих групп по охране и изучению птиц. Были выработаны критерии для стандартизации методик. Страну поделили на 18 районов, в каждом из которых был назначен опытный координатор, который должен был следить за ходом полевых работ и задавать уточняющие вопросы в случае сообщений о необычных или сомнительных встречах или значениях численности. По всей Голландии 2800 наблюдателей обследовали 1671 квадрат по 5x5 км. Работа продолжалось до 1977 г. Немаловажна была поддержка со стороны государства, которое предоставило необходимые офисные площади и, что особенно важно, топографические карты.

Даже после публикации первого атласа гнездящихся птиц (Teixeira, 1979), сомнения оставались. Численность разных видов, например, достаточно скрытных осоеда (*Pernis apivorus*) или дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*), показалась некоторым орнитологам явно завышенной. Но работа продолжалась, уже с 1978 по 1983 собирали данные для следующего атласа, не только гнездящихся, но и пролётных и зимующих птиц (SOVON 1987). Количество наблюдателей выросло до более чем 5000 человек. Новые атласы подтвердили правильность первоначальных данных (SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002). В некоторых случаях оказалось, что иные виды даже еще многочисленнее, чем полагали раньше. В то же время стало ясно, что другие виды стали встречаться гораздо реже. Все это стало возможно только благодаря успешному сотрудничеству орнитологов-профессионалов и любителей птиц.

В активную часть последних на сегодняшний день входит более 10000 наблюдателей (на территории, сравнимой по площади с Московской областью!). Они тщательно следят за любыми изменениями в авифауне Нидерландов. Задача, безусловно, облегчается хорошей инфраструктурой страны, где общая протяжённость дорог достигает почти 140000 км, а велосипедных дорожек - 35000 км.

Эти 10000 наблюдателей занимаются, в том числе, полевой работой для очередного атласа гнездящихся птиц (2019 г.), мониторингом гнездящихся и зимующих птиц, учётами пролётных птиц (днём и ночью), хищных птиц, пастушковых, куликов и водоплавающих, учётов колоний и ночёвок разных видов, и кольцеванием. Круглый год собираются данные по редким видам. Есть отдельные учёты птиц в городе и птиц аграрного ландшафта, птиц Ваттового моря и птицы года (в 2018 г. - воронок). Кроме того, есть т.н. “твитчеры”, которые

«охотятся» на редких, залётных птиц, и растущая армия фотографов. Как правило, все эти когорты взаимосвязаны и друг другу дополняют, и многие из тех, кто интересуются редкими видами, также активно участвуют в разного рода учётах.

Все эти орнитологи-любители действуют самостоятельно, в составе местных рабочих групп или общеголландских организаций, которые объединяют десятки, да и сотни тысяч активных и менее активных любителей птиц. Хотя средний возраст участников постепенно растёт, молодые люди продолжают включаться в это дело. Здесь важно постоянно предлагать им новые привлекательные (и увлекательные!) проекты, в которых они смогут участвовать.

В связи с этим, немаловажно и то, что голландское телевидение почти еженедельно показывают серьёзные и качественные репортажи, в которых учёные подробно рассказывают об орнитологических и других исследованиях, и которые продолжают привлекать интерес нового поколения орнитологов-любителей и широкой публики.

Список литературы

SOVON. 1987. *Atlas van de Nederlandse Vogels.* Arnhem: SOVON. 599 p.

SOVON Vogelonderzoek Nederland. 2002. *Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000 - Nederlandse Fauna 5.* Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland. 584 p.

Teixeira R. 1979. Atlas van de Nederlandse Broedvogels. ‘s-Graveland: Natuurmonumenten. 432 p.

THE CONTRIBUTION OF BIRDWATCHERS TO THE DEVELOPMENT OF ORNITHOLOGY IN THE NETHERLANDS

G. Groot Koerkamp

Programm «Birds of Moscow and Moscow region» under Zoolofical Museum MSU, Moscow

When in the early nineteen seventies the idea arose to create the first breeding bird atlas for The Netherlands, there was ample discussion about the rationale behind attracting hundreds, if not thousands of birdwatchers, i.e. non-professional ornithologists, for carrying out atlas work. Skeptics among professional ornithologists feared that many of these observers lacked the skills and the knowledge necessary to produce reliable results. Indeed, when the first Dutch breeding bird atlas was published in 1979, there was surprise, if not suspicion, over what appeared to be very high numbers for some species (like Honey Buzzard of Hawfinch) previously thought to be very scarce.

Subsequent atlas projects, though, showed that, in some cases, the initial estimates even proved too low for some species. At the same time, it was clear that many other species were in decline. The first Dutch atlas project involved some 2,800 observers, who had to research an area roughly equal to that of Moscow and the surrounding province. That number gradually increased over the years to around 10,000 today, even though the average age of observers has risen. These thousands of enthusiasts are active in various projects, including atlas work (the latest Dutch breeding bird atlas is published at the end of 2018), long-time monitoring of breeding and wintering birds, counts of migrating birds, counts of night roosts and censuses of individual species or species groups, like wildfowl, waders, rails, raptors and others. This broad variety of projects in which the ‘army‘ of birdwatchers can participate continues to attract new and young enthusiasts, necessary to continue these efforts in the future.

Keywords: *Netherlands, avifauna, atlas, birdwatching.*

Об авторе

ГРООТ КУРКАМП Хирт – программа «Птицы Москвы и Подмосковья» при Зоологическом музее МГУ, 125009, Москва, ул. Бол. Никитская 2, e-mail: geert.grootkoerkamp@gmail.com.

Хирт Г.К. Вклад любителей птиц в развитие орнитологической науки в Нидерландах / Г.Х. Хирт // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 68-71.

УДК 598.2 (268.45)

РЕАКЦИЯ МОЕВОК (*RISSA TRIDACTYLA*) И КАЙР (*URIA AALGE* И *U. LOMVIA*) МУРМАНА НА МНОГОЛЕТНЮЮ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ КОРМОВОЙ БАЗЫ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

А.В. Ежов
Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск

Начиная с 2000 г. на побережье Мурмана (Кольский п-ов) были проведены исследования гнездящихся колониальных птиц, а именно моевок и кайр обоих видов в крупнейших береговых колониях. Исследовались такие показатели как численность, успех размножения и спектр питания. Результаты изучения показали, что на протяжении длительного периода, в пред и гнездовой периоды, колониальные птицы довольно часто испытывают нехватку основных объектов питания – пелагической стайной рыбы, что выражается в значительных межгодовых колебаниях количества гнездящихся птиц, размерах средней кладки, с общей тенденцией снижения указанных показателей. Наблюдается устойчивый процесс деградации крупнейших колоний и появление вдоль побережья мелких поселений птиц-базарников.

Ключевые слова: *моевка, толстоклювая и тонкоклювая кайры, численность, гнездование, объекты питания, побережье Мурмана, Кольский п-ов, Баренцево море.*

DOI: 10.26456/vtbio52

Введение. Колониальные птицы, а именно моевка, тонкоклювая и толстоклювая кайры, находясь на вершине пищевой пирамиды, играют значительную роль в функционировании морских прибрежных экосистем. Традиционно комплексное изучение птиц-базарников проводилось в колониях архипелага «Семь островов» (Кандалакшский заповедник, Восточный Мурман) (Белопольский, 1957; Краснов и др., 1995; Краснов, Николаева, 1995; Модестов, 1967). Рекогносцировочные обследования материковых колоний были крайне редки (Герасимова, 1967) и включали в себя, как правило, только учёт птиц. Вследствие значительной величины этих гнездовых поселений и особенностей их локализации, полученная здесь информация представляется особо важной для осуществления контроля популяций птиц в южной части Баренцева моря.

Детальное изучение морских колониальных видов птиц Мурмана – задача особенно актуальная в свете интенсивного рыболовства, усиливающейся в последние годы активной военной

деятельности и разработки и реализации проектов по добыче и транспортировке нефти и газа на акватории Баренцева моря.

Методика. В настоящее время на побережье Мурмана существуют несколько крупных материковых колоний типично морских птиц – моевок, тонкоклювых и толстоклювых кайр. Данная работа посвящена исследованиям колониальной орнитофауны в районах на п-ове Рыбачий («Городецкие птичьи базары»), Среднем (колония «мыс Крутик») и Восточном Мурмане (колония губы Дворовая) (рис. 1). Исследования проводились в гнездовой период с 2000 по 2017 гг.



Рис. 1. Карта-схема расположения районов работ

Самая крупная колония «Городецкие птичьи базары» расположена на п-ове Рыбачий и является самой западной и многочисленной в Российском секторе Арктики. Вторая по численности колония морских птиц расположена в самой восточной части гнездового ареала на Мурмане в районе губы Дворовая. Третье поселение колониальных морских птиц расположено в центральной части северного побережья Кольского п-ова в районе мыса Крутик. Данное поселение является самым мелким по сравнению с двумя вышеупомянутыми материковыми колониями, но важность полученных данных из неё невозможно переоценить, поскольку оно расположено в центре гнездового ареала моевок и кайр на Мурманском побережье (рис. 1).

Таблица 1

Район и сроки проведения исследований питания моевок и кайр в материковых колониях Мурмана

Название колонии	«Городецкие птичьи базары»	«мыс Крутик»	колония губы Дворовая
время проведения исследований	20-28 июня 2000 г.	29-31 июля 2000 г.	11-20 июля 2003 г.
	19-28 июня 2002 г.	3-7 августа 2001 г.	21-25 июля 2005 г.
	15 июня-05 июля 2006 г.	29-31 июля 2002 г.	27 июля 2008 г.
	8-11 июня 2007 г.	1-6 июля 2003 г.	21-26 июня 2013 г.
	9-21 июня 2008 г.	15-20 июня 2004 г.	
	26-30 мая 2009 г.	13-16 июля 2007 г.	
	29-30 июля 2011 г.	9-19 июля 2008 г.	
	31 мая-05 июня 2013 г.	2-9 июля 2009 г.	
	4-8 июля 2014 г.	25 июня–17 июля 2010 г.	
	22-25 июля 2015 г.	25 июня-8 июля 2011 г.	
	17-22 июня 2016 г.	25 июня-08 июля 2013 г.	
	06-10 июня 2017 г.	09-15 июня 2014 г.	
		19-26 июня 2015 г.	
		07-10 июня 2016 г.	
		26-29 июня 2017 г.	

Изучались численность, репродуктивные показатели и спектры питания колониальных птиц, а также рассматривались основные причины изменений, происходящих в указанных колониях и их последствия. При проведении работ в колониях использованы стандартные методы исследования (Краснов и др., 1995, Краснов, Барретт, 2000).

Исследование рациона питания.

1. Питание моевок исследовалось при помощи анализа содержимого отрыжек отловленных взрослых птиц. Птицы отлавливались на гнёздах. Определялся состав пищевого комка, отрыгнутого пойманной птицей. Определялся процент “голодных” птиц от общего числа отловленных.

2. Исследовано содержимое желудков моевок и кайр. Определялся состав пищевого комка, находившегося в желудке и кишечнике.

Изучение репродуктивных показателей.

1. Во время проведения исследований, определялись количественные характеристики успеха размножения (средняя кладка/выводок) данного вида путём осмотра доступных для исследователя жилых гнёзд моевок.

2. Определялся процент загнездившихся, но неразмножающихся птиц от общего количества гнездящихся пар моевок.

Определение численности моевок и кайр в колониях Мурмана:

Учёты гнёзд моевок проводились по фотоснимкам (производилось панорамное фотографирование всех участков колоний), что исключало недоучёт, или повторный учёт одних и тех же гнёзд. Помимо жилых (с гнездящимися птицами), определялось количество незаселённых гнёзд моевок.

Кайры учитывались непосредственно на месте при помощи бинокля. Определялось количество особей на карнизах. Плотные скопления кайр фотографировались и птицы учитывались по фотоснимкам с увеличением при помощи цветных маркеров.

Результаты и обсуждение. Результаты учётов численности моевки, тонкоклювых и толстоклювых кайр в различных колониях побережья Мурмана представлены в таблице 2.

Таблица 2

Результаты учётов моевки (в парах) в крупных колониях Мурмана в период 2000-2017 гг.

Год/район	«Городецкие птичьи базары»	«мыс Крутик»	колония губы Дворовая
2000	50175	4286	–
2002	47666 (-5%)	3420 (-20%)	–
2003	–	3547 (+3,7%)	32330
2004	–	3549 (0,1%)	–
2005	–	–	36889 (+14%)
2006	37850 (-20,6%)	–	–
2007	33308 (-12%)	3065 (-13,6%)	–
2008	27746 (-16,7%)	2528 (-17,5%)	25357 (-31,3%)
2009	24105 (-13,12%)	2017 (-20,2%)	–
2010	–	4504 (+123,3%)	–
2011	11168 (-53,67%)	2364 (-47,5%)	–
2013	29589 (+164,9%)	3860 (+63,3%)	31663 (+24,9%)
2014	33546 (+13,4%)	3983 (+3,2%)	–
2015	28519 (-14,9%)	3125 (-21,5%)	–
2016	33564 (+17,7%)	3053 (-2,3%)	–
2017	17367 (-48,3%)	3043 (-0,3%)	–

Примечание. В скобках указаны масштабы изменения численности учтённых гнездящихся пар птиц по сравнению с предыдущим сезоном исследований.

За период 2000–2017 гг. в указанных колониях зарегистрированы периодические колебания численности размножающихся птиц (Ежов,

2010; Краснов, Ежов, 2013; Ежов, 2015), иногда достигающие очень значительных показателей. Так, в 2010 и 2013 гг. отмечено резкое увеличение численности моевок в колонии «мыс Крутик», что было связано с массовым подходом нерестовых скоплений мойвы в прибрежные районы Восточного Мурмана. Этот факт подтверждался как собственными наблюдениями, так и данными опроса местных жителей. Разумеется, положительные изменения трофических условий в предгнездовой период позволили большему числу птиц накопить достаточное количество энергетических запасов и приступить к гнездованию. Предполагается, что аналогичный рост численности гнездящихся птиц в 2010 году должен был наблюдаться и в других колониях побережья. Указанное предположение подтверждается данными, полученными в 2013 году, когда, при схожих с 2010 г. трофических условиях в предгнездовой период, во всех колониях Мурмана наблюдался рост числа гнездящихся моевок. Такая ситуация с количеством загнездившихся моевок во всех трёх крупных материковых колониях может говорить о том, что в период выхода на гнездование, на протяжении всего северного побережья Кольского п-ова, птицы не испытывали затруднений с наличием массовых видов корма. Так, по некоторым (неопубликованным) данным о проведении лова мойвы в Баренцевом море в феврале-марте 2013 года, её скопления продвинулись далеко на восток вдоль побережья Мурмана, что было связано с относительно высокой температурой прибрежных вод. Но при этом не наблюдалось значительного увеличения среднего размера кладки во всех обследованных колониях, что говорит об отсутствии крупных скоплений мойвы и прочих видов мелкой пелагической рыбы в весенне-летний период.

В целом общая генеральная тенденция снижения численности гнездящихся моевок в колониях побережья сохранялась. В колонии «Городецкие птичьи базары» численность гнездящихся моевок в 2011 г. сократилась на 77,7% (беспрецедентно низкий уровень), но уже в 2014 г. сокращение численности по сравнению с 2000 г. составило 33,1%. После 2014 года невысокий уровень восстановления численности гнездящихся моевок на п-ове рыбачий наблюдался вплоть до 2017 года, когда снова было отмечено резкое снижение числа гнездящихся моевок (табл. 2). О восстановлении до уровня 2000 г. в колонии говорить в настоящее время не приходится.

В колонии «мыс Крутик» сокращение числа гнездящихся пар моевок к 2017 г. составило 7,1%, в 2009 г. отмечено катастрофическое снижение численности на 52,3% по сравнению с 2000 г. За последние годы, уровень гнездящихся моевок в колонии держится на достаточно стабильном уровне (табл. 2).

В колонии губы Дворовая наименьшая численность гнездящихся моевок отмечена в 2008 г. – к этому периоду численность моевок снизилась на 21,6%, но в 2013 г. снижение численности составило лишь 2% по сравнению с 2003 г. (табл. 2). К сожалению, в связи с труднодоступностью колонии, проведение более частых мониторинговых работ в районе колонии губы Дворовая в настоящее время крайне затруднительно, в связи с чем, более свежих данных о численности и видовом составе птиц-базарников в этой колонии не имеется.

Таблица 3

Результаты учётов толстоклювых (ТЛК) и тонкоклювых (ТНК) кайр в крупных колониях Мурмана в период 2000-2017 гг.

Год/ район	«Городецкие птичьи базары»			«мыс Крутик»		колония губы Дворовая	
Вид кайр	ТЛК	ТНК	ТНК и ТЛК на учётной площади	ТЛК	ТНК	ТЛК	ТНК
2000	1380	1503	660	35	105	-	-
2002	-	-	-	90 (+157,1%)	75 (-28,6%)	-	-
2003	-	-	-	76 (-15,5%)	52 (-30,6%)	23	1063
2004	-	-	-	64 (-15,8%)	43 (-17,3%)	-	-
2005	-	-	-	-	-	17 (-26,1%)	682 (-35,8%)
2006	64 (-93,8%)	538 (-52,3%)	730 (+10,6%)	-	-	-	-
2007	46 (-28,2%)	418 (-22,3%)	535 (-27,8%)	43 (-32,8%)	139 (+223,2%)	-	-
2008	42 (-8,7%)	381 (-8,9%)	672 (+25,6%)	41 (-4,6%)	106 (-23,7%)	11 (-35,3%)	581 (-14,8%)
2009	46 (+9,5%)	374 (-1,8%)	673 (+0,1%)	36 (-12,2%)	98 (-7,5%)	-	-
2010	-	-	-	53 (+42,2%)	331 (+227,6%)	-	-
2011	0 (-100%)	112 (-70,1%)	0 (-100%)	15 (-71,7%)	65 (-80,4%)	-	-
2013	207 (+207%)	418 (+373,2%)	1096 (+1096%)	183 (+1220%)	439 (+675,4%)	193 (+1654,6%)	609 (+4,8%)
2014	327 (+57,9%)	513 (+22,7%)	1183 (+7,9%)	209 (+14,2%)	441 (+0,5%)	-	-
2015	211 (-35,5%)	267 (-48%)	767 (-35,2%)	115 (-45%)	288 (-34,7%)	-	-
2016	267 (+26,5%)	784 (+93,6%)	794 (+3,5%)	135 (+17,4%)	306 (+6,25%)	-	-
2017	147 (-44,9%)	396 (-49,5%)	436 (-45,1%)	74 (-54,8%)	216 (-29,4%)	-	-

Примечание. В скобках указаны масштабы изменения численности учтённых птиц по сравнению с предыдущим сезоном исследований.

В результате наблюдений в 2000-2017 гг. наиболее крупные скопления кайр отмечены на «Городецких птичьих базарах», где численность тонкоклювой кайры превышала 1,5 тысячи особей, а число толстоклювых кайр – 1300 особей (табл. 3). К 2008 году число кайр во всех колониях резко сократилось, хотя в промежуточные сезоны в некоторых колониях отмечалось увеличение числа особей, порой в несколько раз. Так, на «Городецких птичьих базарах» число толстоклювых кайр к 2008 году сократилось на 97%, а в колонии губы Дворовая сокращение числа толстоклювых и тонкоклювых кайр составило 52% и 45% соответственно (Ежов, 2010; Краснов, Ежов, 2013), но уже к в 2013 году резко возросло. В настоящее время в колонии «Городецких птичьих базарах», что на п-ове Рыбачий численность кайр обоих видов держится хоть и на низком, но довольно стабильном уровне.

Исследование репродуктивных показателей выявило, что во всех колониях лишь четырежды средний размер кладки моевки превысил уровень 1,7 яйца на гнездо. Низкий средний размер кладки характерен лишь для «голодных» сезонов (Краснов и др., 1995).

В 2014 году доля гнездящихся пар моевок без потомства на «Городецких птичьих базарах» составила 11,8 %, в колонии «мыс Крутик» – 15 %, а в колонии губы Дворовая в 2013 г. – 22,1%.

Примечательно и то, что очень часто наблюдается существенная асинхронность начала размножения моевок внутри колонии. Отмечена значительная разница в возрасте птенцов. Представляется, что основной фактор, влияющий на синхронность начала размножения, – это достаточное количество доступных кормов (стайных пелагических рыб) в течение всего гнездового периода.

Состав кормов взрослых моевок во всех обследованных колониях отличался разнообразием и изменчивостью (рис. 2-4). В питании птиц периодически превалировали то один, то другой вид стайных пелагических рыб. Лишь в поселении моевок в колонии «Городецкие птичьи базары» наблюдалось относительное постоянство в спектре питания (за исключением 2009 г.), где доминировали либо молодь сельди, либо мойва (рис. 2). В более восточных колониях у моевок, при редком доминировании мойвы, отмечен высокий уровень встречаемости мелких ракообразных – эвфаузиид. При исследовании желудков моевок найдены такие корма, как моллюски, полихеты и икра рыб (рис. 3-4). Ранее подобные случаи встречались крайне редко, сегодня они трактуются как использование моевками случайных и дополнительных источников корма в «голодный» период (Краснов, Ежов, 2013). Такие данные свидетельствуют о том, что в отсутствии основных видов кормов птицы вынуждены искать альтернативные источники питания. В большей степени это касается колонии губы

Дворовая, где подходы нерестовых скоплений мойвы случаются только в тёплые годы (рис. 4) (Жичкин, 2011; Лука и др., 1986; Рекомендации…, 2011).

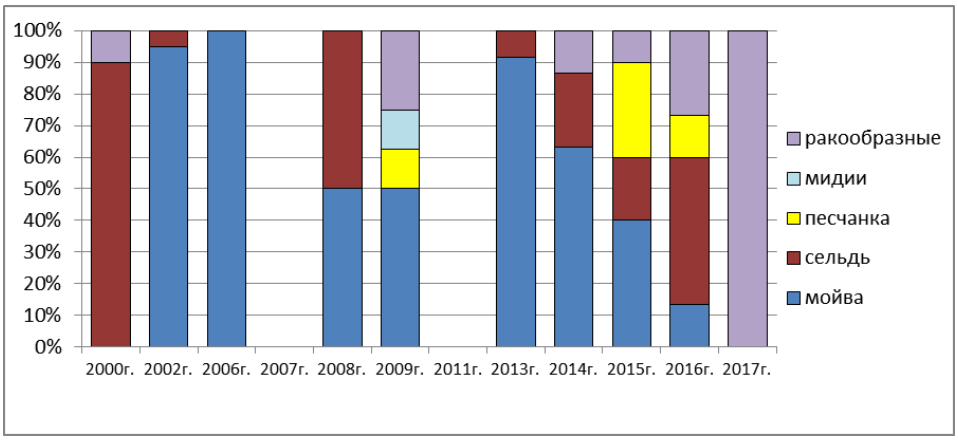


Рис. 2. Относительная встречаемость кормов моевок на «Городецких птичьих базарах» (п-ов Рыбачий, Западный Мурман) по результатам исследования отрыжек

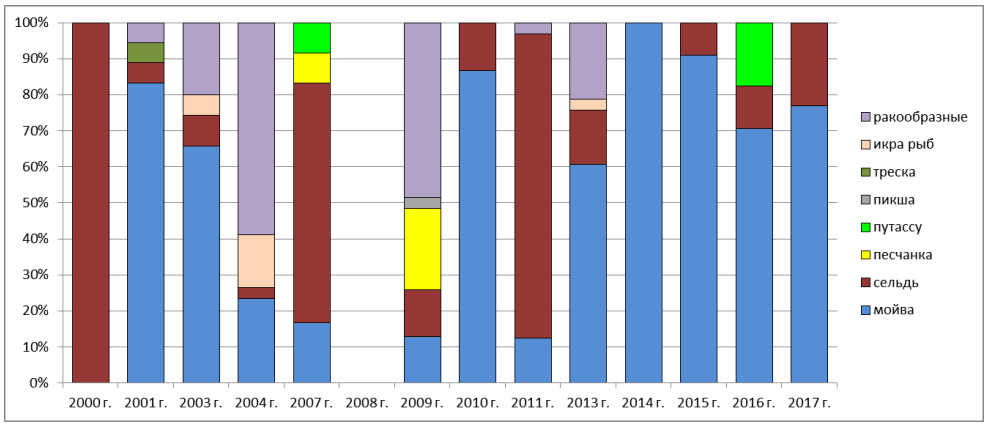


Рис. 3. Относительная встречаемость кормов моевок в колонии «мыс Крутик» (Средний Мурман) по результатам исследования отрыжек

Результаты исследования содержимого желудков кайр обоих видов показывают, что, помимо сельди и песчанки, птицы активно использовали в пищу молодь трески. И хотя для толстоклювой кайры использование молоди тресковых рыб является обычным, имеются данные, что при наличии более доступных скоплений пелагических видов рыб птицы добывают именно их (Краснов и др., 1995; Краснов, Ежов, 2013). Присутствие массовых скоплений пелагической рыбы значительно влияет на выживаемость птенцов (Suryan et al., 2000).

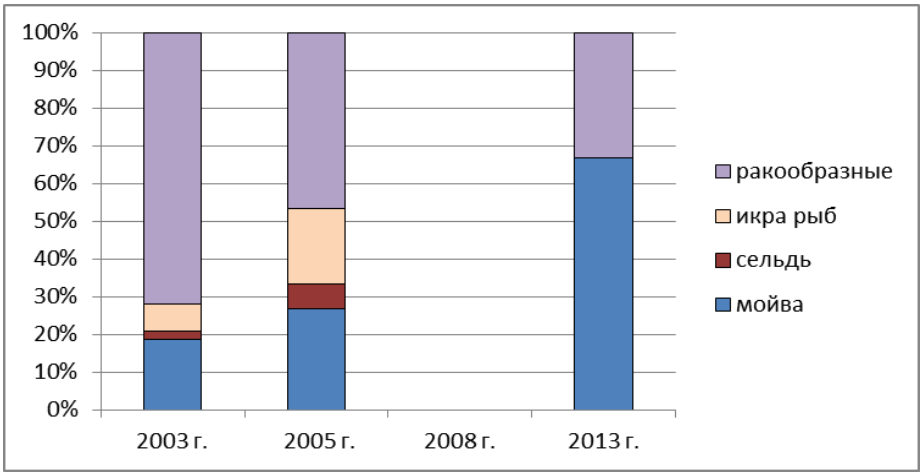


Рис. 4. Относительная встречаемость кормов моевок в колонии губы Дворовая (Восточный Мурман) по результатам исследования отрыжек

Ранее среди факторов, лимитирующих состояние колоний моевок и кайр, имелось и прямое антропогенное влияние в виде сбора птичьих яиц (Экспедиции…, 1902). В настоящее время данный вид промысла отсутствует, следовательно, нет и прямого антропогенного влияния на состояние колоний.

В последнее время на протяжении всего побережья Мурмана наблюдается устойчивая тенденция возникновения небольших поселений моевок и кайр, как на материковых участках, так и на небольших островах. Характерно, что ранее, при исследовании побережья Мурмана, этих небольших поселений не существовало (Герасимова, 1962). Вероятнее всего, при недостаточном обеспечении пищевыми ресурсами, птицам гораздо легче существовать в гнездовой период в небольших колониях, обеспеченных немногочисленными кормами, достаточными для небольшой группы гнездящихся птиц, нежели крупной колонии, испытывающей дефицит пропитания на ограниченной площади. Подобное явление ранее наблюдалось в колониях на Аляске (Suryan, Irons, 2001) и на мысе Сизун во французской Бретани (Danchin et al., 1998).

Заключение. В последнее время на Мурмане, за исключением отдельных лет, продолжается устойчивый процесс деградации колоний моевок и кайр. Основная причина снижения численности гнездящейся колониальной орнитофауны и низкого успеха размножения – ухудшение трофических условий. Исследования питания колониальных птиц показали, что в отсутствии основных объектов питания птицы вынуждены искать несвойственные для себя альтернативные источники. В западной части Российского ареала

обитания колониальных птиц процесс деградации колоний несёт более выраженный характер.

При нынешней ситуации с кормовыми ресурсами, используемыми птицами-базарниками, наблюдается деградация крупных птичьих колоний и возникновение на протяжении гнездового ареала моевок и кайр множества небольших поселений.

Список литературы

Белопольский Л.О. 1957. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 460 с.

Герасимова Т.Д. 1962. Состояние птичьих базаров Мурманского побережья // Орнитология. Вып. 4. С. 11-14.

Ежов А.В. 2010. Современное состояние птичьих колоний на побережье Мурмана // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Материалы международной научной конференции посвящённой 75-летию ММБИ. Изд-во КНЦ РАН. С. 70-71.

Ежов А.В. 2015. Итоги 15-летнего мониторинга крупнейших материковых колоний моевок и кайр побережья Мурмана // Вестник Кольского научного центра РАН №2/2015 (21). Апатиты КНЦ РАН. С. 53-58

Жичкин А.П. 2011. Динамика климатических колебаний и миграции промысловых скоплений рыб в Баренцевом море // Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов // Тез. докл. междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 9–11 ноября 2011 г.), Мурман. мор. биол. ин-т Кольского науч. центра РАН. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 63-65.

Краснов Ю.В., Барретт Р.Т. 2000. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Программное предложение // Рус. Орнитол. Журн. (Экспресс-выпуск). № 113. С. 3-22.

Краснов Ю.В., Ежов А.В. 2013. Современное состояние моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология / отв. ред. *П.Р.* Макаревич; ММБИ КНЦ РАН. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 102–117.

Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. 1998. Итоги комплексного изучения биологии моевки в Баренцевом море // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 180-260.

Лука Г.И., Ожигин В.К., Панасенко А.Д. 1986. Ихтиофауна и условия её существования в Баренцевом море. Апатиты. С. 7-12.

Модестов В.М. 1967. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // Тр. Кандалакш. заповедн. М.: Лесная промышленность. Вып. 5. С. 49-154.

Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н. 1995. Морские колониальные птицы Мурмана СПб.: Наука. 226 с.

Рекомендации по рациональной эксплуатации баренцевоморской мойвы 1991 / Г.И. Лука, Н.Г. Ушаков и др. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 53.

Экспедиции для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана 1902. / сост. Н.М. Книпович. СПб. Т. I, ч. 1–3. С. 113.

Danchin E., Boulinier T. and Massot M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality // Ecology. V. 79 (7). P. 2415-1428.

Suryan R.M., Irons D.B., Benson J. 2000. Prey switching and variable foraging strategies of Black-legged Kittiwakes and the effect on reproductive success // Condor. V. 102. № 2. P. 374-384.

Suryan R.M., Irons D.B. 2001. Colony and population dynamics of black-legged kittiwakes in a heterogeneous environment // Auk. V.118 (3). P. 636-649.

MURMAN KITTIWAKE (*RISSA TRIDACTYLA*) AND GUILLEMOT (*URIA AALGE* & *U. LOMVIA*) REACTION ON THE LONG-TERM INSTABILITY OF FOOD AVAILABILITY IN BARENTS SEA

A.V. Ezhov
Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS, Murmansk

Nesting colonial birds, kittiwakes and both species of guillemots, have been studied in the largest coastal colonies along the Murman coast (Kola Peninsula) since the year 2000. The abundance, breeding success, and food spectrum were investigated. Colonial birds quite often suffer in pre- and nesting periods from a lack of basic prey, such as pelagic schooling fish. This results in significant interannual fluctuations in the number of breeding birds and affects negatively the size of the average clutch. A steady process of main colonies degradation and the emergence of small nesting groups is observed.
Keywords: *kittiwake, brünnich's and common guillemot, abundance, nesting, food availability, Murman coast, Cola Peninsula, Barents Sea.*

Об авторе

ЕЖОВ Алексей Викторович – научный сотрудник лаборатории орнитологии и паразитологии ФГБУН Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 183010, Мурманск, ул. Владимирская, д.17, e-mail: mr.haliaeetus51@mail.ru.

Ежов А.В. Реакция моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) Мурмана на многолетнюю нестабильность кормовой базы в Баренецевом море // А.В. Ежов / Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 72-82.

УДК 598.288(23.57)

К ОЦЕНКЕ СТЕПЕНИ РАЗОРЯЕМОСТИ ГНЁЗД ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В ЛЕСНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ БИОЦЕНОЗАХ НА ЮГЕ ВЬЕТНАМА*

М.В. Калякин[1,2], А.В. Бушуев[1,3], С.С. Гоголева[1,2,4], Е.Н. Зубкова[1,3], А.Б. Керимов[1,3], П.В. Квартальнов[3], И.В. Палько[1,4], Л.П. Корзун[1,3]

[1]Российско-Вьетнамский Тропический центр, Хошимин,
[2]Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва,
[3]Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва,
[4]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

По результатам многолетнего изучения размножения некоторых представителей кричащих (Suboscines) и певчих (Oscines) воробьиных птиц и по данным о возрастном составе отловленных и окольцованных птиц в равнинных муссонных лесах на юге Вьетнама охарактеризована степень разоряемости их гнёзд хищниками. Смертность гнёзд крайне высока у питт и рогоклювов, но значительно ниже у открыто гнездящейся тимелии. Наиболее высокий успех размножения отмечен у гнездящегося в дуплах и других естественных укрытиях белопоясничного шама-дрозда (*Copsychus malabaricus*), реализующего необычную для воробьиных птиц изученного региона стратегию гнездования в укрытиях нижних лесных подъярусов. Молодые птицы данного года рождения составляют крайне небольшую долю в отловах, что подтверждает весьма высокую в целом смертность гнёзд и птенцов в муссонном тропическом лесу на юге Вьетнама.

Ключевые слова: *хищничество на гнёздах, рогоклювы, питты, шама-дрозд, краснолобая кустарниковая тимелия, равнинные муссонные леса.*
DOI: 10.26456/vtbio53

Введение. Специфическим условием существования мелких тропических лесных птиц является высокая степень разоряемости их гнёзд хищниками. Представление о прессе хищников по отношению к гнёздам птиц, населяющих отличающийся высоким биоразнообразием биом тропического леса, можно считать устоявшимся и общепринятым. Оно сформировалось на протяжении десятилетий, ссылки на него используются во многих, в том числе обзорных работах (Ricklefs, 1969;

* Исследования были поддержаны РФФИ (грант № 15-04-07407).

Remes, 2007). На низкий уровень выживаемости гнёзд и молодых птиц в Центральном Вьетнаме указывал Л.С. Степанян (1991), однако количественные описания этого явления редки. Благодаря уникальным возможностям, созданным в Совместном Российско-Вьетнамском Тропическом центре, мы могли проводить длительные стационарные исследования в тропических муссонных лесах на юге Вьетнама, в результате чего были накоплены сведения о значительном числе гнездовых попыток представителей нескольких модельных групп кричащих (Suboscines) и певчих (Oscines) воробьиных птиц. Настоящее сообщение посвящено изложению материалов, позволяющих количественно охарактеризовать степень разоряемости гнёзд воробьиных птиц со ссылкой на наблюдения за несколькими сотнями гнёзд четырёх модельных групп, а также на результаты массовых отловов птиц паутинными сетями. Такие данные для территории Индокитая приводятся впервые, их анализ позволяет начать количественное описание указанного феномена.

Методика. Материал, использованный в данном сообщении, собран на юге Вьетнама, в 80 км к северо-востоку от г. Хошимин, в Национальном парке Каттьен (провинция Донгнай; 11°25′ с.ш., 107°25′ в.д.), в период с 2005 г. по настоящее время. Муссонные, сезонно-влажные тропические равнинные леса представлены здесь полидоминантными древостоями, состав которых варьирует в зависимости от типа почв и гидрологического режима конкретных участков территории. Высота древостоев до 50 м, структура сложная, выделяется от 3 до 5 растительных подъярусов (Кузнецов, Кузнецова, 2011). Их возраст и сложение оцениваются указанными авторами как близкие к естественным. Участки высокоствольного леса чередуются с расчистками, прорубками вдоль дорог, заброшенными и зарастающими плантациями кешью, рисовыми полями и другими открытыми участками, а также зарослями высокого толстостебельного бамбучника. Дождливый сезон длится с мая или июня по ноябрь или декабрь, годовая норма осадков составляет 1800–2500 мм и заметно колеблется год от года (Нгуен Ван Тхинь, Аничкин, 2011). Участок, на котором выполнены исследования, лежит на небольшом (50–500 м) удалении от русла р. Донгнай; с июля по декабрь часть территории оказывается затопленной. В разгар сухого сезона (февраль-апрель) часть деревьев верхних подъярусов (первого и второго), в первую очередь лагерстремия *Lagerstroemia calyculata*, на 2–3 месяца теряют листву. Фауна птиц национального парка насчитывает 326 видов (Polet, Khanh, 1999), в основном оседлых. Период гнездования отдельных видов и птиц в целом растянут с декабря по август, некоторые (голуби, нектарницы) гнездятся фактически круглогодично (наши данные).

В сообщении использованы сведения о гибели гнёзд модельных групп кричащих (3 вида питт, 1 вид рогоклювов) и певчих (белопоясничный шама-дрозд *Copsychus malabaricus*, краснолобая кустарниковая тимелия *Malacopteron cinereum*) воробьиных птиц, населяющих наземный и приземные лесные подъярусы, а также результаты отловов птиц паутинными сетями с ячеёй 14 мм, выполненные в период гнездования большинства оседлых видов национального парка, с февраля по июнь.

Рогоклювы. Сбор данных по биологии краснобрюхого рогоклюва (*Cymbirhynchus macrorhynchos*, Eurylaimidae) проводили в 2010 (май-июль), 2011 (март-ноябрь), 2012 (апрель-май), 2015 (март-май), 2016 (апрель-май) и 2017 (март-апрель) гг.

Поиск гнёзд осуществляли как в участках сомкнутого леса, так и в опушечных зарослях вдоль дорог, рек, временных лесных ручьёв и озёр. Помимо тотального обследования территории ориентировались и на вокализацию рогоклювов. В зависимости от высоты и плотности растительности ширина полосы осмотра варьировала от 10 до 100 м. В связи с тем, что гнёзда этого вида имеют неправильную форму и напоминают сгущения застрявшего на побегах бамбучника или каламуса (или ротанга, пальмы с колючими побегами) листового опада или пучков растительной ветоши, внимательно осматривали все замеченные скопления растительного материала, похожие на гнездо. Места расположения обнаруженных гнёзд картировали, используя GPS-навигатор Garmin 60 CSx. Высоту деревьев и подроста, служивших опорами для гнёзд, после соответствующей тренировки оценивали в основном глазомерно. Гнёзда фотографировали и описывали, указывая в том числе особенности биотопа, расположение, устройство и степень сохранности гнезда. В анализе использованы только те гнёзда, судьба которых нам достоверно известна. Часть обнаруженных гнёзд представляла собой прошлогодние постройки, они также исключены из анализа гнездовой смертности, но, как и гнёзда с неизвестной судьбой, учитывались в анализе расположения гнездовых построек (Зубкова, 2016).

Осмотр содержимого гнёзд, когда это было возможно, проводили в момент их обнаружения. Если гнездо находилось на этапе строительства, то в течение нескольких последующих дней за ним вели наблюдения из укрытия с расстояния не менее чем 25 м. Это позволяло определить примерный день откладки яиц и приурочить к нему следующую проверку. В некоторых случаях для получения информации о размере кладки были проведены дополнительные осмотры содержимого гнезда. В случае обнаружения яиц при первичном осмотре повторную проверку осуществляли лишь в день предположительного вылупления птенцов. До этого момента гнезда с

яйцами осматривали только если были замечены признаки повреждения гнезда или оставления его птицами (все такие гнезда оказались разорёнными).

Непосредственный осмотр содержимого гнезда выполнен в небольшом числе случаев (n=17). В основном сведения об успехе гнездования рогоклювов получены благодаря дистанционным наблюдениям за гнёздами. Все особенности поведения птиц максимально подробно регистрировали при помощи диктофона, а также используя фото- и видеосъёмку. У 17 гнёзд проведены наблюдения в течение 15–300 минут, всего более 100 часов (Зубкова, 2016).

Таблица

Сведения о судьбе гнёзд трёх видов питт по результатам наблюдений в 2010–2016 гг. на территории Национального парка Каттьен, юг Вьетнама

Итог гнездования	Число гнёзд		
	Pitta moluccensis	*P. elliotii*	*P. soror*
Разорены при интенсивном наблюдении (ежедневные проверки, видеонаблюдения)	5	4	3
Разорены при минимальном вмешательстве (при следующей проверке после обнаружения)	6	12	3
Успешных при интенсивном наблюдении (видеонаблюдение)	–	–	1
Успешных при минимальном вмешательстве (при следующей проверке после обнаружения)	–	1	–
Нашли брошенными	8	3	1
Судьба не известна	2	–	1
Всего	21	20	9

Питты. При изучении гнездовой биологии трёх видов питт в 2010–2016 гг. обследовали участки лесных биотопов, населяемых этими видами. Учитывали не только обитаемые гнёзда, но и брошенные и разорённые гнёзда, построенные в данный гнездовой сезон.

Для обнаруженных гнёзд описывали места их расположения и особенности гнездового биотопа, а после завершения гнездования — также их размеры и материал. При этом старались минимизировать влияние исследователей на успех гнездования птиц, соблюдая все стандартные меры предосторожности. В жилых гнёздах описывали и измеряли яйца, птенцов и динамику их развития.

У некоторых гнёзд во время их строительства, откладки яиц, насиживания и кормления птенцов осуществляли видеорегистрацию поведения птиц с помощью стационарно закреплённых камер VholdR Contour HD. Видеокамеры располагали на расстоянии 1,5–2 м от гнезда, запись осуществляли в течение всего светового дня.

При обнаружении факта разорения наблюдаемого гнезда оценивали характер повреждений гнездового материала, яиц, останков птенцов и время разорения. Результаты видеорегистрации позволили идентифицировать несколько видов хищников и описать их поведение во время разорения гнёзд.

Шама-дрозд. Основные исследования биологии белопоясничного шама-дрозда выполнены с 2008 по 2017 гг. на площадке с развешенными дуплянками, содержавшей в различные сезоны от 39 до 209 домиков. Гнездовья изготавливали по классической схеме с небольшими изменениями, соответствующими размерам птиц и условиям проведения работ. Размеры гнездовий, собранных из цельных досок: высота корпуса 28 см, ширина корпуса 15 см, диаметр летка 5,5 см, расстояние от верхнего края летка до крышки 11 см, размеры крышки 18 × 18 см; дуплянки располагали на высоте 1,5–2 м, преимущественно в лесных местообитаниях. Осмотр гнездовий осуществляли во время сухого сезона один раз в 1–2 месяца, а во время влажного сезона 1–2 раза в месяц. В течение всего срока работ постоянно поддерживали возможность для птиц занимать дуплянки, для чего при проверках удаляли из домиков гнёзда муравьёв, ос, грызунов и других животных.

С 2008 по 2014 гг. до начала сезона размножения проводили замену около трети дуплянок – сгнивших или имевших значительные разрушения. Новые гнездовья были точными копиями старых и размещались на тех же местах.

Во время гнездового периода шамы также проводили поиски его гнёзд, построенных в естественных укрытиях.

В 2009 и 2010 гг. собирали данные с использованием видеокамер на 7 гнёздах шамы — по 1–3 дня во время периодов насиживания кладки и выкармливания птенцов. Видеокамеры располагали на расстоянии около 1 м от дуплянки, запись осуществляли в течение всего светового дня.

Краснолобая кустарниковая тимелия. Основные наблюдения проведены с декабря 2005 г. конец июня 2006 г. и с ноября 2007 г. по конец июня 2008 г. Большинство гнёзд найдены на контрольном участке площадью около 30 га, в высокоствольном лесу с доминированием лагерстремии. На участке проводили регулярный поиск и картирование гнёзд, наблюдения за социальным поведением тимелий, сопровождаемые индивидуальным мечением. Все

обнаруженные гнёзда осмотрены и подробно описаны, также выполнены описания кладок и птенцов (Квартальнов, 2011), в нескольких гнёздах окольцованы птенцы. У некоторых гнёзд проводили подробные наблюдения за насиживанием кладок и выкармливанием птенцов. Наблюдения проводили без скрадка, с расстояния нескольких метров от гнёзд, пользуясь доверчивостью тимелий к человеку.

Отловы птиц. Паутинные сети высотой до 3 м (5–6 карманов) выставляли в различных лесных и опушечных местообитаниях в 2011–2013 и 2015–2017 гг. в период, соответствующий периоду размножения большинства оседлых видов, с февраля (разгар сухого сезона) по июнь (окончание сухого и начало дождливого сезона). Сети проверяли раз в 30–60 минут, часть отловленных птиц подвергали прижизненной обработке и описанию, кольцевали и выпускали, другую часть особей подвергали процедуре измерения уровня базального метаболизма (BMR), после чего также отпускали (Bushuev et al., 2018). Расчёты числа отловленных молодых птиц этого года размножения выполняли без учёта числа отловленных особей видов, не гнездящихся в районе исследований.

Результаты

Краснобрюхий рогоклюв. Немногочисленный насекомоядный вид. Кронник, придерживается нижних и средних подъярусов лесной растительности в основном на участках, где высокоствольный лес чередуется с прогалинами, прорубками, дорогами или руслами временных, или постоянных водотоков, то есть мест, где сомкнутость полога деревьев верхних подъярусов нарушена. Гнёзда строит в 1,5–20 м над землёй, чаще всего — в 2,5–6 м (Зубкова, 2016). Период размножения приходится на окончание сухого и на первую половину дождливого сезона, с апреля по август.

Большинство найденных нами гнёзд рогоклювов располагалось в участках с разреженным (1–10 м) приземным растительным подъярусом, то есть в относительно открытом пространстве. Птицы в подавляющем большинстве подвешивали свои относительно крупные (высота гнезда — до 65 см за счёт наличия под ними «хвостов» из травы, внешний диаметр от 25 до 46 см), закрытые гнёзда с боковым входом на свисающих вертикально колючих побегах каламуса, на тонких побегах бамбука, также нередко колючих, или на наклонных и горизонтальных ветвях акаций, опять же покрытых шипами (рис. 1). Это, возможно, затрудняет приближение к гнезду лазающих хищников, однако более вероятно тяготение птиц к таким местам размещения гнёзд связано с удобством укрепления на колючих побегах растительных материалов, из которых в основном и сооружается гнездовая постройка. Отметим, что размещение гнёзд в разреженном

пространстве, с одной стороны, демаскирует их (по крайней мере, для наблюдателей и для тех хищников, которые целенаправленно высматривают гнездовые постройки), с другой стороны, сходство с пучками растительного материала, неправильная форма построек и их длительное сохранение после завершения гнездования может, как нам представляется, до некоторой степени маскировать их, или же «приучать» хищников к тому, что в таких скоплениях растительного материала обычно нет яиц или птенцов.



Рис. 1. Гнездо краснобрюхого рогоклюва, 23.04.2012 г. Фото Е.Н. Зубковой

Из 283 найденных гнёзд (Зубкова, 2016) нам достоверно известна судьба 69. Из них 5 построек птицы оставили на стадии строительства, 62 гнезда были разорены, в двух гнёздах вывелись, выросли и успешно вылетели птенцы. Итого успешными оказались 2 гнезда из 69, или 2,90%.

Мы не располагаем прямыми наблюдениями за хищничеством тех или иных видов по отношению к гнёздам рогоклювов. Судя по косвенным признакам — и по тому, появление каких хищников вызывало явное беспокойство у хозяев гнёзд, и по манере поиска и осмотра старых гнёзд и даже просто застрявших в невысоких кронах пучков растительной ветоши или сухой листвы, — к числу наиболее вероятных разорителей относятся шпорцевые кукушки *Centropus sinensis*, два вида птиц-носорогов *Buceros bicornis* и *Anthracoceros albirostris*, а также белка *Callosciurus erythraeus* (*var. flavimanus*).

Питты. Изучены три вида экологически и размерно сходных видов из одного рода — питта Элиота (*Pitta elliotii*), синепоясничная питта (*P. soror*) и молуккская питта (*P. moluccensis*). Это относительно крупные насекомоядные птицы, собирающие корм на земле, обычно на увлажнённых участках. Молуккская питта — мигрант, появляющейся на территории национального парка только на период размножения, два других вида оседлы. Немногочисленны и, несмотря на яркую окраску, плохо заметны под пологом леса в мозаике световых пятен.

Гнёзда изученных видов представляют собой закрытые, относительно крупные (диаметром до 23–25 см) постройки с боковым входом, располагающиеся у питты Эллиота и синепоясничной питты обычно невысоко над землёй (обычно не выше 2–2,5 м) в кронах колючих каламусов, бамбучников, на розетках эпифитных папоротников или в полудуплах и выгнивших полостях деревьев (рис. 2), а у молуккской питты — практически всегда на земле, под покровом разрастающихся в дождливый период невысоких злаков. Даты обнаружения жилых гнёзд приходятся на сезон дождей, с мая по середину сентября. Присутствие молуккской питты на местах размножения мы регистрировали с конца апреля до середины августа.

Данные о выживаемости обнаруженных нами 50 гнёзд трёх видов питт приведены в таблице. Судьба трёх гнёзд осталась не выясненной, из 47 остальных 45 были разорены на различных стадиях гнездования, выживаемость гнёзд составила 4,26%.

Наши данные свидетельствуют о том, что наибольшую опасность для их гнёзд представляют макаки. Нам удалось наблюдать лишь несколько случаев разорения гнёзд змеями, однако большое число разорённых и не нарушенных при этом гнёзд позволяет предполагать высокую активность этих хищников по отношению к содержимому гнёзд питт. Хищничество по отношению к устроенным на земле гнёздам молуккской питты зафиксировано для мангустов двух видов, наземных крыс, варанов и змей.



Рис. 2. Гнездо синепоясничной питты в развилке ствола Lagerstroemia speciosa на высоте 1,2 м, 7.06.2012 г. Фото И.В. Палько

Наши результаты свидетельствуют о том, что при вмешательстве наблюдателя в процесс насиживания/кормления птенцов вероятность разорения увеличивается незначительно. Так, гнездо, которое мы посещали до трёх раз в день и ежедневно извлекали из него всех птенцов для взвешивания, сохранилось до момента вылета птенцов из гнезда, тогда как среди найденных гнёзд большая часть к моменту обнаружения уже была разорена. Степень разоряемости гнёзд, не подвергавшихся нашему воздействию, не отличалась от таковой для тех гнёзд, которые мы регулярно посещали.

Шама-дрозд. Обычный оседлый насекомоядный вид, один из наиболее типичных обитателей как сомкнутых древостоев, так и различных участков с нарушенным, невысоким или восстанавливающимся лесным покровом, а также бамбучников и

опушечных местообитаний с высокотравьем и отдельными деревьями. Кормится в основном на земле, нередко перемещается по кронам, поёт в основном в кронах в нижнем и среднем древесных подъярусах.



Рис. 3. Домик для шама-дрозда. Фото И.В. Палько

В отличие от ситуации с питтами, почти все данные о неудачных гнездовых попытках были получены в результате обнаружения в искусственных гнездовьях (рис. 3) уже разорённых гнёзд, только в двух случаях удалось определить хищника (сколопендра и крыса); в большинстве случаев невозможно было установить, на какой стадии разорено гнездо. То же относится и к данным о разорении гнёзд, построенных в естественных укрытиях.

В 2009 и 2010 гг. мы собирали данные с использованием видеотехники на 7 гнёздах шамы — по 1–3 дня во время насиживания и выкармливания. Гнёзда, за которыми проводили такие наблюдения, разорены не были.



Рис. 4. Гнездо шамы в выгнившем дупле упавшей скелетной ветви Lagerstroemia sp. на высоте 0,7 м, 2.05.2008 г. Фото И.В. Палько

Из 416 кладок в дуплянках, обследованных за всё время работ, были разорены только 72 (17,3%). За тот же период времени описаны 30 гнёзд шамы, расположенных в естественных укрытиях (рис. 4). Из них были разорены более половины гнёзд (18, или 58,07%), что, очевидно, служит показателем нормального уровня гнездового хищничества для данного вида, может быть до некоторой степени усиленного вследствие обнаружения гнёзд человеком.

Краснолобая кустарниковая тимелия. Обычный осёдлый вид, обитает под пологом леса, заросли бамбука посещает редко, не встречен в заброшенных, зарастающих садах. Большинство тимелий гнездится отдельными парами, но в 2008 г. при четырёх гнёздах отмечены группы из четырёх птиц (размножающаяся пара и «помощники» — неразмножающиеся взрослые птицы, участвовавшие в выкармливании птенцов). Гнездование начинается в конце февраля, продолжается до

середины июля (Квартальнов, 2008, 2011). Гнёзда (рис. 5) располагаются преимущественно по краям небольших прогалов, как правило, образованных упавшими деревьями, т.е. там, где деревца нижнего подъяруса или невысокого подроста растут разреженными скоплениями.



Рис. 5. Гнездо краснолобой кустарниковой тимелии, 30.04.2008 г.
Фото П.В. Квартальнова

Гнездо — открытая сверху постройка чашевидной формы, с тонким, нередко просвечивающим дном, приплетено к веточкам и стволикам деревьев на высоте от 49 до 271 см (в среднем 95,0±34,5 см, n = 52). Высота деревьев, на которых построены гнёзда, от 0,8 до 4,5 м, в среднем около 1,5 м (обычно 1–2 м). Многие гнёзда сверху затенены листвой деревьев, на которых они построены, более высоких деревьев или куртин ротанговых пальм.

Нами осмотрены 46 свежих законченных построек тимелий этого вида. Из них 34 гнезда найдены жилыми (в период строительства, откладки яиц или выкармливания птенцов), 10 гнёзд обнаружены после разорения хищниками, ещё 2 — вскоре после того, как были оставлены птенцами, о чём можно было судить по помёту слётков как в лотке, так и на веточках рядом с гнёздами. Судьбу четырёх гнёзд (трёх с кладками,

одного — с птенцами), построенных в июне 2008 г., проследить не удалось из-за окончания сроков наблюдений. Всего 12 гнёзд разорены хищниками до вылупления птенцов, в 8 гнёздах хищниками уничтожены птенцы, в одном гнезде птенцы погибли, вероятно, от перегрева, ещё в одном — напротив, от переохлаждения, во время продолжительного сильного ночного дождя. Птенцы вылетели из 8 гнёзд, найденных жилыми. Таким образом, хищники ответственны за гибель кладок или птенцов по меньшей мере в 58,8% гнёзд, найденных жилыми; успех гнездования, по числу выживших гнёзд, — не менее 23,5%. Большое число гнёзд, обнаруженных нами уже после разорения, показывает, что высокую вероятность гибели кладок и птенцов нельзя объяснить только тем, что осмотр человеком привлекал к ним хищников.

За разорением гнёзд тимелий нам наблюдать не пришлось. Судя по характеру разорения, а также по следам, оставленным хищниками, часть кладок и выводков уничтожены белохохлыми кустарницами (*Garrulax leucolophus*), бенгальской кошкой (*Prionailurus bengalensis*) и малайской тупайей (*Tupaia belangeri*). При появлении группы кустарниц насиживающие птицы затаивались, вжимались в лоток, позволяли человеку подходить вплотную к гнезду. Малайскую тупайу, как и мышиную тупайу (*Dendrogale murina*), кустарниковые тимелии окрикивали близ гнёзд, отличая их от белок (*Callosciurus erythraeus* и др.), на появление которых, как правило, не реагировали. Во время кормёжки тупайи двух видов обследовали низкие деревья, подобные тем, где располагают гнёзда тимелии (наши наблюдения, см. также: Квартальнов, 2009). Кустарниковые тимелии прогоняли с криками от своих гнёзд краснохвостую мышиную тимелию (*Malacocincla abbotti*). По нашим данным, мышиные тимелии могут питаться мелкими позвоночными; наблюдали, как интерес этой тимелии к гнезду другой мелкой птицы, коричневогрудой нильтавы (*Cyornis tickelliae*),— привёл к гибели кладки (гнездо опрокинулось в результате конфликта между хозяйкой гнезда и тимелией). Помимо позвоночных, гнёзда певчих птиц, расположенные на древесном подросте, могут разорять муравьи: наблюдали гибель птенцов черногорлой портнихи (*Orthotomus atrogularis*), построенного на высоте 183 см на участке одной из пар краснолобой кустарниковой тимелии, в результате хищничества муравьёв *Pheidole* sp.

Результаты отловов птиц паутинными сетями. За период проведения работ на той же территории, где проводились исследования гнездовой биологии модельных групп, а также в её ближайших окрестностях, пойманы и окольцованы 1835 особей 107 видов воробьиных и неворобьиных птиц. Из них молодыми данного года рождения оказались лишь 40 экземпляров, или 2,18%.

Обсуждение. Итак, мы располагаем сведениями, косвенно указывающими на очень небольшую долю, которую составляют молодые птицы в общем населении лесных и опушечных птиц в районе наших работ в период размножения основного большинства гнездящихся в национальном парке видов. Данные отловов нельзя считать очень точными в связи с тем, что не все виды в период их проведения уже закончили размножение, возможно выявленный процент занижен, а интенсивные отловы, выполненные в летние месяцы, могли бы дать несколько более высокий показатель. Однако он, по нашей экспертной оценке, не может оказаться принципиально более высоким. Делая такой вывод, мы опираемся на собственные данные о том, что многие из обычных видов, населяющих район наших работ, начинают размножение в разгар сухого сезона, в феврале и марте, а некоторые (например, самый обычный лесной вид бюль-бюлей *Alophoixus ochraceus*) — даже в декабре. Кроме того, сопоставляя опыт полевых наблюдений в умеренной зоне на территории разных регионов России и опыт наблюдений за птицами в национальном парке Каттьен, мы можем уверенно говорить о том, что число визуальных регистраций слётков и молодых птиц на юге Вьетнама было на порядок более низким даже в разгар периода гнездования большинства оседлых лесных видов птиц юга Вьетнама.

Численные оценки выживаемости гнёзд, полученные для нескольких модельных видов, чья биология была объектом нашего пристального внимания на протяжении нескольких полевых сезонов, свидетельствуют не только о в целом высокой их разоряемости, но и о том, что этот показатель существенно различается для разных видов. Успех размножения представителей двух семейств кричащих воробьиных, рогоклювов и питт, оказался значительно более низким, чем у кустарниковой тимелии. Вероятно, это связано с конструкцией гнёзд: крупные массивные постройки кричащих воробьиных более заметны для хищников, чем небольшие чашевидные гнёзда тимелии. Наиболее высоким оказался успех размножения шама-дрозда. Последний мог бы считаться модельным видом для группы мелких дуплогнёздников, гнездящихся в дуплах и других укрытиях в нижних лесных подъярусах (Palko et al., 2011; Палько, Калякин, 2012). Однако таких видов в районе наших работ почти нет: представитель того же рода, сорочий шама-дрозд *Copsychus saularis*, несколько крупнее, гнездится в более объёмных укрытиях, а именно — в дуплах на высоте от 5 до 20 м (в среднем 9 м, n=9), обитает на опушках и по берегам открытых речных долин или расчищенных человеком участках и, наконец, значительно более редок, чем обычный в районе исследований шама-дрозд. Остальные дуплогнёздники из числа воробьиных птиц (скворцы, один вид поползней) также немногочисленны, приурочены к

опушкам и гнездятся в дуплах, расположенных в верхних частях крон — как и обычные и разнообразные неворобьиные птицы-дуплогнёздники (попугаи, совы, бородастики, дятлы и птицы-носороги).

Мы считаем, что шама-дрозд освоил уникальную для данного района экологическую нишу мелкой птицы, гнездящейся в дуплах и иных укрытиях небольшого объёма в нижнем, наиболее насыщенном разнообразными разорителями гнёзд лесном ярусе. Успех размножения этого вида является, возможно, одним из самых высоких для воробьиных птиц данного района равнинных муссонных тропических лесов. При этом показатель разоряемости его гнёзд, построенных в естественных укрытиях, оказался почти в три раза выше, чем тот же показатель для гнёзд, построенных в искусственных гнездовьях: 58 и 17%%. Мы склонны объяснять это тем, что домики оказались новым объектом для хищников, а их конструкция, очевидно, затрудняла доступ к гнёздам некоторым из них. Кроме того, появление на относительно небольшом участке леса относительно большого числа (до 200) новых укрытий могло дать кратковременный эффект увеличения как их заселяемости, так и успешности размножения. Не имея возможности точно оценить все эффекты данного масштабного эксперимента в отношении выживаемости/разоряемости гнёзд, построенных в естественных укрытиях, мы склонны считать более реалистичной оценкой естественного успеха размножения шама-дрозда в районе исследований показатель в 40% успешных гнёзд. Пока это максимальный показатель из немногих, имеющихся в нашем распоряжении. Имеются и другие примеры, относящиеся к дуплогнёздникам тропических и умеренных широт, свидетельствующие о более высоком успехе размножения закрытогнездящихся птиц и более низком — птиц, строящих открытые гнёзда (Lack, 1954; Nice, 1957; Oniki, 1979). Стоит отметить, что большая часть укрытий с гнёздами шамы, из которых успешно вылетели птенцы, располагалась в среднем в два раза выше ниш, гнёзда в которых были разорены, сходная тенденция описана и для птиц-дуплогнёздников, гнездящихся в естественных укрытиях лесов умеренных широт (Nilsson, 1984).

Полученные данные подтверждают в целом высокую, но заметно отличающуюся у разных групп гибель кладок и птенцов воробьиных птиц, населяющих приземные и наземный ярусы равнинного муссонного тропического леса на юге Вьетнама. Явное демографическое отличие популяций тропических лесных воробьиных от видов из умеренных широт состоит в преобладании в течение года в их составе особей старших возрастных групп.

Авторы благодарят коллег Е.А. Коблика и О.О. Толстенкова, помогавших в ходе отловов птиц, а также руководителей Российско-Вьетнамского Тропического центра и его Южного отделения.

Список литературы

Зубкова Е.Н. 2016. Гнездовой материал и строительные приемы у двух видов рогоклювов – *Cymbirhynchus macrorhynchos* и *Corydon sumatranus* (Passeriformes, Eurylaimidae) на юге Вьетнама // Зоол. журн. Т. 95. № 9. С. 1066-1086.

Квартальнов П.В. 2008. Орнитологические исследования в национальном парке Каттиен (Вьетнам): биология птиц сем. Timaliidae. // Актуальные проблемы экологи и эволюции в исследованиях молодых учёных: Мат-лы Конф. мол. сотр. и асп. ИПЭЭ им. А.Н. Северцова. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 160-165.

Квартальнов П.В. 2009. Экология и поведение мышиной тупайи — *Dendrogale murina* (Scandentia, Mammalia) // Зоол. журн. Т. 88. № 11. С. 1387-1395.

Квартальнов П.В. 2011. Описание гнёзд, яиц и птенцов тимелий (Timaliidae) и портних (Sylviidae: Passeriformes; Aves) с юга Вьетнама // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 116. № 4. С. 22-30.

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. 2011. Лесная растительность: видовой состав и структура древостоев. // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). А.В. Тиунов (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 16-43.

Нгуен Ван Тхинь, Аничкин А.Е. 2011. Национальный парк Кат Тьен – общие сведения // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). А.В. Тиунов (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 11-15.

Палько И.В., Калякин М.В. 2012. Гнездовая биология белопоясничного шама-дрозда (*Copsychus malabaricus*, Turdidae) на юге Вьетнама // Зоол. журн. Т. 91. № 10. С. 1219-1230.

Степанян Л.С. 1991. Некоторые замечания о плодовитости и возрастном составе популяций птиц первичного влажного тропического леса Восточного Индокитая // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 5. С. 791-793.

Bushuev A., Tolstenkov O., Zubkova E., Solovyeva E., Kerimov A. 2018. Basal metabolic rate in free-living tropical birds: the influence of phylogenetic, behavioral, and ecological factors // Current Zoology. V. 64. №. 1. P. 33-43.

Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon press. 343 p.

Nice M.M. 1957. Nesting success in altricial birds // Auk. V. 74. P. 305-321.

Nilsson S.G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // Ornis scandinavica. V. 15. P. 167-175.

Oniki Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? // Biotropica. V. 11. P. 60-69.

Palko I.V., Kalyakin M.V., Thinh N.V. 2011. Nesting of the White-rumped Shama (*Copsychus malabaricus*) in Southern Vietnam // Tropical Vertebrates in a changing World. K.-L. Schuchmann (ed.). Bonner Zoologische Monographien. Nr. 57. P. 185-191.

Polet G., Khanh P.H. 1999. List of birds of Cat Tien National Park. Nha xuat ban Thanh pho Ho Chi Minh. 48 p.

Remes V. 2007. Avian growth and development rates and age-specific mortality: the roles of nest predation and adult mortality // J. Evol. Biology. V. 20. № 1. P. 320-325.

Ricklefs R.E. 1969. The nesting cycle of songbirds in tropical and temperate regions // The living bird. V. 8. P. 165-175.

ESTIMATION OF NEST FAILURE IN PASSERINE BIRDS IN TROPICAL FOREST ECOSYSTEMS IN SOUTHERN PART OF VIETNAM

M.V. Kalyakin[1,2], A.V. Bushuev[1,3], S.S. Gogoleva[1,2,4], E.N. Zunkova[1,3], A.B. Kerimov[1,3], P.V. Kvartalnov[3], I.V. Palko[1,4], L.P. Korzoun[1,3]

[1]Vietnam-Russia Tropical Center, Hochiminh
[2] Moscow State University Zoological Museum, Moscow
[3]Biological Faculty of the Moscow Lomonosov State Universtiy, Moscow
[4] A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow

Nest failure in one species of Broadbills (*Cymbirhynchus macrorhynchos*; Eurylaimidae), three species of Pittas (*Pitta elliotii, P. soror, P. moluccensis*; Pittidae), one species of Babblers (*Malacopteron cinereum*; Timaliidae) and White-rumped Shama (*Copsychus malabaricus*; Muscicapidae) is described using results of long-term studies in lowland monsoon tropical forests in southern part of Vietnam. Suboscine birds have quite high nest failure rate, while Shama has relatively low value of this parameter. We believe that the reason is the specificity of its ecological niche: this is the only species of Passerines that breeds in holes in the lowest level of lowland tropical forests in Vietnam.

Keywords: *nest predators, broadbills, pittas, Shama, Scaly-crowned babbler, lowland monsoon forests.*

Об авторах:

КАЛЯКИН Михаил Владимирович – доктор биологических наук, директор Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 125009, ул. Бол. Никитская, 2, e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru.

БУШУЕВ Андрей Владимирович – кандидат биологических наук, с.н.с. кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: a_bushuev@mail.ru.

ГОГОЛЕВА Светлана Сергеевна – кандидат биологических наук, н.с. кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: viverricula@gmail.com.

ЗУБКОВА Е Н – кандидат биологических наук, в.н.с. кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: sivalik@mail.ru.

КЕРИМОВ Анвар Бурханович – кандидат биологических наук, в.н.с. кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: anvar_kerimov@mail.ru.

КВАРТАЛЬНОВ Павел Валерьевич – кандидат биологических наук, н.с. кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: cettia@mail.ru.

ПАЛЬКО И В – кандидат биологических наук, с.н.с. Российско-Вьетнамского Тропического Центра, 3, ул. 3/2, район 10, г. Хошимин, e-mail: igopalko@gmail.com

КОРЗУН Леонид Петрович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, e-mail: korzoun@nm.ru

Калякин М.В. К оценке степени разоряемости гнезд воробьиных птиц в лесных тропических биоценозах на юге Вьетнама / М.В. Калякин, А.В. Бушуев, С.С. Гоголева, Е.Н. Зубкова, А.Б. Керимов, П.В. Квартальнов, И.В. Палько, Л.П. Корзун// Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 83-100.

УДК 598.2+591.9

ОТ АТЛАСА ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ – К ПРОГРАММЕ МОНИТОРИНГА ОБЫЧНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ*

P. Voříšek[1], М.В. Калякин[2], О.В. Волцит[2], S. Herrando[3], V. Keller[4]
[1]Czech Society for Ornithology, Prague, Czech Republic
[2] Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
[3]Catalan Ornithological Institute, Natural History Museum of Barcelona, Barcelona, Catalonia, Spain
[4]Swiss Ornithological Institute, Sempach, Switzerland

Анализ изменений в популяциях птиц и научно обоснованная стратегия их охраны требуют надёжных данных по распространению и динамике численности видов. В ходе реализации проектов по созданию второго Атласа гнездящихся птиц Европы (Second European Breeding Bird Atlas, EBBA2) и Атласа гнездящихся птиц Европейской России были получены данные о распространении и численности всех видов птиц в Европе, включая европейскую часть России. После завершения работ над атласами представляется реалистичной перспектива создания единой системы мониторинга птиц в Европейской России. Цель организации этой системы – получение репрезентативных данных о популяционных трендах обычных видов птиц. Развитие такой системы может опираться на опыт уже существующих региональных проектов по мониторингу, а также на организацию новых программ. С помощью методов, разработанных для общеевропейской программы мониторинга обычных видов птиц (Pan-European Common Bird Monitoring Scheme, PECBMS), результаты региональных наблюдений можно объединить в показатели, характеризующие территорию мониторинга в целом.
Ключевые слова: *атлас гнездящихся птиц, мониторинг, популяционные тренды, распространение видов.*
DOI: 10.26456/vtbio54

Широкомасштабный многолетний мониторинг популяций птиц даёт ценную информацию как для научных, так и для природоохранных целей. В частности, показано, что стандартизированные учёты

* Работа российских координаторов выполнена в соответствии с государственной исследовательской темой «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия» (АААА-А16-116021660077-3). Организационная часть работы по созданию российского атласа финансово поддержана грантом РНФ № 14-50-00029.

гнездовой численности птиц в масштабах стран или крупных административных регионов чрезвычайно полезны для понимания факторов, влияющих на численность популяций (например, Stephens et al., 2016). Атласы гнездящихся птиц внесли значительный вклад в наши знания о популяциях птиц и о принципах их охраны (Gibbons et al., 2007; Keller, 2017). Пожалуй, наиболее известные в Европе международные проекты, объединяющие национальные программы мониторинга и атласы, — это общеевропейская программа мониторинга обычных видов птиц (Pan-European Common Bird Monitoring Scheme, PECBMS, www.pecbms.info) и второй Атлас гнездящихся птиц Европы (Second European Breeding Bird Atlas, EBBA2, www.ebba2.info; Herrando et al., 2013; Keller, 2013).

В ходе работ над первым атласом гнездящихся птиц Европы (EBBA1, Hagemeijer & Blair, 1997) были собраны данные по распределению почти 500 гнездящихся европейских видов. В атласе было представлено распространение каждого вида по квадратам размером 50×50 км, с указанием стандартных категорий вероятности гнездования — атласных кодов (Hagemeijer, Blair, 1997) и обилия видов по полуколичественной шкале. Согласно анализу Tulloch et al. (2013), EBBA1 стал наиболее цитируемой публикацией по своей тематике. Данные, опубликованные в атласе, использовали почти в 3000 научных публикаций, многие из которых посвящены эффектам изменений землепользования и климата.

Хотя EBBA1 описывает распространение видов во всей Европе (включая Мадейру, Азорские острова, Исландию, Шпицберген, Землю Франца-Иосифа и Закавказье), на охваченной атласом территории оставались очевидные белые пятна, а некоторые части континента были обследованы меньше других; это относилось и к европейской части России. Неравномерность охвата территории могла быть обусловлена экономической ситуацией, логистическими трудностями при организации полевых работ на обширных территориях со слабо развитой дорожной сетью и небольшим числом населённых пунктов и другими причинами.

Большая часть данных для EBBA1 собрана в конце 1980-х гг., атлас вышел из печати в 1997 г. С тех пор ландшафты Европы претерпели значительные изменения; изменились и климатические условия, которые также оказали влияние на тренды в популяциях птиц (Gregory et al., 2009; Stephens et al., 2016). Целенаправленные действия по охране угрожаемых видов во многих случаях привели к положительным результатам (Deinet et al., 2013), тогда как виды, типичные для сельскохозяйственных угодий Европы, снизили свою численность (Voříšek et al., 2010); подобные тенденции были отмечены в том числе и у птиц. К настоящему времени налицо недостаток

актуальной информации по распространению и численности птиц, собранной по стандартизированной методике. Именно это послужило стимулом к началу работы по созданию второго Атласа гнездящихся птиц Европы (Keller, 2013).

Второй атлас гнездящихся птиц Европы

Второй атлас охватывает всю территорию, представленную в EBBA1, а также всю территорию Турции и европейскую часть Казахстана (рис. 1). Данные получены в ходе стандартизированных полевых работ в период с 2013 по 2017 гг. (до 2018 г. в Европейской России) с использованием той же сетки квадратов 50×50 км, что и в первом атласе (Herrando et al., 2013; www.ebba2.info).

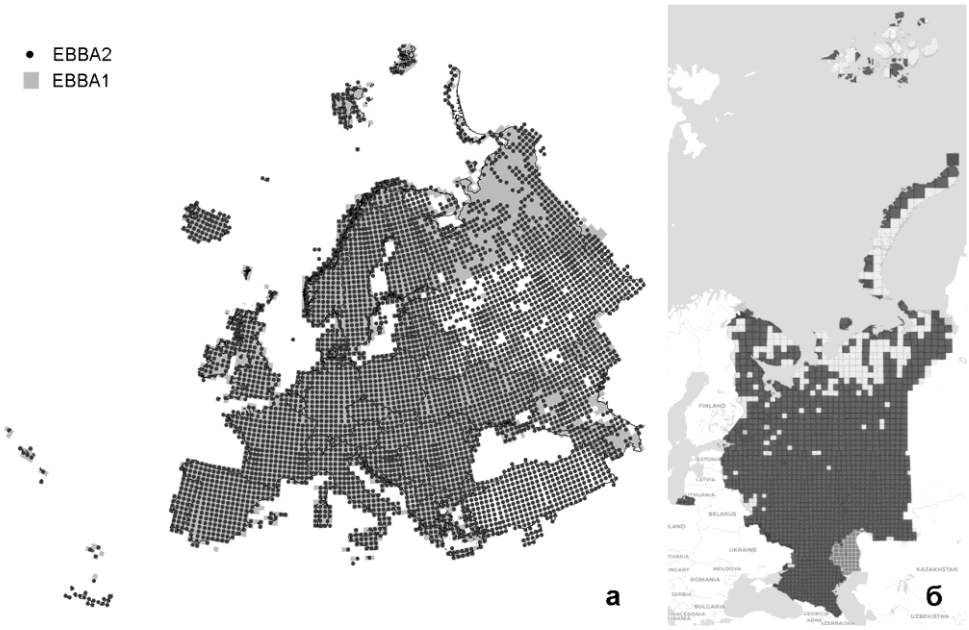


Рис. 1: а. Охват территории в первом (EBBA1) и втором (EBBA2) атласах гнездящихся птиц Европы. Показаны квадраты 50×50 км, из которых были получены данные в рамках EBBA1 (светло-серый фон) и EBBA2 (тёмно-серые точки). Для европейской части России показаны квадраты, обследованные к апрелю 2018 г.
б. Степень обследованности территории Европейской России к сентябрю 2018 г. (обследованные квадраты закрашены тёмно-серым).

Статус каждого вида в квадратах атласа представлен в виде стандартных категорий вероятности гнездования — атласных кодов (Herrando et al., 2013). Сравнение карт распространения видов, полученных в рамках EBBA1 и EBBA2, позволит количественно оценить изменения в распространении каждого вида птиц. Кроме того,

для обследованных квадратов будет получена оценка численности по логарифмической шкале (Herrando et al., 2013), которая даст чрезвычайно полезную информацию по обилию видов. Также EBBA2 будет включать карты вероятности присутствия вида в масштабе 10×10 км. Это первый опыт по созданию карт для столь обширной территории с применением методов пространственного моделирования. Новый атлас гнездящихся птиц Европы выйдет из печати в конце 2020 г., а впоследствии будет также доступен в интернете.

Россия занимает 35% территории Европы, её авифауна включает 410 гнездящихся видов птиц, поэтому информация о ней чрезвычайно важна для полного представления о распространении и численности птиц континента. Значение российской территории связано и с тем, что на ней гнездятся 44 глобально угрожаемых вида, включённых в список SPEC1 (виды, находящиеся под угрозой исчезновения в Европе), 27 видов из списка SPEC2 (виды, ограниченные в своём распространении преимущественно Европейским континентом и имеющие неблагоприятный охранный статус) и 86 видов из списка SPEC3 (виды, распространённые значительно шире Европейского континента, но имеющие неблагоприятный охранный статус в Европе) (BirdLife International, 2017). Среди них есть несколько видов, например, пятнистый конёк (*Anthus hodgsoni*), дубровник (*Emberiza aureola*) и сибирская гага (*Polysticta stelleri*), у которых от 80 до 100% европейской популяции обитает в России (BirdLife International 2017).

Поскольку охват территории Европейской России в EBBA1 был весьма фрагментарным, одной из наиболее приоритетных задач для Европейского совета по учётам птиц (EBCC) было привлечение России к участию в создании второго общеевропейского атласа. Одновременно с этим был запущен проект по созданию Атласа гнездящихся птиц Европейской России (Atlas of Breeding Birds of European Russia). С самого начала между проектами было налажено тесное сотрудничество. При сборе материалов для российского атласа были использованы методы, близкие к методам EBBA2, и та же сетка квадратов 50×50 км (Kalyakin, Voltzit, 2013), что позволяет вносить полученные данные в европейский атлас без дополнительной обработки. Более 500 человек приняли активное участие в полевых работах в период с 2013 по 2017 г. Учитывая размеры территории (всего примерно 1800 квадратов) и сложность получения подробных сведений по всем квадратам, было принято решение о том, что в определённых случаях для атласа могут быть использованы более старые данные (с 2005 по 2012 г.).

В начале работ над Атласом гнездящихся птиц Европейской России координаторы полагали, что полевыми работами будут охвачены примерно 600 квадратов; более широкий охват представлялся малореалистичным (Калякин, Волцит, 2015). Однако благодаря энтузиазму участников удалось обследовать значительно большую территорию. К сентябрю 2018 г. данные по присутствию видов и их статусу поступили из 1575 квадратов. Кроме того, результаты часовых учётов, необходимых для моделирования распространения видов, были получены из 1130 квадратов размером 10×10 км. Достигнутый уровень охвата территории позволяет надеяться, что усилия российских орнитологов принесут много новой и ценной информации о распространении и численности птиц, важных для представления об авифауне целого континента. Более подробная информация о проекте по созданию Атласа гнездящихся птиц Европейской России будет представлена в статье, планируемой к публикации в «Зоологическом журнале».

Свой вклад в успех российского проекта внесли множество факторов, но ключевую роль сыграла обратная связь, постоянно поддерживаемая между координаторами и участниками. Наблюдатели ежемесячно получали информацию о ходе проекта, карту, показывающую степень обследованности территории на данный момент; все отчёты по обследованию квадратов были опубликованы в соответствующих выпусках ежегодника «Фауна и население птиц Европейской России», размещаемых на сайте Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (http://zmmu.msu.ru/musei/struktura_muzeya/sektor-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikhsya-ptic-evropejskoj-rossii). Финансовая поддержка также сыграла свою роль: координаторы сумели получить финансирование от международных организаций, в частности в рамках проекта, поддерживаемого фондом MAVA (http://www.ebba2.info/2017/12/12/the-final-workshop-of-the-mava-project-in-croatia-preparing-for-the-real-data-submission/), а также из источников внутри страны. Компенсация расходов на поездки, хотя бы частичная, оказалась чрезвычайно важной для работавших над атласом орнитологов, особенно в удалённых районах страны.

Проект по созданию атласа птиц европейской России внёс существенный вклад в подготовку EBBA2 не только за счёт предоставления данных, но также и благодаря распространению опыта в других странах, участвующих в создании европейского атласа. Координаторы работ над российским атласом делились своим опытом, обсуждали методические и логистические проблемы с координаторами из Турции, Украины, Казахстана и стран Кавказа.

Публикация Атласа гнездящихся птиц Европейской России запланирована на 2020 г., одновременно с европейским атласом. Мы убеждены, что оба атласа станут важными вехами в изучении европейской авифауны и внесут существенный вклад в понимание динамики популяций птиц. Работы над атласом мобилизовали полевых работников, многие из которых планируют и в дальнейшем принимать участие в проектах по изучению распространения и численности птиц.

Проекты мониторинга численности птиц

В настоящее время на территории европейской части России уже действуют несколько проектов по мониторингу птиц (Динамика численности …, 2017). Однако в рамках общеевропейских работ приоритетным представляется создание системы, сходной с теми, которые действуют в других странах Европы. Стандартизированные проекты по мониторингу обычных видов птиц существуют в более чем 28 европейских странах (https://pecbms.info/country/). В настоящее время эти страны предоставляют данные для общеевропейской программы мониторинга обычных видов птиц (PECBMS, www.pecbms.info). Цель программы, действующей с 2002 г. как совместная инициатива Европейского совета по учётам птиц и BirdLife International, заключается в применении данных по динамике популяций птиц в качестве индикатора биоразнообразия и состояния окружающей среды в целом.

Национальные или региональные программы мониторинга обычных видов птиц, которые предоставляют данные для PECBMS, используют один из стандартных методов учёта птиц в гнездовое время (https://pecbms.info/country/). Обычно используются точечные учёты, учёты на линейных трансектах или картирование территорий. Хотя национальные схемы отличаются в конкретных деталях, все они позволяют получить индексы, характеризующие динамику численности популяций. Опытные волонтёры — орнитологи-любители — проводят большую часть работ по сбору полевых данных; широкое вовлечение волонтёров позволяет получить репрезентативные данные с больших территорий (регионов или стран). Для обеспечения репрезентативности данных выбор пунктов (маршрутов) мониторинга должен быть случайным, хотя обычно их размещение во многом определяется доступностью территории для участников.

Поскольку проекты действуют в течение длительного ряда лет, их результаты неизбежно содержат пропуски (некоторые пункты обследуются не ежегодно). Проблема с пропущенными данными была решена с помощью алгоритма интерполяции, реализованного в программе TRIM. Пропущенные значения восстанавливаются с

помощью моделей, основанных на пуассоновской регрессии (лог-линейные модели; Ter Braak et al., 1992; Pannekoek & Van Strien, 2005). Тем не менее, координаторы программ мониторинга стремятся свести к минимуму число пропусков в учётных данных, поскольку с увеличением их доли снижается точность оценки популяционных индексов и трендов.

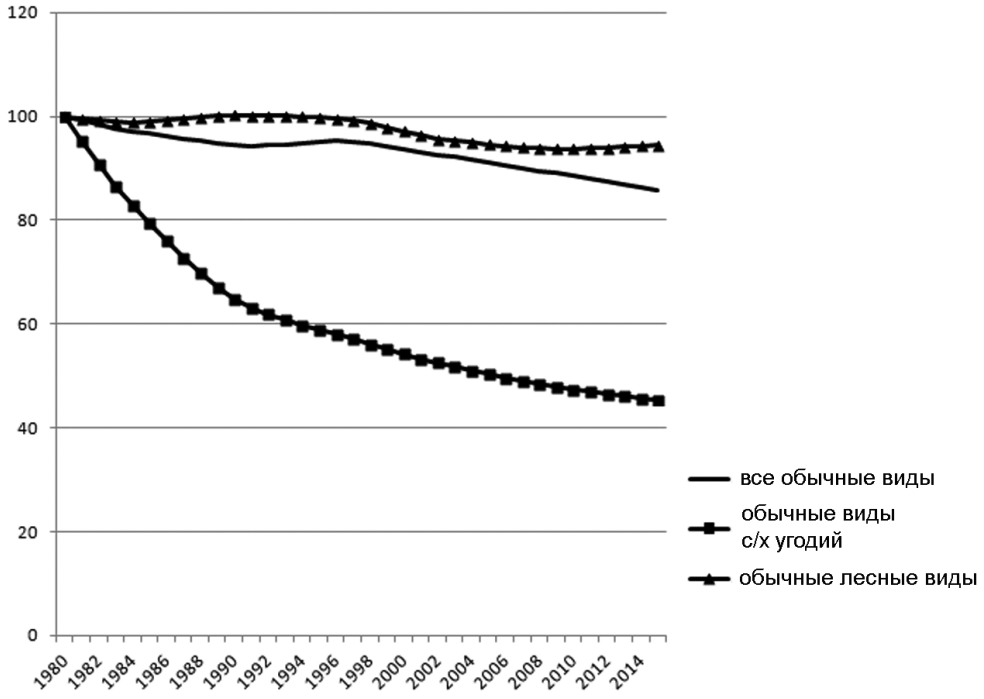


Рис. 2. Динамика значений индикаторов для обычных видов птиц: всех обычных видов, обычных видов сельхозугодий и обычных лесных видов. Индикатор — мультивидовой индекс, основанный на популяционных индексах видов, типичных для того или иного биотопа.

Национальные индексы и популяционные тренды, рассчитываемые координаторами в каждой из стран, ежегодно передаются в координационный центр PECBMS, который действует на базе Чешского орнитологического общества (Czech Society for Ornithology, CSO) в Праге. После тщательного контроля качества данных национальные индексы объединяются в общеевропейские показатели, на основе которых производится расчёт трендов для всей территории мониторинга (https://pecbms.info/trends-and-indicators/species-trends/). Для этого также используется программа TRIM. Поскольку при объединении используются относительные показатели, нам необходимо избежать ситуации, когда индекс из страны со сравнительно небольшой популяцией какого-либо вида

оказывает чрезмерно большое влияние на общеевропейский показатель. Поэтому при объединении национальным индексам придаются весовые коэффициенты, пропорциональные численности популяций в соответствующей стране (Van Strien et al., 2001; Gregory et al., 2005). Благодаря такому подходу индексы из стран с более крупными популяциями оказывают большее влияние на общий европейский индекс.

Популяционные индексы и тренды, рассчитанные для всех стран-участниц, комбинируются в мультивидовые индексы изменений в популяциях, так называемые индикаторы. Индикаторы рассчитываются как геометрическое среднее для индексов той или иной группы видов (Gregory et al., 2005). PECBMS рассчитывает индикаторы обычных видов сельхозугодий, обычных лесных видов и всех обычных видов (рис. 2, https://pecbms.info/trends-and-indicators/indicators/).

Мультивидовые индикаторы широко используются в Европе и в Европейском союзе для информирования международных или государственных органов. Европейский индикатор птиц агроландшафтов принят в качестве показателя биоразнообразия в ЕС (https://ec.europa.eu/eurostat/web/sdi/indicators) и используется для оценки прогресса в достижении целей ЕС по сохранению биоразнообразия (https://biodiversity.europa.eu/topics/sebi-indicators). Кроме того, национальные версии индикатора динамики численности птиц агроландшафтов используются в странах-участницах ЕС, и многие страны разработали собственные версии индикаторов состояния авифауны, основанные на данных программ мониторинга гнездящихся птиц (https://www.bipindicators.net/national-indicator-development/national-data). Европейские популяционные индексы, которые рассчитывает PECBMS, также применялись в международных природоохранных соглашениях, таких как «Европейский Красный список птиц» (BirdLife International, 2015) или план действий по видам (Species Action Plan; обыкновенная горлица *Streptopelia turtur*, https://www.birdlife.org/europe-and-central-asia/project/life-eurosap).

В исследованиях из нескольких, преимущественно западноевропейских стран, описано резкое снижение численности обычных видов птиц сельхозугодий, связанное с интенсификацией сельского хозяйства (Reif, 2013). Европейский индикатор динамики численности птиц агроландшафтов PECBMS подтверждает это снижение. Согласно сценариям развития сельского хозяйства, такое снижение будет продолжаться и в дальнейшем (Butler et al., 2010). Изменения в сельском хозяйстве происходили и в восточноевропейских странах, в том числе в России, но, к сожалению, данные по широкомасштабному мониторингу из этой части континента пока отсутствуют.

Данные PECBMS также применялись для описания последствий климатических изменений (Gregory et al., 2009; Stephens et al., 2016) и причин сокращения популяций дальних мигрантов (Vickery et al., 2014). На востоке Европы оба вопроса остаются неизученными на уровне крупномасштабного мониторинга популяций.

Очевидно, что без широкомасштабных, стандартизированных мониторинговых исследований в странах восточной и южной Европы (Украины, Беларуси, России, стран Балкан и Кавказа) наши знания о населении птиц Европы останутся неполными. Успех реализации проекта по созданию второго Атласа гнездящихся птиц Европы в этих регионах позволяет надеяться, что эффективная работа внутри стран с поддержкой со стороны международных организаций, таких как EBCC, способна обеспечить дальнейшее развитие стандартизированных систем мониторинга, которые были бы сопоставимы с программами, задействованными в PECBMS.

В Европейской России уже действует несколько программ мониторинга гнездящихся птиц (Динамика численности …, 2017; Морковин, 2016; Morkovin et al., 2017). Чтобы выяснить, сравнимы ли получаемые в них данные с PECBMS, необходимо тщательно проанализировать используемые в них методы полевых работ и обработки данных. Дальнейшая инвентаризация программ мониторинга в Европейской России могла бы помочь в понимании степени охвата регионов и используемых при учётах методов. Публикация информации о существующих программах мониторинга также помогла бы в поиске новых участников.

Учитывая размер территории Европейской России, создание на ней единой системы мониторинга пока вряд ли целесообразно. Более практичной была бы организация региональных систем мониторинга и дальнейшее объединение их результатов по аналогии с тем, как это делается в PECBMS. Такой подход, учитывающий особенности и возможности регионов, показал свою полезность в ходе создания EBBA2 и Атласа гнездящихся птиц Европейской России. Региональная система мониторинга, которая могла бы предоставлять данные для расчёта национальных популяционных индексов и трендов, а также для PECBMS, должна удовлетворять следующим критериям:

Стандартный метод полевых работ — следует применять один из широко используемых методов, таких как маршрутный или точечный учёт. В разных регионах методика может модифицироваться, например, может использоваться разная длина трансект, однако в каждом пункте наблюдений в пределах региона методика должна оставаться неизменной из года в год.

Выбор пунктов наблюдений должен обеспечивать максимально репрезентативный охват территории — идеальным вариантом был бы

случайный выбор мест проведения учётов (Voříšek et al., 2008), однако его использование затруднительно, особенно в районах со слабо развитой инфраструктурой (дорожной сетью и т.д.). Можно также использовать стратифицированный случайный выбор, но если и этот подход малореалистичен, то может применяться свободный выбор пунктов наблюдений участниками. Тем не менее, все основные типы местообитаний региона должы быть представлены пропорционально своей площади. Учёты не должны проводиться исключительно в «интересных» местах, в частности на ООПТ: мониторинг необходимо вести и на неохраняемых территориях.

Достаточное число пунктов мониторинга — чем больше пунктов обследуется ежегодно, тем выше точность результатов (Voříšek et al., 2008). Хотя в отношении необходимого числа пунктов нет универсальных правил, опыт других стран показывает, что для получения надёжных данных в регионе должно действовать не менее нескольких десятков пунктов.

Достаточное число опытных наблюдателей — наблюдатели могут быть орнитологами-любителями, которые занимаются учётами в своё свободное время. Но они должны быть достаточно опытны для определения птиц как по внешнему виду, так и по голосу, поскольку большинство особей регистрируется в гнездовой сезон именно по голосам. Рекомендуется проверять способности наблюдателей. В ситуации, когда наблюдателей в регионе недостаточно, можно организовать специальный тренинг. Программа BirdID, организованная норвежским университетом Норд (https://www.birdid.no/bird/index.php), прекрасно подходит для обучения наблюдателей и проверки их навыков определения птиц. Можно использовать и другие программы обучения, связанные с потребностями того или иного региона. Такие тренинги должны планироваться заранее: следует понимать, что хорошо натренированные наблюдатели появятся лишь спустя несколько лет, а не мгновенно.

Правильное ведение базы данных — база данных должна иметь чёткую структуру, должна включать автоматический контроль качества данных (например, выделение сомнительных записей) и генерацию файлов для дальнейшего анализа (такого, как расчёт популяционных индексов и трендов). Рекомендуется консультироваться со специалистами по базам данных и с коллегами из других регионов и стран. Кроме того, международное сотрудничество позволяет распространять базы данных и программы для анализа, что значительно повышает возможности на национальном уровне. При этом необходимо учитывать языковые различия и тщательно проверять их перед использованием во избежание неверной интерпретации данных. Современные подходы с использованием приложений для смартфонов

можно использовать для сбора данных от наблюдателей. Рекомендуется обсуждать новейшие достижения с коллегами из других регионов или стран, так как подобные технологии быстро развиваются.

Расчёт популяционных трендов и индексов в программе TRIM — программа разработана для вычисления популяционных трендов и индексов, а также для восполнения пропущенных значений — проблемы, возникающей во всех долговременных и широкомасштабных мониторинговых исследованиях. Её дополняет программа BirdStats — специальная база MS Access, которая автоматически запускает TRIM с заданными шаблоном параметрами: это делает процедуру расчёта более быстрой и эффективной. Недавно программа TRIM была конвертирована в пакет для R (RTrim). RTrim и BirdStats распространяются бесплатно; по вопросам их использования можно проконсультироваться с координационным цетром PECBMS.

Когда несколько региональных систем мониторинга начнут свою работу, их результаты можно объединить для получения национальных трендов и индексов. Помимо названных выше критериев, для этого необходимы оценки численности гнездящейся популяции в каждом регионе, участвующем в сборе данных. Размер популяций используется для взвешивания региональных индексов при их объединении. Мы надеемся, что в ходе работ над Атласом гнездящихся птиц европейской части России такие оценки будут получены в ближайшем будущем.

Мы благодарим всех участников и региональных координаторов, принимавших участие в работах по созданию Атласа гнездящихся птиц европейской части России, а также наших коллег в координационных центрах EBBA2 и PECBMS: Martí Franch, Pietro Milanesi, Marina Kipson, Jana Škorpilová, Alena Klvaňová. Координация EBBA2 и PECBMS финансово поддержана Фондом MAVA и Европейской комиссией, соответственно.

Список литературы

Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов. — Материалы Всероссийской научной конференции, ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017. М: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 367 с.

Калякин М.В., Волцит О.В. 2015. О развитии проекта по созданию атласа гнездящихся птиц европейской части России. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 120. Вып. 5. С. 3-12.

Морковин А.А. 2016. Тренды численности обычных видов птиц Подмосковья. // Московка. № 23. С. 32-38.

BirdLife International 2015. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 69 p.

BirdLife International 2017. European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities. Cambridge, UK: BirdLife International. 171 p.

Butler S. J., Boccaccio L., Gregory R. D., Vorisek P., Norris K. 2010. Quantifying the impact of land-use change to European farmland bird populations. // Agricult. Ecosyst. Environ. № 137. P. 348-357.

Deinet S., Ieronymidou C., McRae L., Burfield I.J., Foppen R.P., Collen B., Böhm M. 2013. Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species. // Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL. 312 p.

Gibbons D.W., Donald P.F., Bauer H.-G., Fornasari L., Dawson I.K. 2007. Mapping avian distributions: the evolution of bird atlases. // Bird Study. № 54. P. 324-334.

Gregory R.D., Van Strien A.J., Vorisek P., Gmelig Meyling A.W., Noble D.G., Foppen R.P.B., Gibbons D.W. 2005. Developing indicators for European birds. // Philosophical Transactions of the Royal Society. B 360. P. 269-288.

Gregory R.D., Willis S.G., Jiguet F., Voříšek P., Klvaňová A., van Strien A., Huntley B., Collingham Y.C., Couvet D., Green R.E. 2009. An Indicator of the Impact of Climatic Change on European Bird Populations. // PLoS ONE. V. 4. № 3: e4678 (DOI:10.1371/journal.pone.0004678).

Hagemeijer W., Blair M. 1997. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. London: T. & A.D. Poyser. 904 p.

Herrando S., Voříšek P., Keller V. 2013. The methodology of the new European breeding bird atlas: finding standards across diverse situations. // Bird Census News. V. 26. № 1–2. P. 6-14.

Kalyakin M.V., Voltzit O.V. 2013. The "Atlas of Breeding Birds of European Russia" (ABBER) project: Early Days. // Bird Census News. V. 26. № 1–2. P. 42-51.

Keller V. 2013. EBBA2 — A New European Atlas of Breeding Birds. // Bird Census News. V. 26. № 1–2. P. 3-5.

Keller V. 2017. Atlases as a tool to document changes in distribution and abundance of birds. // Vogelwelt. № 137. P. 43-52.

Morkovin A.A., Kalyakin M.V., Voltzit O.V. 2017. First steps of a common birds monitoring scheme in the Moscow region, Russia. // *Die Vogelwelt.* V. 137. P. 89-98.

Pannekoek J., Van Strien A. 2005. TRIM 3 Manual (TRends & Indices for Monitoring data). Statistics Netherlands: Voordburg. 58p.

Reif J. 2013. Long-term trends in bird populations: a review of patterns and potential drivers in North America and Europe. // Acta Ornithol. No 48. P. 1–16.

Stephens P.A., Mason L.R., Green R.E., Gregory R.D., Sauer J.R., Alison J., Aunins A., Brotons L., Butchart S.H.M., Campedelli T., Chodkiewicz T., Chylarecki P., Crowe O., Elts J., Escandell V., Foppen R.P.B., Heldbjerg H., Herrando S., Husby M., Jiguet F., Lehikoinen A., Lindström Å., Noble D.G., Paquet J.-Y., Reif J., Sattler T., Szép T., Teufelbauer N., Trautmann S., Van Strien A.J., Van Turnhout C.A.M., Vorisek P., Willis S.G. 2016. Consistent response of bird populations to climate change on two continents. // Science. № 352. P. 84-87.

Ter Braak C.J.F., van Strien A.J., Meijer R., Verstrael T.J. 1994. Analysis of monitoring data with many missing values: which method? / eds. Hagemeijer W. & Verstrael T. // Bird Numbers 1992. Distribution, Monitoring and Ecological Aspects. Proceedings 12th International Conference of IBCC and EOAC. Statistics Netherlands, Voorburg & SOVON, Beek-Ubbergen. P. 663-673.

Tulloch A.I.T., Possingham H.P., Joseph L.N., Szabo J., Martin T.G. 2013. Realising the full potential of citizen science monitoring programs. // Biol. Conserv. № 165. P. 128-138.

Van Strien A.J., Pannekoek J., Gibbons D.W. 2001. Indexing European bird population trends using results of national monitoring schemes: a trial of a new method. // Bird Study. № 48. P. 200-213.

Vickery J.A., Ewing S.R., Smith K.W., Pain D.J., Bairlein F., Škorpilová J., Gregory R.D. 2014. The decline of Afro-Palaearctic migrants and an assessment of potential causes. // Ibis. № 156. P. 1-22.

Voříšek P., Klvaňová A., Wotton S., Gregory R.D. (editors) 2008. A best practice guide for wild bird monitoring schemes. First edition, CSO/RSPB. 151 p.

Voříšek P., Jiguet F., van Strien A., Škorpilová J., Klvaňová A., Gregory R.D. 2010. Trends in abundance and biomass of widespread European farmland birds: how much have we lost? BOU Proceedings — Lowland Farmland Birds III. P. 1-24.

FROM A BREEDING BIRD ATLAS TO A COMMON BIRD MONITORING SCHEME IN EUROPEAN RUSSIA

P. Voříšek[1], M.V. Kalyakin[2], O.V. Voltzit[2], S. Herrando[3], V. Keller[4]

[1]Czech Society for Ornithology, Prague, Czech Republic
[2]Zoological Museum of Moscow State University, Moscow, Russia
[3]Catalan Ornithological Institute, Natural History Museum of Barcelona, Barcelona, Catalonia, Spain
[4]Swiss Ornithological Institute, Sempach, Switzerland

Reliable data on distribution and population trends are needed for both understanding changes in bird populations and for the conservation of birds. Second European Breeding Bird Atlas and Atlas of Breeding Birds of European Russia programs succeeded to obtain data on distribution and numbers of all bird species in Europe including European part of Russia. After completion of the atlas, it seems realistic to create a unified bird monitoring system in European Russia. The purpose of this system is to obtain representative data on population trends of common bird species. The development of such a system can be based on the experience of existing regional monitoring projects, as well as on the organized new programs. Using the methods developed for the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS), the results of regional observations can be combined into indicators that characterize the entire monitoring area.

Keywords: *breeding bird atlas, monitoring, population trends, distribution.*

Об авторах:

КАЛЯКИН Михаил Владимирович – доктор биологических наук, директор Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 125009, ул. Бол. Никитская, 2, e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru.

ВОЛЦИТ Ольга Викторовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 125009, ул. Бол. Никитская, 2, e-mail voltzit@zmmu.msu.ru.

HERRANDO Sergi — Catalan Ornithological Institute, Natural History Museum of Barcelona, Pl. Leonardo da Vinci 4-5, 08019 Barcelona, Catalonia, Spain, e-mail: ornitologia@ornitologia.org

VOŘÍŠEK Petr — Czech Society for Ornithology, Na Belidle 34 CZ-150 00 Prague 5, Czech Republic,e-mail: EuroMonitoring@birdlife.cz

KELLER Verena — Swiss Ornithological Institute, Seerose 1, CH-6204 Sempach, Switzerland, e-mail:verena.keller@vogelwarte.ch

Voříšek P. От атласа гнездящихся птиц – к программе мониторинга обычных видов птиц в Европейской России / P. Voříšek, М.В. Калякин, О.В. Волцит, S. Herrando, V. Keller // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 101-114.

УДК 598.2:574.34

ДУБРОВНИК *OCYRIS AUREOLUS* (PALLAS, 1773) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ

А.Л. Мищенко
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
Русское общество сохранения и изучения птиц, Москва

Рассмотрены период и направления заселения дубровником Европейской России; факторы, обусловившие как расширение ареала и увеличение численности, так и обратный процесс. Проведено обобщение данных (разбросанных в различных публикациях) по территориям, где сохранились современные локальные гнездовые группировки, в разных субъектах федерации. Выявлены регионы, где вид исчез; для некоторых из них определены годы последней регистрации территориальных пар.

Ключевые слова: *дубровник, расширение и сокращение области обитания, изменение численности.*

DOI: 10.26456/vtbio55

Введение. Дубровник, вид китайского фауногенетического комплекса (Штегман, 1938), изначально связанный с областью широколиственных лесов, в процессе своего расселения в западном и северо-западном направлениях заселил различные типы открытых ландшафтов Дальнего Востока и Сибири, а впоследствии – и европейской части России. Численность вида росла, а площадь заселенных им местообитаний увеличивалась вплоть до 1970-х гг. Однако с конца прошлого века начался обратный процесс – снижение численности и сокращение области обитания[2], приобретший обвальный характер в последние два десятилетия. В 2013 г. вид был занесен в IUCN Red List с категорией EN («находящийся в опасном состоянии»), в 2017 г. риск исчезновения вида в этом списке был увеличен до максимального: CR («находящийся в критическом состоянии»). В этой связи сбор и обобщение разрозненных сведений о современной численности и распространении дубровника представляется важной

[2] Здесь и ниже мы используем термин «область обитания» в трактовке IUCN («Area of occupancy»): http://www.iucnredlist.org/static/categories_criteria_3_1

задачей, направленной на сохранение оставшихся локальных гнездовых популяций этого вида овсянок.

Методика. Статья построена на основе обзора, критического анализа, и обобщения публикаций, неопубликованных данных, любезно предоставленных коллегами, и на результатах собственных полевых работ, проведенных в Московской и Новгородской областях, соответственно, в 1983-2017 и 1991-2017 гг.

Результаты и обсуждение. Считается, вид был описан П.С. Палласом в 1773 г. Однако маршрут экспедиции Палласа в 1773 г. проходил по аридным территориям, в которых не мог гнездился дубровник (Паллас, 1778). Оказывается, что еще за два года до Палласа известный русский естествоиспытатель, впоследствии академик Петербургской академии наук, И.И. Лепехин в своем научном труде 1771 года дал отличное описание дубровника, не присвоив ему, впрочем, бинарного научного названия (Lepechin, 1771, цит. по Дементьев, Птушенко, 1940). К описанию приложено изображение этого вида, не вызывающее сомнений. Лепехин участвовал в работе шестилетней Физической академической экспедиции, начальником основного из отрядов которой был Паллас. Вероятно, научное названия дубровнику было присвоено Палласом на основании изучения коллекции, собранной Лепехиным. Лепехин указывает, что экземпляры дубровника были добыты в окрестностях г. Екатеринбурга. Можно предположить, что в то время дубровник отсутствовал к западу от Уральского хребта, т.к. упомянутая экспедиция работала и в европейской части России.

Широко распространенное представление о направлении и времени заселения дубровником Европейской России основано на ошибочном мнении Сабанеева (1866), впоследствии перекочевавшем в труды Мензбира (1895), Промптова (1934) и более поздних исследователей. Сабанеев (1866) высказал мнение, что дубровник появился в Московской губернии только в 60-х годах XIX века. Мензбир (1895), имея в виду работу Сабанеева (1866), пишет: «что касается направления, в котором шло распространение дубровника в средней России, то я ошибался, думая, что птичка двигалась сюда с востока; по-видимому, она заняла сначала менее населенную северную Россию и, дойдя здесь до западного предела распространения, начала продвигаться к югу, в более населенную среднюю полосу».

Однако глубокий анализ старой литературы свидетельствует о другом. Первые упоминания о дубровнике в конце 20-х годов XIX века появляются почти одновременно в работах И.А. Двигубского и Г.И. Фишера фон Вальдгейма. Двигубский (Dwigubsky,1831, цит. по Дементьев, Птушенко, 1940) пишет следующее: «Дубровник обитает в Сибири около лесных рек, попадается и в северных губерниях России».

Из контекста следует, что речь идет не о севере Сибири, а об Архангельской, Вологодской и Олонецкой губерниях. Фишер фон Вальдгейм (Fisher de Waldheim, 1830, цит. по Дементьев, Птушенко, 1940) одновременно с Двигубским указывает о нахождении дубровника в Московской губернии, причем упоминает и поздний прилет этой птицы, так что речь явно идет о гнездовой популяции. Таким образом, дубровник уже в первой трети XIX в. гнездился как на севере, так и в центре Европейской России, хотя, вероятно, был в те годы очень редким видом. Очевидно, что этот вид овсянок появился в Европейской России значительно раньше, чем предполагалось Сабанеевым (1866) и Мензбиром (1895): в конце XVIII в., а возможно и раньше.

В середине XIX в. дубровник увеличивает численность и расширяет область гнездования. В это время на северо-западе, в районе г. Архангельска и Онежского озера, он уже упоминается как весьма многочисленный вид (Liljeborg, 1852). В 1870-х – 1880-х гг. дубровник уже гнездился близ г. Москвы (Lorenz, 1894) и был обычен в Казанской губернии (Рузский, 1893). В первую декаду XX в. вид обильно населял некоторые луга в пойме р. Оки (Поляков, 1912; Линдгольм, 1913). В 20-х годах прошлого века отмечено расселение в пойме р. Днепр (Станчинский, 1928). В эти же годы вид был найден на северо-восточном берегу Ладожского озера (Merikallio, 1921, цит. по Мальчевский, Пукинский, 1983) и в Финляндии (Hortling, 1929-1931, цит. по Дементьев, Птушенко, 1940). Расселение вида в ряде районов Европейской России происходило до 1980-х гг. Так, Мальчевский и Пукинский (1983) описывают две волны внедрения дубровника в Ленинградскую область: в 1960-1965 и в 1974-1980 гг.

В 1930-х – 1980-х гг. дубровник был фоновым видом на многих участках поймы р. Оки и её притоков. К примеру, на участке луга 400 х 200 шагов окрестностях г. Кашира в Московской области было найдено 6 гнезд (Мальцев, 1941), а плотность населения на отдельных участках р. Клязьмы во Владимрской области составляла 10-19 пар на 1 км^2 (Измайлов, 1991).

Следует заметить, что в отличие от восточной части ареала, где дубровник занимает широкий спектр местообитаний, гнездовой биотоп дубровника к западу от Предуралья – исключительно пойменные луга, преимущественно с богатым разнотравьем и не чрезмерно густым кустарником. Значительная площадь благоприятных гнездовые биотопов в западной части ареала появилась после широкомасштабной мелиорации чрезмерно заболоченных территорий в поймах крупных рек, начавшейся в 1930-х годах, и развернувшейся с новой силой после Великой отечественной войны. В частности, в пойме р. Оки близ г. Кашира дубровник появился после осушения заболоченного луга и

появления растительных ассоциаций, характерных для заливных лугов (Мальцев, 1941).

Но на стыке 1980-х и 1990-х годов стали появляться свидетельства сокращения численности. В пойме р. Клязьмы, где дубровник ранее был обычен (Измайлов, 1991), в 1993-2002 гг. гнездились единичные пары, не ежегодно (Романов, 2003). На рис. 1 показана динамика численности вида в Виноградовской пойме р. Москвы (общая площадь около 50 км^2), прослеженная автором. Последний раз дубровники отмечены здесь в 2010 г.

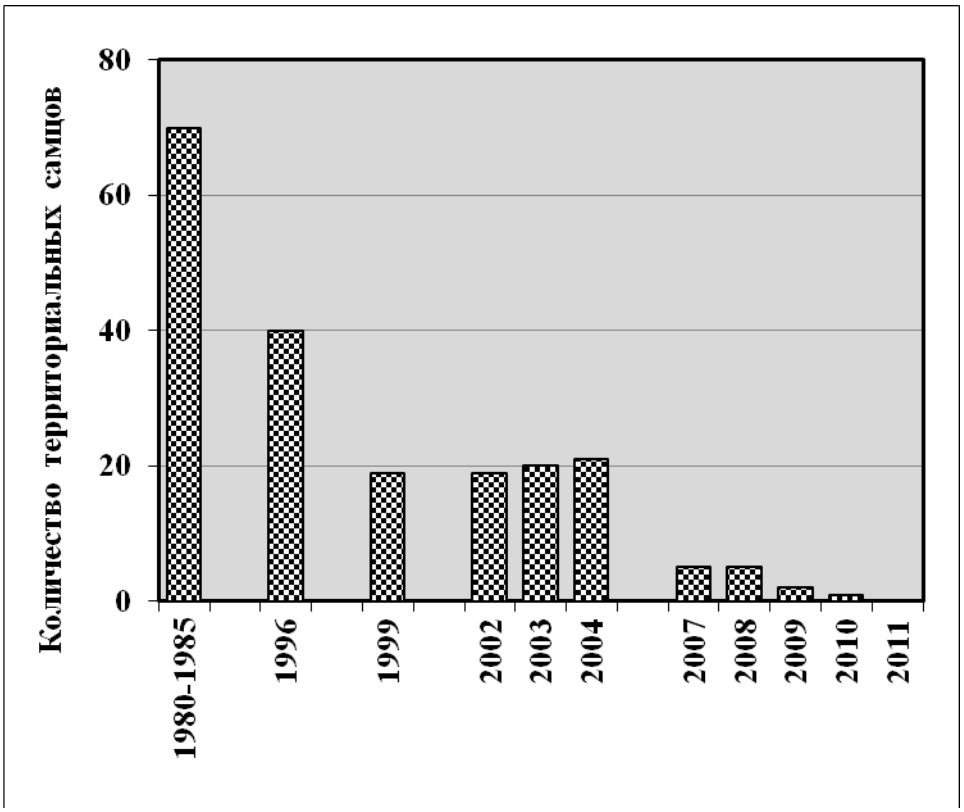


Рис. 1. Динамика численности дубровника в Виноградовской пойме, Московская область.

Процесс сокращения численности дубровника и его исчезновения на обширных территориях приобрел обвальный характер в последние два десятилетия. Анализ региональных красных книг, последних фаунистических сводок и серии очерков по результатам обследования квадратов в рамках подготовки Атласа гнездящихся птиц Европейской России (с последующей личной перепиской с авторами этих очерков) позволил представить последовательность, темпы и сроки исчезновения вида во многих частях этого географического региона (Рис. 2). Лишь в трех субъектах федерации (Архангельская область,

Республика Коми и Кировская область) локальные гнездовые группировки дубровника сохранились в разных районах (Фауна и население …, 2014-2018; Преображенская, в печати; А.В. Прохоров, личн. сообщ.; В.М. Рябов, личн. сообщ.). Единичные точечные угасающие очаги гнездования существуют в Ленинградской области (Фауна и население …, 2015), республиках Татарстан (Бекмансуров, 2018), Удмуртия (Фауна и население …, 2014) и в Нижегородской области (Фауна и население …, 2016; А.П. Левашкин, личн. сообщ.).

Рядом исследователей прослежен процесс исчезновения вида в течение последних 12 лет. В Финляндии дубровник был последний раз зарегистрирован в 2007 г. (Valkama et al., 2011), годы последних встреч дубровника в России отмечены на карте (Рис. 2). Исчезновение дубровника отмечено главным образом в наиболее западной части его ареала: в Республике Карелия (Хохлова, Артемьев, 2012), Новгородской (Суханова, Мищенко, 2015), Брянской (Кайгородова, 2016), Московской (Суханова, Зубакин, в печати), Тульской (Швец и др., 2014), Ивановской (Мельников, 2014) областях, республиках Башкортостан (П.Г. Полежанкина, личн.сообщ.) и Чувашия (Г.Н. Исаков, личн. сообщ.), Рязанской (В.П. Иванчев, личн. сообщ.) и Саратовской (А.А. Беляченко, личн. сообщ.) областях. Республика Коми является единственным исключением из общей тенденции. С 2013-2014 гг. здесь отмечен значительный рост численности вида, а в некоторых луговых местообитаниях в долинах рек Луза и Вычегда дубровник уже снова входит в состав доминантов (Кочанов и др., в печати).

Заключение. Считается, что основная причина обвала численности дубровника – широкомасштабный отлов во время миграций в южном Китае, продолжающийся после запрета в 1997 г. (Kamp et al., 2015). Мощным негативным фактором является также интенсификация сельского хозяйства в местах пролета и зимовок вида в Китае, Вьетнаме, Таиланде и Непале, в особенности резкое увеличение использования пестицидов с начала текущего столетия (Inskipp, Baral, 2011; Zhang et al., 2011). В пойменных угодьях Европейской России прибавляется ещё один негативный фактор, тоже достаточно серьезный. Полное прекращение сенокоса и выпаса скота и разрушение дренажных систем на обширных площадях, с годами приводящие к замене лугового разнотравья злаково-осоковыми ассоциациями в ходе растительной сукцессии, чрезмерному закустариванию и заболачиванию, постепенно возвращает луга в «домелиоративную» стадию, во время которой вид здесь не гнездился (Промптов, 1934; Мальцев, 1941; Амосов, Асоскова, 2017; Мищенко, Суханова, 2017). Восстановление популяции дубровника в долинах рек европейской части страны к западу от Предуралья без внедрения

сельскохозяйственной практики, способствующей поддержанию местообитаний вида, вряд ли возможно даже при условии ослабления пресса изъятия мигрирующих птиц.

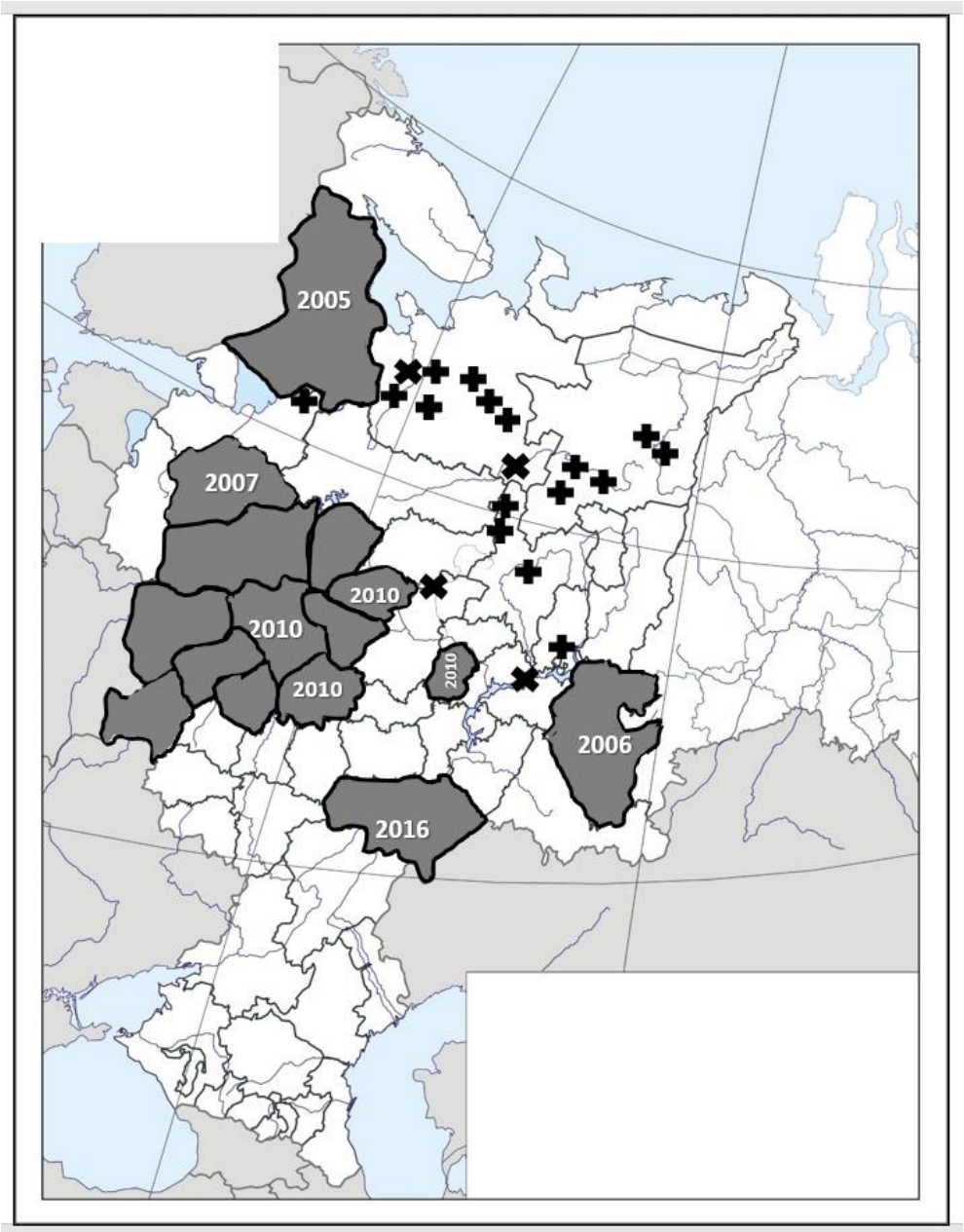


Рис. 2. Современное распространение дубровника в Европейской России: темная заливка – субъекты федерации, в которых вид исчез; 2007… 2016 – год последней встречи дубровника в субъекте федерации; ┼ - 2014-2016; **X** - 2017-2018 – годы встреч территориальных птиц

Автор выражает искреннюю благодарность коллегам, любезно сообщившим о трендах численности дубровника: В.Н. Алексееву, А.В. Артемьеву, Р.Х. Бекмансурову, А.А. Беляченко, В.П. Иванчеву, Г.Н. Исакову, В.А. Колбину, С.В. Кондруховой, А.П. Левашкину, Д.В. Наумкину, Н.Д. Нейфельду, В.Н. Пиминову, П.Г. Полежанкиной, А.В. Прохорову, В.М. Рябову, Д.А. Шитикову.

Список литературы

Амосов П.Н., Асоскова Н.И. 2016. Влияние сельскохозяйственной деятельности на население птиц севера европейской части России // Птицы и сельское хозяйство: Материалы I Междунар. орнитол. конф. «Птицы и сельское хозяйство: современное состояние, проблемы и перспективы изучения». М.: Знак. С. 11-15.

Бекмансуров Р.Х. 2018. О необходимости запрета отлова дубровника с целью клеточного содержания и коммерции на территории России // Тезисы докл. первого Всерос. орнитол. конгресса. Тверь. С. 27.

Дементьев Г.П., Птушенко Е.С. 1940. Расселение и географическое распространение дубровника *Emberiza aureola* Pallas // Бюл. МОИП. Новая сер. Отд. биол. Т. 49. Вып. 3-4. С. 115-121.

Измайлов И.В. 1991. Дубровник – многочисленный вид в пойме р. Клязьмы // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2. Минск. С. 243-244.

Кайгородова Е.Ю. 2016. Дубровник *Ocyris aureolus* (Pallas, 1773) // Красная книга Брянской области. 2-е издание. Брянск: РИО БГУ. С. 355.

Линдгольм В.А. 1913. К распространению дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) в Московской губернии // Орнитол. вестн. №3. С. 180.

Мальцев В.В. 1941. Гнездование и биология дубровника (Emberiza aureola Pall.) в пойме реки Оки // Природа и соц. хоз-во. № 8. Вып. 2. С. 435-454.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Том 2. Л.: Изд-во ЛГУ. 504 с.

Мельников В.Н. 2014. Результаты работ по изучению редких видов птиц и ведению Красной книги Ивановской области // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Мат-лы V совещ. М.: Изд-во МПГУ. С. 29-32.

Мензбир М.А. 1895. Птицы России. Изд. 2-е. Т. 2. М.: Т-во И.Н. Кушнерев и К°. 1120 с.

Мищенко А.Л., Суханова О.В. 2017. Птицы пойм Европейской России в условиях изменившегося землепользования: выигравшие и проигравшие // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Материалы Всероссийской конференции. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 239-246.

Паллас П.С. 1788. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Ч. 3. Первая половина 1772 и 1773 годов. Перевод В. Зуева. СПб: Импер. Академия наук. 624 с.

Поляков Г.И. 1912. К орнитологической фауне Московской губернии // Орнитол. вестн. №1. С. 44-51.

Промптов А.Н. 1934. Биология дубровника (Emberiza aureola Pall.) в связи с вопросом о расселении видов птиц // Зоол. журн. Т. 13. Вып. 3. С. 523-539.

Романов В.В. 2003. О современном статусе дубровника в долине р. Клязьмы во Владимирской области // Птицы Москвы и Подмосковья – 2001. М.В. Калякин (сост.). М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 105-106

Рузский М. 1893. Материалы к изучению птиц Казанской губернии // Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. Т. 25., Вып. 6. 394 с.

Сабанеев Л.П. 1866. Заметка о птицах Московской губернии // Изв. Об-ва любит. естествозн., антропол. и этнограф. Т. 3. Вып. 1. С. 180-190.

Станчинский В.В. 1929. Географическая изменчивость и распространение дубровника, Emberiza aureola Pall. // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. Т. 29 (1928). С. 243-265.

Суханова О.В., Мищенко А.Л. 2015. Дубровник *Emberiza aureola* Pallas, 1773 // Красная книга Новгородской области. СПб: Дитон. С. 141.

Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». О.В. Волцит. М.В. Калякин (ред.). №№ 2-3 (2014). №№ 4-6 (2015). № 7 (2016). №№ 8-9 (2017). № 10 (2018).

Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. 2012. Дубровник *Emberiza aureola* в Карелии // Рус. орнитол. журн. Т. 21. Экспресс-вып. 762. С. 1262-1266.

Швец О.В., Бригадирова О.В., Смирнова Е.В., Челнокова Т.А., Кирепко А.В. 2014. Современное состояние популяций редких видов птиц на территории Тульской области // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России: мат-лы V совещ. М. С. 151-155.

Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Зоол. ин-т АН СССР. Фауна СССР. Новая серия. № 19. Птицы. Т. 1. Вып. 2. 156 с.

Inskipp C., Baral H.S. 2011. Potential impacts of agriculture on Nepal birds // Our Nature. V. 8. P. 270-312.

Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Yu. A., Gashev S.N., Hölzel N., Mishchenko A.L., Pessa J., Smirenski S.M., Strelnikov E.G., Timonen S., Wolanska K., Chan S. 2015. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conservation Biology. V. 29. Issue 6. P. 1684-1694.

Liljeborg V. 1852. Beiträge zur Ornithologie des nördliche Russlands und Norwegen, gesamment während einer wissenschaftlichen Reise in diesen Ländern im Jahre 1848 // Naumannia. Bd. 2. Hf. 2. S. 87-119.

Lorenz Th. 1894. Die Vogel des Moskauer Gouvernements // Bull. Soc. Hat. Mosc. B. 8. Hf. 3. S. 325-350.

Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A. 2011. The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. http://atlas3.lintuatlas.fi/english

Zhang W, Jiang F, Ou J. 2011. Global pesticide consumption and pollution: with China as a focus // Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences. V. 1. P. 125-144.

YELLOW-BREASTED BUNTING *OCYRIS AUREOLUS* (PALLAS, 1773) IN EUROPEAN RUSSIA: RETROSPECTIVE ANALYSIS AND THE CURRENT CONDITION OF POPULATION

A.L. Mischenko
Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow
Russian Society for Bird Conservation and Study, Moscow

The period and geographical patterns of colonization of European Russia by Yellow-breasted Bunting are described. The factors which caused both the historical expansion of the breeding range and increase in the number, as well as factors causing the current decline and breeding range collapse of Yellow-Breasted Bunting, are described. Review of the published materials and original data revealed that degradation of breeding habitats in the abandoned meadows due to loss of grass species diversity and swamping are among the serious negative factors for the species in European Russia. The negative influence of the illegal trapping on migration routes is emphasized. The regions where the species disappeared are revealed; for some of these regions, the last registration of territorial pairs are reported. Few local nesting groups of Yellow-breasted Bunting are still present in Arkhangelsk Region, Komi Republic, and Kirov Region.
Keywords: *Yellow-breasted Bunting, expanding and decrease of area of occupancy, change of numbers.*

Об авторе

МИЩЕНКО Александр Леонидович – старший научный сотрудник (уч. звание ВАК), кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, e-mail: almovs@mail.ru.

Мищенко А.Л. Дубровник *Ocyris aureolus* (Pallas, 1773) в Европейской России: ретроспективный анализ и современное состояние популяций / А.Л. Мищенко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 115-123.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 124-132.

УДК 591/5

ОСОБЕННОСТИ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ КУДРЯВЫХ ПЕЛИКАНОВ (*PELECANUS CRISPUS*) И ИХ ПТЕНЦОВ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ*

Т.А. Обозова, З.А. Зорина
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

В данной статье мы представляем результаты исследований онтогенеза социального поведения кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*) в его естественной среде обитания. В результате видеорегистрации были определены особенности поведения взрослых птиц и их птенцов (с момента вылупления и до 1 мес.) на гнездовой платформе, вероятно, лежащие в основе формирования коллективного поведения у молодых особей, необходимого для последующих совместных действий птиц, в том числе во время «коллективной рыбалки».

Ключевые слова: *социальное поведение, коллективная рыбалка, онтогенез, кудрявые пеликаны (Pelecanus crispus).*

DOI: 10.26456/vtbio56

Введение. Кудрявый пеликан занесён в Красную книгу РФ, общее число особей, гнездящихся на территории России, насчитывает всего лишь от 1500-2667 пар, или 7342-8984 птицы (Status Report for the Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus*, 2017). Кроме того, пеликаны крайне уязвимы, так как очень чувствительны к изменениям погодных условий в районах гнездования и различным факторам беспокойства со стороны человека и других животных (Джамирзоев и др., 2013). Очевидно, что данный вид нуждается в разработке мер по его сохранению. В первую очередь это касается охраны конкретных гнездовых колоний с учётом знаний об особенностях поведения гнездящихся в них птиц. Гнездовая биология кудрявого пеликана (успешность размножения, условия инкубации кладки и тд.) исследована в ряде работ (Жмуд, 2000, 2004; Мацына и др., 2011; Crivelli et al., 1998; Cwiertnia et al., 2000; Zhou et al., 2011), однако, готовясь к началу исследований в 2012 году, нам не удалось найти ни одной статьи, хотя бы частично освещающей поведение кудрявого пеликана на местах его размножения в России. То есть, существует необходимость в изучении поведения этих птиц.

* Работа выполнена в рамках темы НИР «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» (№ NAAA-A16-116021660055-1).

Яркая особенность поведения пеликанов – это их способность к коллективным (совместным) действиям, то есть «коллективной рыбалке», во время которой стая птиц, опустившись на воду, выстраивается в линию или полукруг и, держась близко друг к другу и хлопая крыльями, начинает медленно двигаться. К пеликанам могут присоединяться бакланы и чайки, вся эта стая, производящая много шума, пугает рыбу и направляет её к мелководью, где добыть ее уже гораздо легче. У локальных популяций кудрявого пеликана способность охотиться группой проявляется не всегда. Например, на территории Аграханского залива (Дагестанский заповедник) случаи такой охоты у кудрявых пеликанов зафиксированы на видео (предоставлены Михаилом Родионовым и Павлом Грековым). В то время как в дельте Дуная кудрявый пеликан предпочитает одиночный образ жизни и не собирается в группы для охоты (Жмуд, 2004).

Важно отметить, что пеликаны – единственные представители класса птиц, способные к коллективным действиям, в которые вовлечены более чем две особи (известны случаи совместной охоты в паре у поморников, со слов С.П. Харитонова). В то время как среди хищных млекопитающих таких примеров много. Это, например, гиены, львы, волки, гиеновые собаки и др., добывающие пищу коллективной охотой.

Коллективное поведение требует от его участников понимания намерений сородичей, умения прогнозировать их действия, распределять роли внутри группы, что связано с проявлением высших когнитивных способностей у животных. Можно предположить, что все эти способности есть у кудрявых пеликанов и проявляются во время коллективной охоты. С другой стороны, коллективные действия, внешне выглядящие «разумно», на самом деле могут быть всего лишь реализацией генетически обусловленной программы поведения (например, как это бывает у муравьев, Reznikova, 2007 пчел и саранчи). Таким образом, возникает вопрос, что же на самом деле есть коллективная рыбалка у кудрявых пеликанов – врожденное поведение или сложная форма социального поведения, требующая развития и проявления когнитивных способностей у этих птиц.

Наши наблюдения за поведением кудрявых пеликанов (*Pelecanus crispus*) были начаты в 2012 году на территории Светлинского заказника. На территории заказника в гнездовой период взрослые птицы разлетаются по соседним водоемам, так что птенцы остаются без взрослых большую часть дня. Для добывания рыбы пеликаны могут прибегать к «коллективной рыбалке», во время которой несколько птиц объединяются и совместными усилиями выгоняют рыбу на мелководье (Обозова, 2013; Обозова, 2017 - фильм Неясыть-

птица https://tvkultura.ru/video/show/brand_id/32267/episode_id/1596250/video_id/1746447/).

Особый интерес представляет тот факт, что по некоторым, пока что немногочисленным наблюдениям, такое же коллективное поведение может наблюдаться у подрастающих птенцов. Например, из устного сообщения инспектора Светлинского заказника Александра Назина известно, что в июле 2010 года птенцы загоняли рыбу в сторону зарослей камыша недалеко от своих гнезд. Их можно было легко отличить от взрослых особей по еще очень короткому клюву. Среди них не было ни одной взрослой птицы. Понять, удалось ли им добыть рыбу, или это была своего рода игра, было невозможно. Однако, по словам инспектора, эти молодые птицы демонстрировали точно такие же особенности поведения, что и взрослые при совместной охоте, хотя они никогда ранее не имели возможности ее наблюдать, так как взрослые всегда улетали за кормом на удаленные водоемы. Кроме того, в 2018 году случаи коллективной рыбалки у подросших птенцов пеликана наблюдала съемочная группа на территории Аграханского залива (заповедник Дагестанский, личное сообщение Михаила Родионова). К сожалению, ему удалось провести съемку и задокументировать только конец эпизода, когда осталось лишь два птенца, загонявших рыбу. Эти факты позволяют предполагать наличие генетически детерминированной программы этой формы видоспецифического поведения пеликанов.

Наличие врожденной программы данного поведения не исключает его последующую «доработку», а именно совершенствование навыков совместных действий, в основе которых лежит способность наблюдать за сородичами, понимать, учитывать и прогнозировать их поведение, знать характер «напарников» по охоте. Возникновение всех вышеперечисленных способностей и знаний возможно, только если птицы как минимум имели возможность постоянно контактировать друг с другом в течение длительного времени.

Как показали наши наблюдения в Светлинском заказнике, подросшие птенцы (старше 1 месяца), действительно всегда держались на воде отдельными группами (до 20 особей) и вместе оставались на ночь на гнездовой платформе (многослойные скопления заломов водной растительности, на котором близко располагаются 2-20, а иногда и более гнезд). Мы предположили, что детские «рыбачьи» группы формируются из птенцов – соседей, которые вынужденно находятся рядом в течение как минимум 1 месяца на практически одной общей территории, представленной гнездовой платформой. Можно предположить, что именно в процессе их совместного развития на гнездовой платформе устанавливаются позитивные социальные

контакты и узнавание, необходимые для последующих коллективных действий птиц.

Целью настоящей работы было изучение онтогенеза социального поведения пеликанов, а точнее тех особенностей поведения, которые, как можно предположить, впоследствии опосредуют взаимодействие птиц внутри одной группы во время совместного добывания рыбы и других коллективных действий.

Задачи:

1) Выявить особенности взаимоотношений между сибсами и птенцами из соседних гнезд в пределах одной гнездовой платформы
2) Показать особенности взаимодействия взрослых особей между собой, со своими и чужими птенцами в пределах гнездовой платформы

Методика. Работа проводилась на следующих территориях:

1) Заказник «Светлинский» (Оренбургская область), 2012-2013 г.
2) Заказник «Пеликаньи острова» (Омская область), 2015 г.
3) Заказник «Аграханский» в составе заповедника «Дагестанский», (Республика Дагестан), 2017 г.

На территории «Светлинского» заказника и заказника «Пеликаньи острова» проводили наблюдения за птицами с помощью бинокля и подзорной трубы. На территории Дагестанского заповедника в апреле-мае 2017 г. (с момента вылупления птенцов до 1-месячного возраста) проводили автоматическую видеорегистрацию (в отсутствие наблюдателей) поведения птиц на гнездовой платформе. В результате получили 40 часов видеозаписи (по 4-8 часов непрерывной видеосъемки). При появлении лодки взрослые пеликаны поднимались в воздух, но возвращались, как только лодка отплывала. Установка камеры занимала не более 5 минут, в остальное время птиц не беспокоили. Если температура воздуха была ниже 20ºС, то съемку не проводили, чтобы избежать даже кратковременного охлаждения птенцов.

Результаты и обсуждение. Использование непрерывной видеорегистрации позволило нам наблюдать за естественным поведением непуганых птиц в течение значительных интервалов времени. Исключительно благодаря неинвазивной съемке удалось зафиксировать не только обычные элементы повседневного поведения, но и уникальные единичные случаи, которые и имеют основную ценность, раскрывая особенности естественного поведения пеликанов в природе.

Было показано, что время вылупления на разных гнездовых платформах в пределах колонии может отличаться на 2 недели и более (насколько точно, нам выяснить не удалось). Однако вылупление птенцов на одной гнездовой платформе происходит практически

«синхронно», с разницей между гнездами всего в 1 – 2 дня. То есть, у нескольких пар пеликанов практически синхронно появляются птенцы. Видимо, малая разница в возрасте у птенцов из разных гнезд с одной гнездовой платформы определяет «общий ход» их развития в плане физиологии и поведения. Не исключено, что это ключевая деталь для того, чтобы впоследствии такие птенцы образовали группу одновозрастных птиц, которая, как стало известно, не только перемещается совместно по воде в окрестностях платформы, но и, возможно, предпринимает первые совместные попытки охоты за рыбой.

В результате анализа видеоматериала, отражающего поведение взрослых размножающихся на платформе пеликанов, отмечена высокая степень толерантности взрослых особей по отношению друг к другу. Как правило, колониальные птицы, к которым относят пеликанов, всегда защищают свою даже очень маленькую гнездовую территорию. У взрослых пеликанов внутри одной гнездовой платформы изредка можно было наблюдались только короткие стычки на клювах. Однако, абсолютно такие же «стычки» наблюдались и в моменты общего оживления на платформе, например, когда возвращалась одна из птиц, чтобы сменить своего партнера на гнезде. То есть «стычки» вовсе не носили характера агрессии. Более того, камера запечатлела случай, когда одна вернувшаяся на платформу птица случайно приземлилась на голову соседу по гнезду. Даже в этом случае не последовало никакого проявления агрессии. Взрослые пеликаны во время приземления на платформу нередко случайно оказывались не у своего, а у чужого гнезда. Взрослые хозяева территории всегда оживленно реагировали на прилет соседа, но никогда не выражали агрессии по поводу того, что он сел фактически в чужое гнездо.

В результате анализа видеоматериала был зафиксирован случай, когда в пределах одной гнездовой платформы птенец из своего гнезда перешел в чужое. В этом случае родной птенец инициировал игру с «гостем», взрослая же птица его слегка «ущипнула», но не прогоняла и вообще не противилась тому, что чужак сидит в ее гнезде. Коллективная забота о подрастающих птенцах известна также у серых неясытей (из личного сообщения Евгения Сарычева). Типичным для индивидуализированных сообществ млекопитающих является участие многих его членов в воспитании подрастающего молодняка.

Несмотря на терпимость к птенцам со своей платформы, по отношению к птенцам с чужой платформы взрослые птицы проявляли агрессию. Удалось зафиксировать случай, когда взрослые птицы не давали вылезти на их гнездовую платформу чужому птенцу, который, видимо, потерялся и плавал от одной платформы к другой в поисках своего гнезда. Взрослые пеликаны (8 птиц) наносили удары клювом и агрессивно щипали чужого птенца, так, что со стороны это вызывало

жалость. Однако, в единственном случае, когда чей-то птенец отплыл от гнезда довольно далеко (50–100 м) и его начали преследовать чайки, то несколько взрослых птиц поспешили его защищать. Естественно, не все они приходились ему родителями.

Видеокамера зафиксировала также пример «иррационального» поведения (Харитонов, статья в настоящем сборнике, 2018) – птенцы со всей платформы во время опасности (приближение моторной лодки) собираются в одном гнезде, несмотря на то, что, находясь «в кучке», они становятся более доступными для хищников. Аналогичную реакцию (сбиться в кучку) мы наблюдали в Светлинском заказнике, когда низко над взрослыми птенцами, плавающими в озере вблизи гнездовых платформ, пролетел вертолет – около 20 птиц немедленно сбились в кучку прямо посреди открытой воды, и ни одна из них не предприняла попытки спрятаться в растущем неподалеку рогозе. Не вызывает никаких сомнений, что оба случая – пример не только иррационального, но и группового (коллективного) поведения молодых пеликанов, которые даже в момент серьезной опасности продолжали держаться вместе.

Таким образом, на одной гнездовой платформе птенцы одного возраста развиваются совместно, постоянно контактируя как с сибсами, так и с птенцами из соседних гнезд, чему способствуют крайне толерантно настроенные к «чужакам» из соседних гнезд взрослые птицы. Учитывая тот факт, что также неагрессивны они и по отношению к взрослым соседям в пределах гнездовой платформы, можно предположить, что сама гнездовая платформа – некая территориальная единица, внутри которой «царит» толерантность в отношениях между всеми ее жителями. Такие особенности поведения, как толерантность взрослых друг к другу, свободные перемещения птенцов, сниженная практически до полного исчезновения территориальность, известны и для других колониальных птиц – некоторых чаек и крачек, относимых к облигатно-колониальным (Зубакин, 1976).

Мы не наблюдали за тем, насколько агрессивны взрослые пеликаны во внегнездовой период и по отношению к взрослым птицам с других гнездовых платформ. Но по отношению к птенцу с соседней гнездовой платформы была проявлена выраженная агрессия.

Выводы: 1) В период размножения в пределах гнездовой платформы пеликаны могут фактически не иметь собственной гнездовой территории (судя по отсутствию агрессивных контактов), что определяется высоким уровнем толерантности друг к другу взрослых птиц.

2) Факт частичного отсутствия гнездовых территорий плюс толерантность к соседским птенцам, позволяет птенцам переходить из

своих в чужие гнезда. Однако это правило работает только в пределах своей гнездовой платформы. Птенцы с соседних гнездовых платформ рассматриваются взрослыми птицами как «чужаки» и изгоняются.

3) Птенцы из соседних гнезд с одной гнездовой платформы тесно взаимодействуют между собой, переходя друг к другу в гнезда и собираясь в одном гнезде при опасности.

4) Возможно, что именно уровень стрессоустойчивости птиц определяет распределение ролей на гнездовой платформе. Так, «няней» в детском саду, сформированном из птенцов с одной гнездовой платформы, стала именно та особь, которая ранее проявляла наибольшую терпимость к стрессирующему фактору - приближению лодки с исследователями.

По всей видимости, все эти особенности поведения как взрослых, так и молодых кудрявых пеликанов на гнездовой платформе лежат в основе формирования коллективного поведения у молодых особей, необходимого для последующих совместных действий птиц во время добывания рыбы.

Прочие интересные особенности гнездового поведения кудрявых пеликанов

Известен факт существования «детских садов» у пеликанов – когда одна взрослая особь остается со всеми выводками на гнездовой платформе. По нашим наблюдениям при опасности (приближении моторной лодки) одна взрослая птица улетает с платформы в самый последний момент, когда все остальные уже покинули свои гнезда. Как удалось выяснить (по принадлежности к гнезду), именно она позже оставалась «няней» для подросших птенцов с этой платформы. То есть, в данном случае такая индивидуальная характеристика как стрессоустойчивость определила распределение ролей у взрослых птиц с одной гнездовой платформы.

Благодарим за возможность проведения исследований дирекцию и сотрудников Дагестанского заповедника, заказников «Светлинский» и «Пеликаньи острова». Также мы признательны Михаилу Родионову, Павлу Грекову и Александру Назину за видеоматериалы и ценные личные сообщения.

Список литературы

Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., Бархалов Р.М., Мазанаева Л.Ф., Яровенко Ю.А., Куниев К.М., Плакса С.А., Перевозов А.Г., Газарян С.В., Аскендеров А.Д., Насрулаев Н.И., Бабаев Э.А., Яровенко А.Ю. 2013. Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский» // Под ред. Г.С. Джамирзоева и С.А. Букреева. Труды заповедника «Дагестанский». Вып. 6. Махачкала. 372 с.

Зубакин В.А. 2010. Сравнительная экология колониального гнездования чайковых птиц. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М. 20 с.

Жмуд М.Е. 2000. Изменение статуса пеликанов в Северном Причерноморье на рубеже тысячелетий. Бранта: сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Вып. 3. Мелитополь-Симферополь,112-116.

Жмуд М.Е. 2004. Кудрявый пеликан (*Pelecanus crispus bruch.*) на юге Украины. Бранта: сборник трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Выпуск 7. Экология отдельных видов. С. 158-166.

Мацына А.И., Мацына Е.Л. 2011. Кудрявый пеликан // С.Г. Приклонский и др. (отв. ред.). Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 24-37.

Обозова Т.А. 2013. Коллективная рыбалка у пеликанов // Лазурь. Вып. 8. С. 21-25.

Харитонов С.П. 2018. «Рациональное» и «иррациональное» в поведении птиц: сочетание рационально-вероятностной и релизерной моделей поведения (в настоящем сборнике).

Crivelli, A. J., Hatzilacou D., Catsadorakis G. 1998. The breeding biology of the Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* // Ibis, 140: 421–481.

Cwiertnia P., Bereszyński A. 2000. Nesting behaviour of Dalmatian pelican (*Pelecanus crispus* Bruch 1832) // Animal Science. V. 2. C. 59-69.

Reznikova Zh. 2007. «Animal Intelligence: From individual to social cognition». Cambridge University Press, 488 p.

Zhou, Y.J. Ma, Yuan Y.H., Xu, Z.O., Liu Z. X. 2011. Preliminary observation on breeding behavior of the semifree-ranging spot-billed Pelican // Chinese Journal of Zoology. V. 46(2). P. 53-58.

Status Report for the Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus*, 2017. http://www.trackingactionplans.org/SAPTT/downloadDocuments/openDocument?idDocument=30

FEATURES OF SOCIAL BEHAVIOUR OF DALMATIAN PELICANS (*PELECANUS CRISPUS*) AND THEIR CHICKS DURING BREEDING PERIOD

T.A. Obozova, Z.A. Zorina
Moscow State Lomonosov University, Moscow

The article presents results of a study of the social behavior ontogenesis in Dalmatian pelican (*Pelecanus crispus*) in its native habitat. We videotaped behavior of adult birds and their chicks on their nesting platform. An analysis of video materials revealed the behavior patterns essential for the formation of the collective behavior in young birds.

Keywords: *social behavior, ontogenesis, Dalmatian pelican, Pelecanus crispus.*

Об авторах:

ОБОЗОВА Татьяна Анатольевна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Лаборатории физиологии и генетики поведения ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119192, Москва, ул. Ленинские Горы, 1, стр. 12, e-mail: obozovat@gmail.com.

ЗОРИНА Зоя Александровна – доктор биологических наук, заведующий лабораторией физиологии и генетики поведения, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119192, Москва, ул. Ленинские Горы, 1, стр. 12, e-mail: zoyazorina17@gmail.com.

Обозова Т.А. Особенности социального поведения кудрявых пеликанов (*Pelecanus crispus*) и их птенцов в период размножения / Т.А. Обозова, З.А. Зорина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 124-132.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 133-147.

УДК 591.582.2:598.842.3

ВЫРАЖЕНИЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ АГРЕССИИ В ПЕНИИ ПЕНОЧЕК (*PHYLLOSCOPUS*)*

А.С. Опаев[1], Ю.А. Колесникова[1], А.И. Антонов[2]
[1]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
[2]Хинганский государственный природный заповедник, Архара

Самцы многих видов воробьиных птиц поют во время агрессивных столкновений с конспецификами. Такую ситуацию можно имитировать в экспериментах с трансляцией видовой песни через динамик. Записывая акустический ответ фокального самца, и сравнивая его с пением *до* эксперимента, можно выяснить, какие именно параметры пения потенциально могут выражать агрессивный ответ и/или отражать общий уровень возбуждения самца. Мы реализовали этот подход, проведя в Китае (2016 г.) и в Амурской области (2017–2018 гг.) эксперименты с 7 видами пеночек: большеклювой, Рикетта, корольковидной, голосистой (толстоклювой), бурой, светлоголовой и бледноногой. У большинства видов пение *во время* и/или сразу *после* эксперимента отличалось от вокализации *до* опыта: (1) увеличивалось разнообразие пения (т.е. число типов песен и/или звуков = наблюдаемый размер репертуара) и/или (2) птицы начинали петь более интенсивно (т.е. увеличивалась частота пения, и сокращались паузы между последовательными песнями). Оба эти паттерна приводят к максимизации разнообразия акустической продукции, а именно увеличению числа разных типов песен/звуков в единицу времени. Мы полагаем, что именно максимизация разнообразия пения на коротких промежутках времени может указывать на агрессивную мотивацию самца и/или отражать повышение общего уровня неспецифического возбуждения.

Ключевые слова: *пеночки, песня, коммуникация, эксперименты с трансляцией, территориальная агрессия.*

DOI: 10.26456/vtbio57

Введение. Акустическая сигнализация у птиц превосходно развита и разнообразна, она выступает одним из важнейших (наряду со зрительными стимулами) средств обмена информацией между разными особями. У певчих воробьиных (подотряд Passeri) песня, в умеренных

* Исследование поддержано РФФИ (грант № 17-04-00903-а).

широтах свойственная в основном самцам, служит важнейшим инструментом коммуникации. Пение – многофункциональный сигнал. Он используется, во-первых, при саморекламировании. В этом случае птица поет спонтанно, т.е. в отсутствии конспецификов, предупреждая потенциальных конкурентов о занятости участка и привлекая партнера. Во-вторых, песня характерна для непосредственных взаимодействий между птицами – чаще всего, территориальных конфликтов самцов, а также во время ухаживания самца за самкой. В этом случае кратковременные изменения в пении могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными.

Песня воробьиных птиц – один из самых сложных сигналов в мире животных. Многие виды при пении оперируют десятками или даже сотнями стереотипных акустических конструкций (например, типов песен), которые они помнят и регулярно исполняют в неизменном виде, нередко – также в определенной последовательности (Иваницкий, 2015). Поэтому потенциал конкретных способов мотивационно- и/или ситуативно-специфичных модификаций пения очень многообразен.

Цель нашего исследования – выяснить, каким образом меняется пение разных видов пеночек *Phylloscopus* в ситуации имитации территориального конфликта. Или, по-другому, как вероятные изменения в мотивационном состоянии исполнителя отражаются в его пении. Зафиксированные изменения могут указывать либо на агрессивную мотивацию самца, либо на нарастание его общей мотивации, ситуативно неспецифичной (гипотеза неспецифической активации поведения: Панов, 1978). Разделить эти две возможности, исходя из наших данных, сложно.

В работе мы проанализируем и обсудим в сравнительном аспекте материалы по 7 видам этой группы птиц. Наши данные по пеночкам частично опубликованы (Колесникова, Опаев, 2016; Опаев, Колесникова, в печ.; Kolesnikova et al., in press; Opaev et al., in press).

Методика исследования. Объектами исследования были пеночки большеклювая (*Ph. magnirostris*, *n*=10 самцов), Рикетта (*Ph. ricketti*, *n*=9), корольковидная (*Ph.* (*reguloides*) *claudiae*, *n*=14), голосистая, или толстоклювая (*Ph. schwarzi*, *n*=19), бурая (*Ph. fuscatus*, *n*=15), светлоголовая (*Ph. coronatus*, *n*=16) и бледноногая (*Ph. tenellipes*, *n*=8). Первые три вида мы изучали в 2016 году в заповеднике Хупиньшань (Китай, провинция Хунань), голосистую и бурую – в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область) в 2017 году, светлоголовую – в Хинганском лесничестве того же заповедника (2018 год), а бледноногую – в Хингано-Архаринском федеральном заказнике (Амурская область, 2018 год).

В основу работы легли эксперименты с трансляцией самцу типичного видового пения. Для подготовки тестовых записей мы

использовали имевшиеся у нас фонограммы спонтанного пения всех видов. Во всех случаях они были получены в тех же локациях, где проводились сами эксперименты, но 1–2 годами ранее. Контрольные записи имели типичные (усредненные) для пения соответствующего вида параметры, а песни для них подбирались из репертуаров 3–5 разных самцов.

Опыты проведены по следующей схеме. Каждый эксперимент состоял из трех последовательных фаз, каждая по 5–8 мин (у разных видов): запись пения *до* эксперимента, *во время* и *после* трансляции контрольной записи. Небольшой динамик (колонка) с Bluetooth-приемником для проведения эксперимента устанавливался в 10–30 м от поющего самца – т.е. с наибольшей вероятностью внутри его участка. Во время эксперимента наблюдатель (-и) фиксировал количество перелетов (длиной более 1 м) самца в радиусе 10 м от динамика. Это служило показателем его реакции.

Для записи пеночек использовали магнитофон Marantz PMD-660 и микрофон Sennheiser ME66 с предусилителем K6. Пение, записанное для каждой особи *до, во время* и *после* трансляции видовой песни проанализировано отдельно – по 9-ти параметрам, отмеченным ниже сплошной нумерацией (о нашей методике описания пения см. также: Opaev, 2016). Однако, мы не анализировали пение *после* эксперимента у пеночек большеклювой, Рикетта и корольковидной. Кроме того, для некоторых видов использовали дополнительные специфичные переменные (см. Результаты и обсуждение).

Визуализацию и обработку записей проводили в программе Syrinx. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье равную 256 точек.

На первом этапе для каждой фонограммы составляли каталог типов песен. Тип песни всех изученных видов – это стереотипная комбинация звуков (нот) длительностью около 1–2 сек, в практически неизменном виде повторяемая самцом по ходу пения (рис.). Количество типов песен на той или иной фонограмме – это **(1)** наблюдаемый размер репертуара (или разнообразие пения в данный отрезок времени).

Далее, каждый тип песни был обозначен цифрой, а пение было представлено в виде последовательности цифр. По этой последовательности в программе Past3 строили матрицы наблюдаемых переходов и матрицы переходных вероятностей. В данном случае последовательность песен рассматривалась как Марковская цепь первого порядка – т.е. такая, где событие n+1 зависит только от события n. По матрицам наблюдаемых переходов рассчитывали **(2)** индекс линейности (S_{LIN}), **(3)** индекс постоянства (S_{CONS}) и **(4)** индекс стереотипности (S) (Scharff, Nottebohm, 1991) по формулам: S_{LIN} = наблюдаемый размер репертуара / кол-во типов переходов между

песнями разных типов; S_{CONS} = ∑ наиболее частых переходов (для каждого типа) / ∑ всех переходов; $S=S_{LIN}+S_{CONS}/2$.

По матрицам переходных вероятностей рассчитывали **(5)** относительную энтропию первого порядка $RE_1=E_1/E_0$ (Briefer et al., 2010). Для расчета E_1 (энтропия первого порядка) и E_0 (энтропия нулевого порядка) использовали формулу Шеннона:

$$\mathbf{E_0} = -\sum \frac{\mathbf{1}}{\mathbf{K}} \log_2 \left(\frac{\mathbf{1}}{\mathbf{K}}\right),$$

где К – размер репертуара;

$$\mathbf{E_1} = -\sum \mathbf{P_i} \log_2 \mathbf{P_i},$$

где P_i – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями.

E_0 описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны, и зависит только от размера репертуара. E_1 описывает наблюдаемые переходы. А отношение этих двух параметров (RE_1) можно использовать как показатель “свободы выбора” самцом каждой следующей песни. Например, в случае, если RE_1=0.70, можно считать, что самец имеет 70% “свободы” при выборе следующей песни (Briefer et al., 2010). Или, другими словами, последовательность песен на 70% случайна.

Переменные (2)–(5) варьируют от 0 до 1.

Кроме того, мы использовали параметры, общепринятые для подобных исследований: **(6)** частота смены напева (отношение переходов между песнями разных типов к общему числу переходов), **(7)** частота пения (количество песен в минуту), **(8)** медианная длительность песни (сек) и **(9)** медианная длительность паузы между песнями (сек).

Статистическая обработка проведена в среде программирования R 3.3.2 (R Core Team, 2016). В большинстве случаев распределения переменных не отличались от нормального. Мы сравнивали попарно фонограммы *до* трансляции с записями *во время* и *после*, отдельно по каждому из 9-ти вышеописанных параметров. Для этого использовали обобщенную наименьшую квадратичную регрессию (GLS – generalized least square regression) в пакете ‘nlme’ в среде R (Pinheiro et al., 2017). GLS специально адаптирован для анализа зависимых данных (например, повторных измерений от одних и тех же особей). В GLS мы использовали «контекст» (*до*, *во время* и *после* трансляции) в качестве заданного эффекта (fixed effect), а номер самца был случайным фактором (random effect). Количество песен на фонограмме и длина фонограммы, очевидно, могут влиять на оценку наблюдаемого размера репертуара и параметров организации пения (переменные 2–5, см. выше). Поэтому при анализе параметров 1–5 мы дополнительно

включали в модель количество песен на фонограмме и длину фонограммы (сек), используя экспоненциальные модели (команда corExp в пакете ‘nlme’): именно соответствующие значения *p* для этих переменных приведены ниже. Так как мы проводили множественные сравнения, то уровень значимости рассчитывали с поправкой Бонферрони: p=0.05/9=0.006 (пеночки Рикетта, корольковидная, голосистая, светлоголовая и бледноногая), с учетом дополнительных переменных p=0.05/10=0.005 (большеклювая, бурая). В работе мы приводим только достоверные либо приближающиеся к уровню достоверности (т.е. 0.005–0.006<p<0.05) различия. В ряде случаев мы также использовали ранговую корреляцию Спирмена и критерий Манна-Уитни.

Результаты и обсуждение. Ниже мы суммируем результаты по каждому виду, а затем проведем сравнительный анализ. Отметим, что большинство самцов всех видов активно реагировали на экспериментальную трансляцию, подлетая к колонке и летая вокруг.

Большеклювая пеночка. Каждый самец имеет в репертуаре 3–8 типов песен (рис.), медиана 5.5. Различий в пении *до* и *во время* эксперимента не выявлено (GLS, p>0.005). Однако, перелетая во время эксперимента поблизости от динамика, самцы этого вида часто производили в полете своеобразный треск крыльями (рис.), получающийся за счет быстрых хлопков их друг о друга. Такие трески изредка можно услышать и при спонтанном пении *до* эксперимента, но их частота достоверно увеличилась *во время* трансляции: в среднем 11 тресков *во время* всего эксперимента против 0 *до* (различия приближаются к порогу достоверности с поправкой Бонферрнони: GLS, p=0.007).

Пеночка Рикетта. Индивидуальные репертуары самцов этого вида включают 2–9 (медиана 7) стереотипных типов песен (рис.). У пеночки Рикетта нам также не удалось выявить различий в пении *до* и *во время* трансляции видовой песни (GLS, p>0.005). Любопытно, что самцы этого вида тоже способны трещать крыльями при перелетах – но делают это очень редко (единичные наблюдения).

Корольковидная пеночка. Индивидуальные репертуары самцов (рис.) при спонтанном пении *до* эксперимента включали в среднем 5.1±3.6 типов песен. *Во время* трансляции пение стало существенно более разнообразным: наблюдаемые размеры репертуаров увеличились до 11.1±6.4 типов: различия достоверны (GLS, p=0.005). Как правило, в ответ на воспроизведение видовой песни самцы добавляли новые типы песен, продолжая исполнять все (так делали 8 самцов из 14) или большинство типов, отмеченных при пении *до* эксперимента. Любопытно, что пение подопытных самцов *во время* становилось также более упорядоченным, но этот результат не четок: хотя RE_1 достоверно

сокращалась с 0.68±0.29 до 0.36±0.22 (GLS, p=0.003), индексы S_{LIN}, S_{CONS} и S не различались *до* и *во время* опыта (GLS, p>0.05). Кроме того, самцы корольковидной пеночки *во время* трансляции пели интенсивнее: паузы между последовательными песнями сокращались с 7.52±2.96 до 3.60±1.55 сек (GLS, p <0.0001).

Отвечая на трансляцию видовой песни, многие самцы (8 из 14) начинали исполнять так называемые «тихие песни». У пеночек, как и у ряда других воробьиных птиц, – это обычные песни, но исполняемые с меньшей амплитудой (т.е. заметно тише), чем обычно. Считается, что тихие песни маркируют агрессию (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett 2010; Templeton et al., 2012). И, действительно, у корольковидной пеночки они наблюдались только *во время* экспериментальной имитации территориального конфликта (когда агрессивная мотивация самца, предположительно, возрастает), но не *до* нее. Выяснилось также, что самцы, исполняющие тихие песни, чаще перелетают в радиусе 10 м от колонки (т.е. реагируют активнее) – по сравнению с теми, которые *во время* эксперимента пели с обычной амплитудой (разброс 6–60, медиана = 48 перелетов за эксперимент для первой группы самцов, и 3–44, медиана = 17 для второй: различия достоверны по критерию Манна-Уитни, p=0.028).

Голосистая пеночка. Для этого вида характерны короткие песни (около 1 сек), разделенные паузами, а вся совокупность песен самца распадается на 18–43 (медиана 38) стереотипных типов (рис.). При спонтанном пении песни часто исполняются в линейной последовательности: после каждого данного типа следует другой, строго определенный тип (Иваницкий и др., 2011; наши данные). Анализ показал, что пение *во время* трансляции не отличалось от пения *до* нее (GLS, p>0.05). Однако, интенсивность пения несколько возросла: сокращение длительности паузы между песнями *во время* трансляции приближалось к порогу достоверности (GLS, p=0.04, не достоверно с поправкой Бонферрони). А вот при пении *после* экспериментальной трансляции, по сравнению с пением *до*, изменения были хорошо заметны: сократились паузы между песнями с 7.60±2.25 до 4.46±1.10 сек (GLS, p<0.0001), увеличилась частота пения (6.78±2.57 против 10.25±2.15 песен/мин: GLS, p=0.0004) и несколько увеличился размер репертуара (20.1±6.0 типов песен *до* против 26.2±5.73 типов песен *после* опыта: GLS, p=0.0038). Кроме того, организация пения стала менее упорядоченной – уменьшились индексы линейности (в среднем, соответственно, 0.82±0.17 и 0.60±0.18: GLS, p=0.0003), постоянства (0.83±0.15 и 0.66±0.16: GLS, p=0.001) и стереотипности (0.82±0.16 и 0.63±0.17: GLS, p=0.0005), и, хотя и недостоверно с учетом поправки Бонферрони, увеличивалась относительная энтропия (0.07±0.09 и 0.15±0.11: GLS, p=0.018).

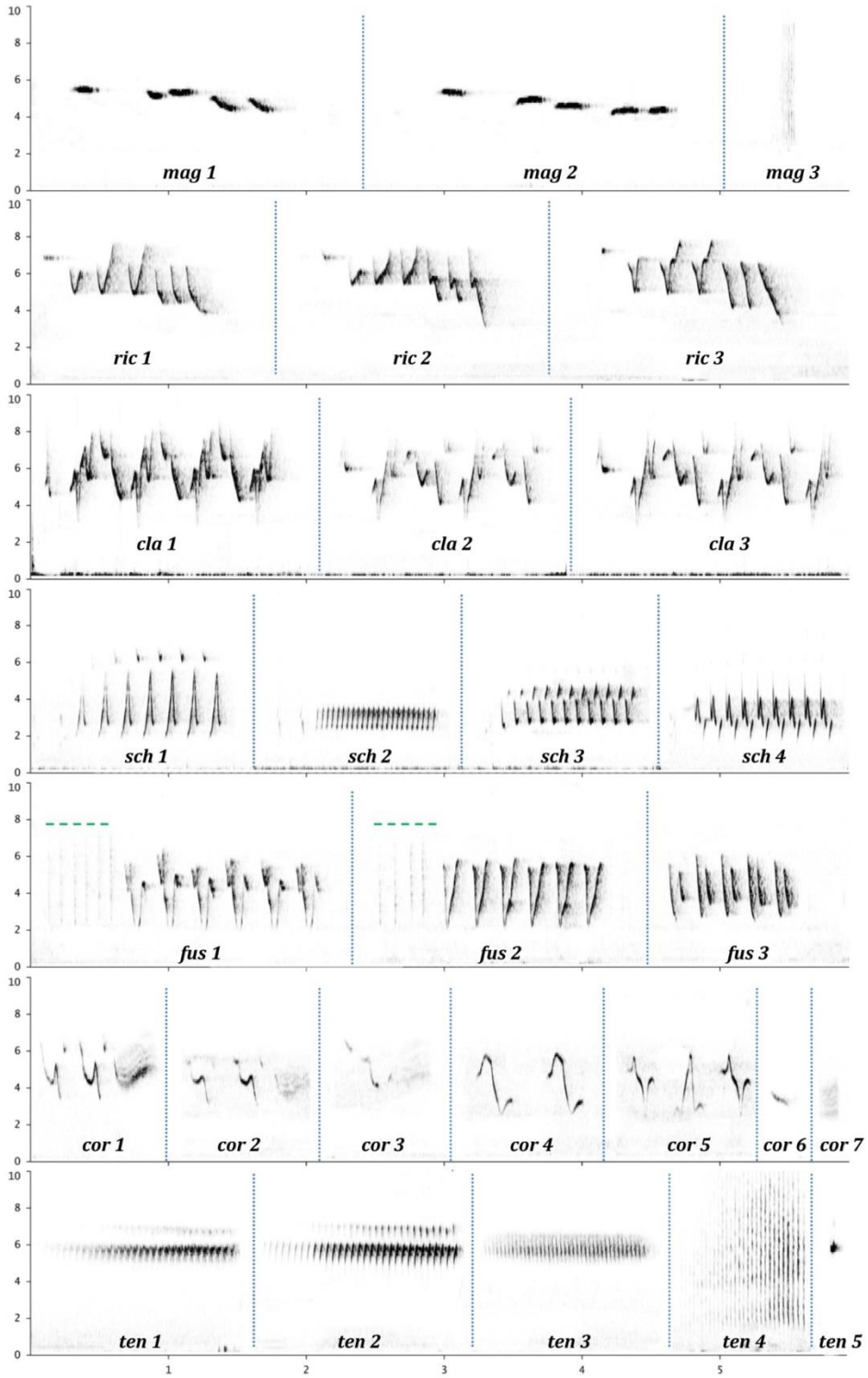

mag 1
mag 2
mag 3
ric 1
ric 2
ric 3
cla 1
cla 2
cla 3
sch 1
sch 2
sch 3
sch 4
fus 1
fus 2
fus 3
cor 1
cor 2
cor 3
cor 4
cor 5
cor 6
cor 7
ten 1
ten 2
ten 3
ten 4
ten 5

Рис. Элементы вокализации изученных видов пеночек:
по оси X – длительность (сек), по оси Y – частота (кГц). Сверху вниз:
–Большеклювая пеночка (*Ph. magnirostris*: ***mag***). Два типа песни из репертуара самца, записанного в 2014 году (***mag 1–2***) и треск крыльями, изданный другим самцом во время эксперимента в 2016 году (***mag 3***).
–Пеночка Рикетта *(Ph. ricketti*: ***ric***). Три типа песни (***ric 1–3***) из репертуара самца №1.
–Корольковидная пеночка (*Ph. (reguloides) claudiae*: ***cla***). Три типа песни из репертуара самца №12 (***cla 1–3***).
–Голосистая пеночка (*Ph. schwarzi*: ***sch***). Четыре типа песни (***sch 1–4***) из репертуара самца №1.
–Бурая пеночка (*Ph. fuscatus*: **fus**). Три типа песни из репертуара самца №27. Из них первые две (***fus 1–2***) предваряют 6 и 4 щелчков соответственно (щелчки обозначены горизонтальными линиями). А последняя (***fus 3***) вступительных щелчков лишена. Отметим, что именно третий вариант (***fus 3***) без щелчков характерен для бурой пеночки в наибольшей степени.
–Светлоголовая пеночка (*Ph. coronatus*: ***cor***). S-песня (***cor 1***) и V-песни (***cor 2–5***) из репертуара самца №13, его же позывка (***cor 6***) и второй тип позывки в исполнении самца №18 (***cor 7***).
–Бледноногая пеночка (*Ph. tenellipes*: ***ten***). Три типа песни (***ten 1–3***) из репертуара самца №8 (***ten 1*** – песня S-режима, ***ten 2–3*** – V-режима), а также позывка (***ten 5***) самца №11 и его треск (***ten 4***), зафиксированный при перелетах с ветки на ветку.

Таким образом, у голосистой пеночки наиболее яркие изменения в ответ на экспериментальную трансляцию связаны с увеличением интенсивности пения. Это выражалось в сокращении длительности пауз между песнями и увеличении частоты пения. Интересно, что только длительности пауз между песнями *после* эксперимента коррелировали с количеством перелетов самца в радиусе 10 от колонки (коэффициент корреляции Спирмена R= –0.73, p=0.003). Таким образом, самцы, реагирующие более активно, в то же время пели интенсивнее.

Что касается, наблюдаемого размера репертуара, то, хотя здесь наблюдался тот же тренд, что и у корольковидной пеночки (см. выше), различия в пении *до* и *после* были не велики. Увеличение разнообразия пения самцов после трансляции в основном объяснялось добавлением новых типов песен *после* трансляции с сохранением исполнявшихся ранее (т.е. также, как и у пеночки корольковидной).

Бурая пеночка. Известно, что у бурой пеночки имеется два режима пения (Forstmeier, Balsby, 2002). Они различаются как составом песен, так и их организацией в последовательность. При вариабельном V-пении (V-song: variable song type) самец исполняет десятки (до 60–70) разных типов песен, обычно избегая повторять только что исполненные, но чередуя песни разных типов скорее случайно (Иваницкий и др., 2011). А при стереотипном S-пении (S-song: stereotype song type) птица оперирует лишь 1–3 типами песен, которые монотонно повторяет по ходе исполнения. V- и S-песни в репертуаре конкретного самца – это разные типы песен. Но в целом в популяции эти типы вокализаций слабо отличаются по структуре (Forstmeier,

Balsby, 2002), а наугад взятую песню бурой пеночки невозможно отнести к одной или другой категории. В ходе наших экспериментов мы предъявляли самцам экспериментальные записи как V-, так и S-пения. Различий выявлено не было (GLS, $p>0.05$), поэтому все эти опыты мы считали одной выборкой. Выяснилось, что пение *до* эксперимента не отличалось от пения *во время* и *после* трансляции (GLS, $p>0.05$).

Самцы этого вида при пении иногда издают щелчки – очень короткие шумовые звуки, исполняемые между песнями или (чаще) непосредственно перед песней (рис.). Количество щелчков увеличилось *во время* опыта: в среднем 46.33±54.17 (медиана 27) на записях пения *во время* эксперимента против 9.53±20.48 (медиана 0) на фонограммах *до*. Различия приближаются к порогу достоверности с учетом поправки Бонферрони (GLS, $p=0.011$). Таким образом, территориальная агрессия в вокализации бурой пеночки потенциально может выражаться появлением или увеличением числа щелчков между песнями. А параметры собственно пения не важны.

Кроме того, некоторые самцы во время эксперимента пели, подобно корольковидной пеночке, тише, чем обычно. Тихие песни мы зафиксировали у 8 из 15 самцов бурой пеночки.

Светлоголовая пеночка. Как и бурая пеночка, самцы этого вида имеют два режима пения, названные нами по аналогии с предыдущим видом V- и S-пение. S-пение светлоголовой пеночки – это монотонное повторение единственного типа песни. S-песни разных самцов изученной популяции очень сходны или почти идентичны. При V-пении индивидуальные репертуары заметно больше (6–18 типов песен, медиана 11, $n=4$), а последовательные песни обычно разные (рис.). S- и V-песни часто отличаются по структуре – первые представляют собой повторение 1–2 свистовых звуков (по принципу AA… или ABAB…: *cor 4–5* на рис.), а вторые включают 2–4 разных звука, в том числе – характерный заключительный элемент «вжжж» (с точки зрения биоакустики, это удлиненный модулированный по частоте звук с преимущественно шумовым спектром – *cor 1* на рис.). Но так бывает не всегда – некоторые V-песни «визуально» очень напоминают S-песни (ср., например, *cor 1* и *cor 2* на рис.). S-пение наиболее характерно для начала периода гнездования, когда большинство самцов еще холостые. Позже чаще можно услышать V-пение (Панов, 1973; наши наблюдения).

Мы проводили свои эксперименты в начале сезона: все опытные самцы пели в S-режиме *до* эксперимента. Выяснилось, что *во время* трансляции видовой песни (S-пение) все они тотчас переходили к V-пению. А *после* опыта постепенно возвращались к S-режиму. При этом сразу *после* эксперимента все самцы сначала разнообразят S-пение позывками (двух типов: рис., *cor 5–6*) либо вообще издают только

позывки. А многие приступают к исполнению позывок еще *во время* трансляции. Лишь через несколько минут *после* ее завершения позывки перестают быть слышны: самец снова поет исключительно S-песни. Радикальная смена режимов пения *до и во время* эксперимента определяет различия по большинству изученных нами параметров. Отметим, что V-пение *во время* эксперимента заметно более интенсивно, чем S-пение *до*: паузы между последовательными песнями составили в среднем 2.65±0.66 и 9.10±4.88 сек, соответственно (различия достоверны: GLS, p <0.0001). Кроме того, V-пение в эксперименте немного отличалось от спонтанного V-пения – в первом случае песни были достоверно короче (соответственно 0.78±0.31 и 1.29±0.94 сек: GLS, p=0.009) и, по примеру пеночек корольковидной и бурой, часто исполнялись тише (тихие песни).

Одно из ключевых различий V- и S-пения – это наблюдаемый размер репертуара. Поэтому, переходя к V-пению *во время* эксперимента светлоголовые пеночки, по сути, демонстрировали ту же закономерность, что и пеночки корольковидная и голосистая. Именно – увеличивали разнообразие. Еще одно сходство – сокращение длительности пауз между песнями. Интересно также, что количество перелетов самца близ динамика было положительно связано с частотой пения (коэффициент корреляции Спирмена R=0.60, p=0.013). Т.е. самцы, реагирующие более активно, в целом поют интенсивнее (так же – у пеночки голосистой).

Бледноногая пеночка. У этого вида нами также выявлено два режима пения, однако используемые в них песни не отличаются друг от друга по частотно-временным параметрам (как и, вероятно, у бурой пеночки). В первом случае (S-пение) самец монотонно повторяет единственный тип песни, а во втором (V-пение) чередует песни 4–8 разных типов (рис.). Большинство (6 из 8) протестированных нами самцов *до* эксперимента пели в S-режиме. Из 8 особей, только 5 подлетели к колонке *во время* опыта и перелетали вокруг, а 3 – пели на том же месте и не приближались. Было замечено, что у многих (4 из 5) активно реагировавших самцов ярко увеличивается размер репертуара – с 1–6 (медиана 1) до 1–8 (медиана 6), но эти различия на нашей выборке не достоверны (GLS, p>0.05, n=5). Выяснилось также, что количество перелетов близ динамика положительно связано с разнообразием пения: коэффициент корреляции Спирмена R=0.79, p=0.02, n=8. Таким образом, предварительно можно говорить, что и у бледноногой пеночки наблюдаемый размер репертуара (разнообразие пения) *во время* эксперимента увеличивается, и этот параметр потенциально может выражать агрессивный настрой самца.

Некоторые самцы бледноногой пеночки *во время* опыта демонстрировали еще один вариант поведения: они хлопали крыльями

при перелетах. В результате получался треск, слышимый, по меньшей мере, за 10 м – более громкий и продолжительный, чем у пеночки большеклювой (рис.). Перелеты с тресками отмечены только у 3 самцов из 8, перелетавших близ колонки наиболее активно. Наконец, некоторые самцы (3 из 8) перемежали песни позывками (рис.) – как *до*, так и *во время* эксперимента.

После опыта самцы постепенно возвращались к пению, не отличимого от их вокализации *до* эксперимента.

Общие принципы выражения территориальной агрессии в пении изученных видов. Сравнительный анализ 7 видов позволил наметить некоторые общие закономерности. В качестве маркеров территориальной агрессии у пеночек выступают чаще всего два параметра: (1) интенсивность пения (увеличение числа песен в минуту и сокращение пауз между последовательными песнями) и (2) увеличение разнообразия пения. Возможное значение (если оно есть) прочих изученных переменных пока не ясно, требуются дополнительные исследования.

Сокращение **длительности паузы** между песнями (в меньшей степени – увеличение **частоты пения**) выглядит одним из важнейших параметров, маркирующих песенное поведение самца *во время* и/или сразу *после* трансляции видовой песни. Паттерн выявлен у 3 видов из 7 изученных: это пеночки корольковидная, голосистая и светлоголовая. Более того, самцы последних двух видов, поющие более интенсивно, также реагировали на трансляцию активнее, т.к. чаще перелетали в радиусе 10 м от динамика.

Увеличение частоты пения и сокращение длительности пауз между песнями часто наблюдается при территориальных взаимодействиях у воробьиных птиц, и также – в ответ на трансляцию видовой песни (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009). Это известно и для пеночек (Scordato, 2017; Szymkowiak, Kuczyński, 2017). В этом нет ничего удивительного, ведь это, судя по всему, самый простой способ модификации песенной последовательности. К тому же – очень лабильный, так как такие изменения слушателю заметны сразу и могут отражать сиюминутное состояние исполнителя (Searcy et al., 2000; Baker et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

Разнообразие пения в некий временной отрезок (по-иному – наблюдаемый **размер репертуара**) – второй, не менее важный показатель. Выше мы показали, что разнообразие пения увеличивается у пеночек корольковидной, голосистой, светлоголовой и бледноногой. Еще два вида разнообразят пение *во время* эксперимента «не песенными» сигналами – это щелчки бурой пеночки и трещание крыльями большеклювой, а также бледноногой. Таким образом, 6 видов из 7 изученных тем или иным образом разнообразят свою вокализацию

в ответ на трансляцию им видовой песни. В некоторых случаях можно говорить о смене режима пения (с S- на V-пение), как у пеночек светлоголовой и бледноногой (отчасти – и бурой: немногие самцы этого вида, исполнявшие S-песни *до* опыта, *во время* трансляции неизменно переходили в V-режим). Однако, основные различия между режимами кроются не в структуре песен, а в общей организации песенной последовательности (см. выше). Поэтому мы полагаем, что именно организация пения (в частности – его разнообразие), а не структура отдельных песен, выступает у пеночек в качестве важного механизма выражения территориальной агрессии (см. также: Опаев, 2012).

Подобные данные есть и для других видов. Самцы травяного короткоклювого крапивника (*Cistothorus platensis*) пели разнообразнее (использовали большее число типов песен), когда неподалеку вокализировал другой самец или самцы (Kroodsma, Verner, 1978). Самцы желтошапочного лесного певуна (*Setophaga pensylvanica*) имеют в репертуаре в среднем 8 типов песен. При обычном пении используются чаще лишь два из них, а остальные удается услышать очень редко. Доля таких редких типов достоверно увеличивалась при пении в ответ на трансляцию видовой песни (Byers, 2017), т.е. пение становилось разнообразнее. А самцы красноплечего трупиала (*Agelaius phoeniceus*) использовали больше типов песен, когда ухаживали за самкой (Searcy, Yasukawa, 1990).

Увеличение наблюдаемого размера репертуара и увеличение частоты пения совместно приводят к максимизации разнообразия акустической продукции – т.е. увеличению числа разных типов песен в единицу времени. Таким образом, мы полагаем, что у пеночек, и, вероятно, других воробьиных птиц, максимизация разнообразия пения на коротких промежутках времени может указывать на агрессивную мотивацию. Но конкретные способы такой максимизации могут различаться у разных видов.

Одно из функциональных значений увеличения разнообразия может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу. Известно, что при монотонном повторении единственного типа сигнала привыкание к нему происходит быстрее, чем если типов сигналов в последовательности больше (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Проще говоря, вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее «воздействуют» на своих конкурентов.

По мнению Е.Н. Панова (2012, 2014), коммуникативные системы животных и человека принципиально различны. Наши данные в целом подтверждают этот тезис. Ведь описанные здесь принципы выражения территориальной агрессии не имеют, на наш взгляд, аналогов в речи человека.

Список литературы

Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М. 2011. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylvidae) // *Доклады Академии наук*. Т. 438. № 4. С. 570-573.

Иваницкий В.В. 2015. Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой // XIV орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 418–435.

Колесникова Ю.А., Опаев А.С. 2016. Различия в организации песенный репертуаров двух видов пеночек (Phylloscopidae): большеклювой (*Phylloscopus magnirostris*) и пеночки Рикетта (*Phylloscopus ricketti*) // Зоологический журнал. Т. 95. № 10. С. 1207-1210.

Опаев А.С. 2012. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2 (6). 14 с.

Опаев А.С., Колесникова Ю.А. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. В печати.

Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск. 376с.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.

Панов Е.Н. 2012. Парадокс непрерывности: языковой рубикон. О непреодолимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека. М.: Языки славянских культур. 456 с.

Панов Е.Н. 2014. Эволюция диалога. Коммуникация в развитии: от микроорганизмов до человека. М.: Языки славянской культуры. 400с.

Baker T., Wilson D., Mennill D. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees // Animal Behaviour. V. 84. P. 965–974.

Ballentine B., Searcy W.A., Nowicki S. 2008. Reliable aggressive signaling in swamp sparrow // Animal Behaviour. V. 75. P. 693-703.

Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // Journal of Theoretical Biology. V. 262. P. 151-164.

Byers B.E. 2017. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive context // Animal Behaviour. V. 125. P. 33-39.

Collins S.A. 1999. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? // Proceedings of the Royal Society B. V. 266. P. 2309-2314.

Flower T.P., Gribble M., Ridley A.R. 2014. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird // Science. V. 344. P. 513-516.

Forstmeier W., Balsby T.J.S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // Behaviour. V. 139. P. 89-111.

Hof D., Hazlett N. 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North America wood warbler // Animal Behaviour. V. 80. P. 821-828.

Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z., Opaev A. Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species: playbacks prompt behavioral response but no change in singing patterns // Ornithological Science. In press.

Kroodsma D.E., Verner J. 1978. Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens // The Auk. V. 95. P. 703-716.

Scharff C., Nottebohm F. 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the Zebra Finch song system: implication for vocal learning // Journal of Neuroscience. V. 11. P. 2896-2913.

Opaev A. 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // Journal of Ornithology. V. 157. P. 949-960.

Opaev A., Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive context: role of song rate, song-type diversity and song-type transitional pattern // Journal of Ornithology. In press.

Ryan M.J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences // Science. V. 281. P. 1999-2003.

Scordato E.S.C. 2017. Geographic variation in male territory defense strategy in an avian ring species // Animal Behaviour. V. 126. P. 153–162.

Searcy W.A., Yasukawa K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 27. P. 123-128.

Searcy W.A., Beecher M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // Animal Behaviour. V. 78. P. 1281-1292.

Searcy W.A., Nowicki S., Hogan C. 2000. Song type variants and aggressive context // Behavioural Ecology and Sociobiology. V. 48. P. 358–363.

Szymkowiak J., Kuczyński L. 2017. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler // Journal of Avian Biology. V. 48. P. 275-283.

Templeton C.N., Akçay Ç., Campbell S.E., Beecher M.D. 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrow // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 66. P. 1503-1509.

Todt D., Naguib M. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // Advances in the Study of Behavior. V. 29. P. 247-296.

EXPRESSION OF TERRITORIAL AGGRESSION IN THE SINGING OF LEAF WARBLERS (*PHYLLOSCOPUS*)

A.S. Opaev[1], Yu.A. Kolesnikova[1], A.I. Antonov[2]

[1] Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow

[2]Hingan State Nature Reserve, Arkhara

The males of many species of passerines sing during aggressive encounters with conspecifics. Such a situation can be imitated in experiments with the translation of a specific song through a speaker. By recording the acoustic response of the focal male, and comparing it with singing before the experiment, it is possible to find out which particular parameters of singing can potentially express an aggressive response and / or reflect the general level

of excitement of the male. We implemented this approach by conducting experiments in China (2016) and in the Amur Region (2017–2018) with 7 species of leaf warblers: *Phylloscopus magnirostris, Ph. ricketti, Ph. reguloides, Ph. schwarzi, Ph. fuscatus, Ph. coronatus* and *Ph. tennelipes*. In most species, singing during and/or immediately after the experiment differed from vocalization prior to the experiment: (1) the diversity of singing increased (ie, the number of types of songs and/or sounds = the observed size of the repertoire) and/or (2) the birds began to sing more intensively (i.e., the frequency of singing increased, and the pauses between successive songs were reduced). Both patterns lead to the maximization of the diversity of acoustic products, namely to the increase in the number of different types of songs/sounds per unit of time. We believe that it is the maximization of the diversity of singing over short periods of time that indicate an aggressive motivation of the male and/or reflect an increase in the overall level of nonspecific arousal.

Keywords: *leaf warbler, song, communication, experiments with translation, territorial aggression.*

Об авторах:

ОПАЕВ Алексей Сергеевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ФГБУН Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова, 119017, Москва, Ленинский пр., 33, e-mail: opaev@sevin.ru.

КОЛЕСНИКОВА Юлия Александровна – инженер Лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации ФГБУН «Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова», 119017, Москва, Ленинский пр., 33.

АНТОНОВ Алексей Иванович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУ Хинганский государственный природный заповедник, 676748, Амурская обл., Архаринский р-н, пос. Архара, Дорожный пер., д. 6, e-mail: alex_bgsv@mail.ru.

Опаев А.С. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) / А.С. Опаев, Ю.А. Колесникова, А.И. Антонов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 133-147.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 148-168.

УДК 591.526:598.296.1

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУППИРОВОК ЗЯБЛИКА *FRINGILLA COELEBS* У СЕВЕРНЫХ ПРЕДЕЛОВ АРЕАЛА В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

И.Н. Панов[1, 2], Д.А. Пушкин[3], Г.Л. Накул[4], С.В. Выходцев[5], И.С. Ищенко[2]

[1]Центр кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, Москва
[2]Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН, пос. Рыбачий
[3]Государственный Дарвиновский музей, Москва
[4]Институт биологии Коми НЦ Уро РАН, г. Сыктывкар
[5]Северо-Западный ГМУ им. И.И. Мечникова Минздрава России, Санкт-Петербург

Проанализированы особенности протекания периода послегнездовых концентраций и начала осенней миграции и рассчитаны некоторые демографические параметры у недавно сформировавшихся северных группировок зябликов, проявляющих верность участкам осенних скоплений. Данные получены в результате многолетнего отлова птиц паутинными сетями в деревне Черная Река, расположенной на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря. Проводится сравнение северных группировок вида с популяциями из срединных частей ареала (Куршская коса Балтийского моря). В обоих случаях среди отловленных зябликов преобладают самцы; не обнаружено различий в степени верности территории у взрослых особей (причем, особенность окраинных группировок в том, что окольцованные самки возвращаются в район кольцевания не реже самцов). При этом у северных зябликов возвращаемость птиц, окольцованных молодыми, ниже, как и годовая выживаемость (видимая сохраняемость) всех птиц в целом; а показатели годовой смертности взрослых несколько выше, чем в срединных частях ареала. Все это, однако, не мешает виду увеличивать свою численность в приполярных районах Восточной Фенноскандии в последние десятилетия. Успешность размножения в северных группировках может существенно варьировать год от года, а обилие отлавливаемых молодых зябликов в отдельные годы позволяет предполагать наличие второго цикла размножения. Поднимается вопрос о том, что в условиях редкости и фрагментированности подходящих биотопов птицы могут проявлять верность участкам послегнездовых концентраций, сравнимую с верностью местам гнездования.

Ключевые слова: *группировки птиц на границе ареала, демография зяблика Fringilla coelebs, послегнездовой период, Восточная Фенноскандия.*

DOI: 10.26456/vtbio58

Введение. В последние десятилетия в приполярной части Восточной Фенноскандии у ряда видов воробьиных птиц наблюдается рост численности и продвижение к северу границ видовых ареалов. Один из этих видов – зяблик *Fringilla coelebs* – стал объектом наших исследований. По данным литературных источников и проведенных нами учетов гнездового населения, численность зяблика в регионе за последние 50-60 лет выросла, как минимум, на порядок (Бианки, Флеров, 1960; Благосклонов, 1960; Ивантер, 1969; Бианки и др., 1993; Панов, 2003, 2018). Некогда редкий вид теперь можно отнести к категории обычных или даже часто встречающихся. В последние два десятилетия наблюдались локальные спады и подъемы численности, но в целом зяблик неизменно входит в группу 3–6 видов, наиболее распространенных в лесных местообитаниях. Окольцованные особи регулярно возвращаются в район кольцевания, а в 2016 г. был отмечен многократный всплеск осенней численности, позволяющий предполагать массовое завершение в этот год второго цикла размножения. Таким образом, можно выдвигать гипотезу, что в регионе сформировались группировки зяблика, которые, являясь периферийными, по своим характеристикам все больше походят на популяции в пределах оптимума ареала.

Цель данного сообщения привести первые результаты оценки популяционных характеристик недавно сформировавшихся северных группировок зяблика и обсудить особенности экологии, которые могут оказывать влияние на многолетнюю динамику этих параметров и устойчивость самих группировок. Для сравнения контролируемых нами группировок зяблика с популяциями из срединных частей ареала мы используем данные, полученные на Куршской косе Балтийского моря (Паевский, 1982, 2008; Соколов, 1982, 1991).

Методика. Материал собран в дер. Черная Река (66°31' с.ш., 32°55'в.д.) в 2005–2018 гг. Птиц отлавливали паутинными сетями в пределах ландшафтного комплекса деревни и на примыкающих участках леса. Характеристика участка отлова приведена ранее (Панов, Чернецов, 2010; Панов, 2011; Панов, Пономарев, 2012). В 2005 г. отлов проводили одну неделю в конце августа. В 2006 г. работы вели в течение месяца с середины августа до середины сентября. Во все остальные годы отлов начинали в конце июля – начале августа и заканчивали в последней декаде сентября; а в 2008 и 2009 гг. птиц отлавливали также весной, с конца апреля до начала июня. В разные годы объем усилий по отлову был различным (см. табл. 1, 2), при интерпретации результатов, мы, по возможности, учитываем это обстоятельство.

Кольцевание, прижизненную обработку и определение стадии линьки птиц проводили по стандартным методикам (Виноградова и др., 1976; Носков, 1990; Svensson, 1992).

Для оценки погодовой динамики обилия вида в отловах, долей половозрастных групп и обсуждения особенностей хода послегнездового сезона использовали данные о 3117 зябликах, окольцованных осенью 2006–2018 гг. Для расчетов параметров смертности и выживаемости (видимой сохраняемости) проанализированы 183 повторные (межгодовые) находки 160 особей. В этом случае учитывали повторные встречи зябликов, пойманных в 2005 г., а также повторные отловы, произошедшие весной 2008 и 2009 г. у птиц, окольцованных в предыдущие годы осенью. Мы также приводим первые данные визуальных наблюдений территориальных самцов, проведенных летом 2018 г.

Для именования возраста в данном сообщении мы используем календарный год жизни особи. «Окольцованными молодыми» называем птиц, помеченных в первый год жизни (в обозначении группы при оценке моделей использовали обозначение «sad»), «окольцованными взрослыми» – всех остальных птиц со второго календарного года их жизни («ad»).

Статистическую обработку материала проводили методами стандартной статистики. Использовали пакеты MS Statistica 6.0 и Past 1.5. Средние значения приведены в формате ±*S.E.* Кроме того, для оценки параметров смертности применяли расчет по таблицам Лэка (Lack, 1954; Паевский, 1985); оценку выживаемости (видимой сохраняемости) и вероятности отлова проводили при помощи стохастических моделей (программа MARK 7.0; см. White, Burnham, 2005; на русском языке – см. Бурский, 2011; Шитиков и др., 2016).

Метод расчета смертности по таблицам Лэка применяли для сравнения характеристик контролируемых нами группировок и популяций из срединных частей ареала (Паевский, 1982; 1985). Средняя (ежегодная) смертность особей определенного возраста определялась по формуле: $\boldsymbol{m_x = d_x / l_x}$, где $\boldsymbol{l_x}$ – количество живых особей возраста x, $\boldsymbol{d_x}$ – количество погибших особей возраста x. Ошибка $\boldsymbol{m_x}$ определяется как $\boldsymbol{m}$, умноженное на корень квадратный от $\boldsymbol{(1-m)/\Sigma d_x}$. Для расчетов смертности были взяты все птицы, окольцованные до 2015 г и найденные до 2018 г., включительно. Отдельно рассматривали птиц с определенным возрастом (окольцованных молодыми, а также одного взрослого самца, который при кольцевании был определен как птица 2-го года) и зябликов, помеченных взрослыми (с неопределенным возрастом). Объема собранных нами данных достаточно, чтобы корректно рассчитать таблицы Лэка только для птиц 2-го года после кольцевания и остальных птиц (возрастом старше 2-го года). Поэтому в качестве результатов (табл. 4) мы приводим расчеты для этих двух категорий, а также дополнительно для птиц 3-го года.

Результаты для птиц, окольцованных в 2016 г. (в год с наиболее успешным размножением) можно будет обсуждать по истечении нескольких лет. На данном этапе мы можем только отдельно оценить их встречаемость в два последующих после кольцевания года.

Зяблик относится к видам с высокой степенью верности местам гнездования (Соколов, 1982; Гаврилов и др., 2005 и др.). Однако, в районах, где плотность населения птиц невысока, проводить массовый отлов непосредственно на гнездовых территориях практически невозможно. Мы отлавливали птиц в период послегнездовых концентраций и, отчасти, в начале осеннего пролета. Модель сезонного перераспределения зяблика в таежной зоне такова, что в послегнездовой сезон (а также короткий период весной) птицы концентрируются на участках с открытыми и кустарниковыми биотопами. В северной тайге это происходит преимущественно в небольших населенных пунктах и на сельхозугодиях. В районе наших исследований подобные комплексы редки и невелики по площади (среднее расстояние между ними составляет 10–12 км), а подавляющая часть территории занята таежными лесами и болотами. Таким образом, кроме «верности» гнездовым участкам, необходимо иметь в виду также «верность» этим участкам концентраций, а возвращаемость птиц зависит как от доли птиц, возвращающихся на гнездовой участок, так и от доли птиц, которая проявляет верность участку послегнездовых концентраций.

Оценивая выживаемость $\boldsymbol{\varphi}$ (которую из-за неопределяемого соотношения компонентов смертности и эмиграции корректнее называть *видимой сохраняемостью,* см. Шитиков и др., 2016) и вероятность отлова $\boldsymbol{p}$ при помощи стохастических моделей (программа MARK 7.0), рассматривали (в различных комбинациях) все основные гипотезы сочетания факторов, влияющих на параметры модели. В первую очередь тестировали зависимость двух вышеназванных параметров от принадлежности к той или иной половозрастной группе в момент кольцевания, времени (года отлова), отдельно от пола и от возраста, а также модели с постоянными сохраняемостью и вероятностью отлова. Кроме этого, рассматривали модели зависимости параметров от возраста птицы (от 2 до 6 возрастных категорий), а также комбинировали группы в зависимости от близости значений параметров в уже протестированных моделях, если это имело биологический смысл. Например, находки окольцованных молодыми зябликов через 2 года и более объединяли с находками птиц, окольцованных взрослыми.

Поскольку при анализе гипотезы о различии видимой сохраняемости по годам выяснилось, что к значимым фактором ее вариации относится межгодовая вариация усилий по отлову птиц

(суммарное время работы сетей), были рассмотрены два набора моделей и их весов (с учетом моделей с различием видимой сохраняемости по годам и без нее). В общей сложности было рассмотрено 59 моделей.

Результаты и обсуждение. В 1950-е годы в регионе наших работ зяблика относили к редким видам с единичными ежегодными встречами (Бианки, Флеров, 1960; Благосклонов, 1960). В 1960-е годы учеты гнездового населения, проведенные в нескольких десятках км южнее, показали плотность населения в разных типах лесов от 1.2 до 5.1 пар на км² (Ивантер, 1969). К началу 1990-х вид ежегодно гнездился, а плотность в наиболее благоприятных местообитаниях могла превышать 10 пар на км² (Бианки и др., 1993). По нашим данным, в начале 2000-х плотность населения зяблика в районе исследований составляла от 1-2 пар на км² в сплошных хвойных массивах до 9.8 пар на фрагментированных участках смешанных лесов и по границам с природно-антропогенными объектами – населенными пунктами, дорогами, линиями электропередач и пр. (Панов, 2003). В последнее десятилетие в сомкнутых молодых и среднеспелых лесах в радиусе 5 км от места отлова плотность гнездования зяблика нередко превышает 20 пар на км², а максимума (29.3 пары на км²) достигла в 2017 г. – после успешного размножения 2016 года (Корякин и др., 2011; Панов, 2018).

Как и для некоторых других лесных видов (Saari, 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983), для зяблика характерно биотопическое перераспределение в послегнездовой период. Птицы гнездятся в лесу, а в ходе линьки, подготовки к осенней миграции и во время пролета концентрируются в открытых и кустарниковых биотопах. Это явление требует отдельного рассмотрения, но наиболее просто может быть показано различием в средних датах всех произошедших отловов у вида в разных типах местообитаний. Так, в 2017 г., когда объем усилий по отлову был наибольшим (около 34 тыс. метров*суток сетей в местообитаниях деревни и около 11 тыс. в таежных биотопах), средняя дата всех отловов зяблика в деревне оказалась существенно более поздней (30.08±0.7, n=570), чем на лесных участках (24.08±2.0, n=44, U=103100, $p<0.05$). Такие различия отмечены как у молодых, так и у взрослых птиц, при том, что медианная дата работы сетей в биотопах деревни (29.08) была, как минимум, не более поздней, чем в лесу (30.08).

Доля зябликов в общих результатах кольцевания. Пропорции половозрастных групп и успешность размножения. В общей сложности в осенние сезоны 2006–2018 гг. было окольцовано 53.7 тыс. птиц, в т.ч. 3117 зябликов (5.8%). Доля вида варьировала от 2.1% в 2008 г. до 15.5% в 2016 г. (табл. 1, 2). Выраженное таким способом обилие зябликов зависело от доли первогодков ($F= 8.229$ $df=1$ $p <0.05$).

В 2008 г. птиц первого года отловлено заметно меньше, чем взрослых (1.44 на одну взрослую самку), а в 2016 г. соотношение молодых и взрослых составляло примерно 5 к 1 (11.2 первогодков на одну взрослую самку, табл. 1, 2). Конечно, на соотношение возрастов в позднелетних отловах может оказывать влияние разница в стратегиях сезонного перераспределения у молодых и взрослых птиц. Однако, очевидно, что одна эта разница не может определять столь существенных межгодовых различий, и, как минимум, одним из факторов вариации доли молодых в отловах выступает успешность размножения. Хотя чаще всего для зяблика характерна гнездовая моноцикличность (Паевский, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин, 1988), наши результаты позволяют предполагать, что у северных зябликов, по крайней мере, часть пар могут заканчивать второй цикл размножения.

Таблица 1

Общие результаты кольцевания птиц и итоги отлова зябликов в 2006–2018 гг. (осенние сезоны)

Год	Общие результаты		Зяблики, всего	
	объем усилий[1]	окольцовано птиц	окольцовано	% от общего
2006	6070	1122	97	8.6
2007	12890	2271	59	2.6
2008	19840	2920	60	2.1
2009	21760	3637	140	3.8
2010	20700	5012	222	4.4
2011	17020	3965	157	4.0
2012	30780	5284	209	4.0
2013	26440	4262	129	3.0
2014	28680	4223	230	5.4
2015	32280	4281	388	9.1
2016	23310	5160	801	15.5
2017	45380	5409	323	6.0
2018	26040	6126	302	4.9
Всего	311190	53672	3117	5.8

Исследования в других регионах показали, что иногда зяблики могут выводить вторые выводки. Однако, в большинстве случаев на это указывает всего лишь наличие выраженного второго летнего пика в сроках откладки яиц. Такие наблюдения известны для Воронежской области, где второй период активной яйцекладки был характерен для лет с ранней весной (Венгеров, 2014). Слабо выраженный второй пик отмечен и в приполярных районах Восточной Фенноскандии (Бианки и др., 1993). На Куршской косе второй цикл размножения был зафиксирован у очень небольшого числа пар достоверно (Паевский,

1982). Анализируя полицикличность воробьиных птиц, В.Б. Зимин (1988) пришел к выводу, что группировки на северных пределах ареалов некоторых видов не только не сокращают, но даже могут увеличивать число выводков. Такая стратегия предполагается для чижа и чечетки, однако у зяблика она пока не отмечалась. Все эти данные заставляют с осторожностью относится к интерпретации наших результатов и говорить о том, в условиях удлиненного светового дня, за счет которого у северных птиц повышается эффективность временно́го расписания размножения (Зимин, 1988; Рыжановский, 2006) в годы с ранней весной появление второго цикла размножения у зяблика вполне допустимо.

Таблица 2

Общие результаты кольцевания птиц и итоги отлова зябликов в 2006–2018 гг. (осенние сезоны)

Год	Взрослые зяблики (старше первого года)				Молодые зяблики (1-й год)		Доля молодых
	всего отловлено	доля самок	в т.ч. переловлено[2]	% птиц с кольцами	всего	доля самок	
2006	38	0.26	3	7.9	62	0.56	0.62
2007	29	0.34	3	10.3	33	0.58	0.53
2008	42	0.43	8	19.0	26	0.50	0.38
2009	56	0.30	5	8.9	88	0.36	0.61
2010	83	0.41	16	19.3	154	0.45	0.65
2011	74	0.41	3	4.1	86	0.41	0.54
2012	85	0.40	16	18.8	140	0.49	0.62
2013	50	0.22	10	20.0	89	0.41	0.64
2014	87	0.51	14	16.1	157	0.39	0.64
2015	102	0.47	18	17.6	304	0.44	0.75
2016	144	0.42	26	18.1	682	0.45	0.82
2017	178	0.42	44	24.7	189	0.44	0.52
2018	59	0.54	7	11.9	250	0.45	0.81
Всего	1027	0.41	173	16.8	2260	0.45	0.69

Примечание. [1]Объем усилий в метрах*сутки за год (см. табл. 1). [2]Вернувшиеся зяблики, окольцованные в прошлые годы.

С учетом возможных различий в вероятности отлова молодых и взрослых зябликов в послегнездовой период корректно сравнивать успешность размножения контролируемых нами группировок и зябликов на Куршской косе Балтийского моря непросто. В среднем за все годы мы отлавливали порядка 5 молодых птиц на одну взрослую самку (или 4.55, если исключить преимущественно пролетных зябликов, а рассматривать молодых птиц только на 0–V стадиях линьки и взрослых только на 0–IX стадиях). На Куршской косе отлавливали 3.08 слетков на одну гнездящуюся пару (при одном выводке в году,

Паевский, 2008). По нашим данным, можно предполагать существенных вариациях степени успешности размножения у северных зябликов.

Доля самок составляла 44.7% среди птиц первого года и 41.2% среди взрослых (χ^2=3.53 df=1 p=0.06). Преобладание самцов в популяциях зяблика отмечено и в срединных частях ареала (Паевский, 2008), так на Куршской косе оно близко к 55% (Паевский, 1982, 2008). Там доля самок с возрастом снижалась, и обсуждается связь таких результатов с различиями в показателях смертности полов. Решение вопроса, связано ли снижение процента самок с возрастом с их большей смертностью в нашем случае требует большего объема материала (см. подраздел ***Показатели смертности***).

Динамика отлова половозрастных групп и прогресс линьки. Зяблики первого года жизни в среднем отлавливались раньше взрослых (средние даты 27.08±0.54 и 31.08±0.31, соответственно), а самки в обеих возрастных категориях – раньше самцов (средние даты у взрослых 29.08±0.86 и 02.09±0.71, у первогодков 26.08±0.45 и 28.08±0.44). Во всех случаях p<0.001 (критерий Манна–Уитни). При этом динамика отлова половозрастных групп имеет следующие особенности. В августе и начале сентября удельная доля отловленных молодых зябликов выше (рис. 1). В начале августа взрослые птицы еще находятся на ранних стадиях линьки (особенно это касается взрослых самок) и часть из них остается в лесу, а молодые из распавшихся выводков перемещаются в деревню. Первый пик численности взрослых отмечается во второй половине августа. В первой половине августа взрослые самки линяют с отставанием от самцов. На ранних стадиях линьки (0-V) было отловлено 25.5% из окольцованных взрослых самок и только 8.7% из окольцованных самцов (χ^2=49.9 df=1 p<0.000); на более поздних стадиях преобладают доли самцов. Молодые птицы разного пола линяют примерно в одни сроки (χ^2=14.0 df=8 p=0.08).

Пик удельной доли птиц первого года, отмечаемый во второй декаде сентября (рис. 1), вероятно, связан с массовым появлением пролетных птиц. Похожий пик доли взрослых приходится на последнюю декаду сентября. Пролетные молодые зяблики появляются в массе на VI стадии линьки, взрослые – на X-й. Судя по всему, осенняя миграция у взрослых птиц начинается позднее в связи с более поздними сроками линьки.

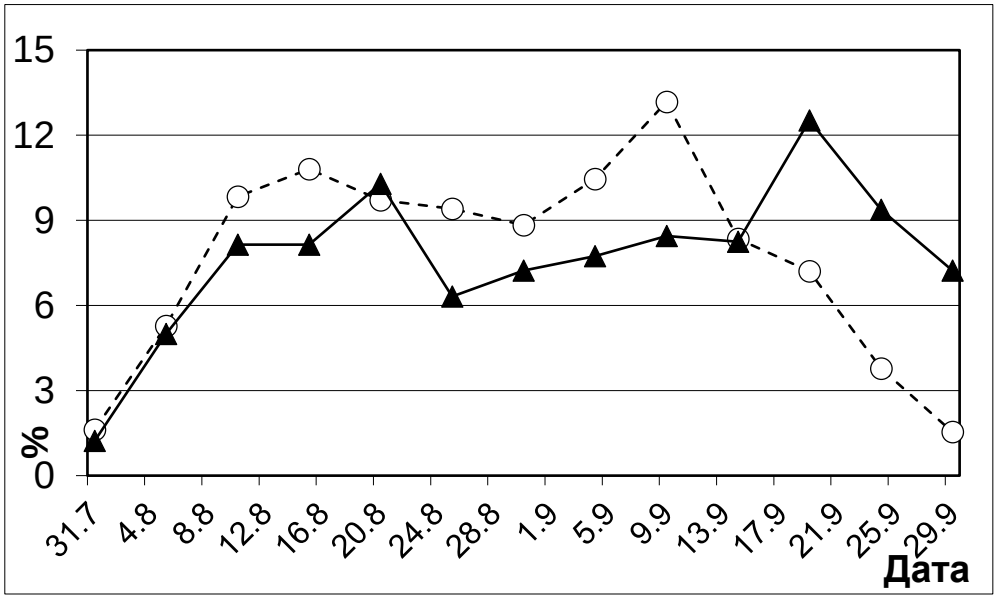


Рис. 1. Динамика отлова молодых и взрослых зябликов (процент от общего значения для возрастной группы):
пунктирная линия и пустые кружки – птицы первого года,
сплошная линия и залитые треугольники – взрослые птицы

В целом среди отловленных нами зябликов подавляющее большинство линяли. При первом отлове около 8% первогодков и менее 1% отловленных взрослых (5 самок и 1 самец), еще не приступили к линьке; и только 4 взрослых и 11 молодых зябликов линьку завершили. Такие результаты говорят о том, что большинство контролируемых птиц встречаются на этапе послегнездовых концентраций и в самом начале осеннего пролета.

Отловы взрослых зябликов, окольцованных в прошлые годы. Доли вернувшихся птиц. Среди отловленных взрослых птиц 16.8% были окольцованы в прошлые годы (табл. 1, 2). Начиная с 2008 г. ниже, чем 16%, эта доля была трижды – дважды в годы, следовавшие за годами с наименее успешным размножением, в 2009 г. (8.9%) и в 2018 г. (11.9%), а также в 2011 г. (4.1%). Межгодовая вариация доли повторно встреченных взрослых во многом определяется отловами птиц второго года жизни и зависит от доли первогодков птиц в предыдущий год ($F=7.096$ $df=1$ $p<0.05$). Окольцованные в прошлые годы зяблики в среднем отлавливались раньше взрослых, у которых повторных отловов не зафиксировано. Это относится как к самкам (средняя дата у возвращавшихся 26.08±1.62, у отловленных однажды 30.08±0.99; $U=11920$, $p<0.05$), так и к самцам (соответственно, 29.08±1.69 и 02.09±0.77; $U=17900$, $p<0.05$). Возвращающиеся птицы встречались в целом на более ранних стадиях линьки. Доли птиц на стадиях линьки до

IX включительно были выше у вернувшихся зябликов, тогда как отловленные только в один год взрослые находились преимущественно на более поздних стадиях линьки (χ^2=37.3 df=12 p <0.0005). Таким образом, можно говорить, что бóльшая часть возвращающихся зябликов относятся к локальным группировкам.

Из зябликов, окольцованных на первом году жизни, вернулось 3.5% особей, из окольцованных взрослыми – 9.8% (χ^2=49.3 df=1 p <0.000). Значимой разницы между полами нет ни у окольцованных на первом году жизни (вернулось 4.0% самок и 3.1% самцов; χ^2=1.11 df=1 p=0.33), ни у окольцованных взрослыми (8.6 и 10.6%, соответственно; χ^2=0.95 df=1 p=0,29).

По данным с Куршской косы (Соколов, 1982), из 350 окольцованных взрослыми местных самцов зяблика вернулось 47 (13.4%), в нашем случае, из 517 взрослых самцов неизвестного происхождения повторно отловлено 55 (10.6%), разница незначима (χ^2=1.57 df=1 p=0.21). Однако, в случае с молодыми летными птицами картина иная. На Куршской косе из 3545 окольцованных зябликов вернулось 445 (12.5%), в Черной Реке – из 2176 только 76 (χ^2=133.7 df=1 p <0.000). Эти результаты позволяют говорить о том, что «возвращаемость» (произведение выживаемости и степени верности территории) у взрослых птиц из группировок в районе наших исследований близок к характеристикам популяций из срединных частей ареала. Различия могут определяться комбинацией действия трех факторов: различиями в выживаемости (1), различиями в степени верности гнездовым участкам (2) и различиями в степени верности участкам послегнездовых концентраций (3). Обсуждая эти три фактора, для взрослых зябликов, в первую очередь, можно выдвигать предположение о более низкой выживаемости у северных птиц, а степень верности ключевым районам сезонного размещения может оказаться даже выше, чем в срединных популяциях. Разница в уровне возвращаемости молодых птиц, вероятно, связана с более низкой выживаемостью – в первую очередь, и, возможно, также с характерной для окраинных группировок большей дальностью натальной дисперсии (расстоянием до участка будущего гнездования от места рождения и/или послегнездовых концентраций). Однако в каком возрасте контролируемые нами молодые зяблики запечатлевают будущие участки гнездования (и как этот возраст соотносится с периодом послегнездовых концентраций) и на каком расстоянии от района отлова в дальнейшем гнездятся, еще предстоит выяснить.

Считается, что в популяциях воробьиных многих видов самцы склонны проявлять бóльшую степень верности территории (Соколов, 1991). Однако у контролируемых нами зябликов самки возвращаются в места кольцевания, в целом, не реже самцов. Наши результаты разнятся

с данными с Куршской косы, где различия выявлены и среди зябликов, окольцованных птенцами, и среди помеченных взрослыми. Причем, в последней группе самцы возвращались в 1.5 раза чаще самок (Соколов, 1991). На наш взгляд, отсутствие межполовых различий в доле вернувшихся птиц в северных частях ареала может быть связано с фрагментированностью и редкостью значимых для птиц территорий. В случае с зябликом это, более вероятно, может касаться участков внегнездовых концентраций. Птицам, и самцам, и самкам, выгоднее запомнить ключевые комплексы и возвращаться туда год от года, чем искать другие подобные «экологические острова». Это предположение подтверждается нашими данными по другому виду фрагментированных местообитаний тростниковой овсянке *Emberiza schoeniclus*, у которой также не наблюдается существенных различий в доле возвращающихся взрослых самцов и самок.

Таблица 3

Смертность взрослых зябликов. Число выживших и погибших

Группа (годы)	Окольцованы молодыми						Окольцованы взрослыми					
	выжили			погибли			выжили			погибли		
	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все
2	26	27	53	15	12	27	25	49	74	12	22	34
3	11	15	26	7	11	18	13	27	40	6	20	26
4	4	4	8	2	3	5	7	7	14	3	4	7
5	2	1	3	0	0	0	4	3	7	3	2	5
6	2	1	3	2	1	3	1	1	2	1	1	2
>2	19	21	40	11	15	28	25	38	63	13	27	40
Все	45	48	93	26	27	53	50	87	137	25	49	74

Таблица 4

Смертность взрослых зябликов. Показатели смертности

Группа (годы)	Окольцованы молодыми						Окольцованы взрослыми					
	Mx			Ошибка			Mx			Ошибка		
	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все
2	**0,577**	**0,444**	**0,509**	**0,074**	**0,064**	**0,049**	**0,480**	**0,449**	**0,459**	**0,069**	**0,048**	**0,039**
3	0,636	0,733	0,692	0,116	0,098	0,075	0,462	0,741	0,650	0,077	0,037	0,025
>2	**0,579**	**0,714**	**0,700**	**0,086**	**0,083**	**0,061**	**0,520**	**0,711**	**0,635**	**0,072**	**0,062**	**0,048**
Все	**0,578**	**0,563**	**0,570**	**0,056**	**0,054**	**0,039**	**0,500**	**0,563**	**0,540**	**0,050**	**0,040**	**0,031**

В июне 2018 г. из 44 территориальных самцов, обследованных в радиусе 5 км от участка отлова, 12 были с кольцами (27.3%). Осенью того же года из 27 отловленных взрослых самцов только 2 (7.4%) были с кольцами прошлых лет (χ^2=4.17 df=1 p <0.05). На первый взгляд, такие

результаты, указывают на то, что отлов в местах послегнездовых концентраций может занижать результаты по вернувшимся птицам, по крайней мере, в отдельные годы. Однако, по-видимому, рассматриваемый 2018 год оказался наиболее экстремальным в отношении этой диспропорции – из-за особенностей погоды в летне-осенний период, который был теплее и намного суше климатической нормы. По визуальным наблюдениям местные взрослые зяблики осенью 2018 г. не спешили покидать лесные биотопы, где из-за высыхания травянистого и кустарничкового яруса находили участки для того, чтобы кормиться с земли. Мы планируем продолжить визуальные наблюдения за мечеными птицами в гнездовой сезон, по результатам которых можно будет оценить соотношения степени верности гнездовым участкам и участкам послегнездовых концентраций. Но в целом, исходя из полученных результатов (высокая доля повторных отловов в последующие годы) уже сейчас можно предполагать, что степень верности местам концентраций может быть сопоставима с уровнем возвращаемости на гнездовые участки.

Показатели смертности. По расчетам методом Лэка (табл. 3, 4), в обеих рассматриваемых группах во второй после кольцевания год показатель смертности самок выше, чем самцов. У более старших птиц, напротив, показатели смертности у самцов выше, так что в итоге, если рассматривать все возраста вместе, показатели у двух полов окажутся сопоставимы. Все имеющиеся тенденции незначимы, в т.ч. разница между самцами второго и третьего года (при объединении птиц обеих групп, $p=0.34$). Показатели смертности для всех взрослых зябликов, не зависимо от группы по возрасту кольцевания, составляют 0.552 ± 0.024, в т.ч. у самок 0.537 ± 0.037, у самцов 0.563 ± 0.032.

Можно высказать предположения, касающиеся этих различий (хотя все они в конечном итоге могут быть связаны с недостатком материала). Размножающиеся впервые самки второго года жизни могут характеризоваться большей естественной смертностью из-за большего пресса лимита времени (на линьку и подготовку к миграции) и недостатка опыта. С этим может быть в дальнейшем связано уменьшение доли самок с возрастом. В свою очередь, более высокие показатели смертности птиц после 3-го года могут объясняться относительно невысокой сохраняемостью на участке отлова. В пользу этого предположения говорит факт, что тенденция одинакова у зябликов из обеих групп (с различным возрастным составом). В целом показатели смертности для окольцованных молодыми зябликов превышают эти значения для окольцованных взрослыми; что сходно с результатами, полученными на Куршской косе (Паевский, 1982). А общие значения параметра несколько выше, чем в срединных популяция, но вполне соответствуют показателям, характерным для

устойчивых группировок воробьиных птиц (обзоры см. Паевский, 1985, 2008).

Из птиц, окольцованных в 2016 г. (не учтенных в таблицах), на следующий год было встречено по 4 самца и самки, из окольцованных взрослыми, и 12 самок и 11 самцов, из окольцованных молодыми. И только три из этих 31 птицы повторно пойманы в 2018 г. (одна самка и две самки из соответствующих групп). Связанно ли это в большей мере со слабой возвращаемостью птиц после сезонов с низкой успешностью размножения (2017 г.), с низкой сохраняемостью птиц на третий год, или же с низкой вероятностью отлова, характерной для 2018 г. непосредственно, можно будет разобраться, оценив результаты работ в следующие годы.

Доля птиц второго года, по данным переловов зябликов, окольцованных молодыми – 0.58 среди самок и 0.56 среди самцов, суммарно – 0.57. Эта доля несколько выше, чем у птиц на Куршской косе (Паевский, 2008). Самые возрастные птицы встречены нами в возрасте 6 лет (и самки, и самцы) из птиц, окольцованных молодыми, и в возрасте >6 лет (и самки, и самцы) из птиц, окольцованных взрослыми. Таким образом, самым возрастным встреченным зябликам было не менее 7 лет.

Оценка видимой сохраняемости и вероятности отлова зябликов. По результатам оценки при помощи стохастических моделей, видимая сохраняемость зябликов из контролируемых нами группировок (***φ***) сильнее всего зависит от времени (года). С 2006–2007 по 2016–2017 гг. она варьирует от 0.147 до 0.673 (модель 1; см. табл. 5, 6).

Таблица 5

Результаты отбора моделей видимой сохраняемости φ и вероятности повторного отлова p зяблика (с учетом зависимости φ от года)

Модель	AICc	ΔAICc	Вес	N	Dev.
φ(t)***p***(Fsad1y/Msad1y/sad>1y/ad*age)	1485.82	0.000	0.230	16	256.83
φ(t)***p***(ad*age/Fsad/Msad)	1485.92	0.103	0.219	15	258.95
φ(t)***p***(ad*age/sad*age)	1487.14	1.318	0.119	16	258.14
φ(t)***p***(sad1y/(ad1y+sad>1y)/ad>1y)	1487.41	1.595	0.104	14	262.47
φ(t)***p***(ad*age/Fsad*age/Msad*age)	1487.57	1.749	0.096	17	256.55
Общая модель	1550.68	64.86	0.000	2	349.50

Примечания. В таблицах 5-7 AICc – значение информационного критерия Акаике; ΔAICc – отличие по AICc от наиболее вероятной модели (в таб. 3 и 5 указаны модели со значениями ΔAICc≤2 и общая модель); Вес – «вклад» модели, отражающий долю ее вероятности; N – число параметров модели; Dev. – девианса. Характеристики групп при описании моделей: (t) – зависимость от года, (age) – зависимость от возраста: первый год (1y) и все остальные (>1y); F – самки; M – самцы; sad – окольцованные молодыми (в первую осень жизни); ad – окольцованные взрослыми; / – перечисление значимых параметров в модели; * – взаимодействие параметров.

Предположение, что вариация выживаемости молодых птиц может иметь решающее значение в этой изменчивости ***φ***, не подтвердилось. Модели, где рассматривали зависимую от года сохраняемость первогодков и стабильную сохраняемость взрослых, имеют очень невысокую значимость (в 3–4 десятке списка моделей, с весом в сотые процента). Возможно, что для такого заключения недостаточно данных. Однако, вариация годовой видимой сохраняемости связана с динамикой усилий по отлову птиц (артефактом) и коррелирует с параметром изменения объема усилий, отражающем насколько изменилась интенсивность отлова в данном году по сравнению с тремя прошлыми сезонами (объем усилий данного года, деленный на средний объем усилий трех предшествующих лет; r^2=0.50 F= 8.16 df=1 p<0.05). Не исключено, что на межгодовую вариацию видимой сохраняемости также влияют и естественные факторы. Обратная связь между годовой долей птиц первого года в отловах и видимой сохраняемостью в следующем году слабая и незначимая (F= 1.93 df=1 p=0.2). Но, может оказаться, что, если за годом с успешным размножением следует малопродуктивный год, возвращаемость птиц снижается существенно. Данные по возвращаемости птиц, пойманных в 2016 г., могут говорить в пользу этого предположения.

Таблица 6

Значения параметров наиболее вероятной модели
φ(t)*p*(Fsad1y/Msad1y/sad>1y/ad*age) из набора моделей
с учетом зависимости *φ* от года

Параметры в группах		Оценка	S.E.	Границы доверительного интервала	
φ	2005–2006	0.999	0.305E-003	0.944E-297	1.000
	2006–2007	0.260	0.092	0.121	0.474
	2007–2008	0.673	0.191	0.274	0.918
	2008–2009	0.517	0.139	0.264	0.762
	2009–2010	0.504	0.125	0.276	0.731
	2010–2011	0.147	0.046	0.077	0.263
	2011–2012	0.535	0.125	0.300	0.756
	2012–2013	0.248	0.063	0.145	0.390
	2013–2014	0.524	0.123	0.295	0.743
	2014–2015	0.348	0.077	0.215	0.509
	2015–2016	0.411	0.081	0.266	0.574
	2016–2017	0.401	0.078	0.262	0.559
p	Fsad1y	0.062	0.014	0.040	0.096
	Msad1y	0.086	0.019	0.055	0.131
	Sad>1y	0.111	0.032	0.062	0.192
	Ad1y	0.194	0.031	0.141	0.261
	Ad>1y	0.378	0.085	0.230	0.553

Если исключить модели, с межгодовой вариацией видимой сохраняемости, наиболее вероятными окажутся модели с различной сохраняемостью молодых зябликов (ко второй осени жизни) и всех остальных птиц (окольцованные молодыми в возрасте после 2-го года плюс взрослые). Первая наиболее вероятная модель в этом списке (табл. 7, 8) дает значения видимой сохраняемости у этих двух групп 0.223±0.048 и 0.396±0.036, соответственно. Модели с более дробным рассмотрением возраста птицы оказались менее вероятными. В целом, в наиболее вероятных моделях видимая сохраняемость взрослых варьирует от 0.386 до 0.425, молодых – от 0.178 до 0.273.

Таким образом, после первого года жизни сохраняется порядка 22% птиц, у взрослых – чуть выше 40%. Полученные нами значения видимой сохраняемости взрослых птиц с определенной степенью допущения согласуются со значениями параметра ежегодной смертности взрослых (около 0.55) и многолетней долей птиц второго года по данным кольцевания птиц с определенным возрастом – 0.57 (или чуть ниже ожидаемых на основании последних двух величин). В. А. Паевский (2008) приводит значения, полученные разными методами для взрослых зябликов с Куршской косы, которые варьируют от 0.499 до 0.571, для молодых – 0.325; а также значение для Британских островов – 0,489 (по Balmer, Peach, 1998).

Таблица 7

Результаты отбора моделей видимой сохраняемости φ и вероятности повторного отлова p зяблика (без моделей с зависимостью φ от года)

Модель	AICc	ΔAICc	Вес	N	Dev.
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/(sad>1y+ad)) $\boldsymbol{p}$(sad1y/(ad1y+sad>1y)/ad>1y)	1493.45	0.000	0.162	5	286.64
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/(sad>1y+ad))$\boldsymbol{p}$((ad1y+sad)/ad>1y)	1494.12	0.665	0.116	4	289.32
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/(sad>1y+ad))$\boldsymbol{p}$(ad*age/sad)	1494.79	1.340	0.083	5	287.99
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/(sad>1+ad))$\boldsymbol{p}$(ad*age/sad*age)	1494.98	1.528	0.076	6	286.16
$\boldsymbol{\varphi}$(ad/sad*age)$\boldsymbol{p}$(ad*age/sad)	1495.01	1.562	0.074	6	286.20
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/ad+sad>1y) $\boldsymbol{p}$(sad1y/sad2y/(sad4y+ad1y)/(sad4y+ad2y))	1495.14	1.688	0.070	6	286.32
$\boldsymbol{\varphi}$(sad1y/(sad>1+ad))$\boldsymbol{p}$((ad+sad)*age)	1495.44	1.987	0.060	4	290.64
Общая модель	1550.68	57.23	0.000	2	349.89

Более низкие значения сохраняемости, полученные для контролируемых нами группировок, могут быть связаны как с большей смертностью, так и, возможно, с большим обменом особями между локальными популяциями, характерным для окраинных частей ареалов видов (Сазонов, 2004; Zimin, 2002). Можно предполагать, что относительно невысокая сохраняемость птиц в рассматриваемых нами группировках компенсируется как за счет местных особей в годы с

высокой успешностью размножения, так и за счет притока птиц из других районов.

Второй параметр – вероятность олова ***p*** – в наиболее значимых моделях с различием видимой сохраняемости по годам зависит от возраста и иногда от пола птицы (табл. 5). В наиболее вероятной модели (табл. 6) предлагается отдельно рассматривать этот параметр у самок и самцов второго года жизни; птиц, окольцованных молодыми, но встреченных не ранее, чем на 3-й год жизни; окольцованных взрослыми зябликов, встреченных на следующий год и, наконец, окольцованных взрослыми зябликов, встреченных через 2 и более года после момента кольцевания.

Таблица 8

Значения параметров наиболее вероятной модели
φ(sad1y/(sad>1y+ad))*p*(sad1y/(ad1y+sad>1y)/ad>1y) из набора
без моделей с зависимостью *φ* от года

Параметры в группах		Оценка	S.E.	Границы доверительного интервала	
φ	Sad1y	0.223	0.048	0.143	0.332
	Sad>1y+ad	0.396	0.036	0.329	0.468
p	Sad1y	0.125	0.031	0.076	0.200
	Ad1y+sad>1y	0.190	0.029	0.140	0.253
	Ad>1y	0.367	0.085	0.221	0.543

В наиболее значимой модели без учета различий видимой сохраняемости по годам, вероятность отлова различается у птиц второго года (1), остальных окольцованных молодыми после второго года вместе со окольцованными взрослыми через год после кольцевания (2) и (3) окольцованными взрослыми со второго после кольцевания года (табл. 7, 8). При этом значение ***p*** в этих группах с возрастом птиц неуклонно возрастает. Среди валидных моделей в обоих списках также находятся те, что предлагают отдельно рассматривать птиц второго года (1), остальных окольцованных молодыми птиц (2), окольцованных взрослыми найденных через год (3) и всех остальных окольцованных взрослыми (4). Более дробное рассмотрение возрастных групп увеличивало число параметров модели и снижало ее вероятность, но значения ***p*** в этих менее вероятных моделях также росло с возрастом.

Прямая зависимость вероятности отлова от возраста птиц может быть отражением комбинации двух факторов. Возможно, с возрастом зяблики становятся более консервативными в выборе мест послегнездовых концентраций. С другой стороны, возможно, что более старые птицы склонны выбирать гнездовые территории ближе к

ключевым участкам своей осенней концентрации. Возможно также, что на втором году жизни в этом есть также и межполовые различия, и самки на второй год жизни чаще, чем самцы, выбирают другие места летом и осенью. Возникает вопрос, все ли второгодки участвуют в размножении и в каких районах они проводят второе лето?

Зависимость расстояния между гнездовыми территориями и участками осенних скоплений от возраста птицы и соотношение степени верности местам гнездования и районам послегнездовых концентраций можно будет уточнить при помощи наблюдений меченых птиц на их гнездовых территориях, которым дан старт в этом году. Учитывая относительно невысокие показатели сохраняемости, общая модель может быть таковой: если выжившая взрослая птица не меняет район размножения (и не исчезает из района отлова навсегда), она становится с возрастом более консервативной в выборе места гнездования (и/или участка для послегнездовых концентраций) и вероятность ее встречи растет.

Заключение. Относительно недавно сформировавшиеся группировки зяблика в приполярных районах Восточной Фенноскандии характеризуются высокой степенью вариабельности успешности размножения, преобладанием самцов и высокими показателями верности взрослых птиц местам осенних концентраций. Судя по всему, использующие год от года одни и те же участки послегнездовых концентраций зяблики в основном гнездятся неподалеку (на расстоянии до нескольких километров). При этом, в отличие от популяций в срединных частях ареала, самки в последующие годы возвращаются в места кольцевания почти с той же частотой, что и самцы. Для северных группировок зяблика отмечены меньшая степень возвращаемости молодых птиц, бóльшие показатели смертности и относительно меньшая ежегодная видимая сохраняемость (выживаемость) птиц. Можно предполагать, что стабильность (и даже рост) численности северных группировок поддерживается за счет притока особей извне и/или появления второго репродуктивного цикла в благоприятные годы. Характер взаимодействия этих факторов еще предстоит прояснить.

Таким образом, на данный момент, группировки зяблика, обитающие в Восточной Фенноскандии у северных границ оптимума видового ареала можно считать достаточно устойчивыми и самоподдерживающимися. Комплексы сельских населенных пунктов, окруженные тайгой, служат своего рода экологическими островами, где зяблики концентрируются в процессе линьки и подготовки к миграциям и проявляют многолетнюю верность этим участкам, сопоставимую с гнездовой филопатрией. Восстановление сельскохозяйственных земель и малонаселенных деревень в последние 10-15 лет способствует

поддержанию численности зяблика, а в условиях климатических изменений, ведущих к увеличению времени на размножение и линьку – ее росту.

Работа стационара в дер. Черная Река была бы невозможна без всесторонней помощи и поддержки со стороны проф. И.В. Бурковского. Авторы выражают признательность всем многочисленным волонтерам и специалистам-орнитологам, кто помогал нам в отлове и кольцевании птиц.

Список литературы

Бианки В.В., Флеров А.И. 1960. Список птиц Кандалакшского залива и его побережий // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 2. С. 105-112.

Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона. // Рус. орнитол. журн. Т. 2. Вып. 4. С. 491-586.

Благосклонов К.Н. 1960. Птицы Кандалакшского заповедника и окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 2. С. 5-104.

Бурский О.В. 2011. Оценка выживаемости дроздов: статистическая модель повторных регистраций // Журнал общей биологии. Т. 72. № 3. С. 163-182.

Венгеров П. Д. 2014. Особенности сроков размножения зяблика (Fringilla coelebs) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях высоких весенних температур // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. Т. 28, № 17 (188). С. 76-81.

Виноградова Н.В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 191 с.

Гаврилов В. В., Горецкая М. Я., Веселовская Е. О. 2005. Верность гнездовой территории у зябликов (*Fringilla coelebs*) на Звенигородской биологической станции // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 4. М.: Изд-во Московского университета. С. 218-220.

*Ивантер Э.*В. 1969. Птицы северо-восточной Карелии (к количественной характеристике лесных орнитокомплексов) // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 93-103.

Корякин А.С., Шутова Е.В., Бианки В.В., Бойко Н.С., Панева Т.Д., Толмачева Е.Л., Буров А.А., Быков Ю.А., Вощиков В.Б. Гудкова М.А., Ищенко И.С., Корбут В.В., Панов И.Н., Парфей-Карпович О.А., Харитонова И.А. 2011. Птицы: Стандартные учетные маршруты, Кандалакшский залив, 2010 г. // Корякин А.С. (ред.). Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2010 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т.3, Ч.1. С. 26-140. (Летопись природы Кандалакшского заповедника, кн. 56).

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана: в 2 т. Т. 2: Певчие птицы. Л.: Изд-во ЛГУ. 504 с.

Носков Г.А. 1990. Зяблик – *Fringilla coelebs.* L. // Т.А. Рымкевич (ред.) Линька воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 202-208.

Паевский В.А. 1982. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 165-190. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 90)

Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 125)

Паевский, В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб., М.: Т-во научных изданий КМК. 235 с.

Панов И.Н. 2003. Редкие и интересные виды воробьиных птиц района Беломорской биологической станции МГУ (Результаты наблюдений в 2000–2002 гг.) // Труды Беломорской биологической станции МГУ. Т. 9. С. 149-157.

Панов И.Н., Чернецов Н.С. 2010. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок. // Труды Зоологического института РАН. Т. 314. № 1. С. 93-104.

Панов И.Н. 2011. Опыт звукового привлечения и отлова птиц семейства дроздовых (*TURDIDAE*) в северной тайге в период осенней миграции // Зоол. журн. Т. 90. № 8, С. 987-997.

Панов И.Н., Пономарев С.Е. 2012 Оценка плотности осеннего населения воробьиных птиц в природно-антропогенных комплексах в северной тайге Восточной Фенноскандии // Известия ПгПу им. В.Г. Белинского. № 29. С. 245–253.

Панов И.Н. 2018. Маршрутные учеты птиц в окрестностях дер. Черная Река, Лоухский район, Карелия, 2017 г.// Толмачева Е.Л. (ред.). Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2017 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т.3, Ч.2. С 191-198 (Летопись природы Кандалакшского заповедника, кн. 63).

Рыжановский В.Н. 2006. Особенности структуры годовых циклов воробьиных птиц севера Западной Сибири // Рус. орнитол. журн. № 325 С. 675-682.

Сазонов С.В. 2004. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: Исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука. 391 с.

Соколов Л.В. 1982. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 215-228. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 90)

Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л.: ЗИН АН. 233 с. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 230).

Шитиков Д.А., Гагиева В.А., Большакова М.М. 2016. Возрастное соотношение и выживаемость в локальной популяции обыкновенной чечевицы

(*Carpodacus erythrinus*, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE) по данным кольцевания // Зоол. журн. Т. 95. № 3. С. 335-343.
Balmer D., Peach W. 1998. Constant effort ringing in Britain and Ireland // EURING Newsletter 2. P. 18–21.
Cooch E., White E. 2005. Program MARK: a gentle introduction. 5th edition. 313 p. http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/
Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. London. 343 p.
Saari L. 1977. Change of habitat preference during the summer in certain passerines // Ornis Fennica. V. 54. P. 154-159.
Svensson L. 1992. Identification guide to European Passerines. 4th rev. and enlarg. edition. Stockholm, Naturhistorika Riksmuseet. 369 p
Zimin, V.B. 2002. Distribution of birds in the taiga zone of north-western Russia: a review of current data // Avian Ecol. and Behav. V. 8. P. 79-105.

ECOLOGY AND POPULATION CHARACTERISTICS OF CHAFFINCH *FRINGILLA COELEBS* AT THE NORTHERN LIMITS OF THE SPECIES RANGE IN EASTERN FENNO-SCANDIA

I.N. Panov[1, 2], D.A. Pushkin[3], G.L. Nakul[4], S.V. Vykhodtcev[5], I.S. Ishchenko[2]

[1]Bird Ringing Centre of Russia, Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow
[2]Biological Station Rybachy of the Zoological Institute RAS, Rybachy
[3]State Darwin Museum, Moscow
[4]Institute of Biology Komi SC UrD RAS, Syktyvkar
[5]Mechnikov North-Western State Medical University, Saint-Petersburg

We analyze the period of post-breeding movements and the beginning of fall passage and estimate some demographic parameters of the newly formed northern populations of the Chaffinch that are faithful to their areas of autumn concentrations. The data were obtained as a result of long-term net-trapping and bird ringing in the village of Chernaya Reka, located on the Karelian coast of the Kandalaksha Bay of the White Sea. The northern Chaffinches are compared with populations from the core part of the range (Courish Spit of the Baltic Sea). In both cases, males predominate in captures; no differences in the degree of fidelity of the territory in adult individuals were found (while the peculiarity of the northern marginal groups is that annual return rate of marked females is not lower than in males). At the same time, in northern Chaffinches the return rate of birds ringed as yearlings is lower, as well as the annual apparent survival of all birds; and the annual mortality rate of adults is slightly higher than in the central parts of the range. All this, however, does not prevent Chaffinch from increasing its numbers in the subpolar regions of Eastern Fennoscandia in recent decades. Breeding success in northern groups can vary significantly from year to year, and the abundance of yearlings in some years suggests the presence of the second cycle of reproduction. The

question is raised that when the suitable biotopes are rare and fragmented, birds can show fidelity to the sites of post-breeding concentrations comparable to those of their nesting sites.
Keywords: *avian populations at the border of the range, demography of Chaffinch, Fringilla coelebs, post-breeding period, Eastern Fennoscandia.*

Об авторах:

ПАНОВ Илья Николаевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Научно-информационного центра кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 117312, Москва, Центр кольцевания птиц; научный сотрудник Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, 238535, Калининградская обл., пос. Рыбачий, ул. Победы, 32, e-mail: kuksha@yandex.ru.

ПУШКИН Дмитрий Алексеевич – экскурсовод, государственный Дарвиновский музей, выпускник магистратуры Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева по направлению «зоология», 117292, Москва, ул. Вавилова, 57, e-mail: Pux1991@rambler.ru.

НАКУЛ Глеб Леонидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН, 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28, e-mail: nakul@ib.komisc.ru.

ВЫХОДЦЕВ Сергей Владимирович – кандидат медицинских наук, ассистент кафедры психотерапии и сексологии ФГБОУ ВО «Северо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова» Минздрава России, 191015, Санкт-Петербург, ул. Кирочная, д. 41, e-mail: bengel@inbox.ru.

ИЩЕНКО Илья Сергеевич – лаборант-исследователь Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, 238535, Калининградская обл., пос. Рыбачий, ул. Победы, 32, e-mail: gkjnnfg@gmail.com.

Панов И.Н. Оособенности экологии и популяционных характеристик группировок зяблика *Fringilla coelebs* у северных представителей ареала в Восточной Фенноскандии / И.Н. Панов, Д.А. Пушкин, Г.Л. Накул, С.В. Выходцев, И.С. Ищенко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 148-168.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 169-187.

УДК 598.2.9591.553(571.56)

АВИФАУНА ГОР СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ*

А.А. Романов[1], Е.В. Мелихова[2], М.А. Зарубина[1], Н.А. Миклин[3], В.О. Яковлев[4]

[1]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, гМосква
[2]Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды, Москва
[3]Московский педагогический государственный университет, Москва
[4]Межрегиональная общественная организация «Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира», Москва

Проанализированы экологические закономерности высотно-поясной дифференциации фауны и населения птиц в горах Северо-Восточной Сибири. Данные получены в экспедициях, проводившихся в летний период 2014-2016 гг. в горах Северо-Восточной Сибири. Исследования проведены в районах с чёткой выраженностью трёх высотных поясов: горно-таёжный (до 1000 м н.у.м.), подгольцовый (1000–1700 м н.у.м.) и гольцовый (до 2600 м н.у.м.). Обследование велось методом маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. Высока общность таксономической структуры и видового состава гнездовой авифауны региона, насчитывающей 150 видов. Уточнены ареалы 26 видов птиц. В зоогеографическом отношении авифауна гор Северо-Восточной Сибири имеет специфичные черты за счет видов, экологически связанных с горными ландшафтами. Сокращение числа горных видов в региональных авифаунах с востока на запад следует признать объективной закономерностью пространственного формирования авифауны в пределах всей Северной Азии. Авифауна гор Северо-Восточной Сибири формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Сокращение видового разнообразия птиц происходит в северном направлении и с высотой - от подножий к вершинам. В горно-таёжном поясе разных гор Северо-Восточной Сибири гнездится 63–64 вида (89–97%), в подгольцовом – 13–33 вида (20–47%), гольцовом – 8–15 видов (12–21%). Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями, и как следствие – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ и формирования горной авифауны в целом. В горах

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00088).

Северо-Восточной Сибири с высотой поступательно сокращаются плотность населения птиц и обилие абсолютного большинства видов. Плотность населения птиц в горно-таежном поясе – 312–594 ос/км², в подгольцовом – 57–266 ос/км², гольцовом – 40–111 ос/км².
Ключевые слова: *авифауна, население, ареал, распространение, видовое разнообразие, горы Северо-Восточной Сибири, высотный пояс.*
DOI: 10.26456/vtbio59

Введение. Осуществлённые исследования лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия гор Северной Азии на примере обширной горной области, протянувшейся от Верхоянского хребта на западе до Колымского нагорья на востоке. Несмотря на то, что известны крупные обобщающие орнитологические и орнитогеографические работы по горам Северной Азии (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Романов, 2013), эколого-географические аспекты формирования фауны и населения птиц многих внутренних труднодоступных районов этой обширной части суши до сих пор изучены неудовлетворительно. В подавляющем большинстве опубликованных орнитологических работ, посвященных горам Северной Азии, изучение формирования фауны и населения птиц в условиях высотной поясности не ставилось основной целью исследований (Ткаченко, 1932; Капитонов, Чернявский, 1960; Наумов, Лабутин, 1961; Капитонов, 1962; Борисов, Исаев, 1991; Исаев, 1994; Борисов и др., 1995; Борисов и др., 1996; Борисов и др., 2007). Поэтому в плане познания экологических особенностей высотно-поясной дифференциации фауны птиц в горных условиях Северной Азии эти работы фрагментарны, а существующие обзорные работы (Соломонов и др., 2002; Блинова, Равкин, 2008, 2009; Борисов и др., 2011; Вартапетов, Гермогенов, 2011) генерализованы по отношению к рассматриваемой территории и проблематике. Многие опубликованные сведения собраны 50 (и более) лет назад, поэтому правомерно предположить, что какая-то их часть могла устареть и требует существенной корректировки. При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц горных регионов признаётся одним из актуальных вопросов современной орнитологии (Ruggiero, Hawkins, 2008; Graham et al, 2014; Равкин и др., 2014; Вартапетов и др., 2016). Очевидным вкладом в его решение может стать выявление биогеографических закономерностей формирования авифауны гор Северо-Восточной Сибири и ее пространственной дифференциации в условиях высотной поясности.

Основная цель – комплексный анализ авифауны гор Северо-Восточной Сибири в свете эколого-географических закономерностей ее

формирования для использования при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. В соответствии с* этим, решались 4 основные задачи: 1 – выполнение инвентаризации видового состава авифауны; 2 – выявление или уточнение границ ареалов, особенностей распространения и обилия видов; 3 – сравнение фауны и населения птиц ключевых горных систем; 4 – установление высотно-поясной, широтной и меридиональной дифференциации фауны и населения птиц.

Методика. Исследованиями, проведёнными в мае-июле 2014-2016 г. в шести горных районах Северо-Восточной Сибири, непосредственно охвачены отдельные обширные участки Верхоянского хребта, хребтов Сетте-Дабан, Сунтар-Хаята, Эльгинского плоскогорья, хребта Черского и Колымского нагорья. Протяжённость обследованной горной территории с севера на юг – 600 км, с запада на восток – 1100 км. Территориально арена исследований составила около 180000 км^2 в пределах 60º 00' – 66º 00' с.ш., 130º 00' – 153º 00' в.д. Анализировались данные по гнездовой авифауне горных регионов, в пределах которых выражены гольцовый, подгольцовый и горно-таёжный высотно-ландшафтные пояса. Для анализа привлечены результаты маршрутных учётов птиц, проведённых на высотах 240–2300 м над ур. м. по методике Ю.С. Равкина (Равкин, 1967). Их суммарная протяжённость составила 1370 км, из которых 919 км – в горно-таёжном поясе, 239 км – в подгольцовом поясе, 158 км – в гольцовом поясе. Достоверность гнездования определяли в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учету птиц (Poyser Publ.; 1997). Сходство авифаун сравниваемых горных систем определялось по коэффициенту фаунистической общности – КФО, принимающему значения от 0 до 100%. КФО рассчитаны по формулам Серенсена и Жаккара (Песенко, 1982; Чернов, 2008). Далее в тексте первым приводится коэффициент Серенсена, в скобках – Жаккара. Для выявления отличий в населении птиц разных участков, был использован коэффициент сходства населения – КСН, также варьирующий от 0 до 100% (Наумов, 1964). Доминантными считали виды, доля которых в общей плотности населения составила более 10%, субдоминантными – 1–10%. Фауна гнездящихся птиц охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о географо-генетических группах птиц Кищинский 1963; Чернов, 1975, 1978). При этом в категории фаунистических комплексов за широкораспространённые приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории географо-генетических групп широкораспространенными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами. В номенклатуре и при составлении списков птиц

мы следовали Л.С. Степаняну (Степанян, 2003). Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

Физико-географическая характеристика района исследований. Описание физико-географических условий гор Северо-Восточной Сибири содержится в ряде монографий (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Поэтому укажем лишь, что для обследованных регионов, где по абсолютным высотам (1000-3000 м н.у.м.) господствуют среднегорные участки, свойственно мозаичное сочетание горных хребтов с типично альпийскими формами рельефа и горных массивов с плоскими выровненными вершинами. Для большей территории характерны континентальный или резко континентальный типы умеренного климата. Почти все обследованные районы расположены в подзоне северной тайги и лишь основная часть хребта Сетте-Дабан – в подзоне средней тайги. В связи с чётко выраженной вертикальной поясностью растительность принято подразделять на три высотно-ландшафтных пояса: горно-таёжный (лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горнотундровый) (Юрцев, 1968; Сочава, 1980). Горно-таёжный пояс, где повсеместно господствует лиственница Каяндера (*Larix dahurica* Turcz. ex Trautvetter), охватывает пространство от подножий склонов до 700-1000 м над ур. м. С высотой горная лиственничная тайга постепенно переходит в лиственничные редколесья и редины. Подгольцовый пояс расположен в пределах высот 1000–1700 м над ур. м. Здесь господствует кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) с участием березы карликовой (*Betula nana* L.), березы растопыренной (*Betula divaricata* Ledeb.), рододендрона мелколистного (*Rhododendron parvifolium* Adams), можжевельника (*Juniperus*). Пояс горных тундр и гольцовых пустынь (гольцовый пояс) распространён до высот 2000–2600 м над ур. м. В гольцовом поясе преобладают ерниковые тундры с карликовой березой, мохово-травяные тундры, дриадовые тундры с дриадой точечной (*Dryas punctate* Juz.), мертвые и накипно-лишайниковые пустыни. По глубоким речным долинам распространены галерейные лиственные леса из благовонного тополя (*Populus suaveolens* Fisch.) и чозении (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K.Skvortsov).

Результаты и обсуждение.

Структура и общая характеристика авифауны. В горах Северо-Восточной Сибири гнездится 150 видов птиц (23% гнездовой авифауны России (Степанян, 2003; Коблик и др., 2006). Из них в 2014-2016 гг. нами отмечено 112 видов. Пребывание ещё 38 видов птиц подтверждено другими исследователями (Воробьев, 1963, Кищинский, 1968; Брунов, 2001; Борисов и др. 2007, 2011). Видовое разнообразие

гнездовой авифауны ниже в расположенных, приблизительно в тех же широтах или севернее плато Путорана (137 видов) (Романов, 2013), Корякском нагорье (107 видов) (Кищинский, 1980), хребтах Хараулахском и Кулар (84 вида) Борисов и др., 2011), и выше в расположенных южнее Алданском (166 видов (Шемякин, 2018) и Хингано-Буреинском (187 видов) (Бисеров, 2006) нагорьях.

За пределами известных границ ареалов в горах Северо-Восточной Сибири впервые встречено 26 видов птиц (17 % всей гнездовой фауны), большинство из них (18 видов) – к северу от известных границ своего распространения. Встречи видов, обнаруженных за пределами известных границ ареалов, зафиксированы нами в 1-14 пунктах на расстоянии от 20 до 700 км от известных мест гнездования. Например, обыкновенный канюк (*Buteo buteo* (Linnaeus 1758), зелёная пеночка, синий соловей (*Luscinia cyane* (Pallas 1776), соловей–свистун (*Luscinia sibilans* (Swinhoe 1863), оливковый дрозд (*Turdus obscurus* (Gmelin 1789), рябинник (*Turdus pilaris* (Linnaeus 1758), чиж (*Spinus spinus* (Linnaeus 1758) впервые зарегистрированы в северотаёжных лесах речных долин Колымского нагорья на удалении 300-800 км от известных ранее северных границ ареала этих видов. Это может быть связано с недостатком фактической информации о распространении здесь этих видов. Не исключено также, что некоторые виды, впервые зарегистрированные нами в горах Северо-Восточной Сибири, появились здесь в результате гнездования за пределами своего ареала или, возможно, даже его расширения. Выявленный в этом регионе характер распространения видов птиц позволяет констатировать, что здесь проходит не только северный, но и отчетливо выраженный южный предел распространения некоторых видов, например – сибирского пепельного улита (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot).

Таксономическая структура гнездовой авифауны гор Северо-Восточной Сибири включает в себя 13 отрядов с доминированием 4 из них, наиболее характерных для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики: воробьинообразных (Passeriformes) (45%), ржанкообразных (Charadriiformes) (16%), гусеобразных (Anseriformes) (12%) и соколообразных (Falconiformes) (11%), суммарно составляющих 84% отмеченных видов. В пределах обширной горной территории Северо-Восточной Сибири доля участия в авифауне воробьинообразных увеличивается в южном направлении, а доля участия ржанкообразных и гусеобразных соответственно сокращается.

Большинство видов в фауне птиц гор Северо-Восточной Сибири относится к сибирскому (таёжному) фаунистическому комплексу (41%) и широкораспространённым видам (34%). Это полностью согласуется с утверждением о том, что центр формирования и распространения

фауны сибирского типа расположен в Восточной Сибири (Штегман, 1938). Существенную долю в авифауны региона наших исследований составляют также виды китайского (дальневосточного широколиственнолесного) фаунистического комплекса (11%). В авифаунах горных регионов, расположенных западнее и восточнее, доля участия китайских видов ниже, а значимое место занимают арктические виды. В регионах, расположенных южнее, доля китайских видов в авифауне возрастает, а сибирских – пропорционально уменьшается. Гораздо меньше на облик авифауны гор Северо-Восточной Сибири влияют арктические, европейские, тибетские и сибирско-американские виды, суммарно составляя 14% всей фауны птиц.

В свете представлений о географо-генетических группах птиц, основу авифауны гор Северо-Восточной Сибири образуют широкораспространённые (38%) и бореальные (29%) виды, чуть меньшую долю занимают бореально-гипоарктические виды (15%). Гипоаркты, гемиаркты, альпийские и арктоальпийские виды вместе составляют 18% всей орнитофауны. По сравнению с плато Путорана, расположенным западнее, в фауне птиц как гор Северо-Восточной Сибири, так и Корякского нагорья, заметно выше (в 4-5 раз) доля альпийских видов, так как эти регионы имеют непосредственный контакт с обширной территорией остальной горной Азии.

Широтная и меридиональная дифференциация видового состава авифауны. В пределах гор Северо-Восточной Сибири число гнездящихся видов в региональных гнездовых авифаунах варьирует от 44 до 81. Максимальные показатели разнообразия фауны птиц характерны для хребта Черского (n=81) и Колымского нагорья (n=74), минимальные – для Эльгинского плоскогорья (n=44) и хребта Сетте-Дабан (n=50). Повышенное видовое разнообразие авифаун хребта Черского и Колымского нагорья обусловлено высоким разнообразием экологических условий в долинах рек Индигирки и Колымы соответственно, и как следствие – весьма широким спектром местообитаний для самых разных видов птиц, особенно – водно-околоводных.

Видовой состав птиц, гнездящихся в разных горных регионах Северо-Восточной Сибири, в значительной мере совпадает. Поэтому уровень взаимного сходства между региональными авифаунами довольно высок. Для каждой пары обследованных регионов он превышает 53(36) %. Наиболее сходны между собой фауны хребтов Сунтар-Хаята, Черского и Колымского нагорья (79(66)-81(67) %). Наиболее обособлена от других фауна хребта Сетте-Дабан (53(36)-64(48) %), основная часть которого расположена, в отличие от других обследованных территорий, в пределах среднетаёжной подзоны.

Большинство видов птиц, одновременно гнездящихся во всех обследованных горах Северо-Восточной Сибири и формирующих общее фаунистическое ядро, широко распространено в северной тайге, лесотундре и частично в южной тундре (Степанян, 2003; Андреев и др., 2006; Романов, 2013; Рябицев, 2014). Среди общих видов соловей–красношейка (*Luscinia calliope* (Pallas), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus), пеночка–зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth), синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas), вьюрок (*Fringilla montifringilla* (Linnaeus), обыкновенная чечётка (*Acanthis flammea* (Linnaeus), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas), сибирский пепельный улит (*H. brevipes*), обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* (Linnaeus), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall), горная трясогузка (*Motacilla cinerea* (Tunstall) и др.

Ядро горно-таёжной и подгольцовой авифаун, в основном, закономерно формируют виды, относящиеся к сибирскому фаунистическому комплексу: сибирский пепельный улит (*H. brevipes*), глухая кукушка (*Cuculus saturatus* (Blyth), кедровка (*N. caryocatactes*), зарничка (*P. inornatus*), малая мухоловка (*Ficedula parva* (Bechstein), синехвостка (*T. cyanurus*), бурый дрозд (*Turdus eunomus* (Temminck), вьюрок (*F. montifringilla*), овсянки ремез (*Emberiza rustica* (Pallas) и крошка (*Emberiza pusilla* (Pallas), обыкновенная чечётка (*A. flammea*) и др. Также в авифауне этих поясов присутствуют китайские (обыкновенная чечевица (*C. erythrinus*) и широкораспространённые (белая (*Motacilla alba* (Linnaeus) и горная (*M. cinerea*) трясогузки) виды. Состав ядра гольцовой орнитофауны формируют сибирский вид – гольцовый конёк (*A. rubescens*), тибетский вид – альпийская завирушка (*Prunella collaris* (Scopoli), и два широкораспространённых вида: обыкновенная кукушка (*C. canorus*) и горная трясогузка (*M. cinerea*).

В сообществах птиц гольцового пояса Северо-Восточной Сибири наиболее значимы прежде всего альпийские (монгольский зуёк (*Charadrius mongolus* (Pallas), большой песочник (*Calidris tenuirostris* (Horsfield), гольцовый конёк (*A. rubescens*), альпийская завирушка (*P. collaris*), сибирский вьюрок (*Leucosticte arctoa* (Pallas) и арктоальпийские (тундряная куропатка (*Lagopus mutus* (Montin), хрустан (*Eudromias morinellus* (Linnaeus, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus)), пуночка (*Plectrophenax nivalis*) (Linnaeus) виды. Именно они, наряду с ещё некоторыми видами, экологически тесно связанными с горными потоками (каменушка (*Histrionicus histrionicus* (Linnaeus), сибирский пепельный улит (*H. brevipes*), горная трясогузка (*M. cinerea*), определяют в процессе формирования качественного разнообразия авифауны гор Северо-Восточной Сибири её горную специфику. Этот своеобразный горный комплекс видов представлен в наиболее полной форме в горах Северо-

Восточной Сибири и распространяется к востоку до Верхоянского хребта. Западнее этой горной страны, на плато Путорана, обнаружить этот комплекс в более или менее «целостном виде» уже не удается. Здесь не встречаются каменушка (*H. histrionicus*), монгольский зуёк (*C. mongolus*), большой песочник (*C. tenuirostris*), альпийская завирушка (*P. collaris*), сибирский вьюрок (*L. arctoa*) (Романов, 2013).

Анализ параметров авифауны каждого из 6 обследованных нами горных регионов выявил общую качественную однородность фауны птиц гор Северо-Восточной Сибири. Это обусловлено преобладанием в каждом регионе представителей одних и тех же отрядов (воробьинообразные – 51-74%, ржанкообразные – 6-17%,), фаунистических комплексов (сибирский – 43-60%, широкораспространённые виды – 22-43%, китайский – 6-12%) и географо-генетических групп (широкораспространённые виды – 34-50%, бореальные – 24-46%, бореально-гипоарктические – 16-25%).

Формирование достаточно однородной авифауны в обсуждаемой горной области Северо-Восточной Азии, вероятно, предопределено относительно стабильным развитием местных экосистем в постледниковую эпоху (последние 12–14 тысяч лет) (Кищинский, 1988; Голубчиков, 1996). В это время отдельные элементы авифауны гор Северо-Восточной Сибири имели возможность почти беспрепятственно расселяться по региону, что поддерживалось и поддерживается сходством современных экологических условий. В целом однородная бореально-гипоарктическая авифауна в современном её виде сформировалась в пределах единой области Северо-Восточной Азии с повсеместным господством северо-таёжных лесов, гипоарктических редколесий и южных кустарниковых тундр (Кищинский, 1988). В условиях мозаичного сочетания этих ландшафтов и повсеместной сопряжённости их горных и равнинных аналогов подавляющее большинство видов птиц освоило их повсеместно, так как не имело непреодолимых преград, препятствующих расселению.

Выявлены также различия в составе авифауны северо-востока (хребет Черского) и юго-запада (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона. Исключительно на северо-востоке зарегистрировано гнездование 22 видов, а на юго-западе – 17 видов. Единственный вид (обыкновенный канюк (*Buteo buteo* (Linnaeus) отсутствовал и на северо-востоке и на юго-западе, но был зарегистрирован в центральной части обследованного региона – на Эльгинском плоскогорье. В пределах горных регионов Северо-Восточной Сибири в северном направлении доля китайских видов в орнитофаунах сокращается (с 8–12% до 6–7%), а доля арктических видов, напротив, возрастает (с 3–4% до 5–7%).

Высотно-поясная дифференциация авифауны. В условиях высотной поясности гор Северо-Восточной Сибири с высотой поступательно сокращается видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. В горно-таёжном поясе разных гор Восточной Сибири гнездится – 63–64 (89–97%) вида, в подгольцовом – 13–33 (20–47%) вида, гольцовом – 8–15 (12–21%) видов. Авифауна горно-таёжного пояса в целом насчитывает 101 вид (90% авифауны всего региона), подгольцового – 56 (50%), гольцового – 26 (23%). В ряду горных систем Северной Азии, среди которых плато Путорана, горы Северо-Восточной Сибири и Корякское нагорье, выявлена закономерность: количество видов в авифаунах горно-таёжного и гольцового поясов убывает с запада на восток (129–101–90 и 40–26–21 вид соответственно). В подгольцовом поясе уровень видового богатства практически одинаков во всех сравниваемых горных регионах Северной Азии – 52–56 видов.

Видовой состав авифауны в горах Северо-Восточной Сибири при переходе от одного к другому высотно-ландшафтному поясу меняется постепенно. Авифауны двух соседних поясов имеют в своём составе много общих видов. Закономерно выше коэффициент фаунистической общности смежных поясов: горно-таёжного и подгольцового поясов – 64(47) %, подгольцового и гольцового – 51(34) %. Сходство между фаунами горно-таёжного и гольцового поясов существенно ниже – 28(17) %.

Взаимное сходство фаун птиц горных регионов Северо-Восточной Сибири максимально в пределах горно-таёжного пояса (КФО: 53(36)-78(63) %), минимально – в пределах подгольцового (КФО: 33(20)-69(53)%).

В горах Северо-Восточной Сибири 53% всех гнездящихся видов птиц ограничены в своём распространении только одним поясом. В широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов, обитает 47 % видов: два пояса осваивает 31%, а три – 16% всех гнездящихся видов. Ареалы таких видов, как правило, имеют явно выраженный трёхмерный характер. Это отличает вертикальную дифференциацию авифауны гор более высоких широт от гор, расположенных южнее 48° с.ш., где почти все виды населяют весьма узкий диапазон высот, ограниченный, как правило, одним высотным поясом (McCain, 2009). Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями, и как следствие – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ птиц и формирования горной авифауны в целом.

Структура и высотно-поясная дифференциация населения. Плотность населения птиц в горно-таёжном поясе различных горных хребтов Восточной Сибири лежит в интервале – 312–594 ос./км², в подгольцовом – 57–266 ос./км², гольцовом – 40–111 ос./км², составляя в среднем, соответственно – 406, 205, 77 ос./км² (табл. 1). В пределах всего высотного профиля гор Восточной Сибири, как и в большинстве других горных регионах Северной Азии (Романов, 2013), основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый.

Таблица 1

Гнездовое население птиц в горах Северо-Восточной Сибири по данным учётов 2014-2016 гг.

Вид	Горно-таёжный пояс		Подгольцовый пояс		Гольцовый пояс	
	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %
Большая выпь	0,03	0,01	–	–	–	–
Кряква	0,6	0,1	–	–	–	–
Чирок-свистунок	1,6	0,4	–	–	–	–
Свиязь	0,4	0,1	–	–	–	–
Шилохвость	0,01	0,002	–	–	–	–
Чирок-трескунок	0,1	0,01	–	–	–	–
Хохлатая чернеть	0,1	0,02	–	–	–	–
Каменушка	0,5	0,1	0,5	0,3	–	–
Обыкновенный гоголь	0,1	0,01	–	–	–	–
Луток	0,01	0,003	–	–	–	–
Длинноносый крохаль	0,2	0,04	–	–	–	–
Тетеревятник	0,1	0,02	0,002	0,001	–	–
Перепелятник	0,2	0,1	–	–	–	–
Зимняк	–	–	0,001	0,001	0,1	0,2
Обыкновенный канюк	0,004	0,001	0,04	0,02	–	–
Беркут	–	–	0,02	0,01	0,01	0,02
Кречет	–	–	0,0002	0,0001	–	–
Сапсан	0,002	0,001	0,01	0,01	—	–
Чеглок	0,5	0,1	0,2	0,1	–	–
Дербник	0,04	0,01	0,1	0,03	–	–
Обыкновенная пустельга	0,3	0,1	0,5	0,2	0,4	0,5
Белая куропатка	4,3	1,1	2,6	1,3	–	–
Тундряная куропатка	1	0,3	7,4	3,6	2,6	3,4

Вид	Горно-таёжный пояс		Подгольцовый пояс		Гольцовый пояс	
	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %
Каменный глухарь	0,1	0,01	–	–	–	–
Рябчик	1,7	0,4	–	–	–	–
Хрустан	–	–	–	–	2,7	3,5
Черныш	0,5	0,1	–	–	–	–
Фифи	0,5	0,1	–	–	–	–
Большой улит	0,7	0,2	0,02	0,01	–	–
Сибирский пепельный улит	1,1	0,3	0,5	0,2	0,2	0,3
Перевозчик	2	0,5	0,1	0,04	–	–
Большой песочник	–	–	–	–	1,3	1,6
Бекас	0,6	0,2	–	–	–	–
Азиатский бекас	0,2	0,1	0,6	0,3	0,6	0,7
Кроншнеп-малютка	0,002	0,001	–	–	–	–
Средний кроншнеп	0,002	0,001	–	–	–	–
Озёрная чайка	0,1	0,02	–	–	–	–
Халей	0,02	0,01	–	–	–	–
Сизая чайка	0,5	0,1	0,04	0,02	–	–
Речная крачка	0,6	0,1	–	–	–	–
Обыкновенная кукушка	2,7	0,7	3,1	1,5	3,3	4,4
Глухая кукушка	0,6	0,1	0,2	0,1	–	–
Болотная сова	0,1	0,01	0,04	0,02	–	–
Ястребиная сова	0,02	0,01	–	–	–	–
Белопоясный стриж	0,01	0,003	–	–	–	–
Вертишейка	0,2	0,04	–	–	–	–
Желна	0,3	0,1	0,1	0,1	–	–
Трёхпалый дятел	0,2	0,1	–	–	–	–
Рогатый жаворонок	–	–	–	–	9,4	12,2
Полевой жаворонок	0,004	0,001	–	–	–	–
Лесной конёк	0,1	0,03	–	–	–	–
Пятнистый конёк	8,7	2,1	8,1	4	0,3	0,4
Сибирский конёк	0,1	0,03	–	–	–	–
Краснозобый конёк	0,1	0,02	–	–	–	–
Гольцовый конёк	–	–	11	5,4	15,9	20,7
Берингийская жёлтая трясогузка	1,1	0,3	0,9	0,4	–	–
Горная трясогузка	7,9	1,9	10,8	5,3	7,2	9,4
Белая трясогузка	5	1,2	10,8	5,3	1,6	2,1

Вид	Горно-таёжный пояс		Подгольцовый пояс		Гольцовый пояс	
	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %
Сибирский жулан	0,6	0,2	1,6	0,8	–	–
Серый сорокопут	0,1	0,01	0,04	0,02	–	–
Кукша	3	0,7	0,002	0,001	–	–
Кедровка	9,5	2,3	8,1	4	–	–
Чёрная ворона	0,8	0,2	0,4	0,2	–	–
Ворон	0,8	0,2	0,5	0,2	0,4	0,6
Свиристель	1	0,2	–	–	–	–
Альпийская завирушка	–	–	–	–	5,9	7,7
Сибирская завирушка	3,1	0,8	10,6	5,2	–	–
Пятнистый сверчок	0,9	0,2	–	–	–	–
Пеночка-весничка	–	–	0,7	0,3	–	–
Пеночка-теньковка	4,8	1,2	–	–	–	–
Пеночка-таловка	12,4	3,1	9,3	4,5	0,4	0,6
Зелёная пеночка	4,1	1	0,3	0,1	–	–
Пеночка-зарничка	100,5	24,7	10,7	5,2	–	–
Корольковая пеночка	46,9	11,6	7,5	3,7	0,4	0,6
Бурая пеночка	9,5	2,3	3,3	1,6	–	–
Малая мухоловка	2,8	0,7	–	–	–	–
Черноголовый чекан	5,4	1,3	13,5	6,6	0,2	0,3
Обыкновенная каменка	0,03	0,01	3,7	1,8	15,9	20,7
Соловей-красношейка	7	1,7	8,6	4,2	0,3	0,4
Варакушка	0,1	0,02	0,6	0,3	–	–
Синий соловей	0,4	0,1	–	–	–	–
Соловей-свистун	1,1	0,3	–	–	–	–
Синехвостка	35	8,6	3,4	1,7	–	–
Оливковый дрозд	0,8	0,2	–	–	–	–
Дрозд Науманна	1,2	0,3	3,3	1,6	–	–
Бурый дрозд	16,7	4,1	7,4	3,6	–	–
Рябинник	0,7	0,2	–	–	–	–
Белобровик	0,04	0,01	–	–	–	–
Сибирский дрозд	0,1	0,02	–	–	–	–
Пёстрый дрозд	0,03	0,01	–	–	–	–
Буроголовая гаичка	1,8	0,4	–	–	–	–
Сероголовая гаичка	3	0,7	0,9	0,5	–	–

Вид	Горно-таёжный пояс		Подгольцовый пояс		Гольцовый пояс	
	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %	обилие, ос/км²	доля участия, %
Обыкновенный поползень	0,3	0,1	–	–	–	–
Вьюрок	28,8	7,1	2,1	1	–	–
Чиж	0,7	0,2	–	–	–	–
Обыкновенная чечётка	4,1	1	9,2	4,5	0,5	0,7
Сибирский вьюрок	–	–	–	–	6,2	8,1
Обыкновенная чечевица	12,1	3	9	4,4	0,7	1
Сибирская чечевица	0,3	0,1	1,2	0,6	–	–
Щур	0,1	0,01	2,2	1,1	–	–
Белокрылый клёст	0,3	0,1	–	–	–	–
Белошапочная овсянка	0,4	0,1	–	–	–	–
Полярная овсянка	1	0,2	4,3	2,1	–	–
Желтобровая овсянка	0,2	0,1	–	–	–	–
Овсянка-ремез	9,4	2,3	0,6	0,3	–	–
Овсянка-крошка	28,4	7	24	11,7	0,2	0,2
Дубровник	–	–	0,1	0,03	–	–
Всего	406,2	100	204,8	100	76,7	100

Сокращение плотности населения птиц с высотой соответствует общему понижению продуктивности сообществ от подножий к вершинам в горах Северо-Восточной Сибири и демонстрирует относительную самостоятельность населения птиц каждого высотного пояса. Оценка населения птиц высотных поясов с помощью коэффициента сходства населения не только подтверждает эту самостоятельность, но и указывает на выраженную автономность формирования населения птиц разных высотных поясов в горах Северо-Восточной Сибири. Это подтверждает то, что уровень сходства населения горно-таёжного и подгольцового поясов не превышает 30%, подгольцового и гольцового – 14%, а горно-таёжного и гольцового – составляет всего 4%.

Население птиц высотных поясов гор Северо-Восточной Сибири отличается более существенно, чем фауна птиц: уровень взаимного сходства населения обследованных регионов в пределах горно-таёжного пояса – 22-54%, гольцового – 11-38%, а подгольцового – всего 6-28%.

В населении птиц горно-таёжного пояса численно доминируют зарничка (*P. inornatus*) и корольковая пеночка (*Phylloscopus proregulus* (Pallas), подгольцового – овсянка-крошка (*E. pusilla*), гольцового –

обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus), гольцовый конек (*A. rubescens*) и рогатый жаворонок (*E. alpestris*).

В группу субдоминантов по обилию в населении горно-таёжного пояса входят 18 видов (синехвостка (*T. cyanurus*), вьюрок (*F. montifringilla*), овсянка-крошка (*E. pusilla*), бурый дрозд (*T. eunomus*), таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius) и др.), подгольцового пояса – 24 вида (черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus), гольцовый конек (*A. rubescens*), белая трясогузка (*M. alba*), горная трясогузка (*M. cinerea*) и др.), гольцового пояса – 8 видов (горная трясогузка (*M. cinerea*), сибирский вьюрок (*L. arctoa*), альпийская завирушка (*P. collaris*), обыкновенная кукушка (*C. canorus*) и др.).

Анализ изменения обилия с высотой у птиц, обитающих одновременно в 2 или 3 высотных поясах, позволил выявить 4 группы видов: 1) имеющие максимальное обилие в горно-таёжном поясе и уменьшающие численность от подножий к вершинам (синехвостка (*T. cyanurus*), бурый дрозд (*T. eunomus*), вьюрок (*F. montifringilla*) и др.), 2) имеющие максимальное обилие в гольцовом поясе и уменьшающие численность от вершин к подножьям (обыкновенная каменка (*O. oenanthe*), 3) имеющие максимальное обилие в подгольцовом поясе (сибирская завирушка (*P. montanella*), черноголовый чекан (*S. torquata*), соловей-красношейка (*L. calliope*) и др.), 4) имеющие разные векторы изменения обилия в разных регионах (пустельга (*Falco tinnunculus* (Linnaeus)), пятнистый конёк (*A. hodgsoni*), кедровка (*N. caryocatactes*) и др.).

Заключение. Гнездовая авифауна гор Северо-Восточной Сибири насчитывает 150 видов. В горных системах, расположенных западнее и восточнее гор Северо-Восточной Сибири, видовое богатство ниже, расположенных южнее – выше. Большинство видов птиц, одновременно гнездящихся во всех обследованных горах Северо-Восточной Сибири и формирующих общее фаунистическое ядро, широко распространено в северной тайге, лесотундре и частично в южной тундре.

Фауна и население птиц гор Северо-Восточной Сибири формируется в системе общих зональных и высотно-поясных закономерностей. Авифауна различных горных регионов Северо-Восточной Сибири имеет общий характер высотно-поясной дифференциации, в соответствии с которым выделяются, сменяющие друг друга с высотой, авифауны горно-таёжного, подгольцового и гольцового поясов. Сокращение видового богатства авифауны происходит в северном направлении и с высотой – от подножий к вершинам. В условиях высотной поясности гор Северо-Восточной Сибири с высотой поступательно сокращается также плотность населения птиц и обилие абсолютного большинства видов.

В различных горных системах Северо-Восточной Сибири весьма сходны структура авифауны и экологические закономерности её высотно-поясной дифференциации. Обусловлено это аналогичными экологическими условиями и единым типом высотной поясности.

Общность структуры фауны птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, широко распространёнными одновременно в большинстве обследованных регионов, а в вертикальной – одновременно населяющими два, обычно смежных, высотно-ландшафтных поясах. Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями, и как следствие – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ птиц и формирования горной авифауны в целом.

Качественная однородность фауны птиц всех обследованных гор Северо-Восточной Сибири обусловлена преобладанием в каждом регионе представителей одних и тех же отрядов, фаунистических комплексов и географо-генетических групп.

Наши данные существенно расширяют представления о современных границах ареалов 26 видов птиц, встреченных в горах Северо-Восточной Сибири на расстоянии до 700 км от ранее известных границ распространения. Отдельные горные системы Северо-Восточной Сибири являются форпостом распространения целого ряда видов. У некоторых из них граница распространения проходит по Верхоянскому хребту и хребту Сетте-Дабан, что даёт основание считать их важными биогеографическими рубежами в пределах Северо-Восточной Сибири.

Список литературы

Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. 2006. Наземные позвоночные Северо-Востока России. Магадан. 313 с.

Бисеров М.Ф. 2006. Фауна и население птиц Хингано-Буреинского нагорья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.

Блинова Т.К., Равкин Ю.С. 2008. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. Т. 15. № 1. С. 101-121.

Блинова Т.К., Равкин Ю.С. 2009. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики. Махачкала. С. 70-77.

Борисов З.З., Исаев А.П. 1991. К экологии тундряной куропатки в Центральном Верхоянье // Орнитологические проблемы Сибири. Барнаул: БГУ. С. 118-119.

Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З. 1995. К состоянию охраняемых видов животных Якутии в Центральном Верхоянье // Экологические и генетические исследования в Якутии: тезисы докладов региональной конференции. Якутск. С.15-16.

Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З., Луковцев Ю.С., Гаврильев И.П. 1996. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья // Популяционная экология животных Якутии: Сборник научных трудов. Якутск: Изд-во Якутского госуниверситета. С. 80-91.

Борисов Б.З., Борисов З.З. Исаев А.П. 2007. Климатические особенности и население гнездящихся птиц на макроструктурах гор Центрального Верхоянья // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы / Отв. редактор: Соломонов Н.Г. // Труды третьей международной конференции «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата». ИБПК СО РАН. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН. С. 218-224.

Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З. 2011. Распространение фауны гнездящихся птиц Верхоянского хребта / Отв. редактор: Вартапетов Л.Г. // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций». М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 52-78.

Брунов В.В. 2001. Результаты летней орнитологической разведки в Центральной и Восточной Якутии // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 53-68.

Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И. 2011. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири / Отв. редактор: Вартапетов Л.Г. // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций». М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 7-28.

Вартапетов Л.Г., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н. 2016. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сибирский экологический журнал. №1. С. 13-23.

Воробьев К.А. 1963. Птицы Якутии. М.: Изд-во МГУ. 335 с.

Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1987. Физическая география СССР. Азия. М.: Мысль. 512 с.

Голубчиков Ю.Н. 1996. География горных и полярных стран. М.: Изд-во МГУ. 304 с.

Исаев А.П. 1994. Тетеревиные птицы Центрального Верхоянья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 19 с.

Капитонов В.И., Чернявский Ф.Б. 1960. Воробьиные птицы низовьев Лены // Орнитология. Вып. 3. М.: Изд-во МГУ. С. 45-61.

Капитонов В.И. 1962. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены // Орнитология. Вып. 4, 5. М.: Изд-во МГУ. С. 37–48.

Кищинский А.А. 1968. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука. 184 с.

Кищинский А.А. 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 336 с.

Кищинский А.А. 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.

Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 256 с.

Куваев В.Б. 2006. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Т-во науч. изд. КМК. 568 с.

Наумов С.П., Лабутин Ю.В. 1961. Материалы по авифауне Верхоянской складчатой страны // Бюллетень МОИП, отделение биол. Т. 6 (6). М.: Изд-во МГУ. С. 116-125.

Наумов Р.Л. 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис ... канд. биол. наук. М. 19 с.

Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.

Равкин Ю.С. 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае / Отв. редактор: Максимов А.А. Новосибирск: Наука. С. 66–75.

Равкин Ю.С., Богомолова Е.Н., Николаева О.Н., Железнова Т.К. 2014. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 163-181.

Романов А.А. 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М. 360 с.

Рябицев В.К. 2014. Птицы Сибири: справочник–определитель. Т. 2. Москва, Екатеринбург. 452 с.

Соломонов Н.Г., Охлопков И.М., Винокуров Н.Н., Борисов З.З. Николин Е.Г. 2002. Биологическое разнообразие горных экосистем Центрального Верхоянья // Сиб. экол. журн. № 5. С. 589-595.

Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука. 256 с.

Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: Наука. 727 с.

Ткаченко М.И. 1932. Путевой дневник Верхоянского Зоологического отряда Якутской экспедиции Академии наук СССР в 1927 г. // Труды Совета по изучению производительных сил. Вып. 5. М.-Л. С. 5–81.

Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.

Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.

Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 580 с.

Шемякин Е.В. 2018. Пространственная организация населения птиц Алданского нагорья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 20 с.

Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики / отв. редактор: Зернов С.А. // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.-Л.: АН СССР. 157 с.

Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. 235 с.

Graham C.H., Carnaval A.C., Cadena C.D., Zamudio K.R., Roberts T.E., Parra J.L., McCain C.M., Bowie R.C., Moritz C., Baines S.B., Schneider S.B., VanDerWal

J., Rahbek C., Kozak K.H., Sanders N.J. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes // Ecography. V. 37. № 8. P. 711-719.

McCain C. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics // Ecology Letters. V. 12(6). P. 550-560.

Ruggiero A., Hawkins B.A. 2008. Why do mountains support so many species of birds? Ecography. V. 31. № 3. P. 306-315.

The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance 1997 / eds. London: T&A D. Poyser. Hagemmeijer WJM, Blair MJ Publ. 903 p.

AVIFAUNA OF NORTH-EASTERN SIBERIA MOUNTAINS

A.A. Romanov[1], E.V. Melikhova[2], M.A. Zarubina[1], N.A. Miklin[3], V.O. Yakovlev[4]

[1]Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow
[2]All-Russian Institute for Environmental Protection, Moscow
[3]Moscow Pedagogical State University, Moscow
[4]Russian Society for Conservation and Studies of Birds (BirdsRussia), Moscow

Knowledge of ecological and geographical patterns of mountain bird's fauna and population formation is considered to be one of the most vital issues of modern ornithology. We analyzed ecological patterns of the altitudinal belts' differentiation of avifauna and population in the north-eastern Siberia mountains. Data were collected during expeditions carried out in summer 2014-2016 in the north-eastern Siberia mountains. Studies were conducted in the regions with three distinct altitudinal belts: forest (1000 m asl), subalpine (1000–1700 m asl) and alpine (2600 m asl). The survey was conducted by the method of route accounting in transects of unlimited width. The fauna of breeding birds was analyzed in terms of species belonging to the faunal complexes and the geographical-genetic groups. Avifauna similarity of compared areas and altitudinal belts were determined by the Sørensen and Jaccard faunal commonness coefficient. Population similarity coefficient was used to identify differences in the birds' population of several areas. We examined mountain avifauna of north-eastern Siberia mountains. The similarity of taxonomic structure and species composition of nesting avifaunas of the region comprising 150 species is high. We specified distribution ranges of 26 bird species. Maximum species diversity is observed on the Chersky Range (n=81). Taxonomic structure of nesting avifauna corresponds to the zonal and landscape features of Northeast Asia. Representatives of Passeriformes, Charadriiformes, Anseriformes, Falconiformes dominate and take 84% in the overall diversity. The species of the Siberian faunal complex (41%) and widely distributed species (34%) are the most significant in the formation of avifauna. The bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic has peculiar zoogeographic traits due to species ecologically linked with mountainous landscapes. The decrease of the number of montane species in regional avifaunas in westerly direction should be considered general law of spatial development of avifauna along the entire range of North Asia. Avifauna of the north-eastern Siberia mountains develops in a framework of general zonal-landscape and

altitudinal zonal principles. Species diversity of birds decreases both in the northern direction and from foothills to the mountain tops. The change in species composition of birds with height occurs gradually. In the forest belt of north-eastern Siberia mountains nest 63-64 species (89-97%), in the subalpine belt – 13-33 species (20-47%), in the alpine belt – 8-15 species (12-21%). In a wide range of heights, covering at least two high-altitude belts, there are 70 species. Wide vertical distribution of many bird species predetermines great general biological diversity even in high-altitude belts with extreme conditions, and hence, retains potential opportunities for the successful evolution of montane communities and formation of montane avifauna as a whole. In the mountains of the north-eastern Siberia, the population density of birds and their abundance progressively decrease with altitude in the majority of species. In most of the mountainous regions, population density decreases mainly in the areas where the subalpine belt is replaced by the alpine. In north-eastern Siberia birds' population density of the forest belt is 312–594 ind./km², the subalpine belt is 57–266 ind./km², and the alpine belt is 40–111 ind./km².

Keywords: *avifauna, population, range, distribution, species diversity, north-eastern Siberia mountains, altitudinal belt.*

Об авторах:

РОМАНОВ Алексей Анатольевич – доктор биологических наук, профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, Россия, Ленинские горы, 1, e-mail: putorana05@mail.ru.

МЕЛИХОВА Евгения Владимировна – старший научный сотрудник, кандидат географических наук, ФГБУ «ВНИИ Экология», 117628, Москва, 36 км МКАД, двлд. 1, стр. 4, e-mail: max-kun@yandex.ru.

ЗАРУБИНА Марина Алексеевна – выпускница кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, e-mail: marastakhova@yandex.ru.

МИКЛИН Николай Александрович – выпускник кафедры зоологии и экологии, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет,119991, Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1, стр. 1, nikolaymik@gmail.com.

ЯКОВЛЕВ Владимир Олегович – ответственный секретарь МОО «РОСИП», 109052, Москва, ул. Нижегородская, д. 70, корп. 1, e-mail: rosip.birdsrussia@gmail.com.

Романов А.А. Авиафауна гор Восточной Сибири / А.А. Романов, Е.В. Мелихова, М.А. Зарубина, Н.А. Миклин, В.О. Яковлев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 169-187.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 188-202.

УДК 591. 545:598.8

ГОДОВЫЕ ЦИКЛЫ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: АДАПТАЦИОННЫЙ АСПЕКТ

В.Н. Рыжановский
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Обзор результатов изучения автором годовых циклов сезонных явлений воробьиных птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал. Освоение видами всей Субарктики и юга Арктики или возникновение вида в Субарктике не ведет к редукции явлений и перестройке годового цикла. Не найдено преобразований структуры годовых циклов у видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не изменилась структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов. Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное распространение. Это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

Ключевые слова: *воробьиные птицы, годовые циклы, адаптации, Субарктика.*

DOI: 10.26456/vtbio60

Введение. Фауну воробьиных птиц приполярных и полярных районов Западной Сибири образуют небольшое количество видов, связанных происхождением с Субарктикой и виды более южного происхождения, заселившие всю Субарктику, южную ее часть или проникающие в лесотундру и тундру в настоящее время. Процесс расширения ареала в северном направлении должен сопровождаться изменением сроков и продолжительности сезонных явлений годового цикла жизни, так как к северу сокращается длительность периода положительных температур, возрастает продолжительность полярного дня, у мигрантов возрастает длина миграционного пути.

Фотопериодическая реакция летне-осенней части годового цикла на сокращающийся день (Wolfson,1965) в высоких широтах должна включаться в более поздние сроки, чем в умеренных (на севере Субарктики день начинает убывать во второй половине июля), но быстрое наступление осени требует скорейшего окончания линьки, формирования миграционного состояния и отлета.

Способы сокращения продолжительности пребывания перелетных видов в северо-таежных районах рассматривались В.Б. Зиминым (1988). Их много, конкретный вид использует часть: от радикальных (редукция некоторых явлений или перенос их на зимний период) до модифицирующих (частичное совмещение последовательных фаз годового цикла). Все это ведет к появлению различий в годовых циклах не только у близких видов, но даже у представителей разных популяций одного вида (Носков, Рымкевич, 1988). За годы изучения воробьиных птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал я собрал достаточно много сведений по срокам и продолжительности сезонных явлений и по особенностям контроля этих явлений. Часть данных опубликована. Целью настоящей статьи является обзор известных, частично выявленных автором, адаптаций сезонных явлений годовых циклов птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал к условиям Субарктики

Методика. Статья основана на результатах полевых наблюдений в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал; на материалах, полученных при прижизненной обработке птиц, пойманных паутинными сетями и ловушками (свыше 7000 особей разных видов), на результатах взвешиваний гонад птиц, которые были отстреляны в целях коллектирования или погибли при отловах; на результатах экспериментальных исследований, проведенных в окрестностях г. Лабытнанги на стационаре Октябрьский (66°30′ с.ш. 66°25′ в.д.) в летнее время, в лаборатории Экологического стационара УрО РАН (Лабытнанги) и Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург) в зимнее время. Полевыми наблюдениями охвачена территория от широты пос. Усть-Войкар (65°40′ с.ш.) в Приобье до широты фактории Тамбей (71°28′ с.ш.) на Северном Ямале в период с 1971 по 1990 гг. Отловы птиц проводили в среднем течении р. Собь (67° с.ш.) в 1976–1978 гг., в долине Нижней Оби (стационар Октябрьский) в 1978–1990 гг. и 2002–2013 гг. Птиц отлавливали лучками на гнездах, паутинными сетями в кустах и по берегам водоемов, а в 1979–1988 гг. на берегу протоки Выл-Посл стояла большая ловушка «рыбачинского» типа, обращенная входом на юг весной, и на север во второй половине лета. Прижизненная обработка отловленных птиц предусматривала регистрацию веса, упитанности, пола, возраста, длины крыла.

Состояние оперения описывали по известной методике (Носков, Рымкевич, 1977).

Экспериментальные исследования проводили на птицах, которые были взяты птенцами из гнезд в возрасте 10–12 сут и выкормлены с помощью взрослых птиц (родителей) или искусственно. Эти особи содержались при разных фотопериодических условиях до осени или до следующего лета. В экспериментах участвовали свыше 400 особей разных видов. Мы стремились сформировать три группы по 5–10 особей короткого, естественного и длинного дня для фотопериода широты Полярного круга. Птиц первой группы выкармливали и содержали при фотопериоде 16С : 8Т. С середины июля светлую фазу сокращали на 30 мин каждые 5 дней. В конце августа птицы этой группы жили при 12–13-часовом дне. Птицы второй группы жили в вольере при естественном освещении: сначала при круглосуточном дне, затем (с середины июля) при дне, сокращающемся на 7–8 мин в сутки. Птиц третьей группы содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее – при фотопериоде 22С : 2Т. До начала линьки птиц осматривали через день, позднее – через 4–5 дней. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки (число сменившихся перьев). В начале сентября птиц группы короткого дня выпускали в природу, большую часть остальных (4–8 птиц) переводили в зимнее помещение с окнами. Основное освещение обеспечивали электрические лампы, дополнительное – естественный свет из окон. Лампы горели с 8 до 17 ч в течение всей зимы. Световой режим 9С : 15Т в клетках устанавливался в середине октября, после сокращения продолжительности дня за окнами лаборатории до 9 ч и дальнейшего сокращения светлой фазы суток в природе до 4 ч в конце декабря. В январе продолжительность светового дня начал возрастать, в конце февраля она превысила 9 ч света, параллельно начиналось увеличение светлой фазы и в лаборатории. В середине мая птицы уже жили при фотопериоде 24С : 0Т и их выпускали в первой половине июня. В последние годы выкормленных первогодков в конце лета перевозили на Средний Урал. До начала ноября птицы жили при естественном сокращающемся дне, затем (ноябрь–февраль) при постоянном 11С : 13Т дне и с середины марта при естественном растущем дне Среднего Урала.

При обработке материалов применяли общепринятые методы статистики программы Statistica v. 6.0 (StatSoft Ink.,1984–2003). Для определения достоверности различий возраста начала линьки, полноты и темпов линьки применяли однофакторный дисперсионный анализ с последующим оцениванием попарных

различий методом Шеффе и *t*-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $P \leq 0.05$ Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительность линек определяли по средним для каждой стадии линьки датам используя формат линейного тренда программы Microsoft® Excel 2002.

Результаты и обсуждение. Результаты изучения годовых циклов воробьиных Субарктики изложены в ряде публикаций (Рыжановский 1997; 2001; 2005, 2006; 2008 а, б; 2018). В целом, для птиц севера Западной Сибири характерны те же варианты структуры годового цикла, что для птиц более южных районов, независимо от степени освоения Субарктики (табл. 1). Годовые циклы воробьиных, проникающих в Западной Сибири на север до оконечности материка и на южные арктические острова: рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris*), краснозобого конька (*Anthus cervinus*), белой трясогузки (*Motacilla alba*), каменки (*Oenanthe oenanthe*), подорожника (*Calcarius lapponica*) и пуночки (*Plectrophenax nivalis*) состоят из максимального набора сезонных явлений, т.е. освоение видом всей Субарктики и юга Арктики (белая трясогузка, каменка, рогатый жаворонок) или возникновение вида в Субарктике (краснозобый конек, подорожник, пуночка) не ведет к редукции явлений и перестройке годового цикла. Не найдено существенных преобразований структуры годовых циклов у перелетных видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами, по сравнению с более южными популяциями этих видов. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не претерпела изменений структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов.

Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное распространение. Прежде всего, это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции.

1. Совмещение весенней миграции с формированием пары, т.е. занятие гнездового участка парой, что в поздневесенние годы наблюдали у лугового и краснозобого коньков, юрка (*Fringilla montifringilla*), обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea*). Такие случаи регистрировались единично, т.к. их сложно фиксировать, но, возможно, данное явление распространено достаточно широко (Рыжановский, 2008а). На подлете к гнездовому району самец занимает участок, находит самку, но с улучшением погоды пара,

вероятно, летит дальше, так как наблюдали исчезновение с участка обоих птиц. В.К. Рябицев (1993) для п-ва Ямал указывал, что чечетки, нередко прилетают в парах и в случае разорения гнезда хищником пара не распадается, но перелетает на значительное расстояние, где повторно гнездится.

2. Совмещение дорастания гнездового наряда с постювенальной линькой. Гнездовой наряд формируется в два этапа. Первая его часть вырастает в гнезде, вторая – после ухода из гнезда. Формирование второй части юношеских перьев обычно начинается в возрасте старше 10 – 12 суток, заканчивается к 30–35 суточному возрасту. У многих северных птиц линька может начаться в возрасте 18–20 суток и несколько старше, то есть дорастание и линька перекрываются (табл. 2).

3. Совмещение выкармливания птенцов с послебрачной линькой. Весьма обычное явление в умеренных широтах (Губин, Ковшарь, 1982), в таежной зоне (Зимин, 1988), горах (Verbek, 1973), в высоких широтах (Green, Summers, 1975). В Нижнем Приобье большинство воробьиных начинает линьку в конце июня–первой половине июля при вылуплении птенцов во второй половине июня. По этой причине процессы совмещаются. Самцы начинают линьку раньше самок, иногда до вылупления птенцов. В лесотундре в наибольшей мере это характерно для желтых трясогузок, но чаще самцы совмещают линьку с кормлением гнездовых птенцов, самки начинали линять при докармливании слетков. Совмещение практически отсутствует у лугового конька (*Anthus pratensis*), камышевой овсянки (*Emberiza schoeniclus*), подорожника, пуночки. Чем больше послебрачная линька совмещается с размножением, тем раньше вид включается в миграцию. Птицы, не имеющие послебрачной линьки – чечевица (*Carpodacus erythrinus)*, береговушка (*Riparia riparia*) или с неполной линькой (таловка *Ph. borealis*) отлетают в числе первых в начале–середине августа.

4. Совмещение постювенальной линьки с миграцией также весьма характерно для северных видов и популяций (табл. 3). Только пуночки и луговые коньки начинают миграцию, закончив линьку. Не начинали раннюю миграцию птицы с полной постювенальной линькой – рогатый жаворонок и полевой воробей (*Passer montanus*), так как замена маховых вершины крыла снижает летные качества. Другие изученные виды отлетали из лесотундры в линном состоянии. Поскольку у таких птиц замена кроющих на летные качества крыла не влияет, сроки формирования миграционного состояния определяются внутренним ритмом. При отсутствии постювенальной линьки (таловка, чечевица) отлет начинается

наиболее рано, в середине августа, до окончания фенологического лета.

Таблица 1

Структура годовых циклов воробьиных птиц в зависимости от северных пределов ареала

Вид	1-й год жизни								2-й год жизни							
	РР	РМ	ПЛ	ОМ	З	ПрбЛ	ВМ	ПА	БА	ПК	ПбЛ	ОМ	ЮЗ	ПрбЛ	ВМ	ПбА
СЕВЕРНАЯ СУБАРКТИКА, ЮЖНАЯ АРКТИКА																
Eremophila alpestris	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X
Anthus cervinus	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Motacilla alba	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Oenanthe oenanthe	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Calcarius lapponicus	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Plectrophenax nivalis	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
ЮЖНАЯ СУБАРКТИКА																
Anthus pratensis	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Motacilla flava	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Motacilla citreola	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Phylloscopus trochilus.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Phylloscopus collybita	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Luscinia svecica	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Emberiza schoeniclus	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
Emberiza pusilla	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Acanthis flammea	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Turdus pilaris	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Turdus iliacus	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
СЕВЕРНАЯ ТАЙГА / ЛЕСОТУНДРА																
Lanius excubitor	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	+	X	X
Corvus cornix	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Corvus corax	X	X	X	-	-	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Bombycilla garrulus.	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X
Prunella montanella	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Sylvia curruca	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
Phylloscopus borealis	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Phylloscopus inornatus	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X
Saxicola torquata	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Tarsiger cyanurus	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X
Fringilla montifringilla	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Carpodacus erythrinus	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Pinicola enucleator	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Pyrrhula pyrrhula	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X
Passer montanus	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Passer domesticus	X	X	X	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-	-	X
Fringilla montifringilla	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
Carpodacus erythrinus	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
Pinicola enucleator	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X

Примечание. РР – рост-развитие; РМ – расселение молодняка; ПЛ – постювенальная линька; ПбЛ – послебрачная линька; ОМ – осенняя миграция; З– зимовка за пределами гнездового ареала; ПрбЛ – предбрачная линька; ВМ. – весенняя миграция; ПбА – предбрачная активность; БА – брачная (половая) активность; ПК – послегнездовые кочевки; ? – нет данных; X – явление характерно всем особям; + – явление характерно части особей; - – явление отсутствует.

Таблица 2

Совмещение периода дорастания юношеского наряда
с постювенальной линькой, % от длительности линьки особи

Вид	n	%	Вид	N	%
Parus cinctus	13	40.0	*Emberiza pusilla*	24	28.2
Motacilla flava	19	39.9	*Turdus iliacus*	6	27.4
Luscinia svecica	29	38.5	*Motacilla alba*	22	26.0
Phylloscopus trochilus	40	37.0	*Fringilla montifringilla*	16	16.4
Phylloscopus collybita	7	34.2	*Anthus pratensis*	17	13.9
Emberiza schoeniclus	12	32.7	*Passer montanus*	5	0
Calcarius lapponicus	10	32.1	*Passer domesticus*	4	0

Таблица 3

Совмещение постювенальной линьки (+) и миграции (x)

Вид	*N*	Число стадий	Стадии линьки						
			1	2	3	4	5	6	7
*Anthus pratensis**	533	6	+	+	+	+	+	± x	x
Anthus cervinus **	419	6	+	+	+	± x	± X	± x	x
Motacilla flava **	144	7	+	+	+	+	± X	± x	± x
Motacilla alba **	204	7	+	+	+	+	± X	± x	± x
*Prunella montanella**	110	7	+	+	+	+	+	± x	x
*Phylloscopus trochilus***	1956	5	+	+	+	± x	± X	x	x
*Phylloscopus collybita***	125	6	+	+	+	+	± X	± x	x
Saxicola torquata **	12	7	+	+	+	± x	± X	± x	± X
*Luscinia svecica***	1230	7	+	+	+	± x	± X	± x	± x
*Turdus pilaris**	18	7	+	+	+	+	+	± x	± x
*Turdus iliacus***	161	7	+	+	+	+	± X	± x	± x
*Fringilla montifringilla***	52	7	+	+	+	± x	± X	± x	± x
*Acanthis flammea***	1305	7	+	+	± x	± x	± X	± x	± x
*Calcarius lapponicus**	25	7	+	+	+	+	+	+	± x

Примечание. * – мигрируют на конечных этапах линьки. ** – мигрируют на средних этапах линьки

Таблица 4

Продолжительность сезонных явлений у воробьеобразных птиц Нижнего Приобья, сутки. (Из Рыжановский, 2005)

Вид	Продолжительность гнездового сезона	Продолжительность послебрачной линьки особи / сезона линьки	Продолжительность постювенальной линьки особи / сезона линьки	Продолжительность сезона от прилета до отлета
	1	2	3	4
Anthus pratensis	38-44 41.5(4)	38.5(1) 60-70	41.6(2) 55-65	100-113 108.5(4)
Anthus cervinus	36-43 38.8(6)	28.6 45-50	38.5(3) 35-40	104-115 110.5(4)
Motacilla Flava	35-43 40.2(4)	29.7(1) 55-60	43.1(1) 25-35	83-95 87.7(3)
Motacilla Alba	39-51 43.8(5)	42.9(1) 60-70	43.7(3) 50-60	114-139 119.5(4)
Philloscopus trochilus	44-59 50.8(6)	41.5(3) 55-65	28.0(3) 35-55	105-126 117.7(4)
Philloscopus collybita	43-55 46.5(4)	31.9(5) 50-60	32.5(2) 35-50	112-118 115(2)
Philloscopus borealis	35-41 39.0(4)	22.8(1) 35-40	Нет линьки	74-80 76.2(4)
Luscinia svecica	39-54 48.2(5)	38.7(3) 55-65	38.5(4) 45-52	108-115 111(3)
Turdus Pilaris	39-51 40.7(4)	45.1(1) 75-95	57.4(1) 60-80	120-132 127(3)
Turdus Iliacus	35-52 40.7(4)	48.4(1) 70-80	51.1(1) 45-50	123(1)
Fringilla montifringilla	39-61 47.4(5)	56.6(3) 75-85	39.9(1) 40-50	102-137 112.2(4)
Acanthis flammea	36-66 52.7(4)	46.6(5) 70-100	35-60(4) 75-90	125-155 138(3)
Carpodacus erythrinus	48(1)	Нет линьки	Нет линьки	90-95 92(3)
Emberiza schoeniclus	47(1)	46.2(1) 60-70	46.2(1) 60-75	104-138 122.7(3)
Emberiza pusilla	35-54 41.8(8)	42.5(5) 55-67	42.0(6) 37-55	98-133 112(5)
Calcarius lapponicus	37(1)	29.7(1) 55-60	41.3(1) 40-50	107-126 119(4)

Примечание. 1. Числитель – крайние значения длительности периода от откладки первого в сезон яйца до вылета последнего птенца, знаменатель – средняя за ряд (*n)* лет. 2. Числитель – средняя длительность послебрачной линьки особи за ряд (*n)* лет, знаменатель – крайние значения длительности сезона послебрачной линьки в разные годы. 3. Числитель – средняя длительность постювенальной линьки особи за ряд (*n)* лет, знаменатель – крайние значения длительности сезона постювенальной линьки в разные годы. 4. Числитель – длительность периода от первой в сезон (весенней) регистрации вида до последней осенней регистрации, знаменатель – средняя за ряд (*n)* лет.

В высоких широтах периодически наблюдается также совмещение достраивания гнезда с началом яйцекладки. Значительная часть северных видов совмещает насиживание с откладыванием яиц. При близких темпах эмбриогенеза, 11–12 суток развития эмбриона, птенцы разных видов сидят в гнезде от 8 до 16 суток. В итоге из изученных нами северных воробьиных длительность гнездового периода, от первого яйца до вылета последнего птенца, была минимальной у овсянки-крошки (20–26 сут, в среднем 22.7 ± 0.5 сут, n = 12) максимальной – у веснички (28–32 сут, в среднем 30.4 ± 0.4 сут, n = 13). С учетом предыдущих совмещений и выпадения линек в результате их переноса в зимовочную часть ареала, минимальная продолжительность пребывания вида на широте Полярного круга характерна для дальних мигрантов – таловки и чечевицы, максимальная – для чечетки, серой вороны, мигрантов в умеренные широты (табл. 4).

Для воробьеобразных птиц умеренных широт установлено влияние фотопериодических условий на весь годовой цикл сезонных явлений. Комплекс явлений зимне-весенней части цикла находится под контролем фотопериодической реакции на растущую длину дня, летне-осенней части – на убывающую длину дня. Северные перелетные птицы в процессе весенней миграции на подлете к Полярному кругу попадают в условия круглосуточного освещения. Сокращение длины дня после перехода от круглосуточного освещения к чередованию светлой и темной фаз суток в Субарктике начинается в середине – конце лета. На севере Субарктики часть птиц, главным образом насекомоядные виды, даже отлет начинают до наступления темных ночей. Таким образом, для птиц, годовой цикл которых контролируется фотопериодической реакцией, условия Заполярья весьма необычны. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

У субарктов выше пороговые величины чувствительности гонад к освещенности. В отличие от проникающих в Субарктику видов, прилетающих в гнездовой район с полностью сформировавшимися семенниками, субарктам требуется дополнительная засветка 24-часовым днем. Необходимость засветки полярным днем определяет и южные пределы распространения субарктов рогатых жаворонков, краснозобых коньков, подорожников и пуночек. Вне зоны полярного дня птицы не придут в состояние половой активности. Горные тундры есть на Южном, Приполярном и Полярном Урале, но южный предел распространения этих субарктов – 64 параллель, северная часть тундр Приполярного Урала, зона белых ночей, где этих птиц немного. Область регулярного гнездования начинается севернее Полярного круга. Отмечу

также, что чем длиннее день, тем раньше развивается фоторефрактерность гонад. Поэтому в Субарктике редки не только вторые кладки, но и повторные.

События послегнездового периода (послегнездовые кочевки, линька, формирование миграционного состояния) на юге Субарктики протекают при медленно сокращающемся дне, на севере – при полярном дне. В умеренных широтах условия освещения влияют главным образом на линьку – на сроки начала, полноту и темпы постювенальной линьки, на полноту и темпы послебрачной линьки. Такой фотопериодический контроль позволяет синхронизировать ход линного процесса в популяции – поздно родившиеся слетки в условиях более короткого дня начинают линьку в более раннем возрасте, заменяют меньше перьев, раньше ее заканчивают. Кормившие поздних птенцов взрослые птицы имеют более высокие темпы линьки, могут сократить полноту, больше совместить ее с выкармливанием. Подобный контроль имеют часть видов, освоивших Субарктику – белые трясогузки из северной тайги и лесотундры, луговые коньки, белобровики, сероголовые гаички, чечетки, домовые и полевые воробьи. Фотопериодический контроль постювенальной линьки найден также у пуночек Среднего Ямала **(**табл. 5**).** Но большая часть изученных нами северных воробьиных имеет эндогенный контроль сроков начала линьки и темпов линьки на начальных её этапах. В возрасте 20–30 суток независимо от фотопериодических условий содержания начиналась линька желтых и желтоголовых трясогузок, краснозобых коньков, варакушек, рябинников, весничек, теньковок, тростниковых овсянок, юрков, подорожников. Даже на северном пределе ареалов эти виды начинают линьку не позднее конца июля**.**

В особенностях контроля сроков начала линьки принципиальных различий нет. По достижении определенного возраста птицы группы фотопериодического контроля начинают линьку при круглосуточном освещении, т.е. сроки начала регенерации оперения у них также находятся под эндогенным контролем, но птицы группы эндогенного контроля не имеют фазы фотопериодического контроля, а птицы первой группы имеют. Переход от одного типа регуляции к другому может происходить на популяционном уровне, так как есть виды, у которых в южных частях ареала сроки линьки зависят от освещения, а на севере – не зависят. Для Европы это желтая трясогузка, теньковка, рябинник, тростниковая овсянка (Рымкевич, 1990). В пределах Западной Сибири такой переход найден у белой трясогузки, что позволяет говорить о тундровой (ямальской) и бореальной (нижнеобской) популяциях вида (Рыжановский, 2002).

Таблица 5

Возраст начала и длительность постювенальной линьки при экспериментальных фотопериодах у птиц Нижнего Приобья и Среднего Ямала

Вид	Фото период	Возраст, сутки						Длительность, сутки							
		20	25	30	35	40	45	30	35	40	45	50	55	60	65
A. pratensis	16с:8т*		x	x	x				x	x	x				
	22с:2т**					x	x						x	x	
A. cervinus	16с:8т	x	x					x	x						
	22с:2т	x									x	x			
M. flava	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x										x	x	
M. alba Приобье	16с:8т		x	x					x	x					
	22с:2т				x	x	x						x	x	
M. alba, Ямал	24с:0т***		x	x							x	x			
Ph. trochilus	16с:8т	x	x	x				x							
	22с:2т	x	x	x	x				x	x					
L. svecica	16с:8т	x	x							x	x				
	22с:2т	x	x								x	x	x		
T. pilaris	16с:8т		x	x								x	x		
	22с:2т		x	x											x
Fr. montifringilla	16с:8т	x	x								x	x			
	22с:2т		x	x	x									x	x
E. pusilla	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x								x	x			
C. lapponicus	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x									x	X		
Pl. nivalis, Ямал	16с:8т		x	x					x	x					
	24с:0т				x	x	x					x	x		

Примечание. * Световой режим северной тайги в середине июля, сокращающийся на 7–8 мин/сут световой день в дальнейшем. ** - Световой режим лесотундры в середине июля, сокращающийся на 7-8 минут/сут световой день в дальнейшем. *** Световой режим северных субарктических тундр – полярный день до второй половины августа

Обратите внимание в таблице 5 на ранний возраст начала линьки при 24-часовом дне трясогузок Среднего Ямала (эндогенный контроль) и разный возраст при коротком и длинном дне у трясогузок Нижнего Приобья (фотопериодический контроль). Столь же разный возраст начала линьки при разной длине дня, то есть фотопериодический контроль сроков линьки, найден у трясогузок Среднего Урала. Эндогенно контролируется возраст начала линьки у пуночек Гренландии (*Green, Summers, 1975*) и при фотопериодическом контроле у пуночек со Среднего Ямала (Рыжановский, 2015). Возможно, и на арктических российских островах гнездятся пуночки с эндогенным контролем начала линьки. Эндогенный контроль сроков линьки в условиях Субарктики адаптивен, так как независимо от длины дня

замена оперения начинается в одном и том же, как правило, весьма раннем возрасте, что способствует более ранним срокам завершения линьки и начала миграции. Не случайно он найден у рано отлетающих видов. Но поскольку он совмещает линьку с дорастанием гнездового наряда, то энергетически более затратный.

Темпы линьки определяют сроки ее окончания и начало активной миграции. Реакция линного процесса на длину дня у северных птиц весьма разнообразна. Экспериментально установлено (Рыжановский, 2008 б) белая трясогузка отвечала выраженным и достоверным изменением темпов на сокращение продолжительности дня, рябинник и тростниковая овсянка – на его увеличение. Желтая трясогузка, весничка, теньковка, овсянка-крошка, краснозобый конек отвечали изменением темпов линьки на изменение освещенности только во второй половине линного периода. Адекватная реакция темпов регенерации оперения на фотопериодические условия уже на первых ее этапах характерна для лугового конька, сероголовой гаички, юрка.

Сроки начала послебрачной линьки, вероятно, определяются весной. Полярный день на начало линьки не влияет и ограничено влияет на ее темпы. Для птиц умеренных широт показано, что в пределах определенных значений фотопериода (фотопериодического интервала), изменение темпов линьки адекватно изменению длины дня; за его пределами послебрачная линька может остановиться как при очень коротком дне, так и при очень длинном (Носков, Рымкевич, 2010). Птицы, проводящие линьку в высоких широтах, в большинстве своем не имеют верхнего предела продолжительности освещения в течение всего линного периода. Они в состоянии достаточно быстро закончить линьку и сформировать миграционное состояние при 24-часовом дне. Адаптация в виде эндогенного контроля позволяет значительному числу видов проникать на север настолько, насколько позволяют кормовые и климатические условия.

Заключение. Освоение видом всей Субарктики и юга Арктики или возникновение вида в Субарктике не ведет к редукции сезонных явлений и перестройке годового цикла. Не найдено преобразований структуры годовых циклов у видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не изменилась структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов. Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное

распространение. Это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

Список литературы

Губин В.М., Ковшарь А.Ф. 1982. О совмещении линьки и размножения у воробьиных птиц // 18-я Междунар. орнитол. конф. (Тез. докл. и стенд. сообщений). М. С. 101-102

Зимин В.Б. 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.

Рыжановский В.Н. 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 288 с.

Рыжановский В.Н. 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 3-22.

Рыжановский В.Н. 2002. Доказательства существования и границы распространения на п-ве Ямал высокоширотной популяции белой трясогузки (*Motacilla alba*) // Экология. № 2. С. 87-89.

Рыжановский В.Н. 2005. Сроки и продолжительность основных сезонных явлений в годовом цикле жизни воробьиных Субарктики на примере птиц Нижнего Приобья // Сибирский экол. журн. № 3. С. 475-487.

Рыжановский В.Н. 2006. Особенности структуры годовых циклов воробьиных птиц севера Западной Сибири // Русский орнитол. журн. № 325 С. 675-682.

Рыжановский В.Н. 2008а. О попытках гнездования некоторых видов вьюрковых на путях весенней миграции // Русский орнитол. журн. № 418. С.731-733

Рыжановский В.Н. 2008б. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // Зоологический журнал, 2008, т. 87, № 6. С. 732–747.

Рыжановский В.Н. 2014. Годовой цикл сроков, полноты и фотопериодических интервалов линьки северной варакушки (*Luscinia svecica svecica* L.) // Зоологический журнал. Т. 93. № 11. С. 1340-1344.

Рыжановский В.Н 2015. Экология рюма (*Eremophila alpestris flava* Gm.) и пуночки (*Plectrophenax nivalis* L.) в Субарктике и Арктике – сравнительный аспект // Сибирский экол. журн. № 3. С. 379-387.

Рыжановский В.Н. 2018. Годовые циклы трясогузковых (Passeriformes, Motacillidae) северо-западной Сибири: сравнительный аспект // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 559-571.

Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 304 с.

Носков Г.А. 1989. Закономерности адаптивных преобразований годового цикла у птиц // Автореф. дисс. соиск. уч. ст. доктора биол. наук. Л. 37 с.

Носков Г.А. Рымкевич Т.А. 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Изд-во Моклас. Ч. 1. С. 37-48.

Носков Г.А. Рымкевич Т.А. 1988. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Докл. АН СССР. Т. 301. №2. С. 505–508

Носков Г.А. Рымкевич Т.А 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи современной биологии. Т. 130. № 4. С. 346-359.

Green G.H. Summers R.W. 1975. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // Bird Study. V. 22, № 1. P. 9–17.

Verbeek N. 1973. Pterylosis and timing of moult of the Water Pipit // Condor. V. 75. P. 287-292.

Wolfson A. 1965. Light and endocrine events in birds: role of the dark period and circadian rhythms in the regulation of the gonadal cycle // Archives d'anatomic microscopique et de morphologie experimentale. V. 54. № 1. P. 579-600.

ANNUAL CYCLES OF PASSERIFORMES IN THE NORTH OF WESTERN SIBERIA: THE ADAPTIVE ASPECT

V.N. Ryzhanovkiy
Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg

The results of the study of annual cycles of seasonal phenomena of passerine birds from the Lower Ob and Yamal Peninsula are provided. The population by species of the entire subarctic and southern Arctic, or the emergence of a species in the subarctic, does lead neather to the reduction of phenomena nor to the restructuring of the annual cycle. No transformations were found in the structure of annual cycles in species whose northward movement is limited to subarctic tundras. The group of species penetrating into the South Subarctic from temperate latitudes is distinguished by the maximum diversity of the structure of annual cycles. Mastering the forest tundra, the species do not go beyond the limits of adaptation to the taiga zone. The structure of annual cycles of short migrants, nomadic species and species wintering in the Subarctic compared with more southern populations of these species does not changed. However, the changes that do not affect the location of the phenomena in the annual cycle are widely spread. This is a combination of phenomena that contributes to the reduction of the period from the end of the spring migration to the beginning of the autumn migration. Species linked by the origin to the Subarctic should be distinguished by a photoperiodic response from birds that are widespread and penetrate the Subarctic. Experimental and field studies show the truth of this hypothesis.

Keywords: *passerine birds, annual cycles, adaptations, Subarctic.*

Об авторе

РЫЖАНОВСКИЙ Вячеслав Николаевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института экологии растений и животных УрО РАН, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: Ryzhanovsky@ecology.uran.ru.

Рыжановский В.Н. Годовые циклы воробьинообразных птиц (*Passeriformes*) Севера Западной Сибири: адаптационный аспект // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 188-202.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 203-217.

УДК 57.024

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА УСВОЕНИЯ ЗНАКОВ У СЕРЫХ ВОРОН*

М.В. Самулеева, А.А. Смирнова
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

Исследование процесса символизации (т.е. установления отношений эквивалентности между знаком и обозначаемым – референтом) у животных вносит вклад в понимание биологических предпосылок возникновения языка человека. Для изучения факторов, влияющих на формирование эквивалентных отношений между знаком и референтом, серых ворон без предшествующего экспериментального опыта обучали использовать знаки для обозначения понятий «сходство» и «различие». Одну из четырех птиц удалось обучить по знаку “S” выбирать изображение одинаковых по размеру, а по знаку “V” — разных по размеру фигур (A→B). Тесты на перенос правила выбора на новые стимулы (сходные и различные либо по знакомому признаку — размеру фигур, либо по новому признаку — их форме) показали, что ворона связала знаки не с конкретными стимулами, а с понятиями «сходство» и «отличие». Далее эта птица справилась с тестом на понимание симметричности отношений между знаком и обозначаемым (B→A), с которым животные обычно не справляются, а также с тестом на понимание рефлексивности (A→A, B→B). Таким образом, впервые получены данные, свидетельствующие о том, что понимание симметричности и рефлексивности отношений между знаками и их референтами может возникнуть спонтанно. Полученные данные указывают на ключевую роль типа референта для формирования истинно эквивалентных отношений, а также на важность понимания симметричности в появлении другого свойства эквивалентных отношений – рефлексивности.

Ключевые слова: *эквивалентность, симметричность, рефлексивность, выбор по образцу, серые вороны.*

DOI: 10.26456/vtbio61

Введение. Способность устанавливать эквивалентные (взаимозаменяемые) отношения между исходно индифферентным для субъекта стимулом («знаком») и предметом или понятием («обозначаемым»; референтом) называют символизацией (Carr, Felce,

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант №16-04-01169).

2000; Sidman et al., 1989; Zentall et al., 2014). Эквивалентными называют (Sidman et al., 1982; Sidman, Tailby, 1982) отношения, обладающие свойствами симметричности (перестановка членов отношения R не ведет к изменению типа отношения: xRy → yRx), рефлексивности (каждый член отношения находится в таком же отношении R к самому себе: xRy → (xRx и yRy) и транзитивности (из отношения R между x и y, и между y и z следует такое же отношение R между x и z: (xRy и yRz) → xRz). Люди в процессе усвоения языка сталкиваются с многократной демонстрацией свойств эквивалентных отношений между знаками и их референтами. Вероятно, именно этот предшествующий опыт обуславливает тот факт, что в условиях эксперимента испытуемые-люди склонны считать стимулы, связанные историей подкрепления в ходе обучения, эквивалентными (Tomanari et al., 2006).

Опыт усвоения и использования языка, а, следовательно, свойств эквивалентных отношений, имеющийся у людей, затрудняет экспериментальное изучение механизмов формирования эквивалентных отношений и их отдельных свойств (Urcuioli, 2011). Моделирование и изучение этого процесса возможно в экспериментах с животными (например, Sidman et al., 1982; Tomonaga et al, 1991; Schusterman, Kastak, 1993; Frank, Wasserman, 2005; Urcuioli, Swisher, 2012; Medam et al., 2016; Soares Filho et al., 2016). В таких экспериментах животное сначала обучают выбору по условному соответствию образцу, т.е. целенаправленно формируют некие отношения между образцом и соответствующим стимулом для выбора (например, если образец А, то выбирай стимул В, а если образец В, то выбирай стимул С), а затем в тесте оценивают возможность спонтанного появления новых отношений: например, между образцом В и стимулом А (отношение симметричности); между образцом А и стимулом А (отношение рефлексивности); между образцом А и стимулом С (отношение транзитивности; Sidman, Tailby, 1982; Sidman et al., 1982).

К настоящему времени показано, что высокоорганизованные животные, в том числе птицы - врановые и попугаи, способны выполнять основные операции мышления (обобщение и абстрагирование, сравнение, основанное на оценке сходства и различия; анализ и синтез), оперировать понятиями и обучаться использованию знаков-символов для их обозначения (Zentall et al., 2008; Pepperberg, Gordon, 2005; Смирнова и др., 2002; Смирнова, 2011). Мозг птиц длительное время считали принципиально более примитивным по сравнению с мозгом млекопитающих из-за отсутствия в нем шестислойной новой коры. В настоящее время это представление пересмотрено (Reiner et al., 2004; Jarvis et al., 2005; Gunturkun, Bugnyar, 2016; Briscoe et al., 2018). Обнаружено, что среди молодых структур паллиума имеются гомологи новой коры, выполняющие аналогичные с

ней функции (Gunturkun, Bugnyar, 2016; Briscoe et al., 2018), и, несмотря на вчетверо меньший абсолютный вес полушарий, число нейронов в структурах паллиума у врановых и попугаев примерно такое же, как у некоторых приматов (макак и капуцинов; Olkowicz et al, 2016). Таким образом, данные о сложности поведения этих птиц перестали противоречить представлениям о строении их мозга.

Большая часть данных о способности животных к символизации получена на приматах и некоторых других млекопитающих. Данных о подобных способностях птиц гораздо меньше. Большая часть из них получена благодаря многолетним экспериментам Ирен Пепперберг (Pepperberg, 1987, 2006; Pepperberg, Gordon, 2005; Pepperberg, 2013; Пепперберг, 2017), которой при помощи особой методики удалось обучить серых жако (*Psittacus erithacus*) не только произнесению слов устной английской речи, но и пониманию их значения. Пепперберг впервые показала, что попугаи способны установить истинно эквивалентные отношения не только между знаками и конкретными объектами, но и между знаками и понятиями (Pepperberg, 2013). В числе прочего Пепперберг исследовала способность жако по кличке Алекс усвоить эквивалентность множеств, содержащих от 1 до 6 элементов (A), и двух типов знаков для обозначения числа элементов в них — слов-числительных (B) и арабских цифр (C) (Pepperberg, 1987, 1994; 2006; Pepperberg, Gordon, 2005). Попугая обучили называть числительное (B), соответствующее числу предъявляемых объектов (A): A→B. После этого он справился с тестом на симметричность отношений (Pepperberg, Gordon, 2005): без дополнительного обучения выбирал множество, соответствующее устному числительному (B→A).

Результаты, продемонстрированные Алексом, можно считать выдающимися, поскольку животные с тестом на понимание симметричности отношений обычно не справляются (например, Sidman et al., 1982; Dugdale, Lowe, 2000). Это во многом обусловлено тем, что обычно при обучении выбору по условному соответствию образцу используют несколько пар стимулов, формируя тем самым у животного несколько правил выбора типа «если …, то …», которые являются заведомо однонаправленными. Эта однонаправленность обусловлена еще и тем, что местоположение (и/или время предъявления) образца или стимулов для выбора является одной из их важных характеристик, не менее значимой чем изображение на них (Lionello-DeNolf, Urcuioli, 2002; Frank, Wasserman, 2005; Urcuioli, 2008). Положительный результат в тесте на симметричность отношений удалось получить лишь в нескольких исследованиях, в которых животных так или иначе приучали к тому, что образец и стимулы для выбора могут меняться ролями, и тем самым демонстрировали возможность симметричных отношений (Tomonaga et al, 1991; Frank, Wasserman, 2005).

Ранее мы обнаружили Смирнова и др., 2013), что серая ворона (*Corvus cornix*) и венесуэльский амазон (*Amazona amazonica*) после обучения выбору по условному соответствию образцу (если образцом было изображение буквы «S», птицу подкрепляли за выбор пары фигур одной формы и одинакового размера, а если «V», то за выбор пары фигур разного размер) справились с тестом на понимание симметричности отношений (81,9% и 77,8%, $p>0.05$, $n=24$). Эти птицы ранее были обучены обобщенному (т.е. применимому к любым новым стимулам) правилу выбора по сходству с образцом. Такое обучение можно рассматривать как демонстрацию симметричности и рефлексивности, и, возможно, именно этот опыт оказал влияние на результат теста.

Для того, чтобы выяснить, действительно ли положительный результат теста был обусловлен ранее усвоенным обобщенным правилом выбора по сходству с образцом, следующий аналогичный эксперимент провели с воронами без предшествующего экспериментального опыта (Самулеева, Смирнова, 2017). Этих ворон удалось обучить выбору по условному соответствию образцу только при использовании на каждой стадии обучения лишь двух вариантов стимулов для выбора (сначала пары кругов одинакового или разного размера, потом эллипсов, потом треугольников и т.д.). Первый тест на понимание симметричности отношений провели после того, как вороны достигли критерия обученности с первой парой стимулов — кругами. Обе вороны с ним не справились (54.2% и 43.8%, $p>0.05$, $n=48$). После завершения обучения со всеми 12 стимулами провели второй тест на понимание симметричности отношений. В этом тесте доля правильных решений у одной из ворон была лишь немного выше случайного уровня (64.6%, $p=0.02$, $n=48$), тогда как у другой птицы — не отличалась от случайного уровня (50.0%, $p>0.05$, $n=48$). Проведенные далее тесты на перенос правила выбора на новые стимулы как той же, так и новой категории показали, что птицы связали знаки «S» и «V» не только с конкретными стимулами, использованными при обучении, но и с понятиями “сходство” и “различие”. После этого провели третий тест на понимание симметричности отношений, с которым справились обе вороны (79.2%, $p<0.001$ и 66.7%, $p=0.03$, $n=24$). Положительный результат третьего теста на симметричность отношений мог быть обусловлен двумя факторами: либо тем, что во время двух предыдущих тестов на симметричность птицам продемонстрировали, что образец и стимулы для выбора могут меняться местами (несмотря на то, что в таких тестовых пробах подкрепляли любой выбор — как “правильный”, так и “неправильный”); либо тем, что к моменту проведения третьего теста птицы связали знаки «S» и «V» с понятиями «сходство» и «различие» (Самулеева, Смирнова, 2017).

Целью данной работы, продолжающей исследование механизмов символизации у серых ворон, было выяснить, могут ли вороны справиться с тестами на симметричность и рефлексивность отношений между «знаком» и «обозначаемым» без предварительной демонстрации возможности таких отношений.

Методика. Исследования проводили на четырех серых воронах разного возраста (старше двух лет). Три птицы не имели никакого предшествующего экспериментального опыта; у одной вороны был экспериментальный опыт, не имеющий отношения к выбору по сходству или по условному соответствию с образцом. Руководствовались правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных (приказ Минздрава СССР №755 от 12 августа 1977 г). Птицы содержались в вольере на открытом воздухе. В ходе экспериментов в их ежедневном рационе при необходимости уменьшали долю кормов, содержащих белки животного происхождения.

На время эксперимента каждую птицу помещали в отдельную клетку (размером 70×35×35 см), оборудованную присадой и поилкой с водой. В ходе опыта в клетку с птицей с помощью рукоятки длиной 30 см вдвигали “поднос” (пластину текстолита размером 20×30 см) с двумя кормушками (5.0×3.7 см) на его краях. Обе кормушки были накрыты ламинированными картонными карточками (70×70 мм) – стимулами для выбора. Между ними на середину подноса помещали карточку-образец. Подкрепление (двух личинок мучного хрущака) помещали в кормушку, накрытую карточкой, которая условно (т.е. по произвольному решению экспериментатора) соответствовала образцу.

Подготовку подноса к предъявлению (в ходе которого двух личинок мучного хрущака помещали в одну из кормушек; накрывали обе кормушки стимулами для выбора и помещали между ними образец) производили вне поля зрения вороны. Чтобы дать птице возможность рассмотреть предъявляемые ей стимулы, поднос на 3-5 с помещали снаружи от клетки так, чтобы ворона уже могла его видеть, но еще не могла дотянуться до карточек, накрывающих кормушки. После того, как птица осуществляла выбор и съедала подкрепление (или убеждалась в его отсутствии в выбранной кормушке), поднос извлекали из клетки, тем самым не давая птице возможности открыть вторую кормушку. Если в течение 2 мин птица не выбирала ни одну из кормушек, поднос также извлекали из клетки. Число проб в день зависело от уровня заинтересованности птиц (в среднем — 40).

Во время опыта экспериментатор находился сбоку от клетки с птицей за непрозрачным экраном (70×40 см), который во время осуществления выбора не позволял птице и человеку видеть друг друга. Таким образом, возможность неосознанного влияния экспериментатора

на выбор была сведена до минимума. Экспериментатор оценивал результат выбора, заглядывая за экран, уже после того, как выбор был сделан (после того как слышал звуки, свидетельствующие об открывании одной из кормушек).

При обучении выбору по условному соответствию образцу использовали два стимула-образца: на одном на белом фоне была изображена зеленая буква «S», а на другом — буква «V». На каждом из 12 стимулов для выбора на белом фоне была изображена пара черных геометрических фигур одной формы одинакового или разного размера. Суммарные площади пар фигур на стимулах были выровнены. Если образцом было изображение буквы «S», птицу подкрепляли за выбор пары фигур одинакового размера, а если образцом было изображение буквы «V», то за выбор пары фигур разного размера. Обучение проводили до достижения критерия обученности – не менее 80% правильных выборов в 96 пробах подряд ($p<0.0001$).

В тестах, которые проводили после завершения обучения, собственно “тестовые пробы” (в которых использовали новые стимулы или меняли местами образцы и стимулы для выбора) чередовали с “фоновыми” (ранее уже использованными): каждая тестовая проба следовала после трех фоновых. В тестовых пробах личинок мучного хрущака помещали в обе кормушки. В фоновых пробах, как и при обучении, подкрепляли только “правильный” выбор.

Комбинации стимулов на каждом этапе эксперимента предъявляли в заранее организованной последовательности, в которой квазислучайно меняли как положение подкрепляемого стимула для выбора (в восьми последовательных пробах он четыре раза был слева и четыре раза справа, и при этом на одной стороне не больше двух раз подряд), так и тип образца (в четырех пробах из восьми это было изображение буквы «S», а в других четырех — буквы «V», при этом один и тот же образец использовали не более двух раз подряд).

Эксперимент включал следующие этапы:

I. Обучение выбору по условному соответствию образцу:

1. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора - пары кругов одинакового и разного размера.
2. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора - пары эллипсов одинакового и разного размера.
3. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора - пары квадратов одинакового и разного размера.
4. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора — пары прямоугольников одинакового и разного размера.
5. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора — пары равносторонних треугольников одинакового и разного размера.

6. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора — пары равнобедренных треугольников одинакового и разного размера.
7. Образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора — все 12 ранее использованных стимулов (пары кругов, эллипсов и т.д.).

II. Тесты на перенос правила выбора на новые (ранее не использованные) стимулы

1. Тест с новыми стимулами знакомого типа (сходные и различные по знакомому признаку — размеру фигур). Образцы — изображения букв “S” и “V”. Стимулы для выбора в 24 тестовых пробах — изображения пар фигур одинакового и разного размера шести новых форм (12 стимулов). Стимулы для выбора в 72 фоновых пробах — те же, что были использованы при обучении (6 изображений пар фигур одинакового размера и 6 изображений пар фигур разного размера).

2. Тест со стимулами нового типа (сходные и различные по новому признаку — форме фигур). Образцы — изображения букв “S” и “V”. Стимулы для выбора в 24 тестовых пробах — 12 изображений пар фигур одной формы и 24 изображения пар фигур разной формы (в каждой паре фигуры разного размера). Стимулы для выбора в 72 фоновых пробах — 12 изображений пар фигур одинакового размера и 12 изображений пар фигур разного размера.

III. Тест на понимание симметричности отношений. В 24 тестовых пробах образцы — 12 изображений пар фигур одинаковой формы и 12 изображений пар фигур разной формы (в каждой паре фигуры одинакового размера); стимулы для выбора — изображения букв “S” и “V”. В 72 фоновых пробах образцы — изображения букв “S” и “V”; стимулы для выбора — 12 изображений пар фигур одинаковой или разной формы (в каждой паре фигуры одинакового размера).

IV. Тест на понимание рефлексивности отношений.

Тест состоял из трех частей. В тестовых пробах образец был идентичен одному из стимулов для выбора. В первых двух частях в тестовых пробах и образцами, и стимулами для выбора служили изображения 12 пар фигур одинаковой или 12 пар фигур разной формы (в каждой паре фигуры были одинакового размера). В первой части в 24 тестовых пробах на одном из стимулов для выбора были изображены пары фигур одинаковой формы, а на другом — разной (например, два треугольника на одном и треугольник с кругом на другом). Во второй части в 24 тестовых пробах на обоих стимулах для выбора были изображены пары фигур либо одинаковой, либо разной формы (например, два креста на одном и два круга на другом; или круг и крест на одном и треугольник и полумесяц на другом). Таким образом, в первой части теста “неправильный” стимул для выбора относился к другой категории (например, если на образце и “правильном” стимуле

для выбора были изображены фигуры одной формы, то на “неправильном” — разной), а во второй части теста — к той же категории. В каждой из этих двух частей теста в 72 фоновых пробах образцом было либо изображение букв “S” или “V”, а стимулами для выбора — изображения пар фигур одинаковой или разной формы (12 изображений пар фигур разной формы и 12 изображений пар фигур одинаковой формы; в каждой паре фигуры были одинакового размера); либо образцом было изображение этих же пар фигур, а стимулами для выбора — буквы “S” или “V”.

В третьей части теста на рефлексивность отношений в 48 тестовых пробах образцами и стимулами для выбора в половине случаев служили буквы “S” и “V”, а в другой половине — цифры от 1 до 8 (цифры были использованы как изображения линий определенной формы). Фоновые пробы были такие же, как описано выше (всего 144).

Для статистического анализа данных использовали программу “STATISTICA for Windows” (версия 7): уровень достоверности правильных решений оценивали для биномиального распределения (“Binomial distribution probability calculator”); достоверность различий между долями правильных решений вычисляли с помощью метода определения ошибки разности между выборочными долями по критерию Стьюдента (“Difference between two proportions”).

Результаты.

I. Обучение выбору по условному соответствию образцу

Обучение четырех новых ворон выбору по условному соответствию образцу с двумя стимулами для выбора (парами кругов одинакового или разного размера) было очень длительным. Две вороны погибли от эпизоотии кокцидиоза после того, как с ними было выполнено 6240 и 6288 проб соответственно. Критерия обученности (не менее 80% правильных выборов в 96 пробах подряд; $p<0.0001$) ни одна из этих двух птиц не достигла, но у обеих были отмечены многократные эпизоды достоверно неслучайного выбора ($p<0.01$, $n=48$), после которых доля правильных решений вновь снижалась до случайного уровня. Другие две вороны (Крокус и Глазик) достигли критерия обученности с двумя стимулами для выбора (парами кругов одинакового или разного размера) за 6624 и 3168 проб соответственно.

Затем обучение птиц выбору по условному соответствию образцу продолжили с новой парой стимулов для выбора — изображениями пар эллипсов. Ни одна из двух птиц не смогли перенести ранее усвоенный навык на новые стимулы, что свидетельствует о том, что на первом этапе обучения у них сформировались два частных правила выбора “если…, то…”, применимые только к изображениям кругов. На втором этапе Глазик достиг критерия обученности значительно быстрее — за 896 проб;

Крокус погиб от вышеупомянутой эпизоотии кокцидиоза после того, как с ним было сделано 480 проб.

На следующем этапе (стимулы для выбора — изображения пар квадратов) Глазик достиг критерия обученности с новыми стимулами за минимально возможное число проб — 96. Столь же быстро он достигал критерия обученности на следующих трех этапах обучения с тремя оставшимися парами стимулов: прямоугольниками, равносторонними и равнобедренными треугольниками (184, 96 и 96 проб соответственно), а также на заключительном этапе обучения, на котором чередовали все шесть пар стимулов для выбора (96 проб). Результаты третьего и последующих этапов свидетельствуют о том, что после обучения с парами кругов и эллипсов ворона усвоила особую роль образца как знака, указывающего на подкрепляемый стимул для выбора, и сформировала обобщенное правило выбора, которое далее она успешно применяла к новым стимулам.

II. Тест на перенос правила выбора на новые стимулы знакомого типа

Для того, чтобы выяснить, действительно ли птица связала знаки “S” и “V” не только с изображениями конкретных использованных при обучении стимулов, но и с понятиями «сходство» и «различие», далее провели тесты на перенос правила выбора на новые стимулы. Ворона справилась с обоими тестами — доли правильных выборов в тестовых пробах составили 83.3% (n=24; p=0.0001) и 70.8% (n=24; p=0.011) и не отличались от доли правильных выборов в фоновых пробах: 86.12% (n=72; p<0.0001) и 84.79% (n=72, p<0.0001) в первом и втором тесте соответственно.

III. Тест на понимание симметричности отношений

Результаты теста на понимание симметричности отношений, в котором образцы и стимулы для выбора впервые поменяли местами оказались положительными — доля правильных выборов в тестовых пробах составила 95,8% (n=24, p<0,0001) и не отличалась (p=0.3183) от доли правильных выборов в фоновых пробах: 93.1% (n=72, p<0.0001).

IV. Тест на понимание рефлексивности отношений

Серая ворона справилась со всеми тремя вариантами теста на понимание рефлексивности отношений. Доли правильных решений в первой и второй частях теста не отличались друг от друга (p=0,3588): 79.2% (n=24, p=0.0008) и 83.3% (n=24, p=0.0001) соответственно. В третьей части теста доля правильных решений в пробах со знакомыми изображениями букв “S” и “V” (75%; n=24, p=0.003) достоверно не отличались (p=0.1365) от доли правильных решений в пробах с новыми для птицы изображениями цифр (87.5%; n=24, p<0.0001). Суммарная доля правильных решений в первой и второй частях теста (81.25%, p<0.0001; n=48) не отличалась (p<0.0001) от таковой в третьей части

теста (81.25%, $p<0.0001$; $n=48$). Доля правильных выборов во всех тестовых пробах (81.3%, $n=96$, $p<0.0001$) не отличалась ($p=0.3828$) от таковой во всех фоновых пробах (79.9%, $n=288$, $p<0.0001$).

Обсуждение полученных результатов. Серая ворона, которой ранее не демонстрировали возможность симметричных отношений, без дополнительного обучения смогла совершить правильный выбор между знаками “S” и “V” в качестве стимулов для выбора по образцу — изображению пар фигур одинаковой или разной формы. Т.е. она продемонстрировала понимание симметричности отношений между знаком и обозначаемым. Ранее понимание симметричности отношений между знаком и обозначаемым спонтанно, т.е. без использования в процессе обучения каких-либо дополнительных методических приемов, продемонстрировал только серый жако Алекс (Pepperberg, 1987, 1994; Pepperberg, Gordon, 2005). Этот попугай в тесте выбирал множество, число элементов в котором соответствовало называемому экспериментатором устному числительному, после того как его обучили называть слово-числительное, соответствующее числу предъявляемых объектов. Но у Алекса был богатый предшествующий опыт продуктивного и рецептивного использования десятков знаков — слов устной английской речи, а, следовательно, он получал опыт того, что знак и обозначаемое могут меняться местами. Результаты других исследований свидетельствуют о том, что у животных понимание симметричности отношений как правило спонтанно не возникает. Животные справлялись с тестом на понимание симметричности отношений только в том случае, если тесту на симметричность кроме обучения выбору по условному соответствию образцу предшествовало дополнительное обучение, включающее демонстрацию возможности либо симметричных, либо рефлексивных отношений (Tomonaga et al, 1991; Schusterman, Kastak, 1993; Frank, Wasserman, 2005; Urcuioli, 2008; Urcuioli, Swisher, 2015).

Мы полагаем, что положительный результат теста на симметричность отношений в нашем исследовании обусловлен типом референта, которым были не конкретные стимулы, а понятия «сходство» и «различие». Мысленные категории (понятия) в отличие от конкретных стимулов в меньшей степени привязаны к конкретным пространственным и временным параметрам, а именно изменение места и порядка предъявления стимулов в тесте на симметричность считают основной причиной отрицательного результата теста на симметричность у животных (Frank, Wasserman, 2005; Urcuioli, 2008). Референтами знаков “S” и “V” стали именно понятия благодаря тому, что в ходе обучения мы по очереди использовали 6 пар стимулов — пар кругов, эллипсов и т.д. одинакового или разного размера, и каждому знаку соответствовали стимулы одного класса (знаку “S” — одинаковые

по размеру фигуры; знаку “V” — разные по размеру фигуры). В поддержку гипотезы о ключевой роли типа референта свидетельствуют и данные, полученные на сером жако Алексе (Pepperberg, 1987, 1994; Pepperberg, Gordon, 2005; Пепперберг, 2017), у которого обозначаемым также были понятия. Мнение о том, что формированию эквивалентных отношений, вероятно, способствует обучение соответствию между знаком и целым классом референтов высказывали и другие авторы (Medam et. al., 2016), аргументируя это тем, что в языке обозначаемым является не отдельный объект, а обобщенное представление о классе объектов (понятие). Благодаря тому, что референтами знаков “S” и “V” стали понятия «сходство» и «различие» в тесте на понимание симметричности отношений в качестве образцов мы смогли применить новые стимулы, принадлежащие к той же категории, что и ранее использованные (изображения пар геометрических фигур). Такой способ организации теста также мог повлиять на его результат, поскольку новые стимулы, в отличие от знакомых, не были привязаны к конкретному месту предъявления.

Ворона, связавшая знаки “S” и “V” с понятиями сходство и различия, и справившаяся с тестом на понимание симметричности отношений, продемонстрировала положительный результат в тесте на рефлексивность (А—А, В—В). Она без дополнительного обучения выбирала стимул сходный с образцом: изображение пары фигур по такому же изображению в качестве образца и знак (S” или “V) — по такому же знаку-образцу. Сходные результаты были получены и в предыдущем эксперименте (Самулеева, Смирнова, 2017): ворона, связавшая знаки “S” и “V” с понятиями сходства и различия, и справившаяся с третьим тестом на понимание симметричности отношений, продемонстрировала положительный результат в первой части теста на рефлексивность (остальные части этого теста с ней провести не удалось, поскольку у нее резко снизилась доля правильных выборов в фоновых пробах, что сделало дальнейшее проведение теста невозможным). Таким образом, две птицы в двух разных экспериментальных сериях, после успешного выполнения теста на понимание симметричности, смогли оперировать еще одним свойством эквивалентных отношений — рефлексивностью. Эти результаты могут свидетельствовать о важности понимания симметричности в формировании истинно эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым: если отношения между знаком и обозначаемым стали симметричными, то знак и обозначаемое эквивалентны, а, следовательно, отношения между ними удовлетворяют и остальным свойствам — в том числе, рефлексивности. Это подтверждают данные, полученные на голубях (Urcuioli, Swisher, 2012): некоторым из них для того, чтобы справиться с тестом на рефлексивность, оказалось

достаточно обучения выбору по условному соответствию образцу с прямым и с обратным порядком стимулов (А→В, В→А), т.е. демонстрации симметричности отношений.

Заключение. Таким образом нами впервые получены данные о том, что серая ворона, которой не демонстрировали возможность симметричных отношений, продемонстрировало спонтанное понимание симметричности отношений между знаками и их референтами. На этот результат мог оказать влияние как тип референта (понятие), так и ставший возможным благодаря этому вариант организации теста на симметричность отношений – а именно, применение в нем новых стимулов. Положительный результат последующего теста на понимание рефлексивности отношений может свидетельствовать о ключевой роли понимания симметричности в появлении других свойств эквивалентных отношений (в данном случае — рефлексивности).

Список литературы

Пепперберг А. Алекс и я. 2017. М.: Языки славянских культур.

Самулеева М. В., Смирнова А. А. 2017. Оценка роли предшествующего экспериментального опыта в формировании свойств эквивалентных отношений у серых ворон // Эволюционная и сравнительная психология в России: Теория и практика исследований (коллективная монография) / Под ред. И. А. Хватова, А. Н. Харитонова. М.: Когито-Центр. С. 152-160.

Смирнова А.А. 2011. О способности птиц к символизации // Зоологический журнал. Т.90. № 7. С. 803-810.

Смирнова А.А., Лазарева О.Ф., Зорина З.А. 2002. Исследование способности серых ворон к элементам символизации // Журнал высшей нервной деятельности. Т.52. №2. С. 241-254.

Смирнова А.А., Обозова Т.А., Самулеева М.В., Зорина З.А. 2013. Способность к символизации у птиц (врановые и попугаи): усвоение символов для обозначения признаков «сходство» и «различие» // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Тезисы конференции (19 июня 2013 г.). М.: БукиВеди. С. 1-5.

Briscoe S. D., Albertin C. B., Rowell J. J., Ragsdale C. W. 2018. Neocortical association cell types in the forebrain of birds and alligators. //Current Biology. V. 28. №. 5. P. 686-696.

Carr D., Felce D. 2000. Application of stimulus equivalence to language intervention for individuals with severe linguistic disabilities // Journal of Intellectual and Developmental Disability. V. 25. № 3. P. 181-205.

Dugdale N., Lowe C.F. 2000. Testing for symmetry in the conditional discriminations of language-trained chimpanzees // Journal of the experimental analysis of behavior. V. 73. № 1. P. 5-22.

Frank A.J., Wasserman E.A. 2005. Associative Symmetry In The Pigeon After Successive Matching-To-Sample Training // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 84. № 2. P. 147-165.

Güntürkün O., Bugnyar T. 2016. Cognition without cortex // Trends in cognitive sciences. V. 20. №. 4. P. 291-303.

Jarvis E. D., Güntürkün O., Bruce L., Csillag A., Karten H. et al. 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution // Nature Reviews Neuroscience. V. 6. № 2. P. 151-159.

Lionello-DeNolf K.M., Urcuioli P.J. 2002. Stimulus control topographies and tests of symmetry in pigeons // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 78. № 3. P. 467-495.

Medam, T., Marzouki, Y., Montant, M., Fagot, J. 2016. Categorization does not promote symmetry in Guinea baboons (*Papio papio*) // Animal cognition. V. 19. № 5. P. 987-998.

Olkowicz S., Kocourek M., Lučan R.K., Porteš M., Fitch W.T., Herculano-Houzel S., Němec P. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 113. № 26. P. 7255-7260.

Pepperberg I.M. 1987. Evidence for conceptual quantitative abilities in the African grey parrot: Labeling of cardinal sets // Ethology. V. 75. №. 1. P. 37-61.

Pepperberg I. M. 1994. Numerical competence in an African gray parrot (Psittacus erithacus). // Journal of Comparative Psychology. V. 108(1). № 36.

Pepperberg I.M. 2006. Ordinality and inferential abilities of a grey parrot (Psittacus erithacus) // Journal of Comparative Psychology. V. 120. №. 3. P. 205-216.

Pepperberg I.M. 2013. Abstract concepts: data from a grey parrot // Behavioural processes. V. 93. P. 82–90.

Pepperberg, I.M., Gordon, J.D. 2005. Number comprehension by a Grey parrot (Psittacus erithacus), including a zero-like concept // Journal of Comparative Psychology. V. 119. № 2. P. 197-209.

Reiner A., Perkel D.J., Bruce L.L., Butler A.B. et al. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // Journal Comparative Neurology. V. 473. № 3. P. 377-414.

Schusterman R. J., Kastak D. A. 1993. California sea lion (Zalophus californianus) is capable of forming equivalence relations //The Psychological Record. V. 43. №. 4. P. 823-839.

Sidman M., Rauzin R., Lazar R., Cunningham S., Tailby W., Carrigan P. 1982. A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus monkeys, baboons, and children // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 37. № 1. P. 23-44.

Sidman M., Tailby W. 1982. Conditional discrimination vs. matching to sample: an expansion of the testing paradigm // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 37. № 1. P. 5-22.

Sidman M., Wynne C.K., Maguire R.W., Barnes T. 1989. Functional classes and equivalence relations // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 52. № 3. P. 261-274.

Soares Filho P.S.D., e Silva Á.J.M., Velasco S.M., Barros R.S., Tomanari G.Y. 2016. Assessing symmetry by comparing the acquisition of symmetric and nonsymmetric conditional relations in a capuchin monkey // International Journal of Psychological Research. V. 9. № 2. P. 30-39.

Tomanari G.Y., Sidman M., Rubio A.R., Dube W.V. 2006. Equivalence Classes with Requirements for Short Response Latencies // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 85. № 3. P. 349-369.

Tomonaga M., Matsuzawa T., Fujita K., Yamamoto J.H. 1991. Emergence of symmetry in a visual conditional discrimination by chimpanzees (Pan troglodytes) // Psychological Reports. V. 68. № 1. P. 51-60.

Urcuioli P.J. 2008. Associative symmetry, antisymmetry, and a theory of pigeons'equivalence-class formation // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 90. №. 3. P. 257-282.

Urcuioli P.J. 2011. Emergent identity matching after successive matching training, I: reflexivity or generalized identity? // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 96. № 3. P. 329-341.

Urcuioli P.J., Swisher M. 2012. Emergent Identity Matching after Successive Matching Training. II: Reflexivity or Transitivity // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 97. № 1. P. 5-27.

Urcuioli P.J., Swisher M. 2015. Transitive and anti-transitive emergent relations in pigeons: Support for a theory of stimulus-class formation //Behavioural processes. V. 112. P. 49-60.

Zentall T.R., Wasserman E.A., Urcuioli P.J. 2014. Associative concept learning in animals // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. V. 101. № 1. P. 130-151.

THE STUDY OF THE SIGNS LEARNING PROCESS IN HOODED CROWS

M.V. Samuleeva, A.A. Smirnova
Lomonosov Moscow State University, Moscow

The study of symbolization or sign-reference equivalence in animals makes an input in research of biological background of origin of the human language. In order to find out factors influencing the developing of sign-referent equivalence we taught experimentally naive hooded crows to use signs for denoting the concepts of “similarities” and “differences”. One of four crows successfully learned a matching-to-sample task with letters «S» and «V» as samples and images of same-sized and different-sized figures as comparisons (A—>B task). Tests with new comparison (images of figures with the same or different forms and sizes) argued that the crow did not learn certain stimuli used in training. Instead, they learned concepts of “similarities” and “differences”. The crow successfully passed the symmetry test (B—>A), which is unusual for an animal. The bird successfully passed the reflexivity test (A—>A, B—>B) as well. For the first time, experimental findings argue that symmetry and reflexivity between sign and reference can emerge

spontaneously. Our results suggest that (1) type of referent is crucial for developing the proper equivalence and (2) symmetry facilitates the appearance of reflexivity.
Keywords: *equivalence, symmetry, reflexivity, matching to sample, hooded crows.*

Об авторах:

САМУЛЕЕВА Мария Владимировна – аспирантка биологического факультета, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские Горы, д. 1, e-mail: samuleeva@gmail.com.

СМИРНОВА Анна Анатольевна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры высшей нервной деятельности, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские Горы, д. 1, e-mail: annsmirn1@gmail.com.

Самулеева М.В. Исследование процесса усвоения знаков у серых ворон / М.В. Самулеева, А.А. Смирнова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 203-217.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 218-232.

УДК 57.034

ЛИНЬКА ВОРОБЬИНЫХ КАК ИНСТРУМЕНТ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Е.Г. Стрельников
Государственный заповедник «Юганский», Угут

Статья, базируется на уникальных исследованиях линьки воробьиных птиц, освещает малоизученные проблемы внутривидовой адаптации птиц к среде обитания в центральной части Западной Сибири. Иллюстрирует возможности методики описания состояния оперения для целей орнитологического мониторинга, характеристики параметров некоторых этапов годового цикла, например, сезона гнездования, послегнездовых кочёвок и зимовки.
Ключевые слова: *линька, мониторинг, воробьиные, годовой цикл.*
DOI: 10.26456/vtbio62

Введение. При составлении программ исследования формируется раздел «Ожидаемые результаты». Однако неожиданные результаты могут оказаться гораздо более интересными и ценными. Приступая к исследованию, мы надеялись получить некую единую характеристику течения линьки в нашей географической точке. Но после обработки данных, оказалось, что модель прохождения птицами линьки в каждый год разная. В одни годы ловится много птиц, данные о которых группируются в один обширный массив, обусловленный растянутым сезоном повторного гнездования многих пар, в другой год они группируются в два массива, чётко разделяя два цикла гнездования, в третий год птиц мало и массив данных группируется вдоль узкой линии, и другие варианты. Всё это натолкнуло на мысль о возможности использования линьки как некоего инструмента, позволяющего произвести «замер» состояния популяции (популяций), являющегося отражением неких событий конкретного года. Цель статьи представить научному сообществу линьку как такой инструмент и, возможно, заинтересовать коллег этим направлением исследований. Так, в статье не ставится задачи показать взаимосвязь линьки со сроками рождения, в ней делается попытка проиллюстрировать возможности линьки как инструмента, «измеряющего» параметры конкретного сезона размножения. Поскольку за лето отлавливается большое количество птиц разного возраста и из разных территорий, то увеличивается географический охват птичьего населения, что позволяет более полно и точно оценить конкретный сезон в жизни конкретного вида в конкретной географической области.

Методика. Сбор данных о линьке воробьиных птиц проводился в Юганском заповеднике на Негусъяхском стационаре с 1988 года. Для отлова птиц использовали паутинные сети, которые на протяжении 25 лет стояли в одних и тех же позициях. Описание состояния перьевого покрова осуществляли по методике, разработанной на Ладожской орнитологической станции. В качестве характеристики прогресса линьки на участке оперения применяли показатель «объем новой генерации»: $V = \Sigma\, m_i * x_i$, где m_i доля перьев новой генерации *i*-качества, а x_i относительная длина перьев *i*-качества. Показателем полноты линьки служило значение «объема новой генерации» на момент окончания линьки $C = V_{max}$, равное доле новых выросших перьев на обследуемом участке. Для характеристики прогресса и полноты линьки перьевого покрова в целом использовали средние значения этих показателей по выбранным в анализ участкам (Носков, Гагинская, 1972; Рымкевич и др., 1987; Рымкевич Т.А., 1990). Для описания состояния оперения осматривалось 50 отделов птерилий, 3 аптерии, 19 маховых и 10 рулевых перьев.

В качестве модельных видов выбраны самые отлавливаемые мелкие воробьиные птицы. Это синехвостка (*Tarsiger cyanurus*) ─ 1999 описаний линьки, обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*) ─ 1638, славка-завирушка (*Sylvia curruca*) ─ 958, пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) ─ 1018, зяблик (*Fringilla coelebs*) ─ 441, вьюрок (*Fringilla montifringilla*) ─ 970, обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*) ─ 859. У всех этих видов постювенальная линька частичная. Не линяют маховые, рулевые, некоторые большие верхние кроющие второстепенных маховых (БВКВМ), карпальное и другие перья. Они будут меняться через год в ходе полной послебрачной линьки.

Результаты и обсуждение. По полученным данным удается проанализировать как общую картину прохождения линьки в районе исследования, так и особенности конкретного сезона. Оказалось, что прогресс линьки достаточно информативно иллюстрирует результаты сезона размножения в местных и соседних популяциях. Например, для синехвостки 2003 год дал, на наш взгляд, классическую схему послегнездовой жизни, указывающую на два цикла гнездования вида в этом сезоне (рис. 1а). Первые молодые птицы появились в отловах 7 июля. В дальнейшем данные делятся на два массива из молодых птиц, первого и второго выводка. Интервал между отловами первых молодых птиц из первого и второго массивов, которые еще не начали линять, составляет примерно 30 дней, что соответствует интервалу между первым и вторым циклами гнездования. Такие схемы выявляются и у других перечисленных видов.

Приняв эту схему за эталон, можно сравнивать данные разных лет, выявлять в какие годы проходит по два цикла гнездования, а в какие

один. Это даёт возможность выяснять и другие особенности гнездового цикла в конкретном году.

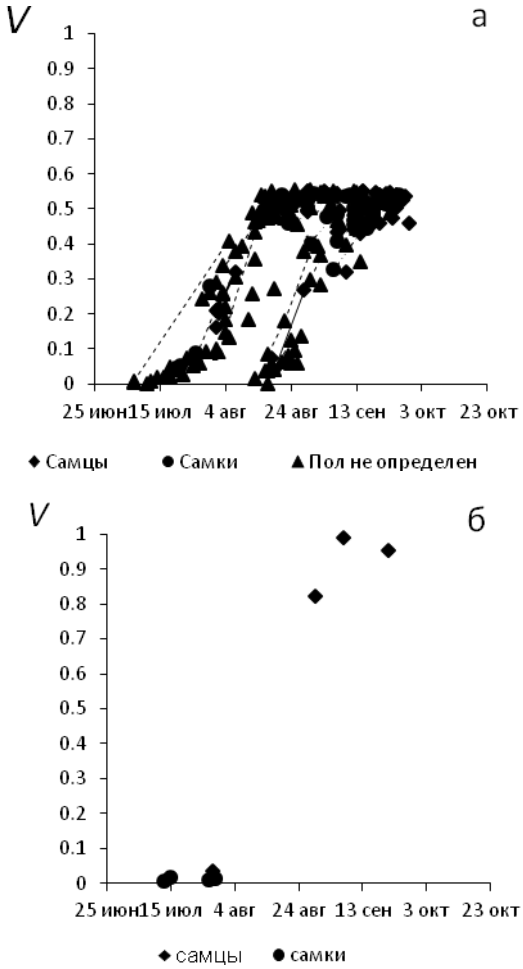


Рис. 1. Сроки линьки молодых (а) и взрослых (б) синехвосток в летне-осенний сезон 2003 года. Здесь и на рис. 2─5 сплошной линией соединены символы состояния оперения при первом и повторном отлове у самцов, пунктиром у самок и у особей, пол которых не определён.

Что касается послебрачной линьки синехвостки, то здесь тоже есть свои особенности. За все годы наблюдений мы никогда не ловили взрослых птиц в фазе активной смены оперения – только на самых первых (самки) и на самых последних этапах линьки (самцы). Например, взрослых самок мы отлавливали только в период докармливания слётков первого выводка. Во второй половине лета за 25 лет наших работ было поймано только две самки (рис.1б). Мы объясняем это тем, что после распада первых выводков самки приступают к размножению второй раз. У самок, отловленных в

сентябре, линька контурного оперения была завершена. Растущими были только 15-е и 16-е маховые перья. Взрослые самцы, имеющие синее оперение, во второй половине лета отмечаются только на гнездовых участках, на которых не производили отловов. Сети стояли за пределами гнездовых биотопов, поэтому в отловах появляются пришлые самцы из других популяций в самом конце осенней миграции на последних стадиях линьки, с завершающими рост второстепенными маховыми перьями. Отсутствие в отловах активно линяющих птиц указывает на их привязанность к гнездовым участкам во время линьки.

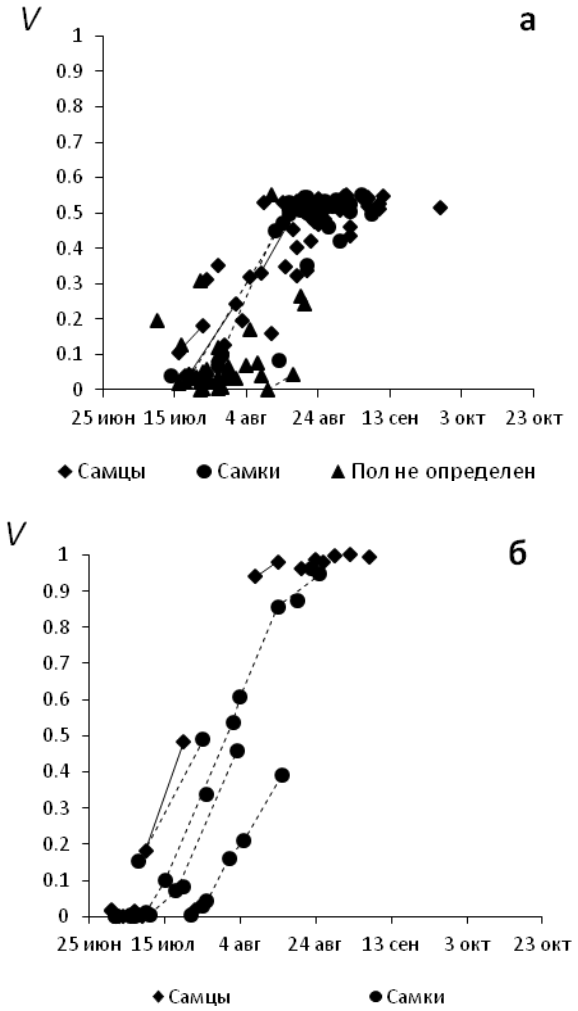


Рис. 2. Сроки линьки молодых (а) и взрослых (б) горихвосток.

У близкого к синехвостке вида, обыкновенной горихвостки, второй цикл не выявляется, хотя сезон линьки сильно растянут во времени (рис. 2а). Первые молодые горихвостки начинают

отлавливаться с 5 июля. Послебрачная линька взрослых и постювенальная линька молодых протекают одновременно и регистрируются отловами перемещающихся птиц. Следовательно, вероятность второго цикла гнездования у горихвостки мала. Удлинение гнездового сезона у этого вида происходит, по-видимому, за счёт повторных, а не вторых кладок.

У взрослых самок горихвостки первые стадии линьки проходят в окрестностях гнездовых участков, о чём свидетельствуют повторные отловы. Перелиняв на половину (достигнув значений *V* от 0,4 до 0,5), они покидают регион. Лишь одна самка держалась в окрестностях стационара в течение всей линьки. Возможно, причиной такой задержки была скрытая травма или болезнь. Взрослых самцов линяет в области гнездования заметно меньше, чем самок. Большинство самцов улетает из мест гнездования до начала смены оперения. Лишь по истечении определённого времени уже в конце осенней миграции появляется очередная волна взрослых птиц на последних стадиях линьки, которых можно отличить от молодых по растущим второстепенным маховым (15M и 16M).

У пеночки-теньковки, так же, как и у горихвостки, сезон линьки сильно растянут во времени. Данные хода линьки молодых, представленные на рисунке 3, свидетельствует о двух циклах гнездования в 1998 году. В другой сезон линьки (1992), который тоже был сильно растянут, циклы гнездования выявить затруднительно. Взрослые начинают линять на гнездовом участке, выкармливая птенцов в гнезде. После вылета птенцов взрослые, обычно самки, какое-то время сопровождают молодых. В благоприятные годы первые птенцы появляются в отловах с 10 июля. Гнёзда с кладками находили и в первой половине августа. В это время самки интенсивно линяли. В указанные выше годы (1992 и 1998) ни одна из взрослых теньковок не была отловлена повторно (рис. 4), как и сопровождаемые ею молодые птицы, что может указывать на совмещение линьки с послегнездовыми кочёвками. Самок, интенсивно линяющих и сопровождающих молодых, встречали до конца августа. Их линька протекает настолько бурно и стремительно, что они на какое-то время утрачивают способность к полёту и просто бегают по земле или скачут с ветки на ветку. Самки, воспитывающие поздние выводки, обычно не успевают сменить часть перьев и улетают, не завершив линьку. Смена не заменившихся полётных перьев переносится на следующий год. Особенно хорошо такие самки выявляются весной по контрасту в окраске и обносу оперения – не линявшие осенью перья выглядят сильно выгоревшими, контрастируя с перьями, сменившимися в ходе послебрачной линьки.

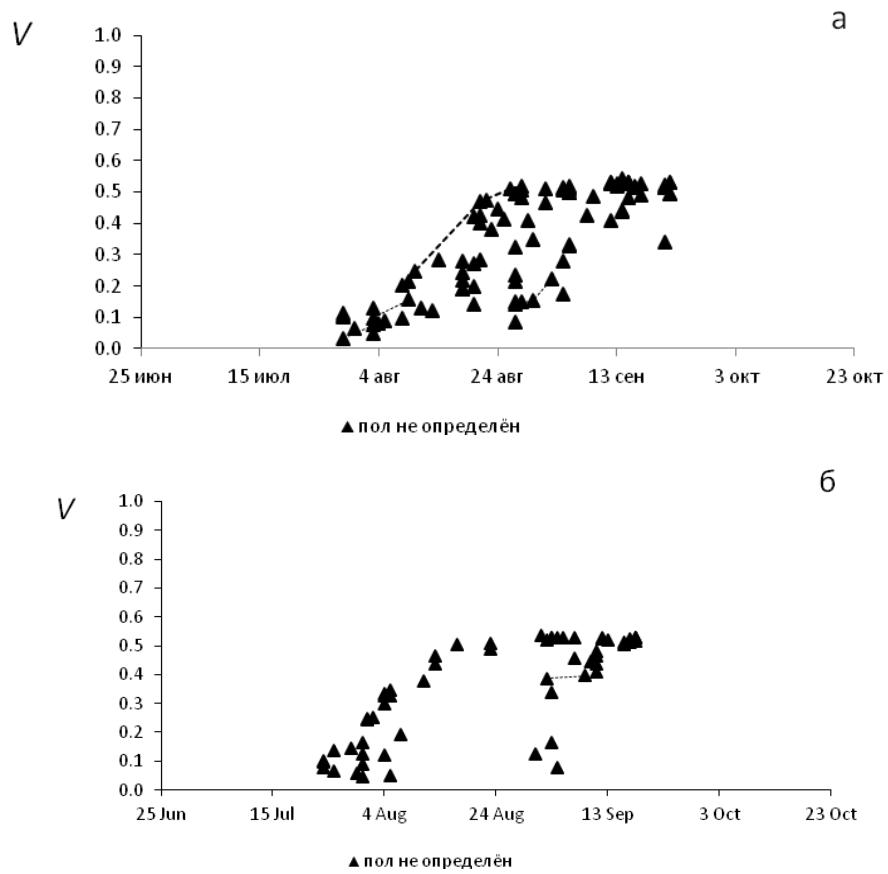


Рис 3. Сроки линьки молодых пеночек-теньковок в летне-осенний сезон 1992 (а) и 1998 (б) гг.

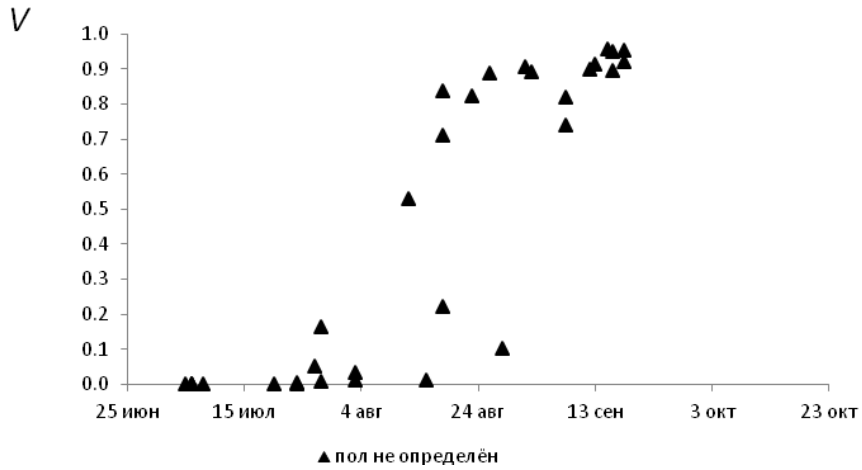


Рис. 4. Сроки линьки взрослых пеночек-теньковок в летне-осенний сезон 1992 и 1998 гг.

У славки-завирушки массивы данных по прогрессу линьки концентрируются, свидетельствуя о наличии в исследуемой географической точке одного цикла гнездования, тогда как за её пределами, на некотором удалении, возможно, было два цикла. Наиболее чётко выделены два цикла у синехвостки (рис. 1а), у теньковки (рис. 3б) в меньшей степени, у горихвостки точки объединены в один обширный массив. С 10 июля в отловах появляются первые молодые птицы. Особенностью этого вида является то, что начинают ловиться пришлые молодые птицы, завершившие первую половину (начальные стадии) постювенальной линьки. Местные выводки покидают гнездовые участки, когда птенцы ещё не обрели способность к маневренному полёту. Птенцы, окольцованные в гнёздах, в отловы практически не попадали. Взрослые птицы в большинстве своём уходили вместе с молодыми и появлялись на гнездовом участке только на следующий год. На рисунке 5б видно, что одна из особей была отловлена 18 июля на первых стадиях послебрачной линьки. Повторно она была поймана 13 августа на последних стадиях линьки. Поскольку в указанном промежутке времени птица не отлавливалась, можно предположить, что она на какое-то время покидала окрестности стационара, где были установлены сети, а позже вернулась.

Ещё одним показателем, по которому можно судить о времени вылупления птенца, является полнота линьки больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ). Возможности его применения мы исследовали на молодых птицах вьюрковых и дроздовых, у которых этот показатель варьирует в зависимости от времени вылупления. У вьюрковых в ходе постювенальной линьки меняются 4–9 проксимальных БВКВМ (крайне редко все 10), дистальные остаются юношескими. У молодых птиц, появившихся на свет в первых кладках число сменившихся БВКВМ выше, чем у птиц из поздних выводков. У дроздовых обычно линяют всего 3 проксимальных пера, крайне редко до 5, а дистальные остаются юношескими. Оказалось, что по мере приближения осени количество молодых птиц с бóльшим числом юношеских БВКВМ уменьшается, но весной на их долю приходится больший процент. В весенней выборке вернувшихся с зимовки первогодков птицы с небольшим количеством, сменившихся осенью БВКВМ, могут полностью отсутствовать или их количество минимальное. Используя этот показатель, можно судить о роли популяционного резерва, о выживаемости молодых птиц из поздних выводков.

У зяблика, первые молодые птицы появляются в отловах с 4 июля. Данные по прогрессу линьки (показатель *V*) не выявляют бицикличности гнездования, хотя повторные отловы в некоторых случаях указывают на наличие повторных (вторых) кладок. Замечено,

что к концу осенней миграции количество сменившихся БВКВМ у молодых зябликов уменьшается (рис. 6). Однако обнаруженная обратная связь между пятидневкой, в которую отлавливались птицы, и средней полнотой линьки БВКВМ статистические не доказана ─ коэффициент корреляции Спирмена равен -0,26 (p>0,05).

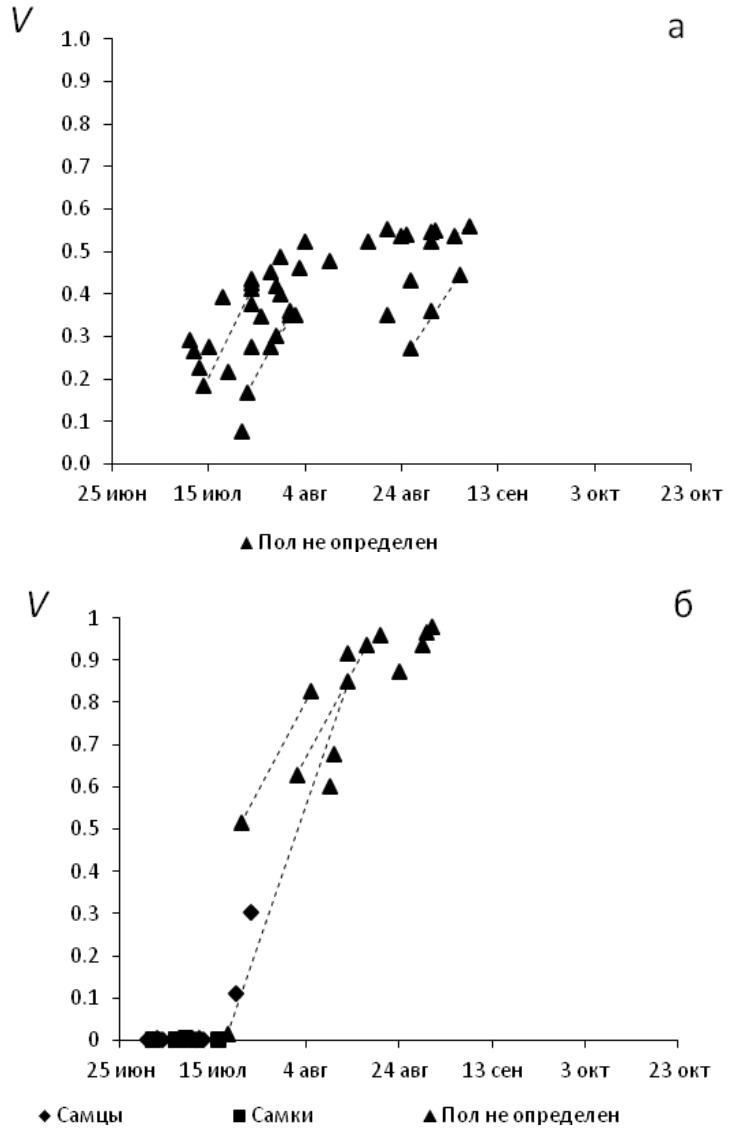


Рис. 5. Сроки линьки молодых (а) и взрослых (б) славок-завирушек в 2003 году.

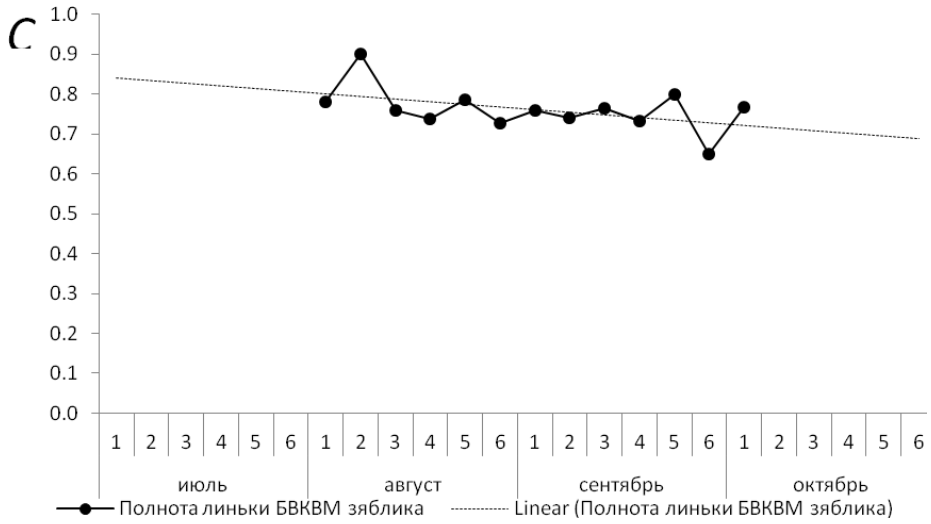


Рис. 6. Изменение показателя полноты линьки БВКВМ у зяблика в летне-осенних отловах по пятидневкам.

Полнота линьки БВКВМ первогодков зяблика была обследована у 301 особи осенью и у 94 особей весной. Оказалось, что осенью преобладают особи, у которых сменилось 8 проксимальных БВКВМ. Весной в отловах отсутствуют особи, у которых осенью сменилось 5 и меньше БВКВМ. В то же время в отловах преобладают особи, у которых осенью сменилось 9 (38,3%) и 8 (33,0%) проксимальных БВКВМ. Осенью на их долю приходится 22,9 и 32,8%, соответственно. Доля молодых, у которых сменились 8 БВКВМ оказалась примерно одинаковой как осенью, так и весной (рис.7). Молодые, у которых сменилось в ходе линьки менее 6 БВКВМ образуют группу, условно названную нами «экологический резерв».

Вьюрок относится к моноциклическим видам. Тем не менее, сезон гнездования сильно растянут во времени. Молодые птицы, недавно покинувшие гнездо, отлавливаются с 2 июля по 16 августа, когда взрослые птицы уже активно линяют, а во второй половине линьки утрачивают способность к маневренному полету. Сразу после вылета птенцов, они вместе с взрослыми включаются в послегнездовые кочевки, поэтому повторные возвраты отсутствуют. Какое-то время вьюрки не ловятся вообще. Лишь с началом массовой осенней миграции вьюрки вновь появляются в большом количестве. Такая стратегия вида объясняет низкую отлавливаемость молодых на первых стадиях постювенальной линьки и постепенное увеличение к концу осенней миграции.

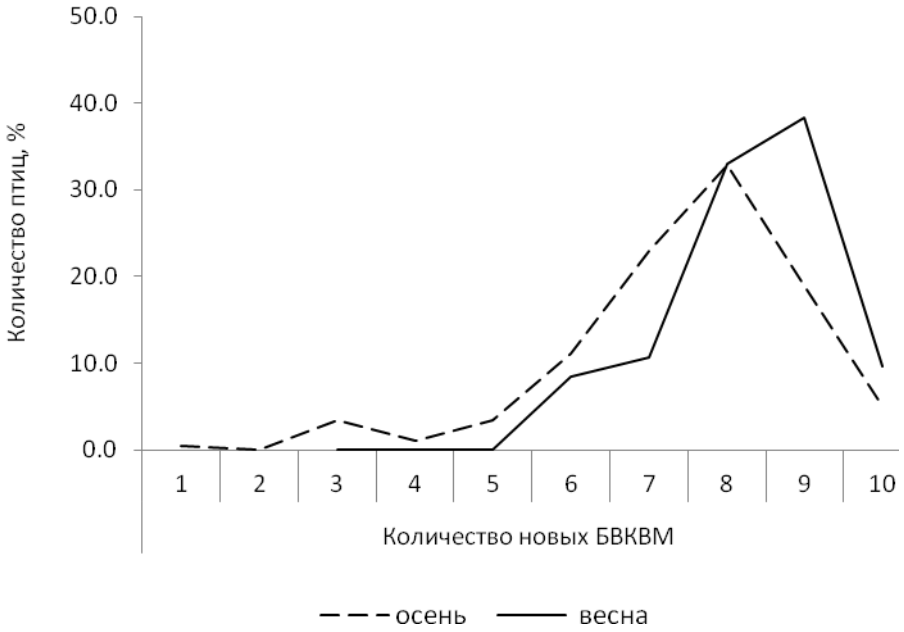


Рис. 7. Соотношение в отловах осенью и после зимовки, весной следующего года,-первогодков зяблика с разным количеством сменившихся БВКВМ.

Вьюрок меняет БВКВМ по схеме, близкой зяблику ─ по мере приближения осени и завершения осенней миграции количество сменившихся БВКВМ у молодых вьюрков уменьшается (рис. 8). У вьюрка в летне-осенний сезон связь между пятидневкой и средней полнотой линьки БВКВМ оказалась средней по силе, обратной и достоверной: коэффициент корреляции Спирмена -0,57 ($p < 0,05$).

Всего были обследованы БВКВМ у 636 первогодков вьюрка осенью и 127 весной. Осенью преобладают молодые вьюрки, у которых сменилось 7 проксимальных БВКВМ. Весной на долю особей, у которых осенью сменилось 6 и меньше БВКВМ приходится около 10%. В то же время в отловах преобладают особи, у которых осенью сменилось 8 (36,2%) и 7 (32,3%) проксимальных БВКВМ. Осенью на их долю приходится 23,6 и 40,2% соответственно (рис. 9). В отличие от зяблика, у вьюрка чаще отлавливаются прошлогодние птицы с небольшим количеством сменившихся БВКВМ.

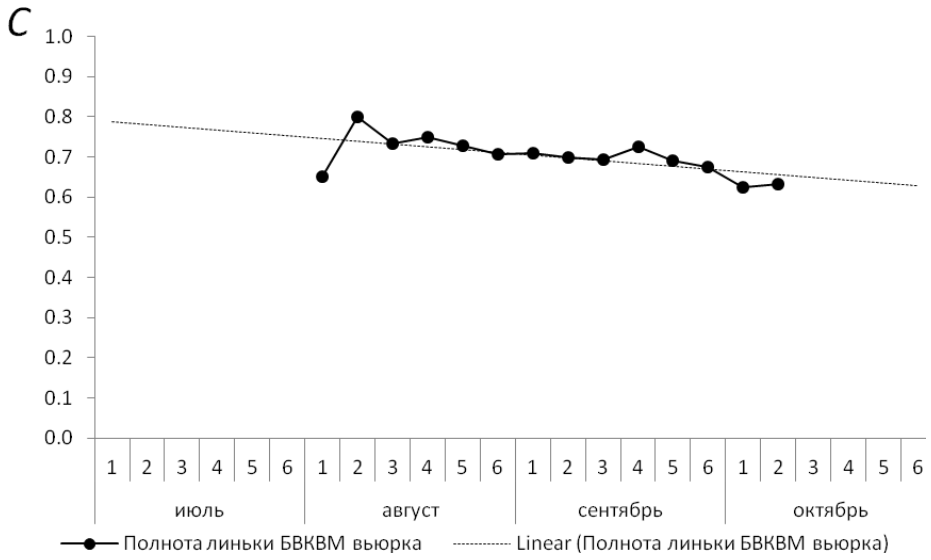


Рис. 8. Изменение полноты линьки БВКВМ у вьюрка в летне-осенних отловах по пятидневкам.

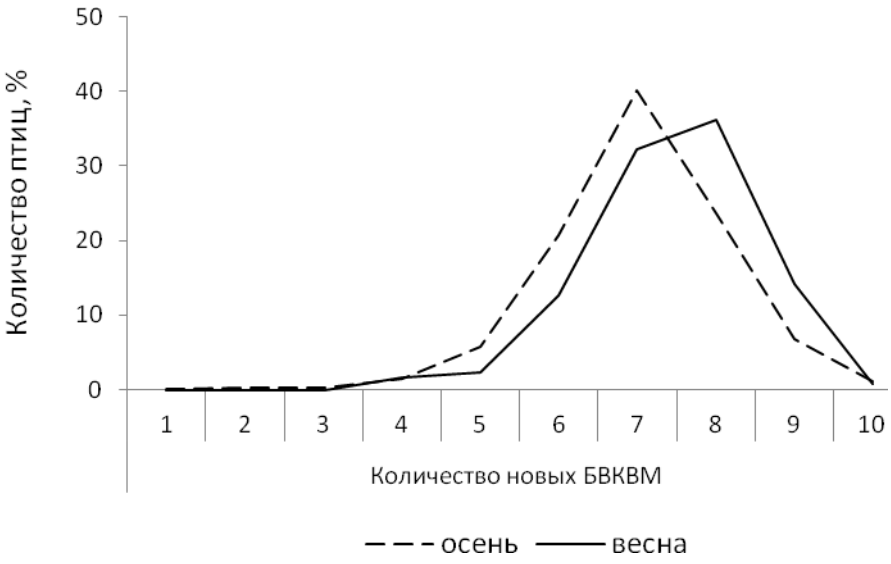


Рис. 9. Соотношение в отловах осенью и после зимовки, весной следующего года-первогодков вьюрка с разным количеством сменившихся БВКВМ.

Ещё один представитель семейства вьюрковых — снегирь — относится к группе видов с бицикличным размножением. Молодых из первых выводков отлавливали начиная с 8 июля, что несколько поздно, если взять во внимание, что ухаживание самцов за самками начинается ещё в апреле, начале мая. Сезон его гнездования сильно растянут.

Молодых птиц, у которых не началась постювенальная линька, отлавливали в последних числах августа – начале сентября. Молодую птицу, у которой не началась линька головы (без растущих перьев чёрной шапочки взрослых птиц) поймали 18 сентября. Всего были обследованы БВКВМ у 726 молодых снегирей осенью и 37 весной. Осенью на момент отлова смена БВКВМ была отмечена у 611 особей, у 115 они ещё не начали линять.

У снегиря изменение соотношения особей по количеству сменившихся, или меняющихся БВКВМ показано на рисунке 10. В целом по нисходящему тренду снегирь похож на других представителей семейства, таких как зяблик и вьюрок. Вместе с тем у снегиря в летне-осенний сезон связь между пятидневкой и средней полнотой линьки БВКВМ не доказана. Коэффициент корреляции Спирмена равен - 0,10 ($p>0,05$).

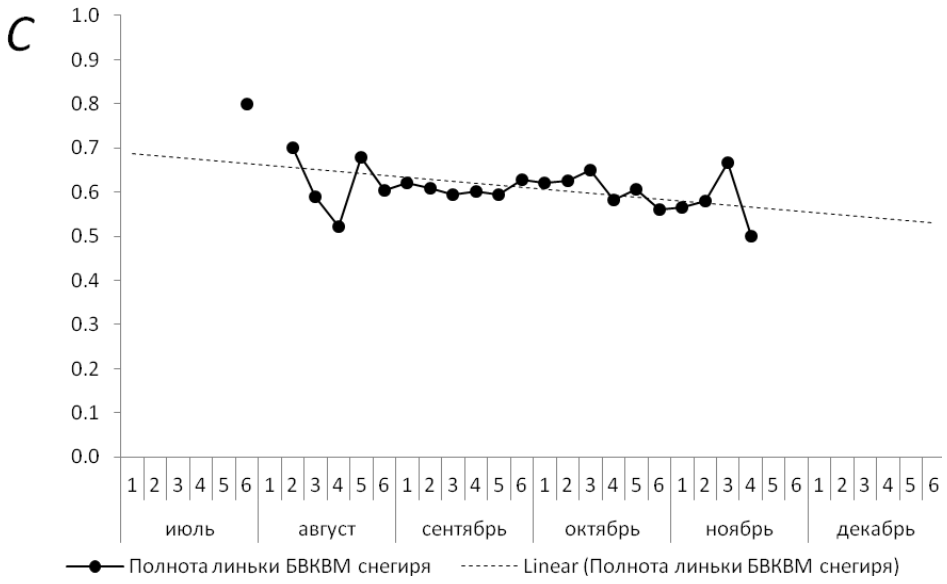


Рис. 10. Изменение полноты линьки БВКВМ у снегиря в летне-осенних отловах по пятидневкам.

Осенью у снегиря преобладают молодые, у которых сменилось 6 проксимальных БВКВМ (31,8%). Весной на долю таких птиц приходится ещё больший процент ─ 40,5. Весной доля птиц, у которых осенью сменились 7 БВКВМ, сократилась с 25,2% до 18,9%, но в группе, в которой в результате постювенальной линьки сменилось 8 БВКВМ, возросла с 7,2% до 13,5% соответственно. В группе птиц, в которой сменилось 9 БВКВМ изменения незначительные – 3,8% осенью и 2,7% весной. Весной заметно возросло количество птиц, у которых

осенью сменились все 10 БВКВМ с 2,0% до 10,8% (рис.11). Это вид, у которого достаточно высокая выживаемость отмечена и среди молодых из поздних выводков, у которых сменилось менее 6 БВКВМ. Так среди птиц с 5 сменившимися БВКВМ, отмечено сокращение с 19,5 % до 10,8. А среди птиц, у которых сменились 4 БВКВМ, отмечено сокращение с 7,0% до 2,7%. Весной среди перезимовавших снегирей не были отловлены особи, у которых осенью линяли всего три, два и одно БВКВМ.

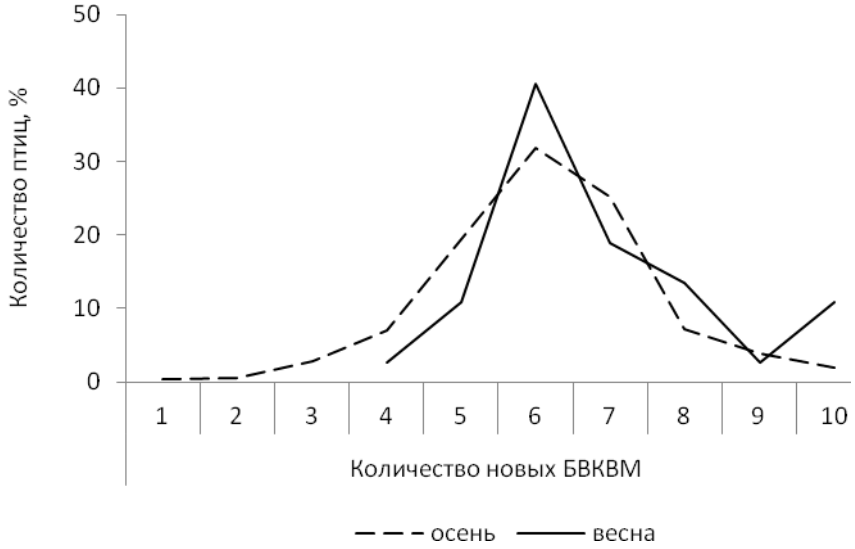


Рис. 11. Соотношение в отловах осенью и после зимовки, весной следующего года-первогодков снегиря с разным количеством сменившихся БВКВМ.

В отличие от зяблика и вьюрка, снегирь не совершает дальних перемещений. Большое их количество остаётся на зимовку, возможно, поэтому у этого вида большее количество молодых из поздних выводков с небольшим числом перелинявших БВКВМ доживает до весны.

Заключение. Линька достаточно информативно иллюстрирует результаты сезона размножения не только местных, но и соседних популяций. С помощью линьки оказалось возможным понять, сколько циклов гнездования было в анализируемом году, определить закономерности смены популяций, степень территориального консерватизма и другие аспекты гнездовой и послегнездовой жизни птиц, выживаемость на зимовках, тем самым заметно расширяя область мониторинга за тем или иным видом. Полученные схемы могут быть обусловлены ещё и положением стационара Юганского заповедника в ареале видов, в какой части миграционного потока он расположен, в какие фенологические сроки они прилетают и приступают к

гнездованию. Совокупность факторов, обуславливающих прохождение птицами отдельных периодов годового цикла и как это отражается на линьке, нам ещё предстоит проанализировать в специальных исследованиях.

Контроль за состоянием оперения позволяет более точно охарактеризовать результаты сезона гнездования в конкретной географической точке с меньшими затратами, выявляя скрытые сведения, если ограничиться только поиском гнёзд. Хотя без поиска гнёзд некоторые гипотезы так ими могут и остаться.

Автор благодарен своим учителям – В.Н. Рыжановскому, Г.А. Носкову, Т.А. Рымкевич, которые ввели меня в мир линьки у птиц. Так же выражает искреннюю благодарность Т.А. Рымкевич, принявшей активное участие в подготовке и редактировании данной рукописи и О.Г. Стрельниковой, оказывавшей многие годы помощь в отловах и прижизненной обработке птиц, в том числе и в скрупулёзном описании состояния их оперения.

Список литературы

Носков Г.А., Гагинская А.Р. 1972. К методике описания состояния линьки у птиц // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. мигр. птиц. № 7. С. 154-163.

Рымкевич Т.А., Могильнер А.И., Носков Г.А., Яковлева Г.А. 1987. Новые показатели для характеристики линьки воробьиных птиц // Зоол. журн. Т. 66, вып. 3. С. 444-453.

Рымкевич Т.А. 1990. инька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. С. 1-304.

MOULT OF PASSERINES AS A TOOL OF ORNITHOLOGICAL MONITORING

E.G. Strelnikov
Ugansky Nature Reserve, Ugut Village

The study is based on the results of original research of the molt in passerines of the central part of Western Siberia. It touches the little-studied problem of the intraspecific adaptation of birds to the environmental conditions. The article shows potentials of the plumage description method for ornithological monitoring. The method can reveal the parameters of the concrete reproductive season on the level of species.

Keywords: *moult, ornithological monitoring.*

Об авторе

СТРЕЛЬНИКОВ Евгений Григорьевич – директор Федерального Государственного Бюджетного Учреждения «Государственный природный заповедник «Юганский», 628458, с. Угут Сургутского района, Ханты-Мансийского автономного округа-Югра, ул. Заповедная, 2, e-mail: biostrele@gmail.com.

Стрельников Е.Г. Линька воробьиных как инструмент экологического мониторинга / Е.Г. Стрельников // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 218-232.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2019. № 1(53). С. 233-250.

УДК 598.441

«РАЦИОНАЛЬНОЕ» И «ИРРАЦИОНАЛЬНОЕ» В ПОВЕДЕНИИ ПТИЦ: СОЧЕТАНИЕ РАЦИОНАЛЬНО-ВЕРОЯТНОСТНОЙ И РЕЛИЗЕРНОЙ МОДЕЛЕЙ ПОВЕДЕНИЯ ПРИ ПРИНЯТИИ РЕШЕНИЯ О ВЫБОРЕ МЕСТА ГНЕЗДОВАНИЯ

С.П. Харитонов
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
Объединённая дирекция заповедников Таймыра, Норильск

Основная задача данного сообщения – описать выделенные, или классифицированные, автором три стратегии принятия птицами решения и том, гнездиться в данном месте или нет. На основании опыта работы с различными видами околоводных птиц — в 1989–1992 гг. с чайковыми птицами Восточного Сиваша, Херсонской области, Украина; с белыми совами (*Nyctea scandiaca*) и гусеобразными птицами тундры в 2000–2018 гг. в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.), северо-запад п-ова Таймыр; с озёрными чайками (*Larus ridibundus*) в 2010–2018 гг. на оз. Киёво в Московской области — обсуждается вопрос о механизмах принятия решения о месте расположения гнёзд у птиц. Выявлены три стратегии поведения при принятии решения о том, гнездиться или не гнездиться в данной местности. Первая — рационально-вероятностная. Такая стратегия обнаружена у 4-х видов гусей, они оказались способны оценивать численность песцов на разных участках тундры, а чёрные казарки могут оценивать ещё и численность леммингов. Вторая стратегия — ориентации преимущественно на сиюминутные раздражители — состоит в том, что при выборе места гнездования превалирует реакция на небольшой набор внешних сиюминутных раздражителей (релизеров), что отмечено у ряда видов чайковых Приазовья. Третья — стратегия следования консервативным поведенческим установкам («традициям») — оказалась присуща озёрным чайкам в условиях длительного существования постоянных водоёмов. Нередко птицы следуют традициям, даже если рационально-вероятностная стратегия представляется более выгодной. Степень следования трём вариантам стратегии различается у разных видов и даже разных популяций одного вида. Показано, что при помощи целенаправленного искусственного применения небольшого числа внешних раздражителей можно поменять поведенческие установки птиц, перенастроить выбор места гнездования, то есть искусственно «включить вторую стратегию». Обычных природных раздражителей для этого может быть недостаточно, приведён пример использования супер-раздражителей.

Ключевые слова: *поведение птиц, рационально-вероятностное, релизеры, место гнездования.*

DOI: 10.26456/vtbio63

Введение. Согласно современному подходу к изучению поведения животных — когнитивной этологии — у них есть способность к размышлению, оценке ситуации и выбору наиболее верной/выгодной стратегии поведения (Резникова, 2005). В европейской концепции, основанной К. Лоренцом и Н. Тинбергеном, считается, что поведением управляют одномодальные (однофакторные) раздражители (Дьюсбери, 1981). К. Лоренцом разработана так называемая гидравлическая модель поведения животных. В этой модели «бачок» (организм животного) постоянно наполняется «водой» (энергия). Существует «клапан», который может открываться только специфическими ключевыми раздражителями. При воздействии этих раздражителей срабатывает врождённый спусковой механизм. По мере накопления энергии животное проявляет аппетентное поведение, т.е. начинает искать ключевой раздражитель. Если раздражитель «откроет клапан», «вода выливается», питая энергией соответствующее врождённое поведение: это консуматорный, или завершающий, акт (Дьюсбери, 1981). Чем больше энергии накопилось и чем больше времени животное затратило на аппетентное поведение, тем более слабое воздействие ключевого раздражителя запускает завершающий акт. Хороший тому пример — при долгом отсутствии самки самец каменки может начать «спариваться» с камнем (Панов, 1978).

Если в европейской концепции считается, что животным управляют однофакторные раздражители, то согласно американской концепции животные руководствуются рационально-вероятностной стратегией поведения (25.10.2010 г., Peter Moller, The City University of New-York, обзорный доклад на Этологическом семинаре ИПЭЭ РАН – описание стратегии приведено ниже). Если ссылаться на описанную выше гидравлическую модель, то по представлению современной американской школы поведения в животном действуют не один, а много таких гипотетических «бачков».

Для иллюстрации рационально-вероятностной стратегии поведения опишем приведённый Питером Моллером эксперимент. Пусть в пруду плавает 30 уток. На одной стороне пруда человек каждые 10 секунд кидает кусок хлеба весом 5 г, а на другом — 5 г каждые 20 сек. Утки распределяются в соотношении два к одному: 20 уток будут там, где хлеб кидают раз в 10 сек, а 10 уток — там, где раз в 20 сек. Утки распределились по пруду так, чтобы каждая могла получать примерно одинаковое и максимальное количество пищи. В этом эксперименте предсказать поведение каждой утки невозможно (неизвестно, какая именно птица поплывет к первому или второму экспериментатору), но в сумме получается полностью предсказуемый результат: утки распределяются именно в таком соотношении, которое указано выше.

Животные обычно не имеют полной информации об окружающем их мире, но должны проводить оценку условий среды и принимать решения не только на текущий момент, но и на будущее. Рационально-вероятностное поведение как для индивидов, так и для коллективов, хорошо описывается теорией игр — от детерминистской к вероятностным (probabilistic) моделям, через представление о «рационально-вероятностном решателе» (Kamamba et al., 2007a, 2007b). Когда мы используем вероятностные модели, то разрыв между простым и сложным поведением исчезает. Собственно, это и называется стратегией поведения. Кроме рационально-вероятностной, мы выделяем еще две стратегии поведения: стратегия ориентации преимущественно на сиюминутные раздражители и стратегия следования консервативным поведенческим установкам («традициям»).

Методика. Работу проводили на протяжении многих лет с различными видами околоводных птиц. В 1989–1992 гг. с чайковыми птицами Восточного Сиваша, Херсонская обл., Украина; в 2000–2018 гг. с белыми совами (*Nyctea scandiaca*) и гусеобразными птицами в тундрах в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.), северо-запад п-ова Таймыр; в 2010–2017 гг. с озёрными чайками (*Larus ridibundus*) на оз. Киёво, Московская обл. На Восточном Сиваше осуществляли наблюдения за формированием колоний морских голубков (*L. genei*), а также малых (*Sterna albifrons*), речных (*S. hirundo*) и пестроносых (*Thalasseus sandvicensis*) крачек. На п-ове Таймыр наблюдали за формированием гнездовых поселений гусеобразных и белых сов и картировали места расположения гнёзд этих видов при помощи GPS-навигатора. Кроме того, удалось провести два эксперимента (один из которых длился четыре года, второй — один гнездовой сезон) по изучению реакции белых сов и чёрных казарок (*Branta bernicla*) на макеты, изображающие белых сов, заблаговременно выставленные в тундре. На оз. Киёво в течение пяти лет проведена серия экспериментов с различными зрительными и акустическими раздражителями с целью восстановления колонии озёрных чаек, которая прекратила своё существование на этом озере за 15 лет до начала наших экспериментов.

Результаты. Поведение гусей в тундре и принятие ими решения о способе гнездования.

Абиотические условия тундр (погода, уровень снежного покрова и проч.) переменчивы, но в целом относительно хорошо предсказуемы (предсказуемы пределы изменчивости температуры окружающей среды, по многолетним периодам предсказуемы предельные уровни снега и т.д.). Биотическая среда, в частности — уровень хищничества главного для птиц хищника, песца, — гораздо менее предсказуема. В серии работ было показано, что белолобые гуси (*Anser albifrons*),

чёрные и краснозобые казарки (*Branta ruficollis*) могут оценивать численность песца в каждый конкретный сезон, а чёрные казарки могут оценивать и численность леммингов (Сыроечковский, 1999; Харитонов и др., 2008, 2013). Последнее им необходимо, чтобы выбрать верную дистанцию от гнезда белой совы для постройки своего гнезда: необходимо загнездиться достаточно близко, чтобы находиться в защитной зоне вокруг гнезда белой совы (самцы этого вида хорошо защищают свою территорию от песцов) и, в то же время, достаточно далеко, чтобы не пострадала кладка и не быть съеденными самим при нападении самки совы, если численность леммингов окажется недостаточной для питания совиного выводка. Нами было показано, что чёрные казарки располагают свои гнёзда вокруг гнезда совы вполне рационально. Среднее расстояние от гнезда совы до гнёзд чёрных казарок было связано с численностью леммингов и песцов в районе гнездования (Харитонов и др., 2008, 2013). В этом случае мы наблюдаем такую стратегию при выборе гнездового места, которую можем рассматривать как рационально-вероятностную.

Однако, часть чёрных казарок поступали иначе, ориентируясь только на небольшой набор зрительных раздражителей. Именно этой причиной мы можем объяснить возникновение поселений казарок из 1–4 гнёзд как возле гнёзд зимняков (*Buteo lagopus*), которые являются плохими защитниками от песца, так и вокруг токовой точки самца тундряной куропатки (*Lagopus mutus*), видимо напоминающего своей окраской самца белой совы, и даже около белого пенопластового ящика из-под метеозонда (Харитонов и др., 2008). Выбор места для гнездования с опорой только на небольшое число внешних, вероятно ключевых раздражителей (релизеров) оказывается инадаптивным — все такие гнезда были разорены песцами.

Дополнительный материал для оценки роли релизеров дали наши полевые эксперименты. Роль релизеров играли макеты белых сов, предварительно выставленные в тундре в 2012 г. С их помощью удалось повлиять на выбор места гнездования двух пар белых сов в 2016 г. и вызвать реакцию пары чёрных казарок, выбиравших место для устройства гнезда. Макеты белых сов были изготовлены из отшлифованных морем деревянных болванок, покрашенных в белый цвет с нанесёнными чёрной краской изображениями глаз и клюва. Макеты не были точной копией белых сов, поскольку при их изготовлении мы руководствовались наблюдениями одного из основателей этологии Н. Тинбергена. Он выяснил, что важным является не точное соответствие модели общему виду особи, а соответствие макета по цвету или форме некоторым частям её тела, которые, будучи утрированными, играют роль ключевых раздражителей (Тинберген, 2012). В его экспериментах самец зарянки (*Erithacus rubecula*) бросался

в драку с «соперником», роль которого играл кусок ваты, окрашенный в оранжевый цвет, как грудь самой зарянки. А самцы гуппи (*Poecilia reticulata*) с красной грудью реагировали на проходящие за окном трамваи красного цвета (Тинберген, 2012).

Для того чтобы понять ход и результат нашего эксперимента, необходимо остановиться на особенностях гнездования белых сов на Таймыре. Они гнездятся при высокой численности леммингов, вроде бы случайно распределяясь по тундре. Однако, нам удалось выявить так называемые территориальные ячейки белых сов: участки без чётких границ, поскольку у охраняемых территорий птиц обычно четких границ не бывает, на которых в разные года гнездятся белые совы. Если они решили загнездиться в данном районе тундры в конкретном году, то это будет не случайно выбранное место, а одна из указанных территорильных ячеек (Харитонов и др., 2005). При этом непонятно, чем руководствуются белые совы, каждый раз «попадая» в одни и те же ячейки, хотя между двумя последовательными гнездованиями на них может пройти более 10 лет, и пары гнездящихся здесь в разные годы сов очевидно разные. Место расположения прошлого гнезда в этих случаях не играет роли: совы гнездятся либо на плоских камнях, после чего от гнезда не остаётся ни малейшего следа, либо, если гнездо располагалось на траве, то птенцы так утаптывают это место, что оно на многие годы становится непригодным для устройства следующего гнезда.

В ходе четырёхлетнего эксперимента на одной из таких территориальных ячеек был поставлен макет «вертикально сидящий самец», а на другой — макет насиживающей самки; вокруг неё на расстоянии от 8 до 150 м были размещены ещё 5 макетов самцов. В 2016 г. численность леммингов была низкой; при такой численности этих грызунов нам никогда не удавалось наблюдать гнездование белых сов. Тем не менее, одна пара сов загнездилась непосредственно в том кластере, где стоял макет самца (правда, так, что гнездо со стороны макета было отгорожено небольшим пригорком, что препятствовало прямой видимости макета от гнезда). Вторая пара сов загнездилась в районе той ячейки, где были выставлены макеты самки и пяти самцов. Очевидно, пара не могла загнездиться ни в той же самой ячейке (слишком велика виртуальная конкуренция с «целыми пятью самцами»), ни совсем рядом — при малой численности леммингов белые совы рассредотачиваются по территории. В результате, вторая пара загнездилась «через ячейку» от той, в которой были выставлены 6 макетов, то есть вторая пара «ушла подальше» от ячейки, «перегруженной» зрительными раздражителями. Если использовать ту же терминологию, то можно считать, что первая пара сов оказалась ими «недогружена»: она загнездилась в той же ячейке, где был выставлен

«одиночный самец» (рис. 1). Ни в каких других ячейках данного района белые совы в 2016 г. не гнездились.

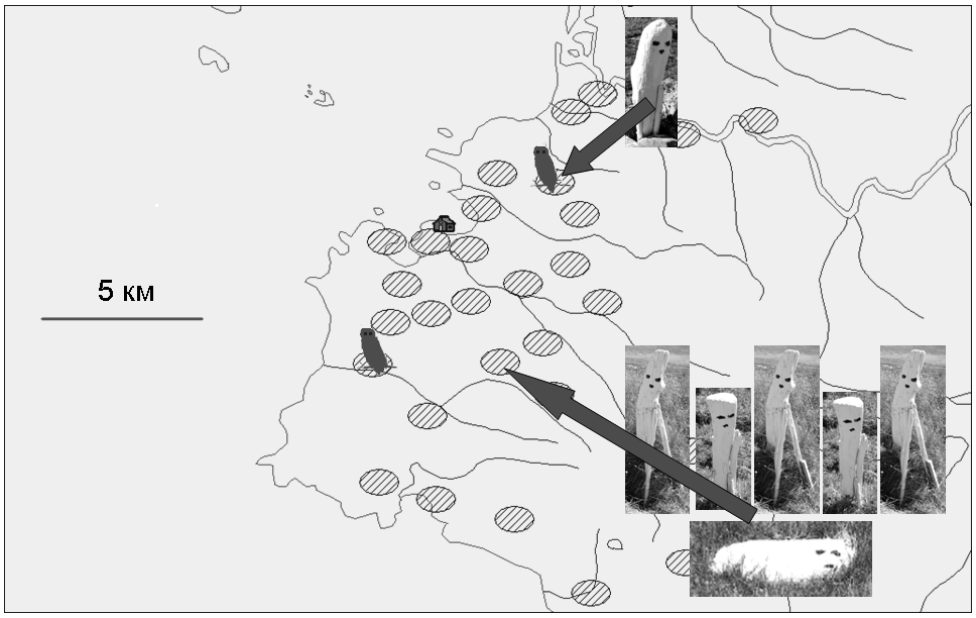


Рис. 1. Расположение территориальных ячеек, в которых загнездились белые совы в 2016 г.: заштрихованные овалы – многолетние территориальные ячейки белых сов (объяснение в тексте), фото – выставленные в двух ячейках макеты (ячейки указаны стрелками). Силуэты сов – места гнездования двух пар белых сов.

Наблюдения и ещё один эксперимент, проведённые в 2018 г., показали, что белые совы действительно реагируют на используемые нами довольно грубые макеты особей своего вида. 7.06.2018 г. на плакоре в тундре была установлено два новых макета, имитирующих насиживающую самку и стоящего в 50 см от неё самца. Уже на следующий день в 120–150 м от макетов мы обнаружили самца белой совы, который, вопреки ожиданию, при вспугивании не покидал окрестностей макетов, а лишь перелетал с места на место. Всего за следующие 7 дней в ближайших окрестностях макетов были отмечены три белых совы: два самца и одна самка. Хотя птицы не были помечены, самцы легко опознавались по цвету и характеру расположения незначительной пятнистости на оперении. Самец, который появился у макетов первым, был почти белым, с очень малым количеством пятен. Второй самец имел на спине строчки пятен рыжеватого цвета, что, скорее всего, свидетельствует о его более молодом возрасте. Самку наблюдали лишь однажды, 9.06. Она приблизилась к макетам на расстояние менее 100 м и провела там более 2 часов. Ни один из двух

самцов за время наших наблюдений так близко к макетам не приближался.

Первый самец провел около макетов 7 дней, перемещаясь вокруг них практически по кругу на расстоянии 100–800 м. Второй самец отмечался 4 дня и перемещался по полукругу на расстоянии 800–1500 м от макетов, то есть явно ориентировался на положение первого самца. Вечером на седьмой день присутствия на обсуждаемом участке первого самца макет упал из-за подтаивания почвы, и на следующее утро первый самец исчез из района наблюдений (второй сделал это раньше).

Ещё один пример очевидной реакции совы на макет зарегистрирован 15.07.2018 г., когда в непосредственной близости одного из макетов самца, на которого, по нашему мнению, была отмечена реакция гнездящейся пары сов в 2016 г., найдены более десятка перьев, принадлежавших белой сове, в том числе два маховых. Находка свидетельствует о том, что птица провела здесь не один час. При этом не только на окружающих холмиках не было найдено перьев белой совы, но и за все годы наблюдений не было случая, чтобы удалось видеть столь большое количество перьев совы, свидетельствующее о долгом нахождение птицы на одном месте.

Описанные эксперименты и наблюдения убедительно показали, что самцы белых сов, которые, собственно, и «держат» территории, при заселении какого-либо участка тундры вполне могут ориентироваться друг на друга и выбирать положение будущего гнезда в зависимости от распределения соседних особей. Убедительность этих выводов усиливается ещё и тем, что численность леммингов в 2018 г. в районе работ была низкой, и белые совы не только не гнездились здесь, но и помимо встреч рядом с макетами отмечались лишь трижды и не задерживались в местах встреч. Белые совы могут ориентироваться на положение других особей и без прямых видимых поведенческих взаимодействий Проявлялось это в том, что каждая из трех наблюдаемых около макетов сов держалась только в определенном области по отношению к макетам: один самец перемещался в кольцевой области в непосредственной близости от макетов, второй самец на этот район ни разу не претендовал, хотя стремился к макетам, тоже перемещался по кольцевой области вокруг них, но – только за пределами области первого самца. Никаких видимых взаимодействий между самцами не отмечено. Самка была ближе всего к макетам, в той области, куда при ее присутствии не заходил даже первый самец. Взаимодействий тоже не отмечено.

Кроме реакции белых сов на макеты, в 2016 г. удалось наблюдать и сфотографировать реакцию пары чёрных казарок на макет насиживающей самки белой совы. Пара казарок держалась в этом районе более недели и демонстрировала намерение построить гнездо

примерно в 10 м от макета насиживающей самки совы (рис. 2). Именно так чёрные казарки поступают, формируя свои колонии: большинство их гнёзд располагается вокруг насиживающей самки белой совы.



Рис. 2. Закладка места гнезда парой чёрных казарок в 10 м от макета насиживающей самки белой совы. Качество снимка связано с дальностью съёмки (более 800 м)

Почему всё же пара чёрных казарок не загнездилась около макета? Вероятное объяснение этому — возможный механизм оценки казарками численности леммингов. Если численность песцов, очевидно, можно оценить за счёт прямых наблюдений, то численность леммингов чёрные казарки, по нашим представлениям, могут оценить только по активности самца белой совы: если часто подносит самке леммингов, то, значит, их много, можно гнездиться около этого гнезда совы. Если самец редко приносит леммингов, значит их мало, гнездиться рядом с гнездом совы опасно, можно пострадать. Поскольку макеты сов леммингов не приносили, казарки, скорее всего, решили, что численность леммингов столь мала, что гнездиться около данной пары сов опасно. Отметим, что возле одной из двух упомянутых пар сов другая пара чёрных казарок в 2016 г. всё-таки загнездилась. Однако, загнездилась она на расстоянии 700 м от гнезда совы, что почти совпадает с граничным положением (680 м), на котором можно считать казарок ассоциированными с белыми совами (Харитонов и др., 2008). Получается, что указанная пара казарок загнездилась в ассоциации с белой совой, но при этом максимально ей «не доверяла». Краснозобые казарки при той же численности леммингов гнездятся ближе к белым

совам, чем чёрные. Например, в том же 2016 г. две пары краснозобых казарок устроили гнёзда в 123 и 251 м от гнёзд сов. В другие годы краснозобые казарки также гнездились к совам в среднем ближе, чем чёрные. Причина может лежать в неверной оценке этими птицами опасности, исходящей от совы при малой численности леммингов, или же — в большей подвижности и большей агрессивности краснозобых казарок по сравнению с чёрными, что даёт им возможность лучше защищать своё гнездо при возможном нападении белой совы.

Итак, удалось выявить по крайней мере два фактора, на которые опирается рационально-вероятностное поведение гусей при выборе места гнездования. Механизм действия первого фактора можно считать понятным: это непосредственная оценка казарками численности песцов в конкретном районе. Второй фактор, численность леммингов, предположительно оценивается через наблюдение чёрными казарками за кормовым поведением сов. Оба этих фактора, по-видимому, служат для казарок сигналом пригодности данной гнездовой территории совы для гнездования в конкретном сезоне.

Выбор места гнездования чайковыми птицами в условиях нестабильных биотопов

В этих условиях наблюдается примат реакции на кратковременно существующие раздражители. Обширные мелководные южные водоёмы (например, Сиваш) — очень нестабильная среда, где существует постоянная угроза затопления мест гнездования при нагонных ветрах. В этих условиях большое значение при выборе места гнездования играет фактор случайности и наличие визуальных раздражителей (куртины и пучки травы, гнездящиеся конспецифичные особи и т.п.). Если затопление гнездовий всё же происходит, ряд видов птиц «обучается» и начинает поступать более рационально: морские голубки и пестроносые крачки в течение данного сезона гнездятся повторно уже только на локальных возвышенностях. Малые и речные крачки продолжают поступать по-прежнему, т.е. вновь строят гнёзда в потенциально затопляемых местах (Kharitonov, 1999).

Не меняют места размножения после затопления гнёзд и чёрные водорезы (*Rynchops niger*). В Техасе эти птицы гнездятся на островах у самого уреза воды, и их гнёзда смывает штормом, если он бывает в гнездовое время. Через две недели после смыва водорезы гнездятся повторно на точно тех же местах и в том же количестве (White et al., 1984).

Условия среды могут выглядеть для вида весьма привлекательными, однако на самом деле являются неподходящими. Показательный пример из этой области мы наблюдали также на Восточном Сиваше. Малая крачка там гнездится повсеместно, одиночными парами и колониями. Наиболее предпочитаемое место

гнездования для этих птиц — это юго-западный берег острова, на котором мы проводили работу; здесь достигается наибольшая плотность гнездования этого вида. При этом колония всегда смывается нагонной водой, и, тем не менее, малые крачки в наибольшей степени стремятся именно сюда. В данной популяции больше половины особей (судя по ряду признаков, — наиболее «качественных» особей) из года в год упорно гнездятся на месте, где успех размножения равен нулю из-за постоянно возникающих нагонных ветров, неизменно разрушающих колонию (Kharitonov, 1999).

Подобным образом малая крачка ведёт себя и в Австралии, а близкий к ней вид — американская малая крачка (*Sterna antillarium*) — в Северной Америке. Эти птицы гнездятся там, в частности, на плоских соляных равнинах, где воде стекать некуда, поэтому малейший дождь вызывает массовую гибель гнёзд (Winton, Leslie, 2003). В Австралии малые крачки гнездятся нередко возле самого уреза воды, отчего яйца заливаются при первом же высоком приливе, причину подобного явления авторы удовлетворительно объяснить не могут (Egan, Webb, 2000). На одном небольшом островке у побережья Австралии на песчаном пляже гнездятся 5 видов крачек, при этом каждый высокий прилив вызывает гибель большинства их гнёзд (Walker, 1993). Аналогичные массовые затопления с ликвидацией большей части гнёзд черноголовых чаек (*Larus melanocephalus*), пестроносых, речных и малых крачек отмечены в Венецианской лагуне (Scarton, Valde, 1997). У чаек-хохотуний (*Larus cachunnans*) на о. Огурчинском в Каспийском море также отмечено весьма странное, с точки зрения адаптивности, явление. Там часть колоний чаек-хохотуний образуются в прибойной полосе, затем эти колонии смываются штормами. При этом имеется избыток мест для гнездования в защищённых от затопления местах (Панов и др., 1990).

Стратегия выбора места гнездования на основе консервативных поведенческих установок

В условиях среды, постоянной на протяжении некоего длительного промежутка времени (десятилетия), у популяций птиц могут вырабатываться консервативные поведенческие установки («традиции») по выбору место гнездования. В последнем случае птицы следуют традициям даже в том случае, когда, казалось бы, руководствоваться рационально-вероятностной стратегией было бы лучше, как с точки зрения кормности окружающей территории, так и с точки зрения защищённости от хищников и от беспокойства со стороны человека. Консервативная стратегия предполагает отказ от многих преимуществ рационального поведения, как-то гнездование в более защищенных местах и в местах, расположенных близко к источникам обильного корма. Пример: озёрные чайки имеют поведенческую

установку — стремление гнездиться в центре колонии, хотя там успех размножения меньше, чем на периферии. При массовом разорении гнёзд в центре колонии птицы на её периферию не возвращаются, а покидают данную колонию вовсе (Харитонов, 1993).

На постоянных водоёмах к северу от Москвы при резком уменьшении кормности окружающей колонию местности озёрные чайки не меняют место колонии на расположенное ближе к источникам корма, а продолжают летать за кормом на очень большие расстояния. Очевидно, этим птицам важнее гнездиться пусть и в менее удобном, но знакомом месте. Озёрные чайки в этом районе Московской области имеют тенденцию использовать место, в котором они в этом году поселились, и в дальнейшем.

В других месах бывают разливы и временные затопления мест гнездования (например, в пойме р. Москвы). В этих условиях чайки частично придерживаются консервативных поведенческих установок — гнездятся в немногочисленных постоянных колониях поймы. Другая часть чаек ведёт себя как морские голубки и пестроносые крачки на Сиваше — начинают ориентироваться на небольшой набор внешних коротко существующих раздражителей: гнездятся в тех местах, где из-под разлива появляются островки, поначалу окружённые водой. Таким образом, проявляется слабо исследованное этологией явление: поведение животных в разных популяциях одного вида, обитающих в разных географических районах, может отличаться столь же сильно, как оно отличается у разных видов. Разливы в Виноградовской пойме р. Москвы были частыми в 1980-е гг., но сейчас они там редки, и озёрные чайки опять руководствуются консервативными поведенческими установками: гнездятся в двух постоянных колониях, причём в одной из них гнёзда расположены над водой на ветвях кустов. Строить такие гнезда чайкам куда сложнее, чем гнёзда на поверхности земли, посещать и покидать такие гнёзда тоже сложно, так как озёрной чайке — птице открытых пространств — приходится миновать при этом переплетение ветвей, тем не менее, традиция «не позволяет» им сменить место гнездования на более удобное. Такие места в пойме есть: например, место одной из постоянных в прошлом колоний, которые чайки покинули в засушливый период (1990-е гг.); сейчас там условия восстановились, но озёрные чайки туда не возвращаются, хотя следование рационально-вероятностной стратегии несомненно облегчило бы чайкам существование в случае возвращения к гнездованию в этом месте. Поведение озёрных чаек и в данном случае указывает на то, что переключение на реализацию стратегии, предусматривающей ориентацию на небольшое число внешних коротко существующих раздражителей происходит легко: весной 2018 г. разлив был довольно высоким, и чайки «ушли» с кустов на расположенный

рядом временный островок; на кустах загнездились немногие чайки. Такие островки после падения уровня воды соединяются с сушей, и колония становится доступна для наземных хищников. Зрительный раздражитель — «островок» — даёт чайкам неверную информацию о конкретных условиях среды, и реакция на этот раздражитель чаек часто подводит (Харитонов, 1998).

Консервативные поведенческие установки известны и для других групп животных. Например, у ушастых тюленей (Otariidae) наблюдается приверженность к одним и тем же репродуктивным пляжам. На этих пляжах тюлени страдают от переуплотнения, хотя рядом имеются совсем пустые пригодные места (Панов, 1973).

Практическое управление выбором места гнездования озёрными чайками

Во время восстановления колонии озёрных чаек на оз. Киёво (Московская обл.) оказалось, что необходимо не просто привлечь чаек на озеро, но и «сломать» их традиции — выработавшуюся за много лет приверженность (термин наш, Харитонов и др., 2016) к другим колониям. В 1980-е гг., когда на оз. Киёво ещё существовала большая колония озёрных чаек, основными кормными местами служили две свалки бытового мусора: Лобненская в 4.5 км от колонии и Долгопрудненская — в 12.5 км от колонии. Интересно, что в эти годы всего в 3 км от Долгопрудненской свалки уже существовал водоём (близ станции «Марк» Савёловской железной дороги), куда более удобный для гнездования озёрных чаек, чем берег оз. Киёво. Кроме близко расположенного источника обильного корма, сплавины на том водоёме вполне выдерживали гнёзда озёрных чаек, но проваливались под тяжестью человека. В отличие от оз. Киёво, где сплавины человека держат, и потому люди время от времени беспокоили чаек. На водоёме у станции «Марк» люди и бродячие собаки чаек не беспокоили. Тем не менее, в стабильной ситуации озёрные чайки в течение ряда лет этот более удобный водоём не осваивали. Его заселение чайками началось только тогда, когда началось разрушение гнездового биотопа на оз. Киёво. Впервые чайки загнездились у станции «Марк» в 1984 г., на следующий год после первого (в 1983 г.) массового разорения гнёзд на оз. Киёво (Харитонов, 1993). Численность птиц в колонии озёрных чаек на водоёме у станции «Марк» за несколько лет (учет проведен только в 1996 г.) достигла 5000 пар (Зубакин, 1998).

В 2011 г., когда начались мероприятия по восстановлению колонии чаек на оз. Киёво, на сплавинах в качестве раздражителей были выставлены макеты озёрных чаек сходного с ними размера и проигрывались чаячьи крики. Примечательно, что в 2012 г. была закрыта Долгопрудненская свалка, и чайки с водоёма у станции «Марк» вынуждены были летать за кормом уже на Икшинскую свалку в 24 км

от своей колонии. При этом их кормовые перелёты пролегали прямо над оз. Киёво. Однако, теперь «традиция» озёрных чаек уже поддерживала у них установку на гнездование у станции «Марк», оз. Киёво стало для них новым водоёмом. Даже такое преимущество, как возможность летать за кормом в два раза ближе, их «не прельстила», не помогали также выставленные на оз. Киёво макеты чаек и демонстрация голосов. Для того, чтобы «пересилить» традицию озёрных чаек (приверженность теперь уже к колонии у станции «Марк»,) пришлось применить супер-раздражители в виде макетов чаек удвоенного по сравнению с реальным размера (Харитонов и др., 2016). Традиция менялась с большим трудом: численность чаек на восстанавливаемой колонии оз. Киёво растёт очень медленно: в 2013 г. здесь были построены 2 гнезда, в 2014 — 100; в 2015 — 600; в 2016 — 950; в 2017 — 1250; в 2018 г. — 1450 гнёзд.

Обсуждение. Стратегия — это сознательная или бессознательная система действий живых организмов по организации (организационному обеспечению) своего жизненного цикла. В реальной жизни у птиц отмечены, по крайней мере, три стратегии поведения при принятии решения о том, гнездиться или нет в данной точке: 1) рационально-вероятностная; 2) стратегия преимущественной реакции на раздражители (возможно ключевые): поведение при выборе места гнездования фактически управляется раздражителями; 3) консервативными поведенческими установками.

Рационально-вероятностная стратегия выглядит как просчитывание всех возможных плюсов и минусов своего поведения, при этом птицы учитывают не только природные условия, но во многих случаях могут оценить и свои возможности. Кроме описанного выше примера с оценкой численности песцов и леммингов у чёрных казарок, хорошим одним примером рационально-вероятностного поведения служит гнездование слабых особей в зоне повышенной опасности для данного вида. Самая слабая пара белых гусей (*Anser caerulescens*), на которую агрессивно реагировали все соседи, загнездилась в 2 м от палатки наблюдателя, то есть в том месте, куда остальные гуси боялись заходить (Харитонов, 1988). В обширной колонии тихоокеанских чёрных казарок (*Branta bernicla nigricans*) самка, потерявшая партнёра (а значит — и защиту от вторгающихся особей), устроила гнездо всего в нескольких метрах от наблюдательной вышки, к которой другие чёрные казарки боялись приближаться (наши наблюдения в дельте Юкона на Аляске в 1993 г.).

Виды, следующие рационально-вероятностной стратегии при выборе мест гнездования, могут переходить к использованию и двух других упомянутых выше стратегий. Такому переключению отчасти может способствовать, очевидно, не только конкретные условия среды, но и то, что две последние стратегии, видимо, легче в исполнении, чем

рационально-вероятностная. Реакция на небольшое число внешних раздражителей, как уже было сказано, может лишать птиц возможности использовать, казалось бы, наилучший выбор места гнездования. Консервативные поведенческие установки, на наш взгляд, также нередко оказываются инадаптивными: образно выражаясь, птицам не надо «думать», а нужно продолжать действовать так, «как жили предки». Причём все это происходит, несмотря на очевидные недостатки двух последних упомянутых стратегий. Иррациональное поведение для ситуаций, когда требуется сложная оценка условий — это «падкость на небольшое число внешних сиюминутных раздражителей». Те же черные казарки реагируют на отдельные поведенческие раздражители, отчего могут гнездиться в совсем неподходящих и даже опасных местах.

Особенность консервативных поведенческих установок в том, что птицы, следуя им, не считаются со значительными дополнительными физическими усилиями. Объём этих дополнительных усилий опровергает общепринятый взгляд на биологические объекты. Считается, что живые организмы стремятся к минимальным затратам энергии. Однако уже многократно показано, в том числе и в приведённом нами случае далёких полётов озёрных чаек за кормом, что это вовсе не так: живые организмы готовы проявлять избыточную активность, и у них может отсутствовать стремления к расходованию минимума энергии.

Видимо, все три обсуждаемые стратегии могут реализовываться в поведении любых птиц. Всё дело в степени выраженности той или иной стратегии. Вторая из них — реакция на сиюминутные раздражители — обладает той особенностью, что может «пересиливать» две другие стратегии и направлять поведение птиц в новое русло. Раздражители могут поменять поведенческие установки озёрных чаек, их использование даёт нам возможность повлиять на их решение гнездиться в новом для них месте. При этом оказалось, что обычных, встречающихся в природе раздражителей для «перенаправления» этих чаек на новое место гнездования может быть недостаточно; могут потребоваться т.н. супер-раздражители, которые в природе не встречаются (Харитонов и др., 2016).

Представляется, что раздражители, или релизеры, могут быть полезны для скорых решений, но для реального благополучия популяции нужны длительные решения, то есть — рационально-вероятностная стратегия (с одной стороны, про это уже сказано, с другой – в чём же тогда полезность скорых решений, если мы знаем, что они неполезны? – рец.). Хотя релизеры считаются явлением адаптивным (а что существующее не считается адаптивным?), в реальной жизни при выборе места гнездования они нередко подводят,

«отвлекают» птиц от рационально-вероятностной и консервативной стратегий, «заманивают» в дефективные условия для размножения.

Все эти явления настоятельно требуют своего изучения. На наш взгляд, в науке о поведении очень быстро произошёл поворот от изучения бессознательного поведения к выяснению умственных способностей и социального поведения животных. От классической этологии наука семимильными шагами направилась в сторону когнитивной этологии и социобиологии. При этом многие «доумственные» особенности поведения оказались лишь обозначены, но слабо исследованы. В частности, откровенно недостаточно изучена реакция на раздражители и особенно — на супер-раздражители. В классической этологии есть понятие о накопленной энергии, аппетентном поведении и о ключевом раздражителе, выпускающим энергию. Однако нет понятия о том, что раздражитель может запускать накопление энергии (например, чайки гнездиться не хотят, но раздражитель, возможно, «заставляет» их хотеть).

Заключение. Многолетние наблюдения за птицами разных видов из разных систематических групп показали наличие у них по крайней мере трёх стратегий при выборе места для гнездования. У разных видов эти стратегии имеют разную степень выраженности. Наиболее простой и, видимо, требующей наименьшей мозговой активности является стратегия реакции на небольшое число внешних сиюминутных раздражителей. Более сложной можно считать стратегию консервативных поведенческих установок («традиций»). Самой эффективной с точки зрения выживания вида или популяции выглядит рационально-вероятностная стратегия выбора места гнездования. Именно последний способ действий выглядит адаптивным. Однако, как это ни странно, инадаптивное поведение при выборе места гнездования распространено у птиц довольно широко. По непонятным причинам рационально-вероятностная стратегия обнаруживается пока у относительно малого числа видов птиц.

С утилитарной, практической точки зрения роль внешних раздражителей состоит в том, что при их помощи мы можем заставить птиц отойти от рационально-вероятностного характера организации их поведения и от консервативных поведенческих установок и направить поведение птиц в необходимое (человеку) русло.

Автор выражает искреннюю благодарность директору ФГБУ «ЗаповедникиТаймыра» В.В. Матасову за предоставленную возможность работать на северо-западном Таймыре и поддержку данных исследований. Большую признательность выражаем старшему инспектору отдела охраны «Заповедников Таймыра» И.Н. Корниенко, который непосредственно помогали моим исследованиям.

Список литературы

Дьюсбери Д.М. 1981. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир. 480 с.

Зубакин В.А. 1998. Распределение и численность чайковых птиц Московской области // Орнитология. М.: Изд-во МГУ. Вып. 28. С. 66–75.

Панов Е.Н. 1973. Организация и эволюция популяционных систем // Вопросы философии, № 11. С. 132-139.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. Москва: Наука. 304 с.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. 1990. Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуньи *Larus cachinnans*. 1. Пространственная структура и поведенческие аспекты гнездовой биологии // Зоологический журнал. Т.69. №12. С. 92-105.

Резникова Ж.И. 2005. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 520 с.

Сыроечковский Е.Е.-мл. 1999. Чёрная казарка (*Branta bernicla*) в России: экология, распространение, проблемы охраны и устойчивого использования // Автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 35с.

Тинберген Н. 2012. Поведение животных, Москва: АСТ-ПРЕСС. 192 с.

Харитонов С.П. 1993. Гнездовой консерватизм (гнездовая филопатрия) и переселения озёрных чаек *Larus ridibundus* в пределах колонии // Русский орнитологический журнал. Т. 2. Вып. 3. С. 361-82.

Харитонов С.П. 1998. Верность месту гнездования и особенности переселений озёрных чаек (*Larus ridibundus*) в пределах группы колоний // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. №2. С. 250-257.

Харитонов С.П., Бубличенко А.Г., Коркина С.А. 2005. Экология гнездования белых сов на северо-западном Таймыре: сопоставление с фазами динамики численности леммингов и пространственное распределение // Совы Северной Евразии / под ред. Волков С.В., Морозов В.В., Шариков А.В. Москва: Рабочая группа по совообразным. С. 23-31.

Харитонов С.П., Волков А.Е., Виллемс Ф., Клейф Х. ван, Клаассен Р.Х.Г. и др. 2008. Колонии черных казарок возле белых сов: расстояния между гнездами в зависимости от численности леммингов и песцов // Известия РАН. Серия Биологическая. № 3. С. 313-323.

Харитонов С.П., Эббинге Б.С., Фоу Дж. Де. 2013. Колонии черных казарок возле белых сов: зависимость расстояния между гнездами от плотности размножающихся песцов // Известия РАН, серия биологическая. № 1. С. 53-59.

Харитонов С.П., Красильников Ю.А., Звонов Б.М., Золотарев С.С. 2016. Восстановление исчезнувшей колонии озёрных чаек (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves): роль раздражителей в формировании новых колоний птиц // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 476-492.

Egan K. Webb G. 2000. A useful strategy for the management of eggs dislonged from the nests of little terns *Sterna albifrons* // Corella V. 24. № 12. P. 13-14.

Kabamba P.T., Lin W.-C., Meerkov S.M. 2007a. Rational Probabilistic Deciders. Part I: Individual Behavior // Mathematical Problems in Engineering. Article ID 35897. 31 p. doi:10.1155/2007/35897.

Kabamba P.T., Lin W.-C., Meerkov S.M. 2007b. Rational Probabilistic Deciders. Part II: Collective Behavior // Mathematical Problems in Engineering. Article ID 82184. 34 p. doi:10.1155/2007/82184.

Kharitonov S.P. 1999. Environmental factors affecting the breeding success in several gull and tern species at Sivash Lake, the Azov Sea // The Ring. № 1. P. 141.

Scarton F., Valle R. 1997. Laridae e Sternidae nidificanti in laguna di Venezia: anni 1995–1996 // Riv. Ital. Ornitol. V. 67. № 2. P. 203–204.

Walker T.A. 1993. Seabird Islands. Purtaboi Island, Great Barrier Reef, Queensland // Corella. V. 17. № 5. P. 146-148.

White D.H., Mitchell C.A., Swineford D.M. 1984. Reproductive success of Black Skimmers in Texas relative to environmental pollutants // J. Field Ornithology. V. 55. № 1. P. 18-30.

Winton B., Leslie D.M. Jr. 2003. Nest sites and conservation of endagered Interior Least Terns *Sterna antillarium athalassos* on an alkaline flat in the south-central Great Plains (USA) // Acta ornithologica, V. 38 № 2. P. 135-141.

"RATIONAL" AND "IRRATIONAL" FEATURES IN AVIAN BEHAVIOUR: COMBINATION OF RATIONAL PROBABILISTIC AND RELEASER MODELS OF THE BEHAVIOUR DURING NEST SITE CHOICE

S.P. Kharitonov

Bird Ringing Centre of Russia, Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow

Joint Directorate of Taimyr Nature Reserves, Norilsk

The study was conducted on several mostly waterbird species: in 1989–1992 on larid bird of the eastern Sivash Lake, The Sea of Azov, Kherson Region, Ukraine; in 2000–2018 on snowy owls and geese in the vicinities of the Medusa Bay (73°21' N, 80°32' E), north-west of the Taimyr Peninsula; in 2010–2018 on black-headed gulls on the Kievo Lake, the Moscow Region. Birds use at least three behavioral strategies to make a decision to breed or not to breed in a particular area. The first one is a rational probabilistic strategy. This strategy was revealed in 4 tundra geese species. These geese were able to evaluate the arctic fox numbers in different parts of tundra. Brent geese were able to evaluate the lemming numbers, as well. With the second strategy, birds rely mostly on the restricted set of the short-term releasers. This kind of strategy was found in some gull and tern species of the Sea of Azov. The third strategy is using conservative behavioral determinations ("traditions"). This strategy was found in black-headed gulls in areas with long-term or permanent water bodies. Birds often follow traditions, even if a rational-like strategy seems more advantageous. The degree of following the three strategy variants varies between different species and even between different populations of the

same species. By using a targeted artificial application of a small number of external releasers, it is possible to change the behavioral attitudes of birds, reconfigure the choice of a nesting site, thus artificially “turn on the second strategy”. The usual natural releasers for this may not be sufficient; an example of the super-releasers application is given.
Keywords: *bird behavior, rational-likelihood, releasers.*

Об авторе

ХАРИТОНОВ Сергей Павлович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Ленинский проспект, 33; 663300, Красноярский край, г. Норильск, ул. Талнахская, 22, e-mail: serpkh@gmail.com.

Харитонов С.П. «Рациональное» и «иррациональное» в поведении птиц: сочетание рационально-вероятностной и релизерной моделей поведения при принятии решения о выборе места гнездования / С.П. Харитонов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 233-250.

УДК 598.2:591.526 (470.22)

ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЗИМУЮЩИХ ПТИЦ В КАРЕЛИИ

М.В. Яковлева
Государственный природный заповедник «Кивач», пос. Кивач

По результатам долговременных (33-47-летних) учетов птиц в заповеднике «Кивач» и литературным данным проанализирована динамика численности наиболее обычных зимующих видов Карелии, для которых в последние десятилетия обнаружены тенденции роста или снижения. Сделана попытка сравнить полученные тенденции с данными для территории соседней Финляндии, значительно отличающейся по степени антропогенной трансформации территории.
Ключевые слова: *зимующие виды птиц, динамика численности, Карелия.*

DOI: 10.26456/vtbio64

Введение В современных условиях, когда среда обитания животных подвергается значительному антропогенному воздействию, а также в связи с климатическими изменениями последних десятилетий, мониторинг их численности приобретает особую актуальность. В Карелии уже почти полвека ежегодно учитывают птиц на территории заповедника «Кивач» (подзона средней тайги); с 2001 г. зимние учеты по программе “Parus” (Преображенская, Боголюбов, 2017) проводят также в северотаежных лесах Костомукшского заповедника. Кроме того, в республике ведется широкомасштабный мониторинг зимней численности тетеревиных птиц (Данилов и др., 2010); а учеты в естественном и антропогенном ландшафте в разных точках Карелии проводил С.В. Сазонов (2003, 2011). В данном сообщении на основе оригинальных и литературных данных рассмотрена долговременная динамика численности наиболее обычных регулярно зимующих в республике видов, у которых в последние годы обнаруживаются тенденции роста или спада численности. Сделана также попытка сравнить результаты с данными для территории соседней с Карелией Финляндии, которая отличается большей степенью антропогенной трансформации (Курхинен, 2001).

Методика. В заповеднике «Кивач» (62° 17′ с.ш., 33°58′ в.д.) зимние учеты проводились в декабре-феврале 1971/1972 – 2017/2018 гг. на постоянных маршрутах (101,1 км ежегодно); в 1972-1990 гг. они выполнялись Л.С. Захаровой, позднее – в основном автором. В сезон размножения птиц, в т.ч. зимующие виды, учитывали в 1986-2018 гг.

(54,15 км ежегодно). И зимой, и в гнездовой период применялся метод финского линейного трансекта (Järvinen, Väisänen, 1977). Специальные учеты тетеревиных в заповеднике выполнены в последних числах июля – начале августа 1972-2018 гг. по методу Семенова-Тян-Шанского (1959), тремя идущими в 25 м друг от друга учетчиками (88,2 км ежегодно). Все маршруты проходили главным образом в хвойных лесах (ельниках и сосняках), которые покрывают большую часть территории заповедника; меньшей была их протяженность в лиственных и смешанных лесах. В качестве показателя зимней численности и обилия тетеревиных летом использовано число особей/1 км маршрута; гнездовой плотности – число пар/1 км маршрута. Кроме того, птиц учитывали в поселке и на усадьбе заповедника.

По северной части республики использован материал, собранный в Костомукшском заповеднике (64° 31′ с.ш., 30° 22′ в.д.) в сосновых, сосново-еловых лесах и заболоченных сосняках (2001 – 2017 гг.) участниками программы зимних учетов птиц “Parus” (Результаты..., вып. 16-31, 2003-2017).

Результаты и обсуждение. *Тетеревиные птицы*. На территории Карелии и Финляндии у глухаря *(Tetrao urogallus)*, тетерева *(Lyrurus tetrix)* и белой куропатки *(Lagopus lagopus)*, начиная с конца 1950-х гг. наблюдали негативные тенденции, особенно выраженные у последнего вида. Их объясняют главным образом трансформацией ландшафтов под влиянием вырубок и мелиорации (Väisänen, Solonen, 1996; Курхинен, 2001; Данилов и др., 2010; Helle et al 2018). В то же время в заповеднике «Кивач» у глухаря сокращения числа особей не отмечали; наоборот, летом зарегистрирован даже незначительный рост (рис. 1). Лишь в последние два года численность резко упала, что, видимо, связано с неблагоприятными погодными условиями в сезон размножения.

У других двух видов тетеревиных снижение отмечено и на территории заповедника. У тетерева оно произошло в 1970-1980-х гг. и в значительной степени, видимо, обусловлено зарастанием вырубок, главным образом в его окрестностях (Захарова, 1989); в настоящее время в учетах тетерев регистрируется редко, и судить о тенденциях его динамики трудно. Белая куропатка, прилетающая в «Кивач» лишь на зиму, в последние десятилетия стала крайне редка, перестала встречаться в учетах, а вне маршрутов регистрируют уже не стайки, как прежде, а преимущественно одиночных птиц.

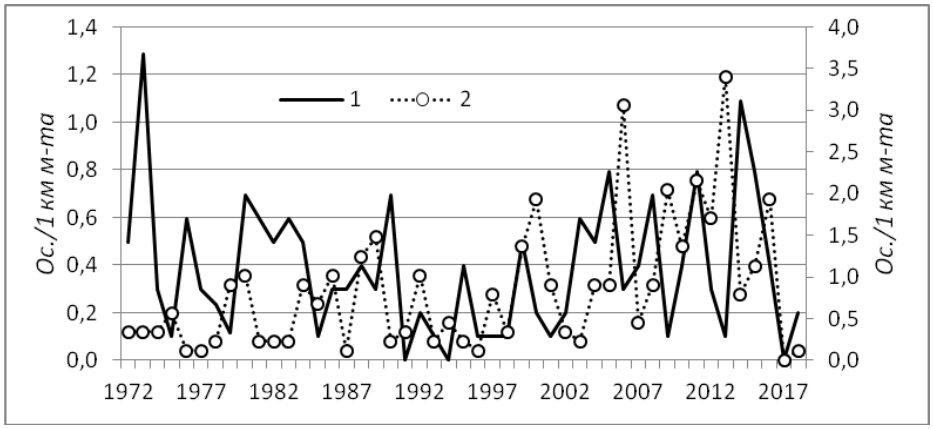


Рис. 1. Динамика зимней (1, по левой оси координат) и летней (2, по правой оси координат) численности глухаря в заповеднике «Кивач» в заповеднике «Кивач» в 1972-2018 гг.

Дятлы. У наиболее обычных видов – желны *(Dryocopus martius)*, белоспинного *(Dendrocopos leucotos)* и большого пестрого дятлов *(D. major)* в «Киваче» характер трендов был различен. Численность первых двух видов, начиная с конца 1990-х гг., растет как зимой, так и в сезон размножения (рис. 2). В эти же годы подъем наблюдали и в ряде других точек Карелии, а также в Финляндии (Сазонов, 2011; Lehikoinen et al, 2011; Lehikoinen, Väisänen, 2014). Для белоспинного дятла в качестве главной причины роста в Финляндии предполагают влияние потепления предгнездового и гнездового периода, способствующих снижению зимней смертности и увеличению успешности размножения (Lehikoinen et al, 2011). Для желны также известно негативное влияние низких температур на численность (Мальчевский, Пукинский, 1983; Askeyev et al, 2017 и др.). В Карелии в последние десятилетия особенно выросли весенние температуры и, вследствие этого, значительно сдвинулись на более ранние сроки весенние феноявления, что могло оказать влияние на успешность размножения птиц и на этой территории (Скороходова, Щербаков, 2011; Яковлева, 2017). Причиной роста плотности населения этих дятлов, питающихся преимущественно насекомыми-ксилофагами, называют также увеличение их кормовой базы за счет ослабления древостоев, отмечавшееся в начале этого века на европейской территории России (Сазонов, 2011; Askeyev et al, 2017). В то же время у питающегося ими же трехпалого дятла (*Picoides trydactylus*) подъем отсутствовал (Яковлева, 2017).

У большого пестрого дятла в «Киваче», начиная с 2000-х гг. отмечается небольшой спад, как зимой, так и летом (рис. 2). На сопредельной территории Финляндии у этого вида в последние десятилетия наблюдается рост (Lehikoinen, Väisänen, 2014); данные по

«Кивачу» скорее соответствуют тенденциям зимней численности в европейской части России, где она снижается или стабильна (Преображенская, 2017).

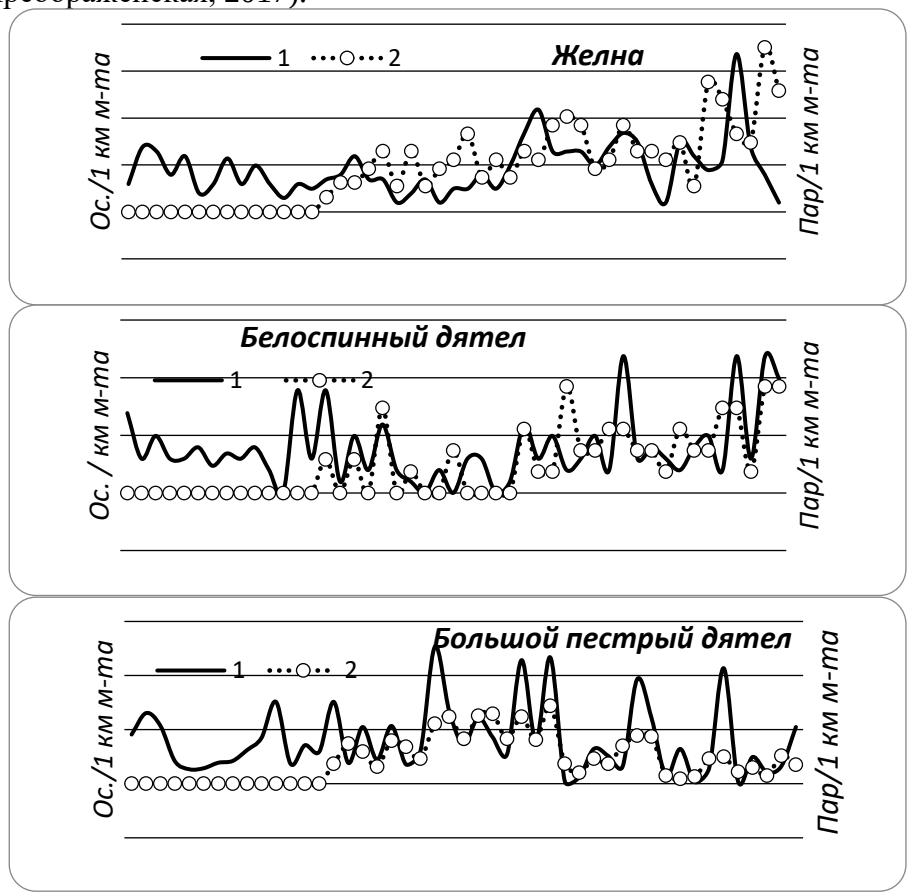


Рис. 2. Динамика зимней (1) и летней (2) численности дятлов в заповеднике «Кивач»

Виды, входящие в смешанные синичьи стаи. В этой группе среди трех ежегодно зимующих видов - пухляка (*Parus montanus*), хохлатой синицы (*P. cristatus*) и пищухи (*Certhia familiaris*), наиболее сильно изменилось обилие самого обычного – пухляка. В «Киваче» в 1970-х – начале 2000-х оно лишь колебалось, но с 2006 г началась глубокая и продолжительная депрессия – как зимой, так и в сезон размножения (рис. 2). Средние показатели в последние 7 лет зимой стали в 3,8 раза ниже, чем в предшествующий период, а летом – в 2,5. Аналогичная картина зарегистрирована и в Костомукшском заповеднике – по сравнению с 2001-2006 гг. в 2012-2017 гг. численность пухляка упала во всех обследованных местообитаниях (от 4 до 12 раз) (Результаты..., вып. 16-31, 2003-2017). В Финляндии плотность его населения также значительно снизилась, причем не только в лесных биотопах, но и в

сельской местности, несмотря на то, что зимняя подкормка птиц здесь усилилилась, а пухляк является одним из посетителей кормушек (Väisänen, Lehikoinen, 2013, Lehikoinen, Väisänen, 2014). Т.о., депрессия, охватившая большую часть Европейской России (Преображенская, 2017), затронула и эту территорию.

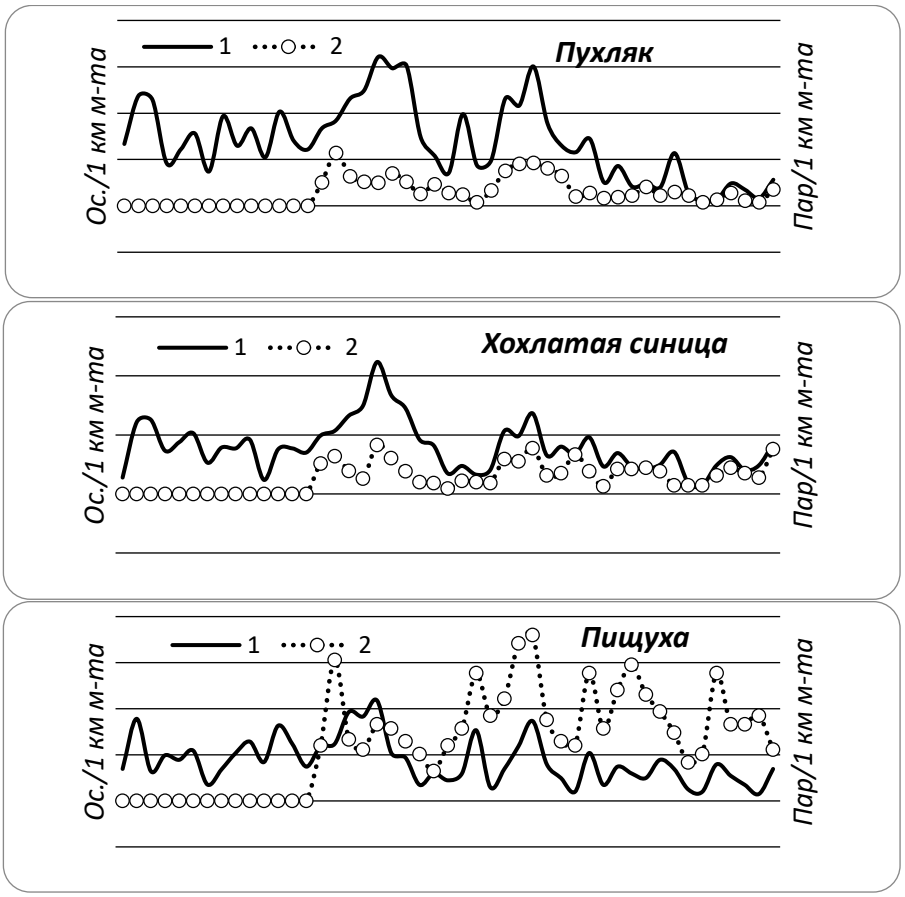


Рис. 3. Динамика зимней (1) и летней (2) численности пухляка, хохлатой синицы и пищухи в заповеднике «Кивач»

У хохлатой синицы и пищухи картина не вполне ясна. В «Киваче» зимняя численность обоих видов снизилась, хотя и менее значительно, чем у пухляка. Если прежде пухляк в среднем встречался почти в 2 раза чаще хохлатой синицы, то в последние годы даже несколько уступает ей по численности. В то же время летом у обоих видов определенный тренд отсутствовал (рис. 3). В Костомукшском заповеднике, где численность хохлатой синицы зимой невысока, снижения не было, так же, как и на финской территории (Lehikoinen, Väisänen, 2014). Не исключено, что в «Киваче» снижение встречаемости зимой у этих видов отчасти обусловлено тем, что смешанные стаи, в

большинстве из которых по численности прежде преобладали пухляки, из-за депрессии этого вида, в последние годы стали меньше по размеру, а поэтому менее заметны и чаще ускользают от внимания наблюдателя.

Птицы антропогенного ландшафта. Для птиц, проводящих зиму вблизи человеческого жилья, важным фактором, влияющим на численность, является количество доступных кормов антропогенного происхождения. На их обилии в Карелии негативно сказались экономический кризис 1990-х годов и упадок сельского хозяйства. В Финляндии сокращение кормовой базы зимующих видов связано с измененим практики сельского хозяйства – сокращением числа молочных ферм и площади пастбищ. С другой стороны, по крайней мере, в Финляндии все более популярной становится зимняя подкормка птиц, и соответственно растет численность многих посетителей кормушек (Väisänen, Solonen, 1997; Väisänen, 2008).

Одним из наиболее обычных видов, зимующих в населенных пунктах в Карелии, является большая синица (*Parus major*). В лесах заповедника «Кивач» гнездовая плотность больших синиц растет, начиная с 2000-х гг. (рис. 4). На урбанизированных территориях в 1990-е и начале 2000-х гг. численность ее также росла; плотность зимующих в Петрозаводске особей увеличилась в 3 раза (Сазонов, 2003, 2011). (Сазонов, 2003, 2011). Примерно в эти же сроки подъем отмечен и в Финляндии (Väisänen, Lehikoinen, 2013; Lehikoinen, Väisänen, 2014).

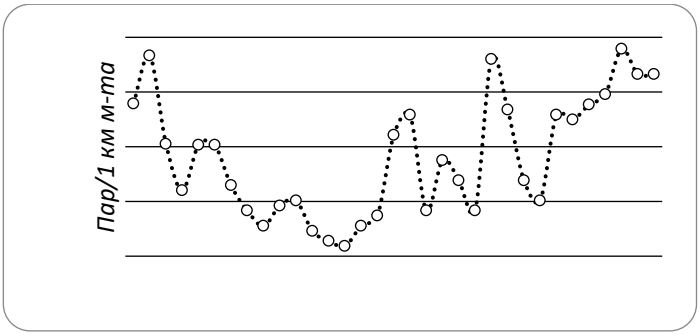


Рис. 4 Динамика летней численности большой синицы в заповеднике «Кивач»

У зеленушки (*Chloris chloris*) в Карелии в конце прошлого – начале нынешнего века зарегистрирован заметный рост как гнездовой, так и зимней численности, а ареал расширился к северу (Сазонов, 2003, 2011; Коханов, 2004). Если прежде в заповеднике «Кивач» и его окрестностях зеленушка встречалась почти исключительно на пролете (Зимин, Ивантер, 1969), то с 2011 г. регулярно зимует и гнездится в поселке заповедника, а также отмечена в гнездовое время в большинстве ближайших деревень. Рост числа птиц зимой в последние

годы наблюдали зимой и у южных границ республики – на севере Ленинградской области, в окрестностях г. Тихвин (Результаты..., вып. 16-29, 2003-2015). В Финляндии зимняя численность зеленушки и в конце прошлого века выросла в 30-40 раз, отчасти за счет того, что больше птиц стала оставаться на зимовку, чему способствовало улучшение зимней подкормки. Хотя в последние годы число птиц сократилось в результате эпидемии трихомоноза, оно остается значительно выше прежних значений (Väisänen, 2008; Lehikoinen et al, 2013; Lehikoinen, Väisänen, 2014).

Сокращению численности домового воробья *(Passer domesticus)* в Карелии, начавшемуся в 1990-х гг., способствовал экономический кризис этого периода. Так, в Петрозаводске к началу века она упала в 2 с лишним раза (Сазонов, 2003). По крайней мере, в окрестностях заповедника «Кивач» и в настоящеее время происходит его исчезновение в ряде деревень, что может быть связано со снижением численности постоянного их населения. У другого обитающего в республике вида – полевого воробья *(P. montanus*), при заметном сокращении обилия на самом юге республике (Зимин и др., 2007, цит. по: Сазонов, 2011), в Петрозаводске в 1980-х – начале 2000-х сокращения зимней численности не зарегистрировано (Сазонов, 2003), как и как и у южных границ Карелии – в Ленинградской области (Результаты…., вып. 16-29, 2003-2015). Однако на севере ареала этого вида в Карелии, в Кондопожском и Медвежегорском районах, этот вид в настоящее время стал встречаться значительно реже. Если в 1960-х гг. полевой воробей в гнездился во всех окружающих «Кивач» деревнях (Зимин, Ивантер, 1969), то в 2016-2018 гг. его обнаружили лишь в двух из 14 обследованных деревень и г. Кондопоге, причем везде численность была очень мала и значительно ниже, чем у домового воробья. С начала 1990-х гг. встречи с полевым воробьем стали редки даже в период миграций. В Заонежье в 2016 г., по сообщению Т.Ю. Хохловой и А.В. Артемьева полевые воробьи встречались лишь в наиболее крупных населенных пунктах. В Финляндии же, при сходном характере тренда у домого воробья, для полевого в конце прошлого и начале нынешнего века зарегистрирован экспонециальный рост численности и расширение арела, который прежде охватывал лишь крайний юг страны (Väisänen, Solonen,. 1997; Vepsäläinen et al, 2005).

Заключение. Долговременные тенденции, обнаруженные в Карелии как у птиц лесных биотопов, так и у видов антропогенных местообитаний, у большинства видов были широкомасштабными – сходные тренды регистрировали на сопредельных территориях. У тетеревиных птиц, желны, белоспинного дятла, пухляка, большой синицы, зеленушки, домового воробья тенденции в Карелии и Финляндии были сходны, несмотря на различия в степени

антропогенной трансформации, практики сельского хозяйства, интенсивности зимней подкормки. По крайней мере, у некоторых видов причиной этого может быть сходство изменений климата в последние десятилетия, а также иммиграция птиц с соседних территорий. Однако, при широкомасштабных негативных тенденциях у трех видов тетеревиных, у глухаря состояние численности в заповеднике «Кивач» было благополучно, видимо, в связи с лучшей сохранностью местообитаний. Интересна ситуация с полевым воробьем. Экспансия вида в Финляндии началась от ее юго-восточных границ – территорий, близких к южной границе Карелии. В то же время в европейской части России определенной тенденции не выявлено (Оценка…, 2017), а в Карелии у северной границы ареала – резкое снижение. Видимо, в Финляндии негативные для птиц последствия интенсификации сельского хозяйства компесируются для этого вида усилением зимней подкормки и появлением новых пригодных мест гнездования (Vepsäläinen et al, 2005), тогда как в Карелии этого не происходило.

Автор искренне признательна всем участвовавшим в учетных работах, в особенности Л.С. Захаровой†, С.В. Сазонову† и А.В. Сухову.

Список литературы

Данилов П.И., Белкин В.В., Курхинен Ю.П. 2010 4.1.2. Тетеревиные птицы // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Под общ. ред. П.И. Данилова //Петрозаводск: Институт биологии КарНЦ РАН. С.125-139.

Захарова Л.С. 1989. Закономерности и факторы динамики численности тетеревиных птиц в заповеднике «Кивач» // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 30-46.

Зимин В.Б., Ивантер Э.В. 1969. Фаунистический обзор наземных позвоночных заповедника «Кивач». // Тр. заповед. «Кивач», вып. 1. Петрозаводск. С. 22-64.

Коханов В.Д. 2004. Зеленушка Chloris chloris на крайнем северо-западе России // Рус. орнитол. журн., т. 13, Экспресс-вып 260. С. 406-409.

Курхинен Ю.П. 2001. Млекопитающие и тетеревиные птицы Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем: автореф. дис. … док. биол. наук. Петрозаводск. 53 с.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.П. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана Л.: Изд-во Ленингр. ун-та Т. 1. 480 с.

Оценка численности и ее динамики для птиц европейской части России (результаты проекта “European Red List of Birds) 2017. / Под ред. А.Л. Мищенко М.: Русское общество сохранения и изучения птиц. 63 с.

Преображенская Е.С. 2017. Динамика численности некоторых массовых зимующих птиц в лесах Европейской России с 1980-х по 2010-е годы // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов: материалы Всерос. науч. конф. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 54-69.

Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. 2017. 30 программам мониторинга численности зимующих птиц России и сопредельных регионов // Там же, С. 7-13.

Результаты зимних учетов птиц Европейской части России и сопредельных регионов, вып. 14-31. 2003-2017.

Сазонов С.В. 2003. Современные тенденции динамики орнитофауны на урбанизированных территориях Карелии // Труды КНЦ РАН. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Вып. 4. С. 187-200.

Сазонов С.В. 2011. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: Кар. науч. центр РАН 502.

Семенов-Тян-Шанский О.И. 1959. Экология тетеревиных птиц. // Тр. Лапландского гос. заповедника. М. 318 с.

Скороходова С.Б, Щербаков А.Н. 2011. Тренды наступления фенологических событий в заповеднике «Кивач» за 1966-2005 годы // Тр. Госуд. прир. зап-ка «Кивач», вып. 5. Петрозаводск. С. 207-221.

Яковлева М.В. 2017. Тенденции численности дендрофильных видов птиц в заповеднике «Кивач» в условиях потепления климата // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: материалы Всерос. науч. конф. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 46-53.

Askeyev A., Askeyev O., Askeyev I. 2017. Long-term woodpecker winter population dynamics in the Tatarstan Republic // Vogelwelt, V. 137. P. 130-133.

Helle P. Danilov P., Panchenko D., Fyodorov F., Tirronen K. 2018. Changes in grouse populations in Finland and Russian Karelia during the past 30 years // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Тез. Докладов. VII Междунар. симп. Петрозаводск. С. 149-150.

Järvinen O., Väisänen R.A. 1977. Line transect method: a standard field-work // Polish ecological studies V.3. № 4. P. 11-15.

Lehikoinen A., Lehikoinen P., Lindén A., Laine T. 2011. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker Dendrocopos leucotos in Finland // Ornis Fennica V. 88. P.195-207.

Väisänen R.A., Lehikoinen A. 2013. Suomen maalinnuston pesimäkannan vaihtelut vuosina 1975-2012. Linnut, vuosikirja 2012: 62-81.

Lehikoinen A., Väisänen R.A. 2014. Suomen talvilinnuston muutokset eri elinympäristöissä 1987-2014. // Linnut-vuosikirja 2013. P. 80-95.

Vepsäläinen V., Pakala T., Tiainen J. 2005. Population increase and aspects of colonization of the Tree Sparrow *Passer montanus*, and its relationships with the House Sparrow *Passer domestocus*, in the agricultural landscapes of Southern Finland // Ornis Fennica. V. 82. P. 117-158.

Väisänen R.A. 2008. Talviruokintapaikkojen lintujen seuranta 1989 – 2007. Linnut-vuosikirja 2007. P. 60-79.
Väisänen R.A., Solonen T. 1997. Population trends of 100 winter bird species in Finland in 1957-1996 // Linnut-vuosikirja 1999. P. 70-97.
Väisänen R.A., Lehikoinen A. 2013. Suomen maalinnuston pesimäkannan vaihtelut vuosina 1975-2012. / Linnut, vuosikirja 2012 P. 62-81.

LONG-TERM DYNAMICS OF WINTERING BIRDS IN KARELIA

M.V. Yakovleva
Kivach State Nature Reserve, Kivach

The dynamics of the most common wintering birds in Karelia, which have long-term trends of growth or decline in recent decades, has been analyzed. The data of long-term (33-47-years) counts in the Kivach reserve and literature sources were used. An attempt to compare the obtained trends with data for the territory of neighboring Finland, which significantly differs in the degree of anthropogenic transformation, was made.
Keywords: *wintering bird species, population dynamics, Karelia.*

Об авторе

ЯКОВЛЕВА Марина Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУ «ГПЗ «Кивач»», 186220 Республика Карелия, Кондопожский район, пос. Кивач, пер. Музейный, д. 3, e-mail: kivach-bird@rambler.ru

Яковлева М.В. Долговременная динамика численности зимующих птиц в Карелии / М.В. Яковлева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 251-260.

Журнал Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология решением Президиума ВАК включен в перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата биологических наук.

Контактные данные редакционной коллегии

170002, г. Тверь, пр-т Чайковского, д. 70/1, лит. Б
Телефон: (4822) 32-06-80
e-mail: vestnikbio@gmail.com
главный редактор – Зиновьев Андрей Валерьевич;
ответственный секретарь – Иванова Светлана Алексеевна;
технический редактор – Игнатьев Данила Игоревич.

Вестник Тверского государственного университета.

Серия: Биология и экология *№ 1(53), 2019*
Подписной индекс: **80208** (каталог российской прессы «Почта России»)

Подписано в печать 26.03.2019. Выход в свет 9.04.2019
Формат 70 x 108 $^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 22,83.
Тираж 500 экз. Заказ № 98.
Издатель – Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тверской государственный университет».
Адрес: Россия, 170100, г.Тверь, ул. Желябова, д.33.
Отпечатано в редакционно-издательском управлении
Тверского государственного университета.
Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, Студенческий пер., д.12, корпус Б.
Тел. РИУ: 8 (4822) 35-60-63.
Цена свободная.