

Таблица 1.

Основные различия самцов разных морф у мухоловки-пеструшки

Контрастная черно-белая морфа	Буряя морфа
Стабильность BMR	Пластичность BMR
Стабильность рекламного поведения (сохраняют высокую интенсивность рекламного поведения в широком диапазоне температур)	Температурная зависимость интенсивности рекламного поведения (снижают интенсивность при низких температурах)
Максимальное репродуктивное усилие возможно с первого года жизни	Опыт гнездования увеличивает показатели репродуктивного успеха в течение жизни
Остаточная репродуктивная ценность зависит от успешного размножения в первый год жизни	Остаточная репродуктивная ценность не связана с успехом размножения в первый год жизни
Получают преимущество в условиях низких весенних температур и, возможно, при низкой плотности гнездования и низкой внутривидовой конкуренции за места гнездования	Получают преимущество в условиях высоких весенних температур и, возможно, при высокой плотности гнездования и высокой внутривидовой конкуренции за места гнездования

Список литературы

- Гриньков В.Г. 2000. Условия стабильного поддержания фенотипической структуры популяции на примере изменчивости окраски брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pallas). Дис. ... канд. биол. н. М.: МГУ. 154 с.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: МГУ. 193 с.
- Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В. 2007. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // Журн. общ. биол. Т. 68, № 4. С. 278–295.
- Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Бушуев А.В. 2014. Влияние весенних температур на интенсивность рекламного поведения и уровень базального метаболизма ярких и криптически окрашенных самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Зоол. ж. Т. 93. № 10. С. 1288–1302.
- Керимов А.Б., Роговин К.А., Иванкина Е.В., Бушуев А.В., Соколова О.В., Ильина Т.А. 2012. Специфический иммунитет и полиморфизм брачного наряда сам-

- цов мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // Журн. общ. биол. Т. 73. № 5. С. 349–359.
- Креславский А.Г. 1993. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций // Журн. общ. биол. Т. 54. № 6. С. 645–658.
- Креславский А.Г. 1994. Симпатрическое видообразование у животных: дизруптивный отбор или экологическая сегрегация // Журн. общ. биол. Т. 55. № 4–5. С. 404–419.
- Обухова Н.Ю., Креславский А.Г. 1985. Изменчивость окраски в городских популяциях сизых голубей (*Columba livia*). Возможные механизмы поддержания полиморфизма // Зоол. ж. Т. 64. № 11. С. 1685–1693.
- Северцов С.А. 1951. О конгруэнтности и понятии целостности вида // Пробл. экологии животных. М.: АН СССР. С. 30–57.
- Alatalo R.V., Gustafsson L., Lundberg A. 1994. Male Coloration and Species Recognition in Sympatric Flycatchers // Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci. Vol. 256. No. 1346. P. 113–118.
- Drost R. 1936. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. Bd. 6. S. 179–186.
- Ilyina T.A., Ivankina E.V. 2001. Seasonal Variation of Singing Activity and Relative Effect of the Advertising Behaviour of Males with Different Plumage Colour in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Acta Ornithologica. Vol. 36. No. 1. P. 85–89.
- Ivankina E.V., Grinkov V.G., Kerimov A.B. 2001. Male Colour Type and Lifetime Breeding Success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Acta Ornithologica. Vol. 36. No. 1. P. 91–96.
- Kerimov A.B., Ilyina T.A., Ivankina E.V., Bushuev A.V., Sokolova O.V., Rogovin K.A. 2018. Melanin-based coloration and immunity in polymorphic population of pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Evol. Ecol. Vol. 32. No. 1. P. 89–111.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 27. No. 3. P. 201–223.
- Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. The Pied Flycatcher. Poyser Monographs. London: T & AD Poyser ltd. 280 p.
- Roskaft E., Jarvi T. 1992. Interspecific Competition and the Evolution of Plumage-Color Variation in 3 Closely Related Old-World Flycatchers *Ficedula* Spp // J. Zool. Vol. 228. P. 521–532.
- Saetre G.P., Moum T., Bures S., Kral M., Adamjan M., Moreno J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation // Nature. Vol. 387. No. 6633. P. 589–592.
- Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kerimov A.B., Schwarz A. 2002. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: Removal experiments in Germany and Russia // Ardea. Vol. 90. No. 3. P. 461–470.

ДИНАМИКА МИГРАЦИЙ РЖАНКООБРАЗНЫХ ПТИЦ В ДОЛИНЕ Р. СЫСОЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

Е.В. Данилова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Республика Коми, Российская Федерация

DYNAMICS OF MIGRATION OF CHARIDRIFORMES IN THE RIVER SYSOLA VALLEY (KOMI REPUBLIC)

E.V. Danilova

*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division of RAS, Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation
E-mail: hvdan@rambler.ru*

Изучения миграций птиц, пролетных путей, места остановок, сроков, миграционного поведения и т.д. раскрывают важные аспекты жизни птиц. Река Сысола, обладая извилистостью, обилием болот, озер и стариц, протекая вдоль населенных пунктов с сельскохозяйственными полями, пойменными лугами, является частью пролетного пути ржанкообразных птиц весной к местам гнездований и осенью к местам зимовок.

Визуальные наблюдения в долине р. Сысола проведены в апреле–мае в 2008–2011 гг. в районе с. Вильгорт и в 2013–2015 гг. в районе с. Ыб по стандартной методике Кумари (1955). За время исследований зарегистрировано 54 595 особей 24 видов ржанкообразных птиц.

На весеннем пролете доминировали турухтан (*Phylomachus pugnax*) — 23,7% от всех ржанкообразных, сизая чайка (*Larus canus*) — 23,3% и озерная чайка (*Larus ridibundus*) — 21,3%. К субдоминантам отнесены чибис (*Vanellus vanellus*) — 8,5%, золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria*) — 5,8%, большой веретенник (*Limosa limosa*) — 3,9%, средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*) — 3,8% и фифи (*Tringa glareola*) — 3,3%.

Ржанкообразные птицы мигрировали по долине р. Сысола весной в начале апреля по конец мая в северно-восточном и северном направлениях на высоте от 70 м до 200 м парами, небольшими группами (до 10–20–50 особей). На пролете большие стаи птиц (до 100–200 особей) отмечены для турухтана, фифи и большого веретенника. В долине р. Сысола птицы совершали остановки на отдых, кормежку и ночлег на 1–2 дня.

Миграция ржанкообразных птиц проходила в две волны:

1) конец апреля – начало мая летели сизая и озерная чайки, чибис, средний и большой (*Numerius arquata*) кроншнепы, большой веретенник, турухтан, фифи;

2) вторая половина мая сизая и озерная чайки, золотистая ржанка, турухтан, большой веретенник, фифи.

Список литературы

Кумари Э.В. 1955. Инструкция по изучению миграции птиц. Тарту. 28 с.

**ЗНАЧЕНИЕ ЭСТУАРИЯ РЕК ХАЙРЮЗОВА-
БЕЛОГОЛОВАЯ (КАМЧАТКА) ДЛЯ ТРЁХ ВИДОВ
КУЛИКОВ — ДАЛЬНИХ МИГРАНТОВ: БОЛЬШОГО
ПЕСОЧНИКА, БОЛЬШОГО И МАЛОГО
ВЕРЕТЕННИКОВ**

**Д.С. Дорофеев^{1,2}, Д.В. Добрынин, А.И. Мацына³,
А.П. Иванов⁴, А.С. Шупикова**

¹ ФГБУ «ВНИИ Экология»

² Биологический факультет МГУ

³ Центр «Дронт»

⁴ Биологический музей имени Тимирязева

**IMPORTANCE OF KHAIRUSOVA-BELOGOLOVAYA
ESTUARY (KAMCHATKA) FOR LONG-DISTANCE
MIGRATING WADERS — GREAT KNOT, BLACK-
TAILED AND BAR-TAILED GODWITS**

**D.S. Dorofeev^{1,2}, D.V. Dobrynin, A.I. Matsyna³,
A.P. Ivanov⁴, A.S. Shupikova**

¹ VNI Ecology

² Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty

³ Center "Dront"

⁴ K.A. Timiryazev State Biology Museum

Основные работы по изучению куликов Восточноазиатско-Австралийского пролётного пути традиционно ведутся на местах зимовок в Северо-Западной Австралии и крупных миграционных остановках в Юго-Восточной Азии. Крупных работ по изучению миграционных остановок на севере пролётного пути немного. Недавно была частично описана крупнейшая, судя по всему, миграционная остановка на западном побережье Камчатки в эстуарии рек Хайрюзова-Белоголовая.

Как показали наши дальнейшие исследования, на этой миграционной остановке в больших количествах встречаются кулики-дальние мигранты, которые не отмечаются в больших количествах далее к югу полуострова за исключением расположенной в 40 км к югу остановки в эстуарии реки Морошечная. То есть именно в окрестностях эстуариев этих рек, судя по всему, эти виды покидают западное побережье Камчатки, перелетая к миграционным остановкам Сахалина, заливов юга Охотского моря.

В этом сообщении мы разбираем динамику численности наиболее многочисленных видов куликов-дальних мигрантов: большого (*Limosa limosa*) и малого веретенников (*Limosa lapponica*) и большого песочника (*Calidris tenuirostris*), на миграционной остановке в эстуарии рек Хайрюзова-Белоголовая на западном побережье Камчатки.

Материал для сообщения собирался в течение трёх полевых сезонов 25 июля – 7 сентября 2015 г., 1 июля – 6 августа 2016 г. и 25 июня – 16 августа 2017 г.

Разные виды куликов учитываются различными типами учётов на нашем участке работ. Основной проблемой учётов были протяжённость и сложность структуры литоральных осушек. Всего нами использовалось два типа учётов. Это учёты на местах скоплений во время высоких приливов (большой и малый веретенники, большой песочник), учёты на литорали во время кормления (большой и малый веретенник, большой песочник). Учёты проводились по возможности ежедневно, примерно раз в 3–4 дня результаты сводились в общую таблицу. В случае учётов большого песочника и веретенников мы использовали учёты двух типов. При этом в итоговую таблицу записывались максимальные значения для каждого вида, полученные тем или иным типом учета.

Данные по динамике численности большого песочника имеют одинаковую динамику из года в год. Пик численности приходит на начало июля (23 000 особей). Высокая численность птиц (более чем 10 000 особей) сохраняется до конца месяца.

Максимальная численность большого веретенника, подвида *L.l. melanuroides*, была нами зафиксирована в 2017 г. и составила 9000 особей. При этом в предыдущие годы на пике численности учитывалось не более 4500 птиц. Но во все три года максимальное количество птиц отмечалось в начале июля, падая до 2000–3000 особей в августе.

Динамика численности малого веретенника имеет иную структуру. В конце июня – начале июля численность куликов этого вида составляет всего несколько сотен особей. В августе количество птиц существенно возрастает и на пике численности достигает 4000–4500 особей. С очень большой долей вероятности в эстуарии рек Хайрюзова-Белоголовая основу миграционной остановки составляют малые веретенники подвидов *L. l. anadyrensis* *L.l. menzbieri*, численность которых сильно сокращается в последнее время. Возможно, что на севере Охотского моря остаются на лето не размножающиеся по каким-либо причинам малые веретенники подвида *L. l. baueri*.

Литературные данные показывают, что крупные скопления численности малого и большого веретенников и большого песочника существуют только в эстуарии рек Хайрюзова-Белоголовая. На р. Морошечная эти виды образуют менее многочисленные скопления.

Проведённый анализ космоснимков возможно позволил выявить ещё одно место, где, судя по данным Landsat 8, находится ещё одно крупное миграционное скопление куликов: литораль, расположенная в Рекинникской бухте.

Таким образом, эстуарий рек Хайрюзова-Белоголовая имеет ключевое значение для летнее-осенней миграции малого и большого веретенников и большого песочника; и является уникальным местом для рассматриваемых видов куликов на всём западном побережье Камчатки.

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГНЕЗДЯЩИХСЯ
ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ БЕЛОРУССКОГО
ПООЗЕРЬЯ**

С.А. Дорофеев, Е.В. Шаврова

*УО «Витебский государственный университет имени П.М.
Машерова», г. Витебск, Республика Беларусь*

**THE POPULATION STRUCTURE AND THE
PATTERNS OF NESTED DENDROPHILOUS BIRDS
DISTRIBUTION IN THE BELARUSSIAN LAKELAND**

S.A. Dorofeev, E.V. Shavrova

*P.M. Masherov Vitebsk State University, Vitebsk, Republic of Belarus
E-mail: miro-slavab@mail.ru*

В формировании орнитофауны смешанных лесов, кроме широко распространенных в Палеарктике видов, участвуют представители двух географо-генетических комплексов – таёжного и европейских широколиственных лесов. Соотношение числа видов последних в лесной орнитофауне конкретного природного района отражает специфику его географического положения (Долбик, 1974; Никифоров, 2008)

Состав современной орнитофауны отдельных природных районов определяется также историей ее формирования в тесной связи с эволюцией ландшафтов и влиянием антропоических факторов. Из 224 видов птиц, зарегистрированных в результате учетов численности и исследования эколого-географических особенностей орнитофауны (Бибби и др., 2000) на территории 17 административных районов северо-восточной Беларуси в 1989–2017 гг., достоверно гнездятся 170. Гнездование еще 13 видов возможно, но не доказано. Из общего числа (183) 102 вида (55,7%) относятся к группе дендрофильных — экологически связанных с древесно-кустарниковой растительностью. Видовой состав лесных птиц типичен для подзоны смешанных лесов.

Пространственное распределение дендрофильных птиц как в первобытных, так и в современных лесах прежде всего определяется специфичностью требований каждого вида к среде обитания, сложившейся в процессе его сопряженной эволюции со всеми компонентами ландшафта. Вследствие этого специфичность проявляется в первую очередь к тому из компонентов, с которым вид теснее всего был связан на протяжении эволюции. Данным обстоятельством объясняется высокая индикаторная роль животных вообще и птиц в частности. В распределении птиц отчет-

ливо проявляется связь отдельных видов и их географо-генетических комплексов с соответствующими определенным (зональным, интра- или экстразональным) ландшафтам типами древесной растительности. Их пространственное распределение и обуславливает в большинстве случаев ареал каждого вида (Кузьменко, Дорофеев, 2001).

В пределах ареалов дендрофильных птиц в связи с неоднородностью условий среды обитания различаются участки с высокой и низкой численностью. Максимальная численность вида соответствует оптимальным по условиям обитания биотопам, что и позволяет использовать показатели плотности для выделения биотопов, в разной степени пригодных для гнездования, зоогеографической диагностики и других целей.

Широкое распространение и равномерное распределение внутри ареала должны иметь эврибионтные виды. Оптимальные по условиям обитания участки ареалов стенобионтных видов связаны с определенными (зональными) ландшафтами (кедровка, вьюрок, воробьиный сыч и др.) в пределах одной географической зоны или разбросаны по всему ареалу (обитатели интразональных биотопов).

Лесные насаждения северо-восточной Беларуси за последние 20 лет претерпели коренные преобразования под влиянием хозяйственной деятельности человека. Наряду с сокращением лесопокрытой площади совершенно исчезли леса из широколиственных видов, уменьшилась площадь еловых лесов, вырос удельный вес мелколиственных пород, значительные пространства заняты свежими и зарастающими вырубками. Произошло резкое омоложение лесов, увеличилась их неоднородность и взаимная смешанность, усугубляемые большим разнообразием лесорастительных условий, изменилась внутренняя структура насаждений (Юркевич и др., 1979). Сильная разреженность и разобщенность современных лесов Белорусского Поозерья позволяет классифицировать их как лесопольевой ландшафт.

Возникающие на месте коренных лесов смешанные способствовали внедрению в таёжные ландшафты представителей орнитокомплекса европейских широколиственных лесов. Одновременно происходило сокращение численности аборигенного населения и отступление ряда таёжных видов вслед за темнохвойными лесами к северу и северо-востоку. Подобно тому, как современные леса северо-востока Беларуси представляют собой заключительный этап смены коренных лесов вторичными (смешанными), современная лесная орнитофауна представляет собой заключительный этап смены одного географо-генетического комплекса (таёжного) другим (европейских широколиственных лесов). Продуктивность новых сообществ значительно превосходит продуктивность таёжных сплошных лесов.

При существующих особенностях лесных насаждений произошло резкое сокращение численности ряда таёжных видов (длиннохвостой и бородатой неясытей, мохноногого и воробьиного сычей, трехпалого дятла, глухаря, клеста-еловика и др.), а также крупных хищников: беркута, филина и др. Некогда сплошные их ареалы превратились в прерывистые и даже островные. Все это привело к уменьшению (но не полной потере) прежней высокой индикаторной роли таёжных видов в современных лесах подзоны.

Одновременно с этим показательно увеличение удельного веса гнездящихся в лесах мелких воробьиных птиц (57–60 видов), оказавшихся в новых условиях наиболее пластичными. Отдельные таежные виды в последнее время даже расширяют свой ареал к западу, юго-западу или югу (белобровик, рябинник, обыкновенный снегирь, кедровка, зеленая пеночка).

Качественные различия между орнитокомплексами, населяющими основные породные группы лесов (сосновые, еловые и лиственные), вследствие указанных особенностей, выражены слабо. Типологическая разница между максимальным числом видов, гнездящихся в сосняках (66) и ивняках (49) — 17. Наибольшее число гнездящихся видов зарегистрировано в сосняках, отличающихся широким распространением и разнообразием. Относительно большое число видов, гнездящихся в простых по структуре насаждениях (сосняк лишайниковый — 19, сфагновый — 21, багульниковый — 28, березняк осоковый — 31, ельник долгомошный — 39), связано с сокращением площадей их оптимальных местообитаний, что и приводит к освоению новых биотопов, резко отличающихся по условиям обитания от оптимальных.

Среди лесов, образованных преимущественно одной породой, максимальное число видов характерно для широко распространенных типов (сосняк черничный, ельники мшистый и кисличный, осинники кисличный и долгомошный, березняки кисличный и черничный, сероольшаники злаковый, кисличный и снытевый) или типов насаждений, отличающихся сложностью структуры (сосняк кисличный, ельники орляковый, снытевый и папоротниковый, осинник черничный, березняк приручейно-травяной, черноольшаник снытевый). При этом, по мере увеличения в составе ельников лиственных пород, в них возрастает численность видов широколиственного леса и снижается численность таежных видов, которая минимальна в чистых лиственных лесах.

Самая высокая плотность гнездящихся птиц характерна для ивняков — 6,15 пар/га, сероольховых — 5,93 и еловых лесов — 5,31, характеризующихся наиболее сложной структурой древостоев, хорошими гнездовыми, защитными и кормовыми условиями. Самая низкая плотность — в

сосняках (3,18 пар/га), представленных главным образом монокультурными насаждениями с упрощенной внутренней структурой.

Видовое разнообразие и высокая плотность населения птиц в насаждениях Белорусского Поозерья в значительной степени обусловлены большой дробностью и сложным распространением лесов по её территории. Вследствие разреженности и неоднородности древостоев, сложной линии их очертания и большой протяженности опушечной полосы сильно проявляется действие «опушечного эффекта». Максимальный показатель плотности птиц в опушечной полосе ельников — 19,5 пар/га, сосняков — 12,0, что в 5–10 раз выше максимального показателя плотности в этих же насаждениях.

Значительные различия в числе видов и плотности населения гнездящихся птиц отчетливо проявляются и при сравнении типов насаждений с одной лесообразующей породой.

Сосновые леса в Белорусском Поозерье населяют 66 видов птиц. В сосновых лесах увеличение числа видов и общей плотности населения птиц с усложнением структуры и возрастом древостоев выражено отчетливо. В лишайниково-вересковых борах гнездится 41 вид (3,20 пар/га), в зеленомошно-черничных — 56 (4,76 пар/га). В заболоченных (кустарниково-пушице-сфагновых) типах зарегистрировано 17 видов (0,99 пар/га).

В бруснично-мшистых, зеленомошно-черничных и кустарничково-долгомошных типах сосновых лесов имеется значительная (до 40%) примесь ели, что обуславливает регулярное гнездование здесь ряда таежных видов (рябчика, черного дятла, обыкновенного снегиря, буроголовой чайки, малой мухоловки, желтоголового короляка, белобровика, лесной завирушки).

В преобладающем большинстве охваченных учетами типах сосновых лесов (8–11) гнездятся преимущественно виды широколиственного леса. Четкую зависимость в своем распространении от сосновых лесов обнаруживают: глухарь, белая куропатка, чеглок, дербник, обыкновенный козодой, лесной конек, серая мухоловка, хохлатая синица, славказавирушка, лесной жаворонок, деряба и др. виды (преимущественно интразональные и широколиственных лесов).

Еловые леса отличаются более сложной структурой и отчетливо выраженной тенденцией к увеличению плотности населения птиц, а не числа видов. Всего за годы исследований зарегистрировано 60 видов птиц. В мшистых ельниках средняя плотность гнездящихся птиц — 4,71 пар/га, в кислично-снытевых — 6,54, в кустарничково-долгомошных — 4,58 (в 1,5 раза выше, чем в сосняках).

Высокая заселенность ельников, наряду с сохранившимися свое индикаторное значение таёжными видами, представителями широколиствен-

ных лесов объясняется, с одной стороны, их эвритопностью, а с другой — определенным сходством еловых и лиственных лесов по структуре и условиям обитания.

Высокий удельный вес (до 36,74%) в общем показателе плотности гнездящихся в еловых лесах птиц зяблика и пеночки-трещотки подтверждает взаимное проникновение таёжных видов в широколиственные леса и наоборот (гнездование в лиственных лесах в зоне произрастания ели и за её пределами белобровика, кедровки, буроголовой гаички, малой мухоловки, рябчика и гнездование в темнохвойных лесах в подзонах тайги и смешанного леса вяхиря, обыкновенной горлицы, осоеда, зяблика, черного дрозда и т.д.). В результате этого явления зональные особенности не только орнитокомплексов, но и фаунистических комплексов вообще сглаживаются, а фауна приобретает все более смешанный характер (Дорофеев, 1970).

С еловыми насаждениями прежде всего связан таёжный орнитокомплекс, представленный здесь максимальным (18) числом видов, достигающий высших показателей плотности и гнездящихся почти во всех типах (9 видов). Однако их число в 3-4 раза меньше, чем видов широколиственного леса, что объясняется географическим положением района гнездований, узким современным распространением еловых лесов, их общим омоложением и разреженностью.

Лиственные леса в регионе населяют 73 вида птиц. В осиновых, березовых и черноольховых лесах средняя плотность населения птиц ниже, чем в ельниках, но выше, чем в сосняках. Исключение составляют сероольшаники и ивняки, где этот показатель самый высокий для всех групп лесов (5,93 и 6,15 пар/га). Доминируют виды, характерные для смешанных и широколиственных лесов. Таёжных видов 8 (все, за исключением белобровика, рябинника и буроголовой гаички, редки).

На долю доминантных и субдоминантных видов (зяблик, пеночка-трещотка, пеночка-весничка) в осинниках приходится 39,52% общей плотности, березняках (эти же виды) — 34,18%, черноольшаниках (эти же виды) — 35,24%, сероольшаниках (эти же виды плюс черноголовая славка и рябинник) — 55,98%, ивняках (пеночка-весничка, зяблик, камышевка-барсучок и болотная камышевка) — 37,23%.

В группе лиственных лесов обращает на себя внимание зональный характер орнитокомплексов сероольховых и осиновых насаждений, постоянно имеющих в составе ель и формирующих ельники под своим пологом. Зональность в березняках вовсе не выражена.

В настоящее время в лесной орнитофауне северо-восточной Беларуси наблюдается заключительный этап смены одного географо-генетического комплекса (таёжного) другим (европейского широколиственного

леса) — процесс, в связи с коренным преобразованием, омоложением лесов и сокращением лесопокрытой площади характерный для полосы смешанных лесов и южной тайги. Орнитокомплекс широколиственного леса безраздельно господствует во всех типах насаждений, таёжный же постепенно утрачивает свою индикаторную роль.

Вследствие гомогенизации лесной орнитофауны различия в составе орнитокомплексов, населяющих основные типы насаждений, выражены слабо. Максимальное число видов птиц гнездится в широко распространенных типах насаждений и типах, характеризующихся сложной внутренней структурой древостоев. Структура насаждений и связанные с ней особенности среды обитания определяют степень экологической дифференциации населения дендрофильных птиц и основные свойства отдельных популяций в условиях конкретных биотопов.

Список литературы

- Бибби К., Джонс М., Мардсен С.* 2000. Методы полевых экспедиционных исследований // Исследования и учеты птиц. М.: Союз охраны птиц России. 186 с.
- Долбик М.С.* 1974. Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск: Наука и техника. 312 с.
- Дорофеев А.М.* 1970. Гнездящиеся птицы Городокской гряды (эколого-фаунистический обзор) // Животный мир Белорусского Поозерья. Вып. 1. Минск. С.37–39.
- Кузьменко В.Я., Дорофеев А.М.* 2001. Ретроспективный анализ орнитофауны Белорусского Поозерья // Веснік ВДУ. № 4 (22). С. 94–101.
- Никифоров М.Е.* 2008. Формирование и структура орнитофауны Беларуси. Минск: Белорусская наука. 297 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адерихо В.С.* 1979. Растительность Белоруссии, её картографирование и охрана. Минск: Наука и техника. 352 с.

**ПРИМЕНЕНИЕ ЛОВЧИХ ПТИЦ В КАЧЕСТВЕ
БИОРЕПЕЛЛЕНТА НА ПОЛИГОНЕ ТБО
В Г. НОВОЧЕБОКСАРСКЕ**

И.Р. Еналеев¹, А.Г. Сорокин², С.А. Сергеев³

¹ *НКО «Русский сокол»*

² *ФГБУ «ВНИИ Экология»*

³ *Филиал АО «Управление отходами» в г.Новочебоксарске*

**USE OF BIRDS OF PREY AS A BIOREPELLENT
AT THE WASTE STORAGE SITE
IN NOVOCHEBOKSARSK**

I.R. Enaleev¹, A.G. Sorokin², S.A. Sergeev³

¹ *NKO "Russion falcon"*

² *FGBU VNI "Ecology"*

³ *Novocheboksarsk Branch of joint-stock company "Management waste"*
E-mail: krechet.65@mail.ru

Нежелательные скопления птиц на летных полях военных и гражданских аэродромов, зверофермах, предприятиях зерновой промышленности, рыбных хозяйствах, сельскохозяйственных объектах, вокруг культурно-исторических памятников создают массу проблем, связанных с их биоповреждающей деятельностью (Звонов, 2010; Ильичев и др., 2006; Hahn, 1996). В связи со сложной орнитологической обстановкой, вызванной нежелательной концентрацией стайных птиц предприятия несут существенные экономические потери и имеют большие проблемы в санитарно-эпидемиологической сфере. Скопления птиц на аэродромах угрожают безопасности полетов воздушных судов. Столкновения самолетов с птицами могут привести к полному их разрушению и гибели пассажиров (Якоби, 1974). Синантропные птицы наносят биоповреждения на таких нехарактерных объектах, как торговые залы гипермаркетов (Еналеев, Рахимов, 2016) и молочные комбинаты «DANON» (Еналеев, Аринина, 2017).

Полигоны по размещению твердых бытовых отходов являются наиболее привлекательными объектами для синантропных стайных птиц. Утилизируемые пищевые отходы служат постоянно возобновляемым, обильным и доступным кормовым ресурсом. Многотысячные стаи птиц кормятся на полигонах ТБО, используя их территории в качестве постоянного кормового биотопа. Биоповреждающая деятельность стайных птиц на данных территориях имеет разнообразные формы, а именно:

1. Расположение городских полигонов ТБО в опасной близости от аэропортов резко повышает вероятность столкновения самолетов с пти-

цами. Стайные птицы поднимаются в поисково-ориентировочном полете над полигоном ТБО на большие высоты, представляя реальную опасность для взлетающих и идущих на посадку самолетов.

2. Стайные, синантропные птицы, кормящиеся на полигонах ТБО, являются переносчиками и распространителями антропозоонозов, то есть инфекционных болезней, передающихся от животных человеку.

3. Питаясь пищевыми отходами на полигонах ТБО, стайные птицы представляют опасность для здоровья сельскохозяйственных животных, так как посещают территории близлежащих птицефабрик и животноводческих ферм, где высока опасность заноса таких вирусных инфекций, как птичий грипп, свиной грипп, ящур и др.

4. Стайные птицы создают антисанитарную обстановку, загрязняя пометом административные здания мусороперерабатывающего комбината, автотехнику, технологическое оборудование и персонал, работающих на полигоне ТБО.

Для урегулирования сложных орнитологических обстановок на различных хозяйственных объектах используются разнообразные средства отпугивания стайных птиц: акустические, визуальные, пиротехнические, химические и биологические. У всех репеллентных средств, кроме биологических, основной проблемой, снижающей их эффективность, является привыкание к ним птиц. При использовании искусственных репеллентов и синтезированных отпугивающих звуков происходит неизбежное угасание ответной эволюционной реакции птиц на данные раздражители (источники страха). Использование биорепеллентов в аэропортах и других объектах большинством специалистов в сфере прикладной орнитологии признано эффективным способом отпугивания стайных птиц (Heghway, 1969; Briot, 1984; Ильичев, 1988; Полуда, Прокопенко, 1990; Solman, 1990; Ryzhov, Mursejev, 2005; Еналеев, 2012).

В первой половине 80-х годов прошлого века в СССР были начаты экспериментальные работы по использованию ловчих соколов и ястребов в качестве биорепеллентов (Флинт, Сорокин, 1983). Эти работы проводились на гражданских аэропортах в Одессе, Казани и Ленинграде, а также на авиабазах ВВС СССР в Кубинке, Умани и Чернигове. Для отпугивания врановых птиц на территории зверофермы использовались ястребы-тетеревятники (Еналеев, 1990). В 1984 г. была создана орнитологическая служба в Московском Кремле (Thompson, 1990; Федоров, 2011).

Среди хозяйственных объектов одними из наиболее привлекательных для птиц являются полигоны захоронения твердых бытовых отходов. Индекс орнитологической привлекательности полигона ТБО, рассчитанный методом Еналеева, Рахимова (2012), составил 23 балла при максимально возможных 25 баллах. Расчет данного индекса по сумме

баллов, оценивающих привлекающие птиц факторы, выглядит следующим образом: наличие обильного корма — 5 баллов, наличие доступного корма — 5, наличие удобных для птиц присад — 5, наличие условий для гнездования — 4, безопасность территории — 4.

Насколько нам известно, ловчих птиц в качестве биорепеллента для урегулирования сложных орнитологических ситуаций на полигонах ТБО ни в СССР, ни в современной России не использовали.

На основании хозяйственного договора между НКО Союз сокольников «Русский сокол» и АО «Управление отходами» 15 января 2018 г. были начаты экспериментальные работы по использованию ловчих птиц в качестве биорепеллента для отпугивания стайных птиц на территории полигона размещения ТБО в г. Новочебоксарске.

К данным работам были привлечены два практикующих сокольника, использовавших двух ястребов-тетеревятников и двух балобанов. Для усиления биорепеллентного воздействия на стайных птиц орнитологи использовали ракетницы типа «Сигнал охотника № 3». В зимний период с целью лишения возможности врановых птиц использовать удобные присады — ограждения наблюдательной вышки карты размещения ТБО — использовались антиприсадочные, стальные нити. По просьбе орнитологов с целью уменьшения привлекательности территории полигона ТБО размеры рабочей площадки на карте размещения твердых бытовых отходов, где идет выгрузка мелкой фракции, содержащей пищевые отходы, минимизировали и локализовали. Мелкая фракция представляет собой несортируемые ТБО и на 60–70% состоит из пищевых отходов, привлекающих птиц.

В процессе отпугивания стайных птиц использовались два метода биорепеллентации (Еналеев, 2013):

1. Активный, когда сокольник патрулирует с ловчей птицей на перчатке места отгрузки мелкой фракции, лишая таким образом стайных птиц возможности кормиться. Также производились напуски ловчих птиц по подсадным галкам и чайкам, а также полеты ловчих птиц на перчатку сокольника в местах концентрации стайных птиц.

2. Пассивный, когда ловчие птицы сидят на переносных присадах, привязанные к ним специальным ремешком — должиком, на протяжении всего светлого времени суток.

Стаи птиц, обитающих на контролируемой сокольниками территории, в зимний период состояли из галки и серой вороны с преобладанием галки. В марте к стае врановых птиц присоединился грач. Со второй половины марта к врановым птицам присоединились чайки — серебристые и озерные с преобладанием последней. Количество птиц на терри-

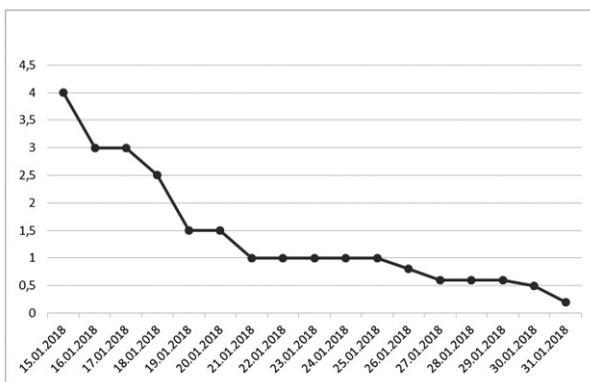


Рис. 1. Динамика сокращения стаи врановых птиц на полигоне ТБО в г. Новочебоксарск.

тории полигона ТБО определялось путем фотофиксации аппаратом с большой разрешающей способностью и методом «оценки количества птиц в стаях и колониях», разработанным британскими орнитологами (Bibby, Jones, Marsden, 2000).

В процессе применения обоих методов орнитологам удалось сократить численность стайных, врановых птиц на территории полигона ТБО с 4000 особей до 100–200 особей в период с 15.01 по 31.01 2018 г. (рис. 1).

Основным показателем орнитологической безопасности любого объекта является устойчивое и долговременное отсутствие стайных птиц на его территории. Для достижения такого результата необходимо создать на ней максимально дискомфортные условия и опасные ситуации при которых стайные птицы начинают постепенно покидать территорию объекта и в дальнейшем избегают ее.

На рисунке 1 видно, что первые семь дней биорепеллентации привели к сокращению численности врановых примерно до тысячи особей. То есть около 75% особей покинули контролируемую территорию, переместившись на альтернативные места постоянного кормления. По личным сообщениям чебоксарских орнитологов в этот период наблюдалось резкое увеличение численности галки в Чебоксарах и Новочебоксарске. Этот факт говорит о том, что галки, ночующие на территории чебоксарской городской агломерации, перестали осуществлять ежедневные, кормовые перелеты на полигон ТБО, а стали кормиться в городской среде обитания или посещать близлежащие птицефабрики и животноводческие фермы.

В период с 21.01 по 27.01 на полигоне постоянно держалось порядка тысячи особей врановых птиц. Это наименее осторожная часть стаи, ко-

торая не успела территориально перераспределиться в поисках новых мест кормления. После 30.01 на контролируемой территории осталось порядка 150–200 особей, которые держались на прилегающих к полигону территориях до середины марта. Эту группу птиц мы условно называем «разведчиками», обладающими определенными когнитивными способностями и этологической пластичностью. Они ежедневно оценивают территорию кормления на предмет наличия обильного и доступного корма, а также оценивают безопасность данной территории и пытаются там кормиться.

Во второй половине марта на полигоне ТБО началось формирование сезонного орнитоценоза чайковых птиц: 14.03.18 появились серебристые, а 27.03.18 — озерные чайки. В начале апреля смешанная стая чаек с преобладанием озерной достигла численности около тысячи особей. В процессе активной биорепеллентации и блокирования мест кормления чаек в зоне отгрузки мелкой фракции постоянно перемещаемыми пассивными биорепеллентами нам удалось сократить численность стаи до 70–100 особей.

По результатам описанных работ на протяжении четырех месяцев мы пришли к следующим выводам:

1. Метод использования специально подготовленных пернатых хищников в качестве биорепеллента на полигоне размещения ТБО показал себя безусловно эффективным и позволил в полном объеме решить поставленную задачу по отпугиванию стайных птиц.

2. Основой эффективного отпугивания стайных птиц в данном случае было ежедневное присутствие пернатых хищников на контролируемой территории на протяжении всего светлого времени суток, при любых метеоусловиях. Активная биорепеллентация в виде напусков ловчих птиц и их полетов на вабило усиливает репеллентный эффект.

3. Выявлена специфика кормодобывающей и защитной форм стайного поведения врановых и чайковых птиц. В процессе биорепеллентного воздействия врановые ведут себя более осторожно. При этом они более мобильны и изобретательны. Чайковые менее пугливы. Ведут себя более инертно и прямолинейно. Их кормодобывающее поведение предсказуемо, что облегчает и упрощает процесс отпугивания этих птиц.

Список литературы

- Еналеев И.Р.* 1990. Особенности применения ястреба-тетеревятника в качестве биорепеллента на аэродроме и звероферме // Матер. Всес. семинара по пробл. управления поведением и охраны птиц. М. – Пушкино. С. 142–146.
- Еналеев И.Р.* 2012. Ловчие птицы. Экология и практическое применение. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH. 196 с.

- Еналеев И.Р.* 2013. Экологические основы использования биорепеллентов (ловчих птиц). Автореф. дис... докт. биол. н. М.: РУДН. 55 с.
- Еналеев И.Р., Аринина А.В.* 2017. Вторичная биоповреждающая деятельность сизого голубя // VI Всеросс. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.47.
- Еналеев И.Р., Рахимов И.И.* 2012. Метод определения индекса орнитологической привлекательности хозяйственных объектов // Вестн. Росс. ун-та дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». М.: РУДН. №1. С. 5–9.
- Еналеев И.Р., Рахимов И.И.* 2016. Регуляция численности домовых воробьев методом биорепеллентации // Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. М.: Моск. зоопарк. Вып.25. С. 111–116.
- Звонов Б.М.* 2010. Орнитологическая безопасность. М.: Онтопринт. 65с.
- Ильичев В.Д.* 1988. Экология и управление поведением птиц // Науч.-попул. Сер. «Биология». М.: изд-во «Знание». Вып. 3. 63 с.
- Ильичев В.Д., Силаева О.Л., Золотарев С.С.* 2006. Защита самолетов и других объектов от птиц. М.: Т-во науч. изданий КМК. 320 с.
- Полуда А.М., Прокопенко С.П.* 1990. Применение обученных хищных птиц, как один из методов управления поведением птиц // Матер. Всес.о семинара по пробл. управления поведением и охраны птиц. М. – Пушино. С. 121–129.
- Федоров В.М.* 2011. Сокол над кремлем // Использование ловчих птиц для охраны памятников архитектуры. М.: «Охотничий двор». № 9(34). С. 114–121.
- Флинт В.Е., Сорокин А.Г.* 1983. Охота с ловчими птицами в СССР. Современное состояние и перспективы // Матер. I совещ. по экол. и охране хищных птиц. М.: Наука. С. 25–32.
- Якоби В.Э.* 1974. Биологические основы предотвращения столкновений самолетов с птицами. М.: Наука. 166 с.
- Bibby C., Jones M., Marsden S.* 2000. Expedition Field Techniquis Bird Surveys. Published by BirdLife Intern.137 p.
- Briot J.L.* 1984. Falconry: model aircraft used to reduce bird-strike hazard // ICAO Bull. Vol. 39. No. 10. P. 25–27.
- Hahn E.* 1996. Falcons and bird control in aerodrome // 23st Int. Bird Strike Committee. London. P. 45–49.
- Heighway D.G.* 1969. Falconry in the Royal Navy // Proc. World Conf. on Bird Hazards to Aircraft. No. 1. P. 189–194.
- Ryzhov S.K., Mursejev M.R.* 2010. Trained goshawks against pigeons // Raptors Conservation. Vol. 20. P. 25–34.
- Solman V.E.F.* 1989. Birds and aircraft // Biol. Conserv. No. 5. P. 79–86.
- Thompson J.* 1990. Inside the Kremlin // Natl. Geogr. No. 5. P. 62–105.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА РЕЧНЫХ УТОК (ANATIDAE: *ANAS* S.L.)

Н.В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

POSTCRANIAL SKELETON VARIABILITY IN DABBLING DUCKS (ANATIDAE: *ANAS* S.L.)

N.V. Zelenkov

Borissiak Paleontological institute of Russian Academy of Sciences

E-mail: nzelen@paleo.ru

Обычно считается, что скелет птиц характеризуется очень незначительной индивидуальной и внутривидовой изменчивостью — чаще всего это объясняется следствием жесткости отбора на комплекс адаптивных черт, связанных с полетом. Эти представления составляют основу практических исследований в палеонтологии и зооархеологии, базирующихся на видовых определениях птиц преимущественно по элементам посткраниального скелета, зачастую фрагментарным. В то же время стабильность пропорций частей отдельно взятой кости птиц никогда специально не изучалась — при этом подобная предполагаемая стабильность представляет собой необходимое условие для успешного определения птиц по фрагментам костей.

В этой работе метрически проанализирована индивидуальная изменчивость костей посткраниального скелета семи европейских видов речных уток (род *Anas* s.l.), с основным фокусом на вариации внутри отдельных элементов. Исследована стабильность пропорций отдельных фрагментов кости относительно целых элементов скелета — это необходимо для понимания того, насколько возможны экстраполяции о целых костях на основании их небольших фрагментов. Всего исследовано 203 полных или практически полных скелета и еще более 40 фрагментарных скелетов *A. crecca*, *A. querquedula*, *A. penelope*, *A. clypeata*, *A. acuta* и *A. platyrhynchos* из коллекций ведущих отечественных (Москва, Санкт-Петербург) и нескольких европейских (Киев, Париж, Штутгарт) музеев. В связи с основной задачей настоящего исследования (определить границы изменчивости внутри вида) вся внутривидовая изменчивость (индивидуальная, географическая и т.д.) исследовалась вместе.

Обнаружено, что размах изменчивости общего размера элементов скелета у речных уток умеренно велик и составляет порядка 15–20%, однако изменчивость внутри элементов (различные индексы и пропорции) очень мала. Некоторые отношения внутри некоторых элементов

скелета особенно стабильны: например, ширина стержня плечевой кости составляет 0,06–0,08 от общей длины плечевой кости у всех изученных экземпляров. Высота дорсального мышцелка плечевой кости составляет $0,42 \pm 0,02$ от общей длины плечевой кости у всех видов. Ширина проксимального эпифиза плечевой кости стабильно составляет $0,22 - 0,23 \pm 0,01$ у всех видов птиц. Таким образом, даже небольшой фрагмент плечевой кости может быть использован для реконструкции общих размеров и робустности¹ кости, что зачастую является индикатором видовой принадлежности у речных уток. Схожие показатели получены и для ряда других отношений у других элементов посткраниального скелета.

Однако также выявлены показатели, демонстрирующие заметно большую изменчивость и, таким образом, их использование в определении таксономической принадлежности должно быть ограничено. Это справедливо по отношению к некоторым признакам коракоида, таким как ширина стержня и высота плечевого бугорка. При этом общая длина коракоида и длина его плечевой суставной части варьирует заметно меньше, чем другие показатели: это может объясняться основной функцией коракоида у птиц — выносом плечевого сустава дорсально.

Очень велика изменчивость толщины эпифиза тибиотарсуса и бедренной кости. Наибольшая изменчивость исследованных отношений выявлена для кряквы, что может быть результатом ослабления отбора при урбанизации. Альтернативное объяснение может заключаться в том, что именно повышенная изменчивость позволяет этому виду успешно заселять антропогенные ландшафты.

Исследование поддержано грантом РФФИ 17-04-01162.

¹ Соответствует английскому «robust», дословный перевод «грубый, сильный, крепкий», *прим.ред.*

ИСТОРИЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: ФОРМИРОВАНИЕ СПИСКА ПТИЦ

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет

HISTORY OF THE ORNITHOLOGICAL STUDIES IN TVER REGION: CREATION OF THE CHECKLIST

A.V. Zinoviev

Tver State University

E-mail: nyroca2002@gmail.com

Настоящие тезисы являются авторской выдержкой из труда, посвященного птицам Тверской области (Зиновьев и др., 2018). Данные последних лет собраны Д.В. Кошелевым.

Если не считать отрывочных данных о пернатой дичи, водившейся на территории нынешней Тверской обл. в средние века (Кутепов, 1896, 1898), то первые сколь-нибудь детальные данные по орнитофауне региона мы находим в записках иностранных путешественников.

Первые сведения фаунистического характера на границах нынешней Тверской обл. на рр. Полометь и Мста дает академик И.А. Гюльденштадт (Gyldenstddt, 1787). Среди других животных он упоминает встречающихся в «Валдайской стране» птиц: глухаря, тетерева, белую куропатку, рябчика, перепела, клинтуху, полевого жаворонка, дрозда-белобровика, черного дрозда, коростеля, чибиса, перевозчика, вальдшнепа, серого гуся, крякву, чирка-свистунка, чирка-трескунка, лебедя (на весеннем и осеннем пролетах), черного аиста, серого журавля, чаек, крачек, обыкновенную овсянку, чижа, домового воробья, большую синицу, деревенскую ласточку, соловья, стрижа, большого пестрого и зеленого дятлов, кукушку, иволгу, вурона, грача, галку, сойку, серую неясыть, лугового луня, сороку, воробьиного сычика, мелких соколов и крупных орлов.

Н.Я. Озерецковский, путешествовавший вокруг оз. Селигер в 1814 г., наблюдал, в том числе, за птицами, хотя описания их довольно скупы. В своих путевых заметках (Озерецковский, 1817) этот автор упоминает иволгу, вертишейку и сизоворонку, уделяя вертишейке несколько страниц текста, видимо, из-за ее популярности с античных времен (Аристотель, 1937).

Дальнейшие сведения об охотничьих видах птиц, водившихся на территории Тверской губернии, могут быть почерпнуты из серии охотничьих заметок, опубликованных лесничим Г. Вильдерметом (1834, 1838, 1842)

в «Лесном журнале». Подобного рода заметки появляются и позже (Байков, 1901; Фунтиков, 1915).

Первый, достаточно обширный список птиц Тверской губ. с делением на экологические группы дан А.И. Дьяковым в «Статистическом ежегоднике Тверской губернии» (1878). Автор основывается на собственных наблюдениях в Тверском и Новоторжском уездах, а также на рассказах лиц, проводивших наблюдения в других уездах. Не задаваясь, очевидно, целью дать всеобъемлющий список птиц губернии, автор, тем не менее, привел данные о 154 видах (с учетом предыдущих авторов, список птиц области составил 161 вид). На следующий год описание птиц А.И. Дьякова было помещено В.И. Покровским (1879) в первом томе «Историко-статистического описания Тверской губернии».

В. Эсаулов (1878) в работе по позвоночным животным Торопецкого и Холмского уездов Псковской губ. приводит список из 152 видов птиц. Это, по сути дела, первый классический аннотированный список птиц одного из регионов (Торопецкого р-на) нынешней Тверской области. Автор отмечает 23 новых вида, увеличивая, таким образом, список птиц Тверской обл. до 184 видов.

Эпохальная работа М.А. Мензбира «Птицы России» (1895а, б, 1918), призванная ликвидировать пробел в данных по распространению и биологии птиц нескольких обширных областей Российской империи, содержит данные о встречах ряда видов в Тверской губернии и прилегающих районах, позднее вошедших в состав Тверской области.

Работа К.Н. Давыдова (1896) посвящена птицам Ржевского уезда Тверской губернии. Большинство птиц встречено им во время летних экскурсий; данные по пролетным видам заимствованы от респондентов. Если не считать некоторую путаницу в слишком замысловатой латыни, автор приводит описание 135 видов, среди которых 9 не были отмечены ранее. Таким образом, список птиц Тверской губ. расширился до 193 видов.

Следующей работой, касающейся птиц территории нынешней Тверской области, является обширный труд Н.А. Зарудного (1910), посвященный птицам Псковской губернии, куда входила территория нынешнего Торопецкого р-на Тверской обл. Данные по Торопецкому уезду Псковской губернии автору предоставлены г-ном Даниловым. В обширном списке автора содержатся упоминания только нескольких птиц из Торопецкого уезда; среди них красноголовый нырок и водяной пастушок ранее не упоминались для территории нынешней Тверской области; 61 другой вид, встреченный на границе уезда, также ранее не отмечался. Таким образом, список птиц Тверской области расширился до 256 видов. Работа Н.А. Зарудного поучительна, поскольку указывает на возможность залетов в

конце XIX – начале XX вв. на территорию нынешней Тверской области таких видов, как малая поганка, черноголовый хохотун, белошекая крачка, полярная крачка, морской песочник, грязовик, саджа, красноносый нырок, пеганка, красный коршун, розовый скворец, сероголовая гаичка, пятнистый сверчок, красноголовый королек и белозобый дрозд.

Список из 162 видов, составленный Н.М. Тюлиным (1914), экскурсировавшим в своем имении в Бежецком уезде, расширяет список птиц на один вид — дубровник (257 видов).

В.Л. Бианки в уже упоминавшийся нами работе 1916 г. о птицах губернии приводит сведения о 215 найденных в ней видах, этот же автор в публикации 1922 г. сводит данные о распространении птиц Северо-Запада Европейской части России. Несмотря на некоторые несоответствия с более ранними авторами — например, у В.Л. Бианки бородачатая неясыть значится как возможный обитатель Тверской губернии, хотя она была отмечена в списках В. Эсаулова (1878) и К.Н. Давыдова (1896), а также на отсутствие по понятным причинам видов, отмеченных для Торопецкого уезда Н.А. Зарудным (1910), совокупный список видов области расширился на два вида (авдотку и толстоклювую кайру) и составил 259 видов.

Г.Л. Граве (1927), экскурсируя в тогдашнем Бельском уезде Смоленской губернии, за относительно небольшой срок подтвердил обитание на территории нынешней Тверской области 112 видов птиц. Интересными следует считать находки гнезд беркута, сплюшки и сизоворонки.

Поездка Л.Г. Капанова и В.В. Раевского летом 1928 г. в Осташковский, Тверской и Ржевский уезды Тверской губернии (Капанов, Раевский, 1930) ознаменовалась добычей глухой кукушки, расширившей, таким образом, список видов птиц Тверской обл. до 260 видов.

Знаковой для списка птиц Тверской области является работа А.В. Третьякова (1940). Автором не только собрана основная информация по птицам, отмеченным на территории области более ранними авторами; им также учтены данные авторов, исследовавших соседние губернии (области). Список птиц области Третьякова содержит 226 видов, а общий список после добавления автором нового вида, черноголового чекана, достигает 261 вида.

Ю.А. Исаков и М.П. Распопов (1949) сообщают о встрече на р. Мологе возле Весеьгонска огарей (262 вида).

Л.В. Шапошников с соавторами в эпохальном для Тверской области труде по населяющим ее животным (Шапошников и др., 1959) в основном повторяют список А.В. Третьякова. Ими учтены не все сведения более ранних исследователей. Возможно, авторский коллектив стремился оставить в списке области максимальное количество гнездящихся видов

и убрать данные по редким залетам. Не расширяя список птиц области, авторы приводят очерки для 236 видов.

Следующим автором, расширяющим список птиц области за счет залетных видов до 263, оказывается Е.П. Спангенберг (1972). Им приводятся данные по залету на Рыбинское водохранилище краснозобой казарки.

Два новых вида для области, малого погоныша и кольчатую горлицу, добавляют к списку видов В.И. Зиновьев и Л.В. Шапошников (1978) (265 видов). Желтоголовой трясогузкой и каменкой-плешанкой список видов области пополняется работой В.И. Зиновьева (1981). (267 видов). Через десять лет этот же автор (Зиновьев, 1991) добавляет к списку горихвостку-чернушку (268 видов). А.В. Зиновьев (1995) расширяет список на один вид, степного жаворонка (269 видов). В работе Л.В. Викторова и С.Б. Логинова (2004) приводятся сведения о добыче на р. Волга в окр. пос. Эммаус (15 км к югу от Твери) люрика (270 видов). Четырьмя годами позже в список были добавлены канадская казарка и большая белая цапля (Николаев, Шмитов, 2008) (272 вида). Белая цапля в последние годы активно проникает на территорию области и, возможно, уже гнездится в окрестностях пос. Озерки Калининского р-на.

Л.В. Викторов с соавторами (2010) предпринял попытку обобщения накопленных к тому времени данных по видовому составу и особенностям пребывания птиц на территории области. В его списке появляются дрофа, достоверными сведениями о нахождении которой на территории Тверской области мы не располагаем, белоголовый сип, отмеченный в 1997 г. А.М. Мурашовым, и тростниковая камышевка, вероятно гнездящаяся на западе области (Федоров, 1986). Таким образом, вместе с пропущенными авторами хохлатым и степным жаворонками, список птиц области составил 275 видов.

Последними в список видов птиц Тверской области нами были добавлены короткоклювый гуменник (Зиновьев, 1985), степная тиркушка (наши данные), черноголовая чайка (В.А. Черкасов, личн. сообщ.), большой поморник (Куркамп, 2013), саджа (Даль, 1944), соловьиный сверчок (Хромушин, личн. сообщ.) и просянка (Авдеев, Елисеев, 2013). Таким образом, в настоящее время список птиц региона включает в себя 282 вида.

Список литературы

Авдеев В.П., Елисеев С.Л. 2013. Новая встреча просянки в Московской области // Москва. Новости программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Т. 18. С. 48–49.

Байков Я. 1901. Заметки об охоте в Новоторжском уезде, Тверской губ., в 1900 году // Природа и охота. Т. 1. С. 54–79.

- Бианки В.Л. 1916. Птицы Тверской губернии. 2. Рукопись.
- Викторов Л.В., Логинов С.Б. 2004. Новые виды в фауне позвоночных животных Тверской области // Четвертые научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск: Изд-во Смоленск. гос. пед. ун-та. С. 60–63.
- Викторов Л.В., Николаев В.И., Виноградов А.А., Емельянова А.А., Кириллов П.И. 2010. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп. Тверь: ТвГУ. 32 с.
- Вильдермет Ф.Г. 1834. Сведения об охоте в Тверской губернии // Лесной журнал. Т. 2. С. 260–262.
- Вильдермет Ф.Г. 1838. Некоторые замечания об охоте в Тверской губернии // Лесной журнал. Т. 3. С. 254–261.
- Вильдермет Ф.Г. 1842. Об охоте в Тверской губернии в 1841 году и о водящейся в одной дичи // Лесной журнал. Т. 4. № 1. С. 113–125.
- Граве Г.Л. 1927. Материалы к познанию природы северо-западной части Бельского уезда, Смоленской губ. // Тр. О-ва изучения Смоленского края. Т. 4. С. 49–94.
- Давыдов К.Н. 1896. Летние орнитологические экскурсии по Ржевскому уезду Тверской губернии // Тр. Имп. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 27. № 1. С. 231–267.
- Даль С.К. 1944. О миграции сажки *Syrnhaptes paradoxus* Pall. // Докл. АН Арм. ССР. Т. 1. № 3. С. 27–28.
- Дьяков А.И. 1878. Птицы // Статистический ежегодник Тверской губернии. Т. 1–2. С. 92–99.
- Зарудный Н.А. 1910. Птицы Псковской губернии // Зап. Имп. АН по физ.-матем. отделу. Т. 25. № 2. С. 1–182.
- Зиновьев А.В. 1995. Тверские поля фильтрации — пример антропогенного обогащения орнитофауны // Пробл. особо охраняемых природных территорий и сохранения биол. разнообразия Тверской области. Тверь. С. 84–85.
- Зиновьев А.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А. 2018. Птицы Тверской области и сопредельных территорий. Тверь: ТвГУ. Т. 1. 554 с.
- Зиновьев В.И. 1981. Дополнение к списку видов птиц Калининской области // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы). Владимир: Изд-во ВГПИ. С. 3–4.
- Зиновьев В.И. 1985. Пластинчатоклювые птицы лесной зоны: биология, хозяйственное значение. Калинин: КГУ. 88 с.
- Зиновьев В.И., 1991. Птицы лесной зоны европейской части СССР. Воробьинообразные. Тверь: ТвГУ. 158 с.
- Зиновьев В.И., Шапошников Л.В. 1978. Материалы по орнитофауне Калининской области // Геогр. и экол. наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы). Владимир: Изд-во ВГПИ. Вып. 3. С. 40–53.
- Исаков Ю.А., Распопов М.П. 1949. Материалы по экологии водоплавающих птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища // Тр. Дарвинск. гос. запов. на Рыбинском водохранилище. М. Вып. 1. С. 172–244.
- Капранов Л.Г., Раевский В.В. 1930. Отчет о поездке в Тверскую губернию летом 1928 года зоологической группы комплексной экспедиции Государственного музея Центрально-Промышленной области и Тверского государственно-

- го музея // Матер. О-ва изуч. Тверского края. Тверь: Издание о-ва изуч. Тверского края. С. 71–77.
- Куркамн Х.Г.* 2013. Меченые большие поморники в центре Европейской России // Московка. Новости программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Т. 17. С. 30–31.
- Кутепов Н.И.* 1896. Великокняжеская и царская охота на Руси с X по XVI век. СПб.: Экспедиция заготовления государственных бумаг. Царская охота на Руси. Т. 1. 212 с.
- Кутепов Н.И.* 1898. Царская охота на Руси царей Михаила Федоровича и Алексея Михайловича. XVII век. СПб.: Экспедиция заготовления государственных бумаг. Царская охота на Руси. Т. 2. 316 с.
- Мензбир М.А.* 1895. Птицы России. М.: Типо-литография Т-ва И.Н. Кушнерев и Ко. Т. 1. 836 с.
- Мензбир М.А.* 1895. Птицы России. М.: Типо-литография Т-ва И.Н. Кушнерев и Ко. Т. 2. 1120 с.
- Мензбир М.А.* 1918. Птицы России (Европейская Россия, Сибирь, Туркестан, Закаспийская область и Кавказ). М.: Издание М. и С. Сабашниковых. Вып. 1. 224 с.
- Николаев В.И., Шмитов А.Ю.* 2008. О новых находках редких видов птиц Тверской области // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер.: Биол. и экол. Т. 7(67). № 7. С. 105–108.
- Озерецковский Н.* 1817. Путешествие на озеро Селигер. СПб.: Типогр. Имп. Акад. Наук. 194 с.
- Покровский В.И.* 1879. Историко-статистическое описание Тверской губернии. Тверь: Типо-литография Ф.С. Муравьева. Т. 1. Исторический очерк губернии, ее территория и народонаселение. 801 с.
- Спангенберг Е.П.* 1972. Редкие и малоизученные птицы Дарвинского заповедника // Орнитология. М. Т. 10. С. 139–150.
- Третьяков А.В.* 1940. Орнитофауна Калининской области // Уч. Зап. Калининского пед. ин-та им. М.И. Калинина. Калинин: КГПИ. Т. 9. № 2. С. 1–58.
- Тюлин Н.М.* 1914. Шестилетние (с 1906 по 1912 г.) наблюдения над птицами Столоповской волости, Вышневолоцкого, и Заручьевской волости, Бежецкого уездов, Тверской губернии // Птицеведение и птицеводство. Т. 5. № 1. С. 1–26.
- Федоров В.А.* 1986. Материалы по распространению и стациональному распределению дроздовидной тростниковой камышевок на Северо-Западе РСФСР // Первый съезд Всес. орнитол. о-ва и IX Всес. орнитол. конф. Л.: Изд-во ЛГУ. Т. 2. С. 292–293.
- Фунтиков И.* 1915. Из Бежецка, Тверской губ. // Наша охота. Т. 21. С. 34–37.
- Шапошников Л., Головин О.В., Сорокин М.Г., Тараканов А.* 1959. Животный мир Калининской области. Калинин: Калининск. кн. изд-во. 460 с.
- Эсаулов В.* 1878. Список позвоночных животных, водящихся и встречающихся в Торопецком и Холмском уездах Псковской губернии // Тр. Имп. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 9. С. 223–240.
- Güldenstädt J.A.* 1787. Reisen durch Russland und im Kaukasischen Gebirge. Auf Befehl der Russisch-Kayserslichen Akademie der Wissenschaften herausgegeben von P.S. Pallas. St. Petersburg.: Kayserl. Akademie der Wissenschaften. 511 S.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЯХ ВРАНОВЫХ ПТИЦ

З.А. Зорина, А.А. Смирнова

*Кафедра ВНД биологического факультета МГУ имени
М.В. Ломоносова*

CONTEMPORARY REPRESENTATIONS OF CORVIDS COGNITIVE ABILITIES

Z.A. Zorina, A.A. Smirnova

*Higher Nervous Activity Department, Biological Department,
M.V. Lomonosov Moscow State University
e-mail: zoyazorina17@gmail.com*

Изучение высших когнитивных способностей животных составляет одну из интенсивно развивающихся областей современной биологии, поскольку оно напрямую связано с проблемой эволюционных предпосылок мышления человека. Среди этих работ все более заметное место занимают исследования психики птиц, которую долгое время считали примитивной в силу отличного от млекопитающих строения мозга. По мере уточнения данных о структуре мозга птиц, а также расширения сравнительных исследований и применения комплекса разнообразных тестов это представление постепенно пересматривается. Все большее внимание стали привлекать врановые птицы, у которых наряду с высокой пластичностью поведения обнаруживались проявления элементарного мышления (напр., Koehler, 1956). В настоящее время ряд видов этого семейства широко используются как модельные объекты для изучения высших когнитивных способностей животных (Clayton, Emery, 2015).

Систематические исследования врановых проводятся в лаборатории физиологии и генетики кафедры ВНД биологического факультета МГУ в рамках сравнительного изучения элементарного мышления животных. Они были начаты в 1957 г. под руководством Л.В. Крушинского и продолжаются после его кончины до настоящего времени (Крушинский, 1958, 1976/2018; Смирнова, Зорина, 2013; Зорина, Обозова, 2013).

Врановые птицы интересовали Л.В. Крушинского не только как физиолога. Он был биологом широкого профиля, прирожденным натуралистом, в жизни которого наблюдения за животными в природе играли огромную роль. В его дневниках, послуживших основой для изданной посмертно книги «Записки московского биолога» (Крушинский, 2006), сохранились многочисленные описания эпизодов поведения врановых,

которые свидетельствовали о том, что их психика не ограничивается выработкой условных рефлексов, но характеризуется более сложными проявлениями. В совокупности с данными по млекопитающим это послужило основой для его концепции элементарной рассудочной деятельности животных (Крушинский, 1977/2018) и появления задач, которые позволяли исследовать ее экспериментально.

Задача на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения животного, впервые показала, что по способности к ее решению врановые сопоставимы с хищными млекопитающими, тогда как другой представитель класса — голуби к ее решению вообще не способны. Важную роль для сравнительной характеристики способностей позвоночных сыграла разработка еще одной элементарной логической задачи, для решения которой требовалось представлять, что объемная приманка может быть помещена только в объемную, но не в плоскую фигуру (задача на оперирование эмпирической размерностью фигур). В отличие от первой задачи, доступной для многих видов млекопитающих и рептилий, эту задачу решали лишь наиболее высокоорганизованные — макаки и дельфины, а хищные млекопитающие с нею не справлялись. Выяснилось, что врановые эту задачу решили, и этот факт оказался совершенно неожиданным. Он впервые засвидетельствовал сходство их способностей с приматами и превосходство над хищными млекопитающими (Крушинский и др., 1979). Этот факт способствовал также формированию представления Л.В. о том, что мышление (рассудочная деятельность) животных — процесс многогранный и для его полноценной характеристики необходимо применение комплекса разноплановых тестов, выявляющих реальный спектр способностей каждого вида (Крушинский, 1977/2018).

В свете этих представлений нашей задачей сделалась именно комплексная характеристика когнитивных способностей врановых. Помимо двух упомянутых методик мы применяли тест Ревеша-Крушинского, затем начали исследование способности врановых к обобщению и символизации (подробнее Зорина, Обозова, 2013; Смирнова, Зорина, 2013; Самулеева и др., 2015), позднее особенности протоорудийной деятельности (Багоцкая и др., 2012, 2013; Обозова и др., 2013) и элементов сознания.

Наряду с лабораторными экспериментами мы пытались вслед за Л.В. учитывать целостное поведение врановых, поэтому наша работа шла в контакте с орнитологами. В круг общения Л.В. (а, следовательно, и наш круг отчасти) всегда входили биологи разного профиля, в том числе и коллеги с кафедры зоологии позвоночных. Благодаря поддержке К.Н. Благосклонова мы начали сами выкармливать птенцов и выращивать птиц для бу-

дущих экспериментов. Выросших годовалых птиц содержали группами в вольерах на ЗБС, что позволило нам исследовать онтогенез их поведения в послегнездовой период и выявить малоизвестные в тот период факты о системе позитивных внутригрупповых контактов (Зорина, 1992). Эксперименты также проводились на ЗБС в течение летних сезонов 1972–1989 гг. Такие условия оказались гораздо более комфортными для птиц и повышали адекватность обстановки экспериментов. Эта традиция активно поддерживается и современным коллективом лаборатории.

Организация такой работы стала возможной благодаря неизменной поддержке руководства биостанции, и я пользуюсь случаем выразить еще раз глубокую признательность научному руководителю биостанции академику И.А. Шилову, директору биостанции Я.Б. Белялову и всему коллективу сотрудников.

Постоянный контакт с полевыми орнитологами поддерживался также благодаря участию в Рабочей группе по изучению врановых птиц, созданной в начале 1980-х гг. по инициативе профессора В.М. Константинова. Этот контакт способствовал изучению механизмов, лежащих в основе высокой пластичности поведения врановых, их тонкого приспособления к антропогенным трансформациям среды.

В настоящее время ведется сбор наблюдений (главным образом, коллег-биологов) и видеоматериалов, характеризующих видовой репертуар серой вороны (и отчасти близких видов), а также описание «сложных» форм поведения (Зорина, 2011, 2017; Зорина, Лильп, 2012).

В течение большей части XX века работы по мышлению животных, в том числе врановых, встречались эпизодически, но постепенно ситуация менялась, и в настоящее время за рубежом они ведутся очень активно. Что касается изучения когнитивных способностей врановых, то оно проводится в ряде специальных лабораторий в Оксфорде, Вене (две лаборатории), в Лейпциге (Ин-т Макса Планка), в Австралии и Новой Зеландии. Ряд лабораторий выполняет совместные исследования.

Благодаря как отечественным, так и многочисленным зарубежным исследованиям¹ в настоящее время можно считать доказанным, что у животных имеются зачатки всех видов, форм и способов мышления, которые известны у человека. Когнитивные способности разных видов существенно различаются и широта их спектра и уровень коррелируют с уровнем структурно-функциональной организации мозга.

Самого высокого уровня достигают человекообразные обезьяны, что вполне ожидаемо. Самое удивительное, что врановые птицы по своим способностям схожи с человекообразными обезьянами. Они обладают

¹ Ввиду ограниченного объема публикации мы почти не цитируем многочисленные зарубежные статьи, ссылки на которые есть в наших работах.

наиболее полным спектром способностей, который включает способность к решению наиболее трудных задач. Они не только экстренно решают элементарные логические (Крушинский, 1977/2018) и протоорудийные (Багоцкая и др., 2012; Обозова и др. 2013) задачи, но оказались способными к применению и даже изготовлению орудий (Jones, Kamil, 1973; Kabadai et al., 2016; Wimpenny et al., 2009; и др.). Анализ их поведения показывает, что структура решения у врановых сходна с таковой у шимпанзе.

Врановые обладают также и способностью к высшему уровню обобщения — формированию довербальных понятий «больше – меньше», «сходство – различие», когда обобщение применимо к стимулам любых категорий и модальностей (Смирнова, 2011; Смирнова, Зорина, 2013).

У птиц, сформировавших такие понятия, появляется возможность исследовать и другие, даже более сложные когнитивные способности. Благодаря этому нам удалось показать, что серые вороны способны выявлять аналогии в структуре двухкомпонентных стимулов, не имеющих явного перцептивного сходства, но состоящих из двух одинаковых или двух разных элементов. Подобная операция (analogical reasoning) доступна шимпанзе, а низшие обезьяны могут совершать ее только после долгой специальной дрессировки (Smirnova et al., 2015).

Воронам доступна также еще одна операция логического вывода (inferential reasoning) — транзитивное заключение, т.е. способность на основе информации о том, что $A > B$, а $B > C$, сделать вывод о том, что $A > C$, не прибегая к прямому их сопоставлению (Зорина и др., 1995; Lazareva et al., 2001).

Наконец, врановые проявили способность к символизации – операции, которая лежит в основе языка человека. Показано, что они могут устанавливать эквивалентность между предметами, действиями, понятиями («обозначаемое») и ранее нейтральными для них знаками — символами (Смирнова, 2011), и выполняют тест на симметричность эквивалентных отношений (Самулеева и др., 2015).

В настоящее время наряду с указанными элементами абстрактного мышления (формирование довербальных понятий и умозаключений) активно исследуют самоузнавание животных в зеркале. В нашей лаборатории была разработана методика, которая позволила достоверно доказать наличие у ворон этой способности (Смирнова, Самулеева, 2017).

Таким образом, благодаря применению комплексного тестирования и сравнительного подхода показано, что, несмотря на то, что класс птиц развивался в процессе эволюции особым путем, параллельно с млекопитающими и совершенно независимо от них, зачатки мышления имеются и у его высших представителей — врановых (а также попугаев), которые

по спектру своих когнитивных способностей сходны с человекообразными обезьянами.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» (№ НААА-А16-116021660055-1). Поддержана грантами РФФИ №№ 10-04-00891-а; 13-04-00747-а; 16-04-01169-а.

Список литературы

- Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А.* 2010. Врановые способны понимать логическую структуру задач на подтягивание закрепленной на нити приманки // Журн. высш. нерв. деят. Т. 60. № 5. С.543–551.
- Зорина З.А.* 1992. Анализ формирования исследовательского, игрового и социального поведения 4 видов врановых при групповом содержании в неволе // Врановые птицы в антропогенных ландшафтах. Вып. 2. Липецк: ЛГПИ. С.3–27.
- Зорина З.А.* 2011. Индивидуальная пластичность поведения врановых птиц // Сомовская библиотека. Вып. 1. Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Кн. 1. Труды научн. конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Н.Н. Сомова (1861–1923). Харьков: Харьковск. нац. ун-т им. В.Н. Каразина. С. 142–163.
- Зорина З.А.* 2017. Разумная предусмотрительность» и другие особенности поведения врановых // Природа. № 4. С.14–26.
- Зорина З.А., Калинина Т.С., Маркина Н.В.* 1995. Транзитивное заключение у птиц: решение теста Гиллана врановыми и голубями // Журн. высш. нерв. деят. Т.45. № 4. С.716–722
- Зорина З. А., Обозова Т. А.* 2013. Вклад Л. В. Крушинского в изучение когнитивных способностей птиц и современное состояние этой проблемы // Формирование поведения животных в норме и патологии: к 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984). М.: Языки славянских культур. С. 115–148.
- Крушинский Л.В.* 2006. Записки московского биолога: Загадки поведения животных. (сост. З.А. Зорина, И.И. Полетаева). М.: Языки славянских культур. 500 с.
- Крушинский Л.В.* 1977/2018. Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения. М.: URSS: ЛЕНАНД. 270 с.
- Крушинский Л.В.* 1958. Экстраполяционные рефлексy как элементарная основа рассудочной деятельности животных // ДАН СССР. Т. 121. № 4. С. 762–765.
- Крушинский Л.В., Зорина З.А., Дашевский Б.А.* 1979. Способность к оперированию эмпирической размерностью фигур у птиц семейства Corvidae // Журн. высш. нерв. деят. Т. 29. № 3. С. 500–597.
- Обозова Т.А., Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А.* 2013. Сравнительная оценка способности разных видов птиц к решению протоорудийных задач // Зоол. ж. Т. 92. № 6. С.1–11.

- Самулеева М.В., Смирнова А.А., Обозова Т.А., Зорина З.А.* 2015. Исследование формирования отношений симметрии между «знаком» и «обозначаемым» у серых ворон // Е.В. Печенкова, М.В. Фаликман (ред.). Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Матер. конф. 16 июня 2015 г. М.: БукиВеди, ИППиП. С.390–394.
- Смирнова А.А.* 2011. О способности птиц к символизации // Зоол. ж. Т. 90. № 7. С. 803–810.
- Смирнова А.А., Зорина З.А.* 2013. Когнитивные способности птиц: обобщение, использование понятий, символизация, умозаключения // Формирование поведения животных в норме и патологии: к 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984). М.: ЯСК. С. 148–168.
- Смирнова А.А., Самулеева М.В., Мандрико Е.В.* 2017. Тест с меткой: серые вороны узнают свое отражение в зеркале? // Е.В. Печенкова, М.В. Фаликман (ред.). Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Матер. конф. 15 июня 2017 г. М.: ООО “Буки Веди”, ИППиП. С. 331–335.
- Clayton N.S., Emery N.J.* 2015. Avian models for human cognitive neuroscience: a proposal // *Neuron*. Vol. 86. P. 1330–1342.
- Jones T., Kamil A.C.* 1973. Tool-making and tool-using in the Northern blue jay // *Science*. Vol. 180. No. 90. P. 1076–1078.
- Kabadayi C., Taylor L.A., von Bayern A.M.P., Osvath M.* 2016. Ravens, New Caledonian crows and jackdaws parallel great apes in motor self-regulation despite smaller brains // *Royal Society Open Science*. Vol. 3: 160104.
- Koehler O.* 1956. Thinking without words // *Proc. 14th Int. Congr. Zoology*. 1953. Copenhagen. P. 75–88.
- Lazareva O.F., Smirnova A.A., Rayevsky V.V., Zorina Z.A.* 2001. Hooded crows solve a transitive inference problem cognitively // *Animal Welfare*. Vol. 10. P. 219–231.
- Obozova T., Smirnova A., Zorina Z., Wasserman E.* 2015. Analogical reasoning in amazons // *Animal Cognition*. Vol. 18. P. 1363–1371.
- Olkowicz S., Kocourek M., Lučan R. K. et al.* 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 113. P. 7255–7260.
- Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E.* 2015. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning // *Curr. Biol*. Vol. 25. P. 256–260.
- Wimpenny J.H., Weir A.A.S., Clayton N., Rutz C., Kacelnik A.* 2009. Cognitive Processes Associated with Sequential Tool Use in New Caledonian Crows // *PLOS ONE*. Vol. 4. No. 8. e 6 471.

**УРБАНИЗИРОВАННАЯ ПОПУЛЯЦИЯ ОЗЕРНЫХ
ЧАЕК (*LARUS RIDIBUNDUS*) ГОРОДА МОСКВЫ
И БЛИЖНЕГО ПОДМОСКОВЬЯ: ИСТОРИЯ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ**

В.А. Зубакин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**URBANISTIC POPULATION OF BLACK-HEADED
GULL (*LARUS RIDIBUNDUS*) IN MOSCOW CITY
AND ITS NEAREST VICINITY: HISTORY AND
SPATIAL STRUCTURE FORMATION**

V.A. Zubakin

A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution

E-mail: vzubakin@yandex.ru

Формирование гнездовой группировки озёрных чаек Москвы и ближнего Подмосквья (в пределах 20 км от МКАД) тесно связано с колонией, существовавшей с 1880-х по 1995 г. на озере Киёво (г. Лобня, Мытищинский р-н Московской области). В XX в. здесь проводили исследования несколько поколений орнитологов, и благодаря этому мы имеем данные по численности чаек в различные периоды существования колонии. В 1933–1936 гг. учёты гнездящихся чаек проводили члены Кружка юных биологов зоопарка (КЮБЗ). По их данным, тогда гнездились 3,6–6,0 тысяч пар озёрных чаек, причем наблюдалось устойчивое снижение численности с 6011 гнёзд в 1933 г. до 3589 гнёзд в 1936 г. (Исаков и др., 1947). Следующий период изучения колонии (1956–1958 гг.) связан с именем В.В. Строкова. Учёты показали, что численность озёрных чаек составляла 3,9–4,1 тысяч гнёзд (Строков, 1960). После длительного перерыва учёты гнездящихся чаек на озере Киёво возобновились в 1975 г.; они стали проводиться силами Дружины биофака МГУ по охране природы. С 1977 по 1987 г. учёты проходили ежегодно, затем они были проведены в 1992, 1994, 1995 и 1996 гг.

В отличие от предшествующих лет, результаты учётов середины 1970-х – начала 1980-х гг. показали быстрый рост численности чаек (1975 г. — 8,2 тысяч пар, 1977 г. — 11,0 тысяч пар, 1978 г. — 13,7 тысяч пар, 1980 г. — 15,4 тысяч пар); пик численности (16,6 тысяч гнёзд) был достигнут в 1982 г. (Зубакин, 1998). Этому, несомненно, способствовало существование полигона ТБО (свалки бытовых отходов) в нескольких

км от колонии, близ посёлка Красная Поляна. Озёрные чайки, которые в 1930–1950-х гг. кормились главным образом на естественных водоёмах, водохранилищах и окрестных полях, в 1970-х гг. в большинстве своем переключились на кормёжку на свалке, и в их погадках стали преобладать разнообразные пищевые отходы. Сравнение численности чаек на путях разлёта из колонии в 1930-х гг. и в 1975 г. показало, что раньше вылет на кормёжку происходил главным образом в южном, юго-западном и северном направлениях (Исаков и др., 1947). В середине 1970-х гг. около 70% птиц отлетало в западном направлении — в сторону свалки (Зубакин, Харитонов, 1978, 1981). Таким образом, к середине 1970-х гг. киевская колония превратилось в урбанизированное поселение чаек, как по месту гнездования (озеро Киево вошло в черту города Лобни и к тому времени уже было с трех сторон окружено жилыми домами «частного сектора»), так и по характеру питания. Необходимо отметить, что помимо кормежки на свалке, озёрные чайки в период конца 1970-х – начала 1980-х гг. активно обследовали мусорные баки в городе Лобне.

Однако в последующие годы объем вывозимого на свалку мусора стал сокращаться: в 1978 г. в сторону свалки утром улетали уже только около 25% чаек, покидающих колонию (Зубакин, Харитонов, 1981). На рубеже 1970–1980-х гг. свалку окончательно закрыли, что, очевидно, сразу же создало проблемы с кормёжкой киевских чаек. Численность колонии, сначала продолжавшая расти «по инерции», стала резко снижаться (1983 г. — 13,2 тысяч пар, 1984 г. — 11,0 тысяч пар, 1985 г. — 8,3 тысяч пар, 1986 г. — 5,7 тысяч пар, 1987 г. — 4,8 тысяч пар). Снижение не остановилось на уровне 4 тысяч пар, чего можно было ожидать, если бы чайки вернулись к существовавшей в 1956–1958 гг. практике кормежки на водохранилищах и в сельхозугодьях, а продолжалось быстрыми темпами. В 1992 г. на озере гнездились 2,5 тысяч пар, в 1994–1995 гг. — 0,3–0,4 тысяч пар, а с 1996 г. озёрные чайки перестали гнездиться на оз. Киево. В начале 2010-х гг., благодаря усилиям энтузиастов г. Лобни и сотрудников ИПЭЭ РАН, колонию на озере Киево удалось возродить (Харитонов и др., 2014), но это уже другая история.

Помимо возникшего дефицита привычного антропогенного корма (пищевых отходов), на снижение численности могло оказать влияние и разрушение сплавины — центральная часть сплавины, наиболее заселённая чайками, свободно плавала под действием ветра, постепенно оббиваясь краями и раскалываясь. Однако численность гнездящихся чаек снижалась не только на подвижной центральной сплавине, но и на неподвижных береговых сплавинах, в частности, на северной береговой сплавине, предпочитаемой чайками наряду с центральной. Действие этого фактора вряд ли могло стать главной причиной столь стремительного падения численности.

В период снижения численности колонии на оз. Киёво по соседству с Москвой стали возникать новые поселения озёрных чаек, основанные, судя по всему, киёвскими птицами. Прямых доказательств такого переселения нет, но, поскольку новые колонии возникали синхронно с уменьшением численности киёвской колонии, подобное предположение кажется более чем вероятным. В 1984 г. образовалась колония озёрных чаек у железнодорожной платформы Марк Савёловского направления (1986 г. — 2,5 пар), в 1986 г. С.П. Харитоновым найдена колония в г. Химки (около 2 тысяч пар). Эти колонии возникали в привычном для киёвских чаек антропогенном ландшафте, по соседству со свалками. Однако большинство озёрных чаек киёвской колонии, видимо, переселилось в черту г. Москвы, присоединившись к существовавшей с 1970-х гг. (Журавлев, 1978) колонии на Люблинских очистных сооружениях. Если в 1980 г. здесь на картах-отстойниках и иловых площадках гнездились лишь около 2,2 тысяч пар (данные А.Л. Мищенко), то в 1984 г. — уже 6,4 пар (Попова-Бондаренко, 1986), а в 1986 г. — 15 тысяч пар. Таким образом, в ходе деградации киёвской колонии и после формирования нескольких относительно небольших дочерних колоний возникло еще одно очень крупное поселение озёрных чаек — люблинское. Все эти изменения происходили на фоне общего роста численности гнездовой группировки озёрных чаек, происходившего в Московском регионе в 1970–1980-х гг. (Зубакин, 1998).

Численность люблинского поселения в середине 1990-х гг. оставалась примерно такой же, как и в 1986 г., хотя вторая половина 1980-х гг. — первая половина 1990-х гг. характеризовались снижением общей численности озёрных чаек Московской области. Часть гнездовых поселений в этот период исчезла. В частности, химкинская колония чаек, по данным С.П. Харитонова, во второй половине 1990-х гг. уже не существовала.

Люблинское поселение чаек отличалось от колоний в Химках и у платформы Марк не только величиной, но также и тем, что в непосредственной близости от этого поселения не было крупной свалки. Однако, в пределах 10–15 км находились (по крайней мере, в начале 1990-х гг.) несколько свалок средних размеров — в окрестностях Люберец, Щербинки, Видного и др. (Состояние..., 1995). По наблюдениям Г.С. Еремкина (личное сообщение), в конце 1980-х — начале 1990-х гг. озёрные чайки Люблинских полей фильтрации в большом количестве кормились на свежей пашне в пойме р. Москвы в окрестностях сел Беседы, Слобода, Остров, т.е. использовали для кормежки и полуприродные биотопы (агроценозы). Однако, поселение чаек в 15 тысяч пар вряд ли могло существовать главным образом за счет сельскохозяйственных угодий без посещения мест концентрации пищевых отходов. По-видимому, чайки

кормились также и на самих иловых площадках, причем не только Люблинских. Так, 2 июня 1996 г. на Люберецких очистных сооружениях севернее Некрасовки, что примерно в 12 км от Люблинских полей, держалось, по нашим данным, около тысячи озёрных чаек, тогда как гнездились там тогда только 57 пар.

К середине 1990-х гг. сложилась система колоний озёрных чаек Москвы и ближнего Подмосковья с абсолютным доминированием поселения на Люблинских очистных сооружениях. Однако во второй половине 1990-х гг. началась быстрая ликвидация Люблинских сооружений, завершившаяся в 2003 г. На их месте образовался «спальный» район Марьино, и чайки полностью лишились мест гнездования. Реакция люблинских озёрных чаек была тройкой. Часть птиц, видимо, подселилась к другим существующим колониям — например, в 2001 г. произошло кратковременное увеличение численности гнездовых группировок озёрных чаек Люберецких очистных сооружений (с 1,8–1,9 тысяч пар до 4,7 тысяч пар) и Бисеровского рыбхоза (с 2,1 тысяч пар до 3–4 тысяч пар). Другие озёрные чайки образовали новые поселения, причем, новые колонии появились как на техногенных водоемах, сходных с Люблинскими (пруды-отстойники у Картино и около Подольска), так и на природных (старницы р. Москвы в Мневниках и в окрестностях с. Остров) и полуприродных водоемах (например, подпруженных болотцах около железнодорожной платформы Внуково, около г. Железнодорожного и на юго-восточной окраине г. Подольска). Часть озёрных чаек, судя по снижению примерно на 2,8–7,6 тысяч пар общей численности гнездовой популяции Москвы и ближнего Подмосковья (с 19,0 тысяч пар в 1996–1998 гг. до 11,4–16,2 тысяч пар в 2005–2006 гг.), просто перестала гнездиться в окрестностях Москвы. Однако переселения чаек в отдалённые от Москвы районы Московской области, как предполагал Г.С. Ерёмкин (2004), по-видимому, не происходило, поскольку с середины 1990-х по середину 2000-х гг. в дальнем Подмосковье отмечено ещё более резкое снижение численности озёрных чаек (на 9,8 тысяч пар, с 14 до 4,2 тысяч пар.).

Ко второй половине 2000-х гг. пространственная структура гнездовой группировки озёрных чаек Москвы и ближнего Подмосковья, изменившаяся после уничтожения Люблинских очистных сооружений, в основном стабилизировалась. Чайки гнездились в 14–17 поселениях, численность самых крупных из которых не превышала 4 тысяч пар (3,3–3,9 тысяч пар в 2006 г. на прудах Бисеровского рыбхоза). Общая численность гнездящихся чаек в течение второй половины 2000-х гг. хотя и флуктуировала по годам, но сохранялась на уровне 10,8–14,9 тысяч пар.

В 2010-х гг. картина пространственного распределения поселений озёрных чаек и их численность вновь стали меняться. Произошло исчез-

новение в конце 2000-х – начале 2010-х гг. ряда небольших поселений в связи с засыпкой водоемов (отстойники в Картино, болотца на окраинах Подольска, Железнодорожного и около платформы Внуково). В этот же период появились новые колонии (Братеево, Новый Милет и др.) В середине 2010-х гг. резко упала численность в поселениях на Люберецких и Подольских очистных сооружениях в связи с почти полной ликвидацией последних. Главной особенностью 2010-х гг. стал интенсивный рост одной из колоний — на Яузских разливах в Лосином Острове, близ окраины г. Мытищи. Численность гнездящихся озёрных чаек постепенно выростала здесь с 3,3 тысяч пар в 2010 г. до 7,5–8,6 тысяч пар, а с учетом колонии у пос. Торфопредприятие — до 9,5–11,6 тысяч пар в 2016 г. Общая численность гнездовой группировки озёрных чаек Москвы и ближнего Подмосковья по сравнению с предшествующим периодом возросла до 18,7–21,3 тысяч пар в 2016 г. и 22,4–23,0 тысяч пар в 2017 г.

С целью определения мест кормежки озёрных чаек колонии на Яузских разливах 27 июня 2014 г. в период с 15.40 до 19.20 проведен учет птиц на маршрутах разлета из колонии. По каждому из направлений разлета в течение 15 минут учитывали чаек, отлетающих из колонии и возвращающихся в нее. Выяснилось, что около 74% вылетающих из колонии птиц придерживались северного и северо-восточного, с последующим поворотом на север, направлений. Возвращались в колонию с севера и северо-востока около 79% всех прилетающих в колонию чаек. Последующие поиски мест кормежки птиц этой колонии позволили установить, что в 7 км к северу от нее располагался Каргашинский полигон ТБО, который и служил конечным пунктом северного кормового маршрута, и на котором кормились как минимум несколько сотен озёрных чаек. Интересно, что расположенное по соседству со свалкой Пироговское водохранилище этот кормовой маршрут не затрагивал.

Для выяснения, насколько интенсивно озёрные чайки ближнего Подмосковья используют традиционные природные и полуприродные места кормежки, был проведен учет чаек на канале имени Москвы и его ближайших к Москве водохранилищах с теплохода на подводных крыльях «Ракета» на маршруте длиной около 27 км от Северного речного вокзала (Химкинское водохранилище) до Бухты Радости на Пироговском водохранилище. Данный участок канала имени Москвы и водохранилища целиком находятся в пределах 2,5–10 км от колоний озёрных чаек у платформы Марк и в верховьях Долгих прудов, суммарная численность которых в 2015 г. составляла 2,7–3 тысяч пар. Пироговское и Клязьминское водохранилища этого маршрута находятся в пределах 9–17 км от упомянувшийся выше колонии на Яузских разливах. 4 июля 2015 г. в период с 12.00 до 12.30 на указанном маршруте были учтены только 46 озёрных

чаек (41 взрослая. и 5 молодых.). Т.е. количество чаек, кормящихся на канале и водохранилищах, оказалось несопоставимым с численностью этих птиц на свалках, измеряемой многими сотнями особей. Так, на полигоне ТБО в окрестностях железнодорожной станции Кучино 14 июня 2014 г. было учтено 640, а 27 мая 2015 г. — около 700 озёрных чаек. Что касается агроценозов, то в связи с коллапсом сельского хозяйства в 1990–2000-х гг. они перестали играть заметную роль как места кормежки чаек Москвы и ближнего Подмосковья.

Все сказанное выше позволяет сделать вывод, что в Москве и ее ближайших окрестностях сформировалась урбанизированная популяция озёрных чаек. Последние гнездятся в соседстве с человеком, нередко в населенных пунктах или в непосредственной близости от них. Они тесно связаны в питании с кормами антропогенного происхождения. Главным образом это пищевые отходы на ближайших к городу свалках. Очевидно переход на подобного рода корма оказался для озёрных чаек своего рода «экологической ловушкой», крепко «привязав» их к московскому мегаполису и жестко предопределив последующую судьбу их поселений. Не исключено, что возврат к питанию преимущественно естественными кормами для чаек урбанизированной популяции уже может быть сопряжен с существенными трудностями.

Сказанное выше не означает, разумеется, что московские озёрные чайки «разучились» добывать естественные корма и в настоящее время способны кормиться только на свалках. Однако поскольку в течение десятилетий основным кормом им служили пищевые отходы, московские чайки ныне ориентированы на поиск именно этого типа корма в урбанизированной среде, а не в природных или полуприродных биотопах. Что же касается свалок бытового мусора, или полигонов ТБО, то они, видимо, стали для озёрных чаек определенным средообразующим компонентом, без наличия которого формирование массовых поселений становится, по меньшей мере, затруднительным.

В целом, обозревая историю урбанизированной гнездовой группировки озёрных чаек Москвы и ближнего Подмосковья с 1970-х гг., можно выявить определенную цикличность изменения ее пространственной структуры. Существующая в благоприятных кормовых условиях очень крупная колония при ухудшении последних или деградации местообитаний распадается на ряд более мелких поселений, одно из которых затем начинает расти, в том числе вбирая в себя чаек более мелких поселений, и постепенно превращается в очень крупную колонию, после чего цикл повторяется. С начала 1980-х гг. этот цикл был пройден дважды. В связи с развернувшейся в настоящее время в Московской области кампанией борьбы с полигонами ТБО и предстоящим закрытием ряда крупных под-

московных свалок, в недалеком будущем возможна очередная перестройка существующей пространственной структуры гнездовой группировки московских озёрных чаек, которая запустит новый цикл изменений.

Список литературы

- Ерёмкин Г.С.* 2004. Редкие виды птиц Москвы и ближнего Подмосковья: динамика фауны в 1985–2003 гг. // Беркут. Т. 13. Вып.2. С. 161–182.
- Журавлев М.Н.* 1978. Поля орошения, их фауна и охрана // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ. С. 27–28.
- Зубакин В.А.* 1998. Распределение и численность чайковых птиц Московской области // Орнитология. Вып. 28. М.: МГУ. С. 66–75.
- Зубакин В.А., Харитонов С.П.* 1978. Современное состояние колонии озёрных чаек на озере Киёво // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ. С. 102–104.
- Зубакин В.А., Харитонов С.П.* 1981. Гнездование озёрных чаек на оз. Киёво (Московская обл.) // Распространение и численность озёрной чайки. М.: Наука. С. 45–49.
- Исаков Ю.А., Крумина М.К., Распопов М.П.* 1947. Материалы по экологии озёрной чайки (*Larus ridibundus* L.) // Очерки природы Подмосковья и Московской области. М.: МОИП. С. 104–187.
- Красная книга города Москвы. 2001. М.: АБФ. 624 с.
- Попова-Бондаренко Е.Д.* 1986. Гнездование чайковых птиц в Москве // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Ч. 2. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 161–162.
- Состояние окружающей среды Московской области в 1994 году (Государственный доклад).* 1995. М.: Московский областной комитет по охране окружающей среды и природных ресурсов. 157 с.
- Строков В.В.* 1960. Обыкновенная чайка в ближнем Подмосковье // Птицы водоемов. Охрана природы и озеленение. Вып.4. М.: ВООП. С. 77–94.
- Харитонов С.П., Красильников Ю.И., Звонов Б.М., Золотарёв С.С.* 2014. Эксперимент по восстановлению исчезнувшей колонии озёрных чаек // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Матер. V Совещ. “Распространение и экология редких видов птиц Нечернозёмного центра России”. М. С. 244–249.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОТОВОГО АППАРАТА ФРУКТОЯДНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КРИЧАЩИХ ВОРОБЬИНЫХ (CALYPTOMENINAE И COTINGIDAE)

Е.Н. Зубкова, Л.П. Корзун

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Биологический факультет*

COMPARATIVE MORPHOFUNCTIONAL ANALYSIS OF MOUTH APPARATUS IN FRUGIVOROUS SUBOSCINE PASSERINES (CALYPTOMENINAE AND COTINGIDAE)

E.N. Zubkova, L.P. Korzun

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty
E-mail: katz.viet@gmail.com*

В ранее опубликованных работах (Зубкова, Корзун, 2006, 2014) мы отметили удивительное отличие ротового аппарата фруктоядных рожеклювов (*Calypomena*) не только от других животоядных рожеклювов, к которым они принадлежат по современным классификациям, но и от других, близких к ним кричащих воробьиных птиц Старого Света (*Philepittidae*, *Pittidae*). К наиболее ярким отличительным чертам калиптомен, относятся: особая дугообразная форма скуловых дуг, упирающихся в слезные кости; сошник с длинными, прижатыми друг к другу ножками, плотно обхватывающими роstrum парасфеноида; укороченные небные кости, наиболее широкие участки которых, располагаясь на одном уровне с очень крупными вздутыми крыльями мезетмоида, образуют специфическую площадку в своде ротовой полости; ориентация квадратной кости; строение нижней челюсти и челюстного сустава; специфическое строение языка; особенности развития и расположения челюстной и подъязычной мускулатуры, а также связочного аппарата. Анализируя функциональное значение обнаруженных у калиптомен особенностей, мы пришли к выводу, что это результат адаптации данных птиц к потреблению относительно крупных плодов.

Вместе с тем, еще порядка ста лет назад великие морфологи (Garrod, 1877; Ruxton, 1905; Olson, 1971), составляя описания отдельных представителей кричащих воробьиных птиц, отмечали удивительное сходство между калиптоменами и некоторыми кричащими Нового Света, относящихся к группе котинг. К таким признакам, общим для этих двух групп

птиц, относили: рисунок птерилий, некоторые детали строения осевого скелета и задних конечностей, строение сирикса, а также преорбитальной и небной частей черепа.

В этой работе мы, опираясь на морфофункциональный анализ, попытались объяснить сходство в строении ротового аппарата калиптомен и котинг. При сравнении черепов использовали фотографии *Cephalopterus penduliger* (Музей естественных наук Барселоны, Испания), *Querula purpurator* (Баварское государственное собрание палеонтологии и исторической геологии Мюнхена, Германия), *Cotinga cayana*, *Lipaugus fuscocinereus*, *Procnias nudicollis*, *Rupicola peruviana*, *Xipholena punicea* (фото взяты из Интернет <http://skullsite.com>), скелетный материал *Calyptomena viridis* (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия и Музей естественной истории, Тринг, Великобритания), *C. hoesi* (Центр биоразнообразия Музея естественной истории, Лейден, Нидерланды и Музей естественной истории, Тринг, Великобритания), *C. whiteheadi* (Музей естественной истории, Тринг, Великобритания), а также фиксированные в спирте головы калиптомен — *C. viridis* (Музей естественной Истории Парижа, Франция) и *C. whiteheadi* (Музей естественной истории, Тринг, Великобритания), и котинг — *Perissocephalus tricolor* и *Rupicola rupicola* (Музей естественной истории, Париж, Франция). На спиртовых экземплярах калиптомен и котинг была изучена мускулатура ротового аппарата.

Сравнительный анализ черепов показал, что действительно, по крайней мере, некоторые котинги (*Lipaugus fuscocinereus*, *Cotinga cayana*, *Rupicola peruviana*) демонстрируют глубокое сходство с калиптоменами. Эти виды обладают таким же, как у калиптомен, сошником с его характерной связью с небными костями и рострумом парасфеноида. Относительные размеры, форма и расположение небных костей и крыльев мезетмоида у этих видов в целом схожи с таковыми у калиптомен. У котинг хорошо развита слезная кость, которая, как и у калиптомен, опускаясь вдоль латерального края крыла мезетмоида, формирует характерный дорсальный упор для скуловой дуги. Форма скуловой дуги также варьирует от специфически выгнутой (характерной для калиптомен) у *Procnias nudicollis*, до почти прямой (более типичной для воробьиных птиц) у *Perissocephalus*, *Cephalopterus*, *Querula*. Калиптомены и котинги (*Cephalopterus*, *Cotinga*, *Lipaugus*, *Procnias*, *Rupicola*, *Xipholena*) демонстрируют и ряд других схожих черт в общей конфигурации черепа, лобных костей, строении надклювья и нижней челюсти (кроме *Rupicola*).

Несмотря на сходные черты в строении черепа, в первую очередь касающиеся предглазничной части черепа, небных костей и сошника, челюстная мускулатура доступных нам котинг и калиптомен демонстри-

рует серьезные различия. Челюстные мышцы калиптомен обладают очень специфическим строением, значительно отличающих этих птиц как от других рогоклювов, так и от изученных нами котинг. Плотной прижатой к нижней челюсти скуловая дуга вытеснила мышечные волокна с ее боковой поверхности (в первую очередь это коснулось медиальной порции наружного аддуктора), что привело фактически к слиянию поверхностной и медиальной порций, а также и каудальной части глубокой порции в единую мышечную массу с одним общим начальным апоневрозом. Весьма специфическое расположение имеет также связочный аппарат калиптомен.

В отличие от калиптомен котинги *Perissocephalus* и *Rupicola* выделяются крупным крепким клювом и массивным черепом с хорошо развитой мускулатурой ротового аппарата, занимающей значительное пространство на черепе. Мышцы и связочный аппарат у них имеют строение, типичное для воробьиных птиц. В наружном аддукторе четко различаются все три порции. При этом степень их развития, а также строение апоневротического каркаса данного мускула схожи с описанными для насекомоядных рогоклювов.

И калиптомены и котинги являются специализированными фруктоядами, попутно употребляющими и животную пищу — гусениц, членистоногих и даже мелких позвоночных (некоторые котинги). Перед ротовым аппаратом фруктоядных птиц стоят две ключевые механические задачи, связанные со срыванием плода и его проглатыванием. При срывании прикрепленного плода со стороны плодоножки на клюв птицы действует сила, вызывающая пассивную протракцию надклювья. Это чревато потерей плода. Размер плодов, в случае, если птица проглатывает их целиком, ограничен шириной просвета между ветвями нижней челюсти. Как показал функциональный анализ, изученные нами котинги и калиптомены по-разному подошли к решению указанных задач.

Выше мы отметили, что у калиптомен ветви нижней челюсти разведены на максимально доступное расстояние и, более того, они, для облегчения проталкивания объекта, наделены особыми механизмами, осуществляющими распяливание нижней челюсти (Зубкова, Корзун, 2014), что позволяет птицам проглатывать целиком весьма крупные плоды. Однако ажурный клюв этих птиц не приспособлен к предварительной обработке относительно плотных твердых плодов. Вместе с тем, широкий язык, поддерживаемый снизу мускульным гамачком, способен прижимать мягкий плод к расположенной над ним специфической площадке свода ротовой полости, образованной крыльями мезетмоида, сошником и небными костями (Зубкова, 2018а, б). Следовательно, калиптомены могут разминать крупные мягкие плоды, например, фикуса, перед проглатыванием, а также выдавливать птенцам питательный сок.

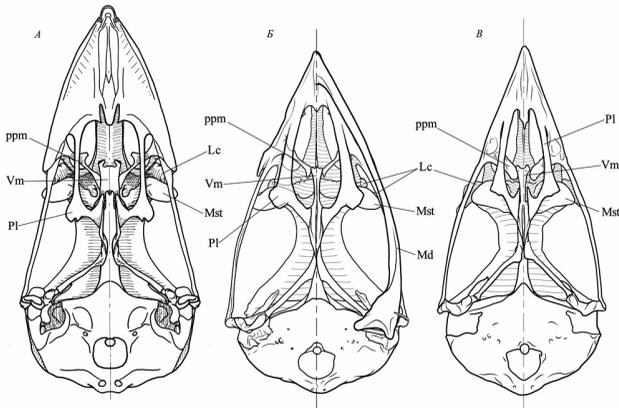


Рис. 1. Черепа, вид снизу: **А** — *Smithornis capensis*; **Б** — *Calyptomena viridis*; **В** — *Cotinga cayana*. **Lc** — слезная кость, **Md** — нижняя челюсть, **Mst** — мезетмоид, **Pl** — нёбная кость, **ppm** — нёбный отросток верхнечелюстной кости; **Vm** — сошник (vomer).

Ротовой аппарат изученных нами в полном объеме котинг (*Perissocephalus* и *Rupicola*) приспособлен к силовому воздействию на объект. Об этом говорит относительная массивность их челюстей. С одной стороны, сложно-перистая хорошо развитая челюстная мускулатура свидетельствует о способности при сжатии объекта прикладывать к нему значительные силы. С другой стороны, наличие нескольких порций, входящих в состав наружного аддуктора, вероятно, позволяет котингам в отличие от калиптомен более тонко корректировать ориентацию суммарной силы аддукторов, и, соответственно, осуществлять более разнообразные манипуляции с объектом в клюве. Вместе с тем, основание клюва этих двух видов котинг относительно уже, чем у калиптомен, а толстые ветви нижней челюсти лишены способности выгибаться наружу, дополнительно увеличивая просвет для «пропускания» плода. Таким образом, с учетом того, что нёбо в основании клюва специфично укреплено, трофическая адаптация указанных котинг к питанию плодами, в том числе и относительно твердыми, связана со способностью к их предварительной силовой обработке перед проглатыванием.

Относительно решения механической проблемы срывания прикрепленных плодов наш материал позволяет предположить, что крупные котинги не имеют явных к этому приспособлений, т.е., вероятно, общие физические возможности их челюстного аппарата позволяют отрывать плоды, используя абсолютно генерализованные приемы. На этом фоне

калиптомены демонстрируют глубокие морфофункциональные особенности, связанные именно с проблемой срывания (особый наклон квадратной кости, блокировка челюстного сустава, амортизирующая пружина скуловой дуги, Зубкова, Корзун, 2014).

Тем не менее, среди обнаруженных в Интернете фотографий черепов других видов котинг есть и такие, которые поражают внешним сходством с калиптоменами (например, *Procnias*). В частности, у них такая же дугообразная скуловая дуга, тонкая нижняя челюсть, относительно широкий просвет между ветвями нижней челюсти, а квадратная кость наклонена вперед. Все это специфические атрибуты того, что у калиптомен мы интерпретировали как элементы их особых механизмов, обеспечивающих срывание и проглатывание относительно крупных плодов.

Дальнейшие рассуждения на эту тему станут возможными после получения и анализа представителей видов котинг широкого размерного диапазона с наибольшим числом признаков, общих с калиптоменами.

Список литературы

- Зубкова Е.Н. 2018а. Функциональная морфология подъязычного аппарата кричащих воробьиных птиц старого света (Eurylaimides). Часть 1. Анатомическое описание // Зоол. ж. Т. 97 (в печати).
- Зубкова Е.Н. 2018б. Функциональная морфология подъязычного аппарата кричащих воробьиных птиц старого света (Eurylaimides). Часть 2. Функциональный анализ // Зоол. ж. Т. 97 (в печати).
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2006. Морфофункциональные особенности ротового аппарата азиатских примитивных воробьиных птиц (Eurylaimidae и Pittidae) // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Тр. XII Межд. Орнитол. конф. Северной Евразии (Ставрополь, 31 января – 5 февраля 2006 г.). Ставрополь. С. 648–669.
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2014. Морфофункциональные аспекты пищевой специализации фруктоядного рогоклюва *Calyptomena viridis* (Passeriformes, Eurylaimidae), сравнительный анализ // Зоол. ж. Т. 93. № 6. С. 754–767.
- Garrod A.H. 1877. Notes on the Anatomy of Passerine Birds. Part II // Proc. Zool. Soc. London. P. 447–452.
- Olson S.L. 1971. Taxonomic comments on the Eurylaimidae // Ibis. Vol. 113. P. 507–516.
- Pycraft W.P. 1905. Contribution to the Osteology of the Birds. Part VII. Eurylaimidae: with remarks on the systematic position of the group // Proc. Zool. Soc. London. P. 30–56.

**АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ
ЛАНДШАФТОВ КАК ИНДУКТОР ЗОН ВТОРИЧНЫХ
КОНТАКТОВ, СМЕШЕНИЯ ДИАЛЕКТОВ
И ГИБРИДИЗАЦИИ У ПТИЦ**

**В.В. Иваницкий¹, И.М. Марова¹, И.Ю. Ильина¹,
М.В. Михайлова¹, И.В. Кисляков¹, М.М. Белоконов²**

¹ *Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова*

² *Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН*

**ANTHROPOGENIC LANDSCAPE CHANGES AS A
TRIGGER OF SECONDARY CONTACT ZONES,
DIALECT MIXING AND HYBRIDIZATION IN BIRDS**

**V.V. Ivanitskii¹, I.M. Marova¹, I.Yu. Ilyina¹,
M.V. Mikhaylova¹, I.V. Kislyakov¹, M.M. Belokon²**

¹ *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*

² *Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences*

E-mail: collybita@yandex.ru

Зоны вторичного контакта и гибридизации у животных называют «окнами в эволюционный процесс» (Harrison, 1990). Их изучение даёт уникальные возможности для познания процессов дифференциации популяций и видообразования в природе. Поэтому неудивительно, что такие зоны остаются в фокусе внимания исследователей на протяжении многих десятилетий (Майр, 1968; Панов, 1989; Крюков, 1990; Боркин, Литвинчук, 2013; Rheind, Edwards, 2011). Современный этап орнитологических исследований в этой области отмечен синтезом морфологических, генетических и биоакустических подходов, причём певчие птицы особенно привлекательны для таких исследований, поскольку, обладая сложной вокализацией, дают возможность вовлечь её в анализ наряду с другими признаками.

Как известно, зоны вторичного контакта формируются в результате постепенного расселения таксонов навстречу друг другу из аллопатрических частей ареалов при изменении экологических условий. Большинство случаев возникновения зон вторичного контакта у птиц в умеренном поясе объясняют историческими причинами, с позиций «гляциальной гипотезы» и возникновения послеледниковых контактов (Reinig, 1937; Матюшкин, 1976). Действительно, многие районы зон вторичного контакта и гибридизации у птиц в Палеарктике приурочены к горным системам — это Пиренеи, Карпаты, Кавказ, Южный Урал, Алтай, Саяны, т.е. к

очагам ледниковых реликтов, куда впоследствии проникли генеалогически родственные таксоны. Большинство таких зон контакта сформировалось, как полагают, около 10–11 тыс. лет назад после последних событий ледниковой эпохи.

Но нередко гибридные зоны возникают вследствие антропогенных изменений природных ландшафтов, приводящих к вселению одного вида в ареал другого. Например, вселение белошапочной овсянки в южную тайгу Средней Сибири и установление вследствие этого её контакта с обыкновенной овсянкой связывают с возникновением пирогенных ландшафтов антропогенного происхождения 2000–3000 лет тому назад (Реймерс, 1966), а вселение большой синицы в ареал восточной на Дальнем Востоке — с антропогенными факторами недалёкого прошлого — строительством транссибирской магистрали (Назаренко и др., 1999).

Антропогенные изменения природной среды нередко охватывают огромные территории и коренным образом меняют условия обитания большинства видов животных. Часто хозяйственная деятельность человека выступает в роли экстремально неблагоприятного фактора, результатом которого может стать постепенная деградация и полное исчезновение как отдельных видов, так и целых фаунистических комплексов. Но известны и противоположные процессы, когда антропогенные изменения открывают возможности для освоения обширных территорий теми видами животных, которые прежде не находили здесь необходимых условий. Например, в работе А.А. Назаренко (1999) убедительно показано, что хозяйственная деятельность человека создаёт новые экологические среды для целого ряда орнитокомплексов восточной окраины Азии. В частности, сведение лесов и становление агрокультурных ландшафтов, в которые по ирригационным каналам проникает тростник, не только не оказывает негативного влияния на камышевок (восточную, чернобровую и толстоклювую) в Южном Приморье, а напротив, вызывает их успешное расселение и процветание во вновь возникающих ландшафтах (Иваницкий и др., 2008; Марова и др., 2014).

Ярким примером антропогенной трансформации ландшафтов может служить степное Предкавказье — некогда совершенно безлесный регион, где на протяжении столетий интенсивное использование территории под нужды сельского хозяйства сочеталось с её активным преобразованием при посредстве масштабного лесоразведения и искусственного обводнения. В настоящее время в этом регионе сформировался целый ряд крупных лесных массивов с богатой дендрофильной орнитофауной. Практически все Предкавказье покрыто густой сетью лесополос, многие из которых (например, старовозрастные широкие лесополосы вдоль железных и шоссейных дорог) выглядят как полноценные широколиственные

леса с полным набором свойственных им вертикальных ярусов и также весьма богатым населением дендрофильных птиц.

При этом, как впервые отметили Б.А. Казаков и В.П. Белик (1974), интереснейшей особенностью расселения дендрофилов в Предкавказье стала его двойная направленность. С севера на юг расселялись подвиды птиц европейских лесов, а навстречу им с юга на север двигались конспецифичные кавказские подвиды. В результате в Предкавказье сформировались широкие зоны вторичного контакта и интерградации целого ряда близкородственных форм. Зоогеографические, таксономические и популяционные аспекты встречного расселения и гибридизации в зонах вторичного контакта европейских и кавказских подвидов в Предкавказье были детально рассмотрены в монографии В.П. Белика (2009). Она подвела итоги многолетних работ, выполненных с применением традиционных зоологических методов, и открыла перспективы для дальнейших исследований в этом регионе с использованием новейших методов биоакустики и молекулярной генетики.

В мае–июне 2017 г. мы проводили исследования в островных лесах и лесополосах Ростовской области, Краснодарского края и западной Калмыкии. Объектом нашего внимания были виды, для которых можно было предполагать наличие зон контакта и гибридизации кавказских и европейских видов и подвидов: пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita abietinus* и *Ph. c. caucasicus*), восточный и южный соловей (*Luscinia luscinia* и *L. megarhynchos*) и зяблик (*Fringilla coelebs coelebs* и *F. c. caucasicus*). Мы записывали пение фокального самца с помощью цифровых рекордеров Marantz PMD 660, 620 и конденсаторных узконаправленных микрофонов Seinnheiser ME 66. После записи самцов отлавливали в паутинную сеть, применяя метод «звуковой ловушки», измеряли, составляли описание окраски и формулы крыла, брали образец крови, кольцевали и отпускали. В общей сложности, было отловлено свыше 50 и записано около 150 особей.

Пеночка-теньковка по всей обследованной территории в лесополосах и локальных лесных массивах (лесхозах) оказалась обычным, многочисленным видом. Особенно высокой плотность поющих самцов (8–10 пар на 1 км маршрута) была в лесополосах северо-восточной части Краснодарского края (Новопокровский, Кавказский, Гулькевичевский и Белоглинский районы), хотя несколько десятилетий назад теньковка в этих местах не была найдена (Белик, 2009). Поведение птиц и найденное нами гнездо не оставляет сомнения в том, что популяция, населяющая перечисленные районы, является гнездовой.

Биоакустический анализ показал несомненное сходство песни теньковок из Предкавказья с диалектом теньковок, обитающих в нижнем лес-

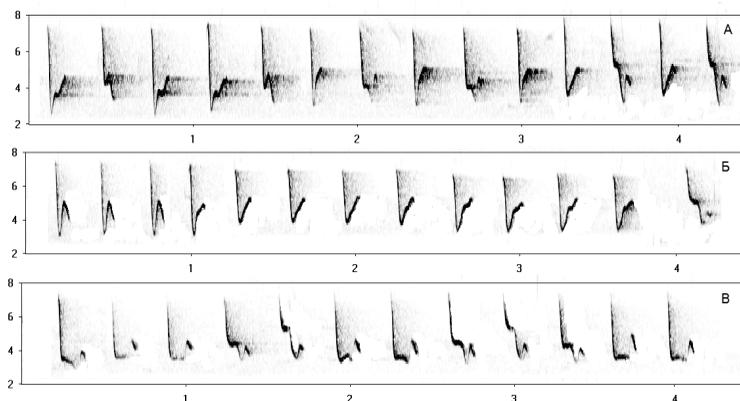


Рис. 1. Образцы нот в песнях теньковок: А — Предкавказье; Б — *Ph. c. caucasicus*, северный Кавказ; В — *Ph. c. abietinus*, Курская область. Записи И.М.Маровой и В.В.Иваницкого; 2017, 1989 и 2014 гг.

ном поясе Кавказа (*caucasicus*). Маркёром этого диалекта служат ноты с характерной v-образной модуляцией — типичные для *caucasicus* и *lorenzii* (кавказской пеночки-теньковки, обитающей в верхнем лесном поясе Кавказа), но практически полностью отсутствующие у восточно-европейской *abietinus* (рис. 1). К числу биоакустических признаков, сближающих предкавказских теньковок с *caucasicus*, можно отнести также структуру вставочных звуков (серии коротких тресков, исполняемых в промежутках между песнями) и характер тревожной позывки. Но по продолжительности отдельных песен теньковки из Предкавказья занимают промежуточное положение между *abietinus* (длинные песни) и *caucasicus* (короткие песни, как и у *lorenzii*).

По окраске отловленные нами теньковки (самцы) в целом имели большее сходство с *caucasicus*, чем с *abietinus* и имели очень короткое второе первостепенное маховое перо (меньше 8 или 9 мм). Анализ мтДНК (цитохром *b*) выявил у всех отловленных в Предкавказье теньковок ($n=18$) митотип *caucasicus*.

Отметим, что записанные нами в Ростовской области теньковки (Красносулинский район, Донлесхоз) исполняли европейскую песню, а отловленный там самец оказался носителем европейского митотипа (*abietinus*).

На всех исследованных территориях Краснодарского края (Белоглинский, Новопокровский, Гулькевичевский и Кавказский районы) нами отмечен только восточный соловей. Самая южная встреча поющего самца — посёлок Ботаника в 23 км к югу от р. Кубань. Хотя фенотипически чис-

тые южные соловьи нами в перечисленных районах не встречены, 6 из 31 пойманных самцов по совокупности внешних морфологических признаков (длина и форма первого первостепенного махового пера, вырезка на внешних опахалах 3-го и 4-го первостепенных маховых, окраска) несли следы гибридизации с южным соловьём. Но присутствие аллелей южного соловья в мтДНК (по гену ND2) у них не обнаружено. В то же время, несколько самцов были «двуязычными», т.е. попеременно исполняли типичную песню восточного и южного соловья. Все они, тем не менее, и по морфологическим, и по генетическим признакам были восточными соловьями. По-видимому, в Предкавказье, как и в других зонах вторичного контакта этих видов, межвидовое копирование свойственно исключительно восточному соловью. Смешанная популяция обоих видов соловьев с некоторым преобладанием южного соловья найдена в Городовиковском районе Калмыкии (Башантинский лесхоз и лесополосы вдоль шоссе Городовиковск – Тахта). В этих районах оба вида занимают одни и те же местообитания и соседствуют друг с другом.

Все зяблики, записанные нами в городских парках Ростова-на-Дону и в разных районах Предкавказья, по структуре песни объединяются друг с другом и отделяются от зябликов из других районов Европейской России, в том числе и от ближайшей территориально популяции из Курской области (Центрально-Черноземный заповедник). Примечательно, что практически на всей обследованной нами территории зяблики были «свистящими» (как на Кавказе), а не «рюмчскими» (как в европейской части ареала). Последние отмечены нами лишь в Донлесхозе (Красносулинский район Ростовской области).

Таким образом, наши исследования подтверждают зоогеографическую концепцию о встречном расселении близкородственных форм в Предкавказье (Казаков, Белик, 1974; Белик, 2009). Современные сельскохозяйственные ландшафты этого региона представляют собой уникальную природную лабораторию для всестороннего исследования зон вторичного контакта и процессов гибридизации, в которые одновременно вовлечено множество видов птиц. Специфические для разных подвидов акустические, генетические и морфологические маркёры могут распространяться по территории относительно независимо друг от друга, порождая сложную и динамичную картину изменчивости, на которую влияют не только краткосрочные факторы, но и многолетние изменения, обусловленные как антропогенными, так и природными (климатическими) процессами.

Полевые исследования в Предкавказье были выполнены за счёт средств грантов РФФИ 16-04-01721 и 18-04-00770. Молекулярно-генетические работы и спектральный анализ были выполнены за счёт гранта РНФ 14-50-00029.

Список литературы

- Белик В.П. 2009. Птицы искусственных лесов степного Предкавказья. Кривой Рог. “Минерал”. 215 с.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2. С. 83–139.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Вальчук О.П., Опаев А.С. 2008. Многовидовые сообщества и популяционная структура камышевок Южного Приморья // Современ. экология — наука XXI века. Межд. науч.-практ. конф. Рязань. С. 442–448.
- Казаков Б.А., Белик В.П. 1974. Лесонасаждения юга Европейской части СССР и расселение птиц // Матер. 6-й Всесоюзн. орнитол. конф. Ч.2. М.: Изд-во МГУ. С. 327–328.
- Крюков А.П. 1990. Гибридные зоны животных: классификация и методы изучения // А.П. Крюков, Г.Н. Челомина, М.В. Павленко (ред.). Совр. подходы к изуч. изменч.-ти. Владивосток. Дальневост. отд. АН СССР. С. 25–31.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Марова И.М., Вальчук О.П., Опаев А.С., Квартальнов П.В., Иваницкий В.В. 2014. Биология размножения и структура популяции восточной дроздовидной камышевки *Acrocephalus orientalis* (Sylviidae) в Южном Приморье // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 119. Вып. 2. С. 29–41.
- Матюшкин Е.Н. 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. ж. Т. 55. Вып. 9. С. 1277–1291.
- Назаренко А.А. 1999. Хозяйственная деятельность как фактор роста биоразнообразия фаун и сообществ птиц на восточной окраине Азии: приглашение к дискуссии // Вестн. естеств. н. ДВО РАН. № 1. С. 22–30
- Назаренко А.А., Вальчук О.П., Мартенс Й. 1999. Вторичный контакт и перекрытие популяций большой *Parus major* и восточноазиатской *P. minor* синиц на Среднем Амуре // Зоол. ж. Т. 78. Вып. 3. С. 372–381.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512 с.
- Реймерс Н.Ф. 1966. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.: Наука. 420 с.
- Harrison R.G. 1990. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // D.J. Futuyma, J. Antonovics (eds.). Oxford Surveys in Evolutionary Biology. Vol. 7. Oxford (UK): Oxford University Press. P. 69–128.
- Rheindt F.E., Edwards S.V. 2011. Genetic Introgression: an integral but neglected component of speciation in birds // Auk. Vol. 128. No. 4. P. 620–632.
- Reinig W.F. 1937. Die Holarktis. Jena. 124 S.

АНАЛИЗ УГРОЗ ДЛЯ ХИЩНЫХ ПТИЦ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

В.В. Ивановский

УО Витебский государственный университет им. П.М. Машерова

ANALYSIS OF DANGERS FOR THE BIRD OF PREY OF THE BELARUSIAN LAKELAND

V.V. Ivanovsky

P.M. Masherov Vitebsk State University

Стратегия охраны хищных птиц строится на основе анализа главнейших лимитирующих факторов (Флинт, 1983). В условиях Белорусского Поозерья такими факторами являются, в первую очередь: 1) непосредственное истребление хищных птиц; 2) уничтожение их гнезд и 3) трансформация и хозяйственное освоение их охотничьих и гнездовых биотопов.

За последние пять лет (2013–2017 гг.) нам стало известно о 34 случаях гибели хищных птиц или о разрушении их гнёзд. Ранжируя эти угрозы по убыванию, получаем: сплошные рубки леса — 23,6%; браконьерский отстрел — 23,6%; пожары на верховых болотах — 8,8%; отлов капканами — 8,8%; разорения гнёзд врановых, занятых мелкими соколками, — 8,8%; рубки леса в охранных зонах рек и озёр — 5,9%; гибель в рыболовных сетях — 5,9%; разработка верховых болот для добычи торфа — 5,9%; осушение крупных низинных болот — 2,9%; кошение многолетних трав и зерновых в гнездовой период — 2,9%; столкновение с автомобильным и железнодорожным транспортом — 2,9%.

Основная масса редких хищников отстреливалась во время осенних охот на водоплавающих птиц. Оседлый беркут отстреливался, погибал в капканах и на отравленных привадах в течение круглого года. Причины стрельбы по редким хищникам были самые разнообразные: от сознания выполненного долга при борьбе с «вредными» видами до просто бездумной стрельбы по крупной мишени. Причина подобной стрельбы состояла в том, что подавляющее большинство охотников не знало, да и сейчас не знает, хищных птиц.

Причины неудачного гнездования скопы в Белорусском Поозерье (n=16) выглядят следующим образом: в 31,3% это падения гнезд с кладками или птенцами, в 12,5% хищническая деятельность ястреба-тетеревятника, в 12,5% беспокойство со стороны человека, в 6,2% птенцы были сброшены с гнезда шквальным ветром и в 37,5% причины неудачного гнездования не установлены.

Как видно из вышеизложенного, основной причиной неудачного гнездования скоп является падение гнезд. В связи с этим необходимо в известных гнездовых участках провести работы по постройке искусственных гнездовых платформ, которые, как показал опыт, более прочны, чем естественные гнезда. Кроме того, для устойчивости естественных гнезд скоп, необходимо в осенне-зимний период сбрасывать верхнюю часть постройки наиболее «толстых» и менее устойчивых к ветру гнезд.

Все случаи хищничества ястреба-тетеревятника (в двух случаях на гнезде схвачены взрослые птицы и в одном случае птенец) наблюдались на гнездах, расположенных рядом с лесом, растущим по берегу верхового болота. Причем, на одном гнезде ястреб убивает взрослую скопу второй год подряд. Поэтому искусственные платформы для скоп необходимо строить по возможности ближе к центру болот на деревьях с хорошим круговым обзором.

Остановимся на причинах эмбрионального отхода и гнездовой смертности птенцов скопы. Из 21 яйца, в которых не вывелись птенцы, 38,1% были «болтунами», 38,1% расклеваны вороном (*Corvus corax*), 14,3% разбиты во время падения гнезд и 9,5% похищены человеком. Из 10 погибших птенцов 50% погибли во время падения гнезд, 20% исчезли по неизвестным причинам (ворон? ястреб-тетеревятник?), 10% выпали из гнезда во время шквальных порывов ветра, 10% погибли из-за беспокойства со стороны человека (перегрев маленьких пуховых птенцов на солнце) и 10% были схвачены на гнезде ястребом-тетеревятником.

При ухудшении кормовых условий скопы меняют районы охот, часто летая на очень дальние водоемы. Они могут улетать от гнезда на охоту за 10 километров (Мальчевский, Пукинский, 1983). Некоторые авторы связывают низкую численность отдельных популяций с необходимостью длительных перелетов от мест охоты к гнездам (Klaver et al., 1982). В 1984 г. на озере Межужол (Докшицкий район), в 300 м от которого жила пара скоп, наблюдался замор рыбы, который резко снизил продуктивность этого озера. В том году скопы в подавляющем большинстве случаев охотились на озере Бирули и реке Березине в 6–7 км от гнезда. В целом успех размножения составил 81,6% (из 87 попыток гнездования, результат которых известен, 71 попытка закончилась удачно).

За период исследований от окольцованных нами скоп (n=241) мы получили два дальних возврата. Скопа в возрасте шести лет убита в марте 1995 г. в Рахи (Греция), вторая птица в возрасте трех лет поражена током на опоре ЛЭП в мае 1999 г. в Алжире. На территории наших исследований найдены 3 птицы из Финляндии и 2 из Швеции, причем 3 были поражены током, 1 убита человеком и 1 найдена мертвой. Возраст птиц был следующим: 7, 4, 1, 1 и 2 года. Обращает на себя внимание большая

гибель птиц на белорусских линиях электропередач, практически не оборудованных устройствами, предотвращающими гибель хищных птиц.

Причиной двух неудачных попыток гнездования тетеревятника было разорение гнезд человеком, в третьем случае причину установить не удалось. Будущее тетеревятника в Белорусском Поозерье будет в основном связано с изменением стереотипа поведения местного населения в отношении этого пернатого хищника.

Основным врагом ястреба-перепелятника является ястреб-тетеревятник: до 0,2% в спектре питания (Ивановский, Уманская, 1981).

У малого подорлика из 7 неудачных случаев гнездования — два (29%) произошли по причине беспокойства со стороны человека, одно гнездо (14%) разорила куница (*Martes martes*), в другом гнезде кладка была расклевана птицей (сойка?) (14%), причины неудачного гнездования у двух пар установить не удалось (29%) и в одном случае птенец выпал из гнезда и погиб (14%).

Все 4 случая неудачного гнездования беркута в 1985–2002 гг. в той или иной мере связаны с деятельностью человека. В одном случае уже почти полностью оперенного птенца забрали из гнезда подростки под впечатлением от рассказов о соколиной охоте; в другом случае была брошена кладка, так как в 20 м от гнезда расположились на ночлег егеря. Эта кладка передана в коллекцию Зоомузея МГУ; два раза от переохлаждения погибли совсем маленькие птенцы, так как гревшая их самка была спугнута с гнезда любопытными. Хотя все гнездовые участки известные в 1972–1984 гг. сохранились, особую тревогу вызывает то, что за прошедший период почти на 16,4% уменьшилась продуктивность северо-белорусской популяции беркутов: с 1,1 до 0,92 слетка в среднем на каждую приступившую к размножению пару. По нашему мнению, причины этого лежат на поверхности.

Развал сельского хозяйства привел к тому, что для большинства сельских жителей единственным доходом стал сбор и продажа ягод (клюква, черника, голубика). Теперь сбором клюквы занимаются не только осенью, но и весной. После схода снега сборщики клюквы бороздят просторы верховых болот, нередко заходя для отдыха и ночлега на лесные острова, где расположены гнезда беркутов. Такого соседства орлы не выносят и часто бросают кладки и маленьких птенцов. На этих же островах изредка ночуют охотники на глухарей.

В последние годы появилась масса частных таксидермических мастерских, которые нередко работают под заказ. Имеются сведения об отстреле насиживающих самок беркутов прямо на гнездах «дикими таксидермистами». И, наконец, в последние годы в связи с общим потеплением климата стали очень частыми пожары на моховых болотах. Нам изве-

стны случаи гибели гнезд беркутов во время этих пожаров. Таким образом, подводя черту под вышеприведенными материалами, приходится констатировать, что дальнейшее существование северо-белорусской популяции беркутов зависит исключительно от человека.

Одна кладка змееяда разорена вороном, две кладки брошены (в обоих обнаружены уже вполне сформировавшиеся зародыши) по причине беспокойства со стороны человека, причина гибели еще трех кладок не установлена. Кладки могут также гибнуть во время сильных ветров, когда легкие гнезда змееядов сбрасываются на землю.

Н.А. Зарудный (1910) описывает нападение малого подорлика на птенца змееяда в гнезде, но это случилось после того, как была убита самка змееяда. Пожалуй, единственными потенциальными врагами змееяда можно считать беркута и орлана-белохвоста, которых нередко наблюдали на охоте в гнездовых участках змееяда. Имеется одно документальное свидетельство добычи белохвостом птенца змееяда: под гнездом змееяда были найдены остатки его птенца с кольцом, которым мы его незадолго до этого пометили, и линное перо орлана-белохвоста. Как уже было указано, имеется один прямой возврат от змееяда, окольцованного птенцом в 1983 г. Он был убит 25 октября 1983 г. в р-не г. Стара Загора в Болгарии, примерно в 1400 км южнее места кольцевания (Ivanowsky, 1997).

Современное состояние популяции змееядов Белорусского Поозерья можно охарактеризовать как стабильное с незначительной тенденцией к росту численности, что связано в первую очередь с кризисом в сельском хозяйстве. Это подтверждается анализом динамики плотности населения и ландшафтной детерминированности основных видов-жертв змееяда: гадюки и ужа (Пикулик и др., 1988).

Значительное сокращение численности крупного рогатого скота приводит к тому, что пастбища и сенокосы начинают зарастать куртинами кустарников, что создает благоприятные условия для заселения этих угодий ужом и гадюкой. То же самое можно сказать и о пахотных землях, расположенных среди леса, которые в последнее время передаются лесхозам под посадки лесных культур. Лесная мелиорация, особенно в заболоченных сосняках, способствует увеличению плотности рептилий на границе экотонов «лес-каналы».

Экономический кризис привел к тому, что на многих мелиорированных системах наблюдается процесс вторичного заболачивания, что также способствует повышению плотности потенциальных жертв змееяда. Из наиболее негативных моментов, отрицательно влияющих на стабильность популяции змееядов, следует признать пожары на верховых болотах и нерациональное ведение лесного хозяйства. Практически, у берегов многих верховых болот лес сведен полностью, и змееяды не могут

найти старых сосен с кроной определенной архитектоники, удобной для постройки гнезд (Ивановский, 2002).

Некоторые случаи не размножения орланов-белохвостов были связаны с резким ухудшением метеорологических условий (Освея, 1978; 8–9.05.78 г.: в северных районах области неожиданно резко похолодало и выпало до 10–20 см мокрого снега), сменой партнеров (Освея, 1982, 1985), вырубкой гнездовых деревьев (Лисно, 1982; 1985), отстрелом птиц у гнезда (Освея, 1984). Все известные нам случаи гибели птенцов орлана-белохвоста незадолго до вылета связаны исключительно с деятельностью человека (спиливание гнездовых деревьев при лесохозяйственных работах, убийство птенцов браконьерами).

Основной причиной, приведшей к исчезновению сапсана на обширных пространствах Европы и Северной Америки, по мнению большинства специалистов, было интенсивное применение пестицидов в сельском хозяйстве в то время (Hickey, 1969). С пищей пестициды попадали в организм сапсанов, представляющих конечные звенья пищевых цепей, и, аккумулируясь до опасных концентраций, снижали репродуктивную способность птиц. Не избежала этой трагедии и популяция сапсана Беларуси.

Причины неудачного гнездования дербника установлены в 11 случаях: в 46% гнезда были разорены человеком, в 36% — врановыми и в 18% — ястребом-тетеревиатником. В 70-х годах, после исчезновения на гнездовье с верховых болот сапсана, ястреб-тетеревиатник активно занимает экологическую нишу этого пернатого хищника. Гнезда ястреба ожерельем окружают все крупные болота, причем нередко располагаясь на самом берегу, а удачные охоты тетеревиатника мы наблюдаем даже в центральной, совершенно открытой, части болот.

У чеглоков в одном случае в единственном яйце оказался «задохлик» (результат постоянного беспокойства со стороны человека), в другом случае совсем маленькие птенцы были похищены вороном и в третьем случае из гнезда, где было два птенца, один из них выпал на землю и погиб.

Основную причину отхода яиц в кладках пустельги мы связываем с хищнической деятельностью серых ворон и ворона, а также с изъятием их коллекционерами.

Причинами гибели птенцов пустельги является хищничество врановых и деятельность человека. Привлеченные криками птенцов, гнезда частично или полностью разоряют (забирая птенцов) рыбаки, посещающие карьеры, отдельные «дикие» натуралисты и механизаторы, добывающие торф. Из 32 жилых гнезд, бывших под наблюдением, полностью было разорено 5 гнезд, т.е. успех размножения пустельги составил 84%.

Большинство справочников по охоте (например, «Справочник охотника», 1963) рекомендуют устанавливать капканы на волка и лису не ближе

50-ти метров от привады, что значительно повышает их уловистость. Эти рекомендации, к сожалению, не нашли отражения в последующих редакциях Положения об охоте в Беларуси, а беркуты и орланы-белохвосты продолжали гибнуть в капканах, поставленных у самой привады некомпетентными охотниками.

Очевидно, что данные, приведённые в начале статьи, не отражают в полной мере истинных масштабов этого явления, так как падаль в питании беркута и белохвоста в осенне-зимний период в условиях Белорусского Поозерья составляет около 50%, а о случаях гибели этих птиц в капканах мы узнаем лишь случайно. Принято считать, что конец массовому избиению пернатых хищников был положен Приказом по Главохоте РСФСР № 173, вступившим в силу летом 1964 г. (Галушин, 1980). Об этом свидетельствует и то, что число добываемых в СССР на пролете финских скоп по сравнению с 1954–1963 гг. уменьшилось в 4 раза за 1964–1973 гг. и в 16 раз — за 1974–1979 гг. (Saurola, 1980). Однако доверительные откровенные беседы и анонимный анкетный опрос ряда охотничьих коллективов показали, что 80% охотников продолжают отстреливать любых хищных птиц.

Охотники убеждены, что они вредны, так как наблюдали случаи их нападения на домашних и диких животных. 60% опрошенных (а всего опрошено 240 человек) сообщили, что добывали окольцованных хищных птиц и 90% из них о кольцах никуда не сообщали. По глубокому убеждению, большинства охотников, кольцуют только редких, охраняемых птиц, и охотники боялись наказания за их убийство. Косвенно это подтверждается тем, что большинство возвратов от окольцованных редких хищников мы получили из стран Восточной Европы и очень редко получаем их из Беларуси.

Безусловно, часть редких хищных птиц, гнездящихся или выросших в гнездах в Белорусском Поозерье, гибнет и за ее пределами на зимовках. Об этом говорят и те немногочисленные возвраты, имеющиеся в нашем распоряжении. Известны случаи гибели зимующих орланов-белохвостов на отравленной приманке в Венгрии (Fintha, 1976), продолжают отстреливать скопу и орлана-белохвоста у рыбопродуктивных прудов в Болгарии (Nankinov, 1982). 47% финских скоп во время миграций отстреливается, 12% гибнет в рыбацких сетях, 4% погибает на электролиниях (Saurola, 1980).

В разные годы нами зарегистрирована гибель от 30 до 40% гнезд редких хищных птиц. 89% из них разрушились по естественным причинам и в 11% во время лесохозяйственных работ были спилены деревья с их гнездами. Печально то, что большинство гнезд редких хищных птиц погибли по халатности должностных лиц.

Особенно много разрушается гнезд скопы. Эти массивные сооружения разрушаются в первую очередь при сильных ветрах, метелях и ливнях. Гнезда змеяеда, хотя в подавляющем большинстве случаев расположены в верхней мутовке дерева, разрушаются значительно реже, так как змеяед строит небольшие легкие гнезда и почти ежегодно меняет гнездовые деревья. Но, тем не менее, нами зарегистрировано два случая гибели гнезд змеяеда. В одном случае было сброшено ветром старое гнездо, в другом случае гнездо упало вместе с кладкой.

Беркут свои огромные многолетние гнезда строит всегда в укромных уголках среди болот (на островах и мысах) и всегда с подветренной стороны. Обычно его гнезда рушатся или под собственной тяжестью, или гибнут во время пожаров. Всего нами зарегистрировано 4 случая гибели гнезд беркута. Одно гнездо разрушилось от старости, т.к. не занималось с 1972 г., у второго от тяжести гнезда обломился один из поддерживающих суков, третье, располагавшееся в верхней части кроны сухой осины, рухнуло вместе с деревом и четвертое гнездо сгорело во время пожара на верховом болоте.

У орлана-белохвоста, строящего такие же громадные, как и беркут, гнезда, они разрушаются значительно чаще, т.к. нередко располагаются открыто на отдельно стоящих среди вырубков деревьях (рухнуло 6 гнезд). Гнездовые станции орланов-белохвостов значительно чаще, чем станции других редких хищников, вовлекаются в лесохозяйственную деятельность и деревья с их гнездами нередко спиливаются.

Таким образом, учитывая многогранное значение хищных птиц в экосистемах и повсеместно наблюдаемую, в связи с трансформацией их гнездовых и охотничьих биотопов, тенденцию к снижению численности большинства видов, вопрос о создании оптимальных условий для обитания как редких, так и обычных видов хищных птиц требует безотлагательного решения на уровне Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды, а также Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь.

Список литературы

- Ивановский В.В. 2002. Змеяед в северной Беларуси: настоящее и будущее // Беркут. Т. 11. Вып. 2. С. 158–164.
- Ивановский В.В., Уманская А.С. 1981. Трофические связи ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* L.) на севере Белоруссии // Вестн. зоол. № 4. С. 61–65.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. Т. 1. 480 с.
- Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В. 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск: Наука и техника. 166 с.

- Справочник охотника*. 1963. / Сост. А.В. Малиновский [и др.]. М.: Сельхозиздат. 339 с.
- Флинт В.Е.* 1983. Современные аспекты охраны хищных птиц // Охрана хищных птиц: матер. I Совещ. по экологии и охране хищных птиц. М. С. 3–7.
- Finta I.* 1976 (1977). The white-tailed eagle in Hortobagy // *Aquila*. Vol. 83. P. 243–259.
- Hickey J.J. (ed.)*. 1997. Peregrine Falcon populations, their biology and decline. Wisconsin. XXII, 596 p.
- Ivanowsky V., Onofre N., Rocamora G.* 1997. Short-toed Eagle (*Circaetus gallicus*) // The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their Distribution and Abundance. London. P. 144–145.
- Klaver R.W., Smith J.M., Claar J.J., Betts B.L., Peterson L.C.* 1982. Osprey surveys in the Flathead Valley, Montana, 1977 to 1980 // *Murrelet*. Vol. 63. No. 2. P. 40–45.
- Nankiov D.N.* 1982. The migration and protection of fenno-scandian osprey and white-tailed eagles in Bulgaria // *Ring*. Vol. 10. No. 110–111. P. 8–9.
- Saurola P.* 1980. Finnish project Pandion // *Acta ornithol.* Vol. 17. No. 2. P. 1–15, 161–168.

**РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ МУХОЛОВОК-
ПЕСТРУШЕК (*FICEDULA HYPOLEUCA*) ВО ВРЕМЯ
ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ В ГНЕЗДАХ
С НАЛИЧИЕМ И С ОТСУТСТВИЕМ В НИХ
ВНЕБРАЧНЫХ ПОТОМКОВ**

**Т.А. Ильина¹, А.Б. Керимов¹, М.М. Белоконов²,
Ю.С. Белоконов², Е.В. Иванкина³, А.В. Бушуев¹,
К.А. Роговин⁴, К.Т. Стоилова¹**

¹ МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет;

² ИОГен РАН им. Н.И. Вавилова;

³ МГУ имени М.В. Ломоносова, Звенигородская биостанция;

⁴ ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова

**PARENTAL BEHAVIOR OF PIED FLYCATCHER
(*FICEDULA HYPOLEUCA*) REARING NESTLINGS
IN THE BROODS WITH/WITHOUT EXTRA
PAIR CHICKS**

**T.A. Ilyina¹, A.V. Kerimov¹, M.M. Belokon²,
Yu.S. Belokon², E.V. Ivankina¹, A.V. Bushuev¹,
K.A. Rogovin³, K.T. Stoilova¹**

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology Russia;

² N.I. Vavilov Institute of General Genetics, Russia;

³ Zvenigorod biological station of M.V. Lomonosov Moscow State
University, Russia;

⁴ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

E-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru

Наличие внебрачных потомков в гнездах мухоловки-пеструшки – хорошо известный факт. В Московской области в 26,7% выводков обнаружены птенцы, отцом которых является посторонний самец. Такие птенцы составляют 10,3% от всех птенцов локальной популяции (Керимов и др., 2014). При исследовании феномена внебрачного отцовства одним из важных пунктов является сравнение качества самцов в парах с наличием и в парах с отсутствием внебрачных потомков. Согласно гипотезам Н. Тинбергена и К.Н. Благосклонова, ритуальное кормление самки самцом может служить для самки индикатором родительских свойств отца ее будущих птенцов (Tinbergen, 1953; Благосклонов, 1988). Не исключено, что в парах с хорошими самцами-кормильцами самки будут менее склон-

ны к супружеским изменам. Помимо этого, ритуальное кормление укрепляет связь между партнерами и помогает обеспечивать охрану самки самцом во время откладки яиц, что снижает риск ее оплодотворения посторонним самцом. В связи с этим можно предположить, что в гнездах, где отсутствуют внебрачные потомки, самцы лучше кормят птенцов, чем самцы в гнездах, в которых есть внебрачные потомки. Нашей первой задачей было проверить, так ли это?

Второй задачей, связанной с изучением родительского поведения самцов, стала проверка родства между птенцами и посторонними кормильцами и помощниками, которые иногда встречаются в локальной популяции мухоловки-пеструшки и в большинстве случаев представлены самцами (Ильина, 2012).

Материал и методы

Семейный анализ молекулярно-генетическими методами был проведен у птенцов из 115 выводков мухоловки-пеструшки. Более подробно методика изложена в нашей более ранней публикации (Жеримов и др., 2014). У 26 из всех гнезд, птенцы в которых были генотипированы, сделаны видеорегистрации, у остальных 89 гнезд проведены визуальные наблюдения за составом кормильцев. Помощников и случайных кормильцев отличали от хозяев гнезда по цветным меткам и особенностям поведения.

Работу проводили на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ в 2011–2015 гг.

Поведение мухоловок изучали при помощи видеокамеры, устанавливаемой у гнезд во время выкармливания птенцов 9–13-дневного возраста, т.е. на пике их пищевых потребностей. Длительность наблюдений за каждым выводком составляла 3 ч. Регистрировали число визитов родителей с кормом, количество приносимых пищевых объектов и размеры последних. Длину объекта определяли путем сравнения с длиной клюва птицы-родителя. Величину порции мы оценивали, как сумму длин всех объектов, принесенных за один раз. При сравнении гнезд использовали средние для каждого гнезда величины. Размеры выводков варьировали от 4 до 8 птенцов. Выводки с наличием и с отсутствием внебрачных потомков были сходны по числу и возрасту птенцов (U-тест Манна-Уитни: $p > 0,05$).

Результаты

Среди генотипированных семей мухоловок-пеструшек с известным составом кормильцев в большинстве случаев птенцов кормили самец и самка, лишь 10 выводков были на попечении одиночных самок. Доля

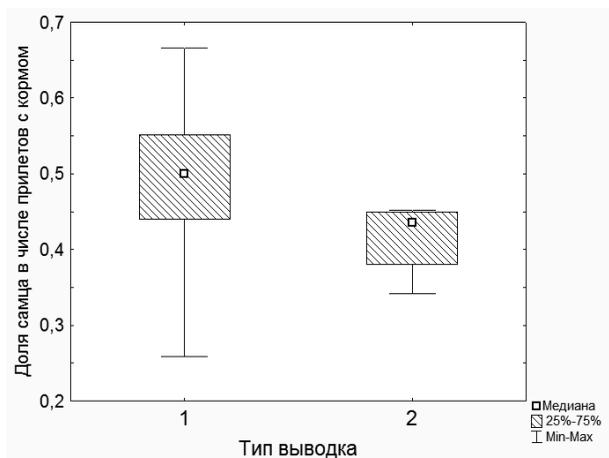


Рис. 1. Относительный вклад самца по числу прилетов с кормом в выводках без внебрачных потомков (1) и в выводках с их наличием (2).

гнезд с внебрачными птенцами у пар была ниже, чем у одиночек, кормивших без помощи самца ($\chi^2=3,91$, $p < 0,05$, $n_1=105$, $n_2=10$). При сравнении партнеров по частоте кормления птенцов было обнаружено, что в гнездах, где все птенцы были биологическими потомками кормившей их пары, самец и самка кормили их со сходной частотой. В гнездах, где присутствовали внебрачные потомки, самцы кормили реже, чем их партнерши (U-тест Манна-Уитни: $Z=2,19$, $p < 0,05$, $n_1=20$, $n_2=6$) (рис. 1).

Несмотря на кажущееся подтверждение выдвинутой гипотезы, мы не обнаружили связи между поведением самцов и наличием в гнезде внебрачных потомков. Самцы из выводков двух типов были сходны как по частоте прилетов с кормом (U-тест Манна-Уитни: $Z=0,85$, $p > 0,05$, $n_1=20$, $n_2=6$), так и по размеру приносимой порции (U-тест Манна-Уитни: $Z=0,76$, $p > 0,05$, $n_1=20$, $n_2=6$). Существенные различия обнаружены лишь между самками. В гнезда с наличием внебрачных потомков они носили корм чаще, чем в гнезда, где таких птенцов не было (U-тест Манна-Уитни: $Z=2,01$, $p < 0,05$, $n_1=20$, $n_2=6$), не снижая при этом размера порции корма (U-тест Манна-Уитни: $Z=0,39$, $p > 0,05$, $n_1=20$, $n_2=6$) (рис. 2). Это говорит о том, что наличие внебрачных потомков в выводке сопряжено не с низким родительским вкладом самца, а с повышенным вкладом самки. Встает вопрос о сравнительном качестве самок, как минимум, об их опытности, связанной с возрастом, но этот вопрос пока что остается открытым из-за малой выборки и требует дальнейшего изучения.

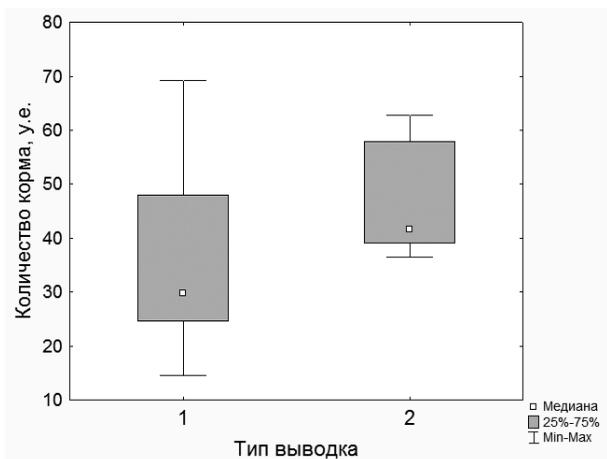


Рис. 2. Количество корма, доставляемого в час самками в гнезда без внебрачных потомков (1) и в гнезда с наличием последних (2).
1 у.е.=длина клюва взрослой птицы

Наблюдения за появлением посторонних особей проводили в 38 гнездах с генотипированными выводками, в одном из которых обнаружили двух самцов-помощников, а в 29 других в течение трех часов наблюдений появлялись от одного до семи визитеров, преимущественно самцов. В гнезде, где были обнаружены самцы-помощники, единственным биологическим отцом птенцов был самец-хозяин. Вероятность появления визитеров в других гнездах не зависела от наличия в них внебрачных потомков (U-тест Манна-Уитни: $Z=0,77$, $p > 0,05$, $n_1=8$, $n_2=29$).

Выводы

1. Наличие у самца внебрачных потомков не сопряжено с его активностью при выкармливании птенцов. Это не подтверждает, но и не опровергает гипотезу Благосклонова-Тинбергена о связи ритуального кормления с родительским поведением самца.

2. Самки, которые вступают во внебрачные копуляции, более активно кормят птенцов как по сравнению с собственными партнерами, так и с самками, в гнездах которых нет внебрачных потомков.

3. Визитерство и помощничество у мухоловок-пеструшек проявляется в широких масштабах в отношении птенцов, с которыми они не связаны родством.

Список литературы

- Благосклонов К.Н. 1988. О биологическом значении брачного демонстративного поведения птиц // Журн. общ. биол. Т. 49. № 3. С. 409–417.
- Ильина Т.А. 2012. Феномен визитерства у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) в гнездовой период // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. Вып. 2. С. 49–53.
- Керимов А.Б., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Ильина Т.А., Иванкина Е.В., Бушуев А.В., Роговин К.А. 2014. Оценка уровня внебрачного отцовства в подмосковной популяции мухоловки-пеструшки // Матер. межд. конф. Звенигородская биологическая станция МГУ, 22–28 сент. 2014 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 129–132.
- Tinbergen N. 1953. Social behaviour in animals: with special reference to vertebrates. Oxford, England: Wiley. 179 p.

Г.П. ДЕМЕНТЬЕВ И СЕГОДНЯШНЯЯ РОССИЙСКАЯ ОРНИТОЛОГИЯ (РАЗМЫШЛЕНИЯ)

М.В. Калякин

*Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В.
Ломоносова*

G.P. DEMENTIEV AND TODAY'S RUSSIAN ORNITHOLOGY (MUSINGS)

M.V. Kalyakin

*Research Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University
E-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru*

Или проще: «Г.П. Дементьев и мы». Очевидно, что заявленное название позволяет достаточно вольно относиться к содержанию данного эссе, которое, в свою очередь, не очень укладывается в принятые рамки научных сообщений. Сделана попытка оценить роль Георгия Петровича — признанного лидера советской орнитологии, — в определении приоритетов орнитологов разных поколений.

Георгий Петрович Дементьев. Уже более полувека — это пароль. В качестве отзыва на него мгновенно всплывают ассоциации: шеститомник «Птицы Советского Союза», «Полный определитель...», орнитологический том «Руководства по зоологии», охрана природы, Всесоюзные орнитологические конференции, Международный орнитологический комитет, соколиная охота, Зоологический музей и полная проработка всей его орнитологической коллекции. Каждый пункт заслуживает обсуждения, осмысления с сегодняшних позиций, новой информации. Как бы, например, чудесно было расследовать вопрос о механизмах создания шеститомника во всех деталях, и не только из-за интереса к истории орнитологии, но и с практическими, утилитарными целями.

Георгий Петрович явно занимал экологическую нишу главного орнитолога страны. Важными составляющими такого положения, как теперь понятно, были международное признание, наличие большого числа прямых учеников и их последователей, личная харизма, дореволюционное воспитание, знание языков и общая эрудиция. Учениками его учеников были наши (мои) учителя, так что в смысле передачи научных традиций в орнитологии я представляю поколение его то ли внуков, то ли, скорее, правнуков.

Разбирать и тем более оценивать научное наследие Г.П. Дементьева я не возьмусь: это во многом уже сделано, а ряд интересных и, безусловно, важных вопросов требуют тщательной и объёмной проработки. Я же

позволю себе обсудить здесь только один аспект, уже обозначенный выше: что для нас означает фигура такого масштаба? Для меня лично, для «моего поколения орнитологов» и для нынешней российской орнитологии в целом? Как нам дальше обходиться без Дементьева?

Если оценить свой собственный опыт восприятия фигуры Георгия Петровича я более-менее могу, то уже при обсуждении его роли для моего поколения орнитологов возникает некоторая неточность. Она связана с необходимостью это поколение очертить, а его положение и функции в отечественной орнитологии — оценить, да ещё по возможности объективно (что вряд ли возможно). На этом этапе анализа часть соображений становится несколько гипотетической. А уж взобраться на такую ледяную горку, как оценка состояния и перспектив развития отечественной орнитологии в целом — предприятие в разы более рискованное. Как у Евгения Шварца: «что-то героическое в этом есть». Ещё раз: этот опус — частное суждение о вопросе, пока, кажется, оказывавшимся вне поля зрения коллег, точнее — вне публичного обсуждения. Выбор того, чему стоит посвятить свою научную жизнь, приходилось делать всем орнитологам. Фигура Г.П. Дементьева продолжает так или иначе оказывать влияние на подрастающие поколения орнитологов. Попробуем оценить это влияние и переключиться на вопрос о том, на что вообще ориентируются начинающие орнитологи.

Позволю себе предположить, что спектр отношений к лидеру очень широк и охватывает все позиции от резкого неприятия («а почему, собственно, имярек считается лидером и ориентиром?») до полного и безоглядного обожествления. Полагаю также, что учёная публика должна отличаться тем, что ничего не берёт просто на веру: научный подход вроде бы должен диктовать нам необходимость логичных и доказательных обоснований тех или иных умозаключений. Соответственно, выбор жизненного ориентира, на который следует равняться, представляется мне весьма важным для любого дебютанта независимо от того, решает ли он этот вопрос осознанно или интуитивно, и выбор этот кажется правильным делать «научно», с известной долей здорового скептицизма.

Я в первую очередь буду апеллировать к собственному опыту, к той его части, которую помню. А уж потом, может быть, рискну распространить некоторые выводы на всю орнитологическую общественность. Был ли момент в моей собственной истории, когда бы кто-то из наставников (а я хотел бы считать, что их среди орнитологов было по меньшей мере шестеро) прямо заявил «читай (читайте) такие-то и такие-то труды Георгия Петровича»? Нет. Впрочем, таких прямых указаний и про других авторов было немного. Информация поступала то вскользь, то по какому-то конкретному поводу, то даже просто в виде намёков, не всегда поло-

жительного звучания («Зачем ... написал эту книжку?», «На кафедре по-настоящему работают с литературой только трое...» и проч.). О чём-то я слышал в поле, о чём-то — при обсуждении первых научных текстов, иногда это были личные впечатления моих учителей. Сложилось, конечно, общее представление о том, что Дементьев — это что-то огромное, высокое и далёкое, но поскольку никто из моих учителей не был его прямым учеником, то и какие-то отсылки именно к нему были редки. Я даже предположу, что происходило это от того, что «и так все знают, как велик Георгий Петрович». Так что, отвечая на свой же вопрос, я вынужден заключить: он влиял и, полагаю, продолжает влиять на поколение орнитологов моего возраста скорее как ориентир, маяк, точка отсчёта, один из главных соавторов того, как в целом выглядит наша орнитология. Лидер в некотором смысле оказывается «крайним»: ему можно следовать, а можно от него отталкиваться (подозреваю, что тут многое могут добавить ученики ленинградской/питерской орнитологической школы), его роль — средообразующая, а впитываем мы это по мере общения со своими непосредственными учителями.

Да, впечатления накапливались понемногу, и да, часто ссылка на чей-то авторитет имела не общий вид, а, как теперь говорят, «чисто конкретный»: «про то, как занимает территорию самцы восточной дроздовидной камышевки, нужно почитать у Е.Н. Панова». Как собирать коллекционный материал «смотри у И.А. Нейфельдт». «Разговор с К.Н. Юдиным как-то всегда окрыляет...». Хочется отметить, что и на занятиях вопрос об авторитетах, лидерах и о том, по каким критериям этих лидеров выделять, как-то не всплывал (или я что-то пропустил?). Впечатления накапливались постепенно. А в итоге мне почти не удаётся вычленить моментов, когда бы я в диалоге с кем-то из приятелей или учителей чётко сформулировал для себя вопрос о том, кто является для меня главным авторитетом в выбранном мною направлении науки, и почему. Конечно, возникает вопрос к коллегам, и прежде всего — к молодёжи: это нормально, или кто-то вот так прямо ставит перед собой эти вопросы? И к преподавателям — а может быть нужно если не разбирать эти вопросы на лекциях и семинарах, то по крайней мере задавать их вслух, пусть студент задумывается об этом? А может быть, для таких обобщающих вопросов нужно наработать некоторый личный опыт полевых или лабораторных работ, и тогда ответы будут глубже, чётче, понятнее? Общий итог моего опыта сводится к тому, что Георгий Петрович в период моего обучения на кафедре (1980–1985 гг., да, включая и два первых курса — мы старались «просочиться» на кафедру как можно раньше) уже перешёл в разряд одновременно и верховного авторитета, и некоторого, простите, мифа. В Зоологическом музее, куда я по окончании учёбы пришёл работать эк-

скурсоводом, его авторитет был очевиден, но детализировать и «приземлить» этот миф за счёт обсуждения деталей, было как-то не принято. «О, это Георгий Петрович!» Пароля было достаточно.

Да, я представляю поколение орнитологов, для которых Г.П. Дементьев был уже легендой. Особенно я укрепился в этой мысли по впечатлениям от торжественного заседания, посвящённого 100-летию Георгия Петровича, состоявшегося в Зоологическом музее, если я не ошибаюсь, в начале 1999 г. На заседании вспоминали о Георгии Петровиче и обсуждали его роль в отечественной орнитологии те, кто имел возможность встречаться и общаться с Дементьевым и быть в той или иной степени его непосредственными учениками: В.Е. Флинт, А.А. Винокуров, А.В. Михеев, Л.С. Степанян, В.Д. Ильичёв, Г.Н. Симкин, Е.Н. Курочкин, В.Т. Бутьев, В.М. Галушин. Боюсь, что мог кого-то пропустить. Состав плеяды этих московских орнитологов выглядит впечатляюще: на рубеже XX и XXI веков они фактически представляли собой «коллективного Дементьева» не только в плане формального или неформального лидерства в различных областях орнитологической науки и практики, но и в плане наличия у каждого из них учеников и последователей, «школы». К сделанному выше определению «коллективного Георгия Петровича» меня подтолкнула сама тематика их выступлений. Я не стану точно увязывать имена выступавших и темы их сообщений, которые я бы для себя перефразировал так: «ГП и руководство орнитологическими обществами и конференциями», «ГП как учёный и наставник», «ГП и соколиная охота», «ГП и сохранение хищных птиц», «ГП в быту», «Влияние ГП на орнитологов Советского Союза», «ГП на международной орнитологической арене», «ГП и трудовголки...», «ГП в быту и в общении с коллегами и учениками». Совершенно понятно, что сообщения имели ярко выраженный субъективный оттенок, в многих докладах явно просматривалось булгаковское «Я и Гоголь». Однако спустя 20 лет понимаешь, что именно по результатам этого собрания я и могу судить теперь о фигуре Георгия Петровича. Суждения эти, конечно же, дополнялись короткими рассказами или просто замечаниями орнитологов старших поколений (тоже субъективными), чтением юбилейных статей и некрологов. Однако студенты и недавние выпускники обычно такие публикации не читают, выбор профессии и ответ на один из главных вопросов — что я хочу/буду в этой профессии делать, встаёт перед ними раньше, а ответ начинает формироваться ещё в школе или в университете. А я, как уже было сказано, «познакомился» с Георгием Петровичем в заметно более позднем возрасте...

Продолжаем околонукальные спекуляции. Мне представляется, что отношение разных поколений орнитологов к Георгию Петровичу пре-

терпело следующую эволюцию: для плеяды перечисленных выше орнитологов он был старшим товарищем и учителем, учительство которого, насколько я могу судить, состояло скорее в личном примере, чем в совместном глубоком прохождении какой-то конкретной темы. Для следующего поколения он был «учителем учителей», а вот в чём это проявлялось — лучше бы расспросить их. С каждым следующим поколением его авторитет становился всё более общепринятым и устоявшимся, однако при этом всё менее конкретным. Впечатления от его личной ауры уступали место оценке его вклада в историю отечественной орнитологии, а развитие последней и расширение спектра тем орнитологических исследований приводили к тому, что направления, в которых он был в своё время безусловным лидером, дополнялись и продолжают дополняться всё новыми направлениями, сформировавшимися и окрепшими уже в эпоху «после Дементьева».

Мы добрались до итогов. Возможен ли сегодня «новый Дементьев», который охватит своим мысленным взором все направления современной орнитологии? Кажется, что нет. Вал орнитологических публикаций нарастает, появляются, как уже сказано, новые направления, вызванные к жизни как поступательным развитием научных идей, так и новыми техническими возможностями. Если говорить о чём-то сопоставимым с шеститомником, то приходится по-прежнему поражаться тому, как Георгию Петровичу с коллегами удалось составить практически исчерпывающую сводку о фауне и биологии птиц СССР, и ясно понимаешь, что повторить такое издание с такой степенью подробности становится всё труднее и труднее. Вероятно, нужны совершенно новые подходы — но мы отклоняемся от темы. Да, нельзя объять необъятное, но можно пытаться следовать лучшим образцам: ориентироваться в литературе, особенно в зарубежной, помнить о его работоспособности, о готовности привечать учеников со всей территории большой страны, находить учеников и, как кажется, легко «снабжать» их целыми направлениями орнитологии (вспомним историю о том, как Е.Н. Курочкин стал палеонтологом). наших орнитологов по-прежнему мало на международных форумах и в международных орнитологических организациях — тут пример Георгия Петровича абсолютно актуален. И, конечно, хотелось бы вывести на новый уровень наши знания о наших птицах — как и в 1950-е гг., о их реальном распространении, численности, фенологии, особенностях биологии... Один из его уроков состоит в том, что периодические обобщения, и, наверное, не только на тему фаунистики и видовой биологии, очень нужны и полезны. Видимо, и как обзоры успехов в конкретных направлениях, и как обобщающие учебники общей орнитологии. Да, я помню, что такой учебник после Дементьева уже появлялся, но наука развивается стремительно, пора подумать о следующем.

И — к практике в связи с поставленным в начале этой заметки вопросом. Может быть ввести в некий учебный курс не просто историю отечественной орнитологии (зоологии позвоночных?), а и результаты изучения тех аспектов, которые влияют на ориентацию начинающих специалистов и которые здесь фактически только упомянуты, но, конечно, не проанализированы? Может быть неплохо остановиться на том, что задать студентам вопросы, на которые они пускай отвечают сами себе? Как выбирают ориентиры в науке нынешние начинающие? Ориентируются на харизматических лидеров? Оценивают, хотя бы «для себя» (нравится — не нравится), качество их научных трудов? В какой степени эта ориентация задаётся до учёбы в университете и во время учёбы? Как на неё влияет мнения и общий авторитет непосредственного научного руководителя? И что это — постепенное накопление и осмысление информации и впечатлений — или можно выделить и зафиксировать отдельные яркие, запомнившиеся эпизоды, определившие ту или иную часть формирующегося стиля?

В заключение прошу прощения у читателей, которые обнаружили в этом опусе «сумбур вместо музыки». Или провокацию. А это она и есть. Хочется призвать коллег поразмышлять на эти темы, в том числе вслух или письменно, а не только задавать эти вопросы студентам. По крайней мере, мне было бы крайне интересно узнать о том, как отвечали и отвечают на эти вопросы мои старшие и младшие коллеги, а также мои ровесники. Раз они возникли у меня, то может быть они интересны и кому-то ещё. Юбилей Георгия Петровича представляется мне хорошим поводом обратить на них внимание и обсудить более взвешенно, детально и научно, чем это получилось у автора данного сообщения.

ХОРАСАНСКАЯ ТЕНЬКОВКА (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA MENZBIERI*) В АРМЕНИИ

П.В. Квартальнов¹, И.Ю. Ильина²

*МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных*

MENZBIER'S CHIFFCHAFF (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA MENZBIERI*) IN ARMENIA

P.V. Kvartalnov¹, I.Yu. Ilina²

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty,
Vertebrate Zoology Department*

E-mail: ¹ cettia@yandex.ru

² irinailina.bio@gmail.com

Среди птиц, обитающих в пределах бывшего Советского Союза, чья биология остаётся недостаточно изученной, числится хорасанская теньковка (*Phylloscopus collybita menzbieri*), описанная из Туркмении. Начало планомерных орнитологических исследований орнитофауны Туркмении связано с именем Г.П. Дементьева. В годы Великой Отечественной войны, вместе с другими московскими зоологами, Г.П. Дементьев оказался в эвакуации в Ашхабаде. Начиная с декабря 1941 г. он участвовал в экспедициях по Туркмении, и возвращался туда позднее, посвятив почти десять лет сбору материала по птицам этой республики. Тщательные исследования орнитофауны Туркмении проводил его ученик А.К. Рустамов. Благодаря Г.П. Дементьеву, мы имеем возможность ознакомиться с птицами из типовой серии хорасанской теньковки, описанной Е.Л. Шестопёровым (1937). Две птицы, одна из которых в настоящее время считается лектотипом, привезены Г.П. Дементьевым в 1945 г. в Москву, и хранятся в коллекции Зоологического музея МГУ (Loskot, 1995). Остальные экземпляры типовой серии погибли в 1948 г. в пожаре в Ашхабаде, вызванном сильным землетрясением. Бедность коллекционного материала приводит к тому, что подвид не упоминается во многих сводках, хотя и признаётся российскими систематиками (Степанян, 2003; Коблик и др., 2006).

Скудные сведения по экологии хорасанской теньковки в горах Копетдаг, в Туркмении, подытожены И.М. Маровой и В.В. Леоновичем (1997). Новые публикации с описанием биологии этого вида за последние два десятилетия не появились. Неожиданным стало недавнее обнаружение птиц с митохондриальной ДНК хорасанской теньковки на юго-востоке Армении, в 800 км к западу от известных мест гнездования этой формы (Rakovic, Drovetski, 2013; С.В. Дровецкий, личное сообщение).

Для выяснения статуса этих птиц, для сбора акустического и генетического материала, а также данных по экологии, мы предприняли исследования в Сюникском р-не респ. Армения, в окрестностях г. Мегри. Наблюдения проводили на двух участках национального парка «Аревик»: в бывшем заказнике «Богакар» (координаты точки в пределах площадки: 38°59.345' с.ш. 46°10.475' в.д., высота 1500 м), где обследовали около 45 га, и на более высоком участке парка (координаты точки в пределах площадки: 39°02.516' с.ш. 46°13.652' в.д., высота 1750 м), площадью 31 га. На первом участке проводили наблюдения 1–6.V.2017, на второй площадке — 9–11.V.2017.

Мы отловили 22 самца и 1 самку. Из них подавляющее большинство по окраске и морфометрии соответствовали хорасанским теньковкам, что подтверждено и данными анализа мтДНК образцов крови этих птиц (по меньшей мере 13 птиц несут мтДНК хорасанской теньковки). Для самки, отличавшейся от остальных птиц как по размерам, так и по окраске, можно предположить гибридное происхождение (помесь хорасанской и кавказской (*Ph. (sindianus) lorenzii*) теньковок). По пению птицы также стояли ближе к хорасанской теньковке, чем к другим теньковкам Малой Азии.

По экологии хорасанская теньковка, гнездящаяся в горах Армении, не имеет существенных отличий от других форм теньковки, обитающих в горах Малой Азии (в частности, от колхидской (*Ph. c. caucasicus*) и анатолийской (*Ph. c. brevirostris*) теньковок), несмотря на значимые отличия от этих форм по структуре ДНК, указывающие на давнее расхождение с ними (Rakovic, Drovetski, 2013; наши данные). Предпочитаемый биотоп всех малоазиатских теньковок — широколиственные леса (представленные буком и/или дубом); у хорасанской теньковки в Армении это дубравы, как с сомкнутым пологом и подростом из граба, так и значительно нарушенные, где кроме отдельных деревьев дуба растут клёны, древовидные можжевельники, местами — миндаль, держи-дерево, а также кустарники — спирея, ежевика и др. Такие леса в Сюникском районе Армении распространены от 1100 м до 2500 м н.у.м. Обнаруженные нами теньковки жили на высотах от 1215 м до 1780 м.

Возможно, характерной чертой именно хорасанской теньковки является регулярная кормёжка на практически безлесных засушливых склонах, покрытых редкой ксерофитной растительностью. Такие кормовые участки располагаются вне пределов основных территорий и, по-видимому, могут как граничить с ними, так и располагаться от них на значительном расстоянии. В вечерние часы самцы теньковок кормятся на таких склонах, освещённых солнцем, сопровождая самок. При этом самцы исполняют пение, однако границы индивидуальных территорий, во всяком случае — строгие, на таких участках не соблюдаются, на одном склоне

могут кормиться одновременно несколько пар, на небольшом расстоянии одна от другой. Вероятно, подобное поведение самцов описано И.М. Маровой и В.В. Леоновичем (1997) для Копетдага, где птицы регулярно пели на склонах в ксерофитной растительности, хотя все гнёзда были построены у дна ущелий, под кронами деревьев — реликтов мезофильной тальшской флоры. Согласно нашим данным, хорасанские теньковки не проявляют выраженной привязанности ни к засушливым местообитаниям, ни к реликтовым остаткам субтропической растительности, однако смогли адаптироваться к условиям Копетдага при нарастающей аридизации климата.

Как и у других малоазиатских форм теньковки, поселения хорасанских теньковок в основном имеют линейную форму, территории многих самцов располагаются последовательно на облесённых склонах горных долин и ущелий. Среднее расстояние между центрами соседних территорий составляет около 120 м, так что по площади гнездовые участки теньковок в Армении и Туркмении практически не отличаются. К началу наших наблюдений большинство самцов были в парах, и самки, судя по поведению, уже закончили постройку гнёзд и готовились к откладке яиц, либо начали кладку, но ещё не приступили к плотному насиживанию (значительную часть дня они посвящали кормёжке). До начала периода насиживания самцы активно реагировали на предъявление записи пения, попадали в сеть на предъявление записи (как и другие теньковки с «европейским» типом пения, они реагировали одинаково хорошо на предъявление записи пения *Ph. c. menzbieri*, *Ph. c. abietinus*, *Ph. c. brevirostris* и *Ph. c. caucasicus*). С началом насиживания уловистость резко упала: самцы, хотя и отвечали на предъявление пения, не спускались близко к динамику и сети. Если на первой (нижней) площадке, где проводили отловы 1–6.V, из 18 птиц, на которых ставили сеть, удалось поймать 16 (90%), то на второй (верхней) площадке, при той же погоде, 9–11.V из 12 самцов, которых мы пытались отловить, попали в сеть только 6 (50%).

Наши попытки найти гнёзда теньковок, обследуя низкие кустарники, подрост и склоны на участках, рекламируемых самцами, не увенчались успехом, хотя такие же поиски гнёзд колхидской теньковки на черноморском побережье Кавказа приносили желаемый результат. Единственное гнездо, обнаруженное нами 11.V, подтверждает, что теньковки в Армении стараются размещать свои постройки максимально скрытно, защищая их, вероятно, от разорения обычными в тех местах сойками (*Garrulus glandarius*). Гнездо, содержавшее, скорее всего, полную кладку (5 яиц), помещалось на земле — на поляне под молодым дубом среди прошлогодней сухой травы и листового опада, было прикрыто слегка наклонённым тонким стволиком прикорневой поросли дуба и лежавшей на нём сухой травой. Гнездо построено из сухих стебельков и листьев злаков,

сверху прикрыто принесёнными самкой сухими листьями граба. Внутренняя полость выстлана перьями (похожими на перья чёрного дрозда (*Turdus merula*) и дерябы (*Turdus viscivorus*)). Длина гнезда — 9 см (как сверху, так и снизу), наибольшая ширина гнезда — 10,5 см, высота гнезда — 10 см; ширина летка — 5 см, высота летка — 4 см, высота от основания гнезда до нижнего края летка (бортика) — 3,5 см; длина внутренней полости — 7,5 см, высота внутренней полости — 7 см, длина лотка — 5,3 см, ширина лотка — 8 см, глубина лотка — 3,5 см. Скорлупа яиц белая с тусклым блеском, густой красновато-коричневый крап формирует венчик вокруг тупого конца, более редкие крапины рассредоточены по всей скорлупе. Окраска яиц полностью соответствовала окраске яиц теньковок из Копетдага (Марова, Леонович, 1997). Размеры яиц: 17,7 мм × 12,8 мм; 15,1 мм × 12,8 мм; 16,6 мм × 12,8 мм; 15,3 мм × 12,6 мм; 15,4 мм × 12,7 мм.

Согласно нашим данным, судьба хорасанской теньковки в Армении не внушает опасений: это обычная птица пояса широколиственных лесов, охраняемых в пределах национального парка «Аревик». Возможная гибридизация с колхидской теньковкой (*Ph. s. caucasicus*) и кавказской теньковкой (*Ph. (s.) lorenzii*) ограничена условиями горного ландшафта, препятствующего расселению птиц. Естественная деградация мест обитания хорасанской теньковки, продолжающаяся в Копетдаге (Туркмения), благополучию этой формы в Закавказье пока не угрожает.

Мы выражаем благодарность Карену Агабабяну, оказавшему неоценимую помощь при организации поездки в Армению, а также И.М. Маровой, Я.А. Редькину и Е.С. Соловьёвой, за консультацию перед началом поездки и помощь в обработке собранного материала.

Список литературы

- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во научн. изданий КМК. 256 с.
- Марова И.М., Леонович В.В. 1997. Загадочная теньковка из Копетдага: Экология, вокализация и родственные связи *Phylloscopus collybita menzbieri* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоол. ж. Т. 76. № 6. С. 735–742.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ “Академкнига”. 808 с.
- Шестопёров Е.Л. 1937. Птицы (Aves) // Определитель позвоночных животных Туркменской ССР. Вып. 4. Ашхабад–Баку: Туркменгосиздат. 335 с.
- Loskot V.M. 2001. On the type specimens of *Sylvia curruca caucasica* Ognev & Backowski and *Phylloscopus collybita menzbieri* Shestoperov (Aves: Sylviidae) // Zoosys. Ross. Vol. 10. No. 2. P. 413–418.
- Rakovic M., Drovetski S. 2013. Mitochondrial and nuclear markers show complex history of Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) in Eurasia // BioSyst.EU 2013. Global systematics! 18–22 Febr. 2013. Abstract-Volume. Vienna: NOBIS Austria. P. 172.

**ПАТТЕРНЫ ФОРМИРОВАНИЯ
ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У ПТЕНЦОВ
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ ИЗ РАННИХ
И ПОЗДНИХ ВЫВОДКОВ**

Е.В. Корнеева¹, Л.И. Александров¹, Т.Б. Голубева²

¹ *Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН,
Москва;*

² *Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова*

**PATTERNS OF DEVELOPMENT OF DEFENSE
BEHAVIOR IN PIED FLYCATCHER NESTLINGS
FROM EARLY AND LATE BROODS**

E.V. Korneeva¹, L.I. Aleksandrov¹, T.B. Golubeva²

¹ *Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow;*

² *Department of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University
E-mail: eko.ihna@mail.ru*

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) — вид с птенцовым типом развития, дуплогнездник. Птенцы вылупляются крайне незрелыми. В первые дни после вылупления у птенцов отсутствует зрение. Слуховая чувствительность имеется только в диапазоне низких и средних частот, пороги высоки, но с возрастом быстро понижаются. Область максимальной чувствительности слуха приходится на 1–2 кГц. Единственная форма поведения, пищевое поведение, вызывается акустическими сигналами: пищевым сигналом родителей, скрежетом коготков при посадке родителя на леток, любым сигналом с низкочастотным спектром до 3 кГц, в том числе тональными сигналами с частотой заполнения 1 или 2 кГц. Пищевое поведение выражается в вытягивании шеи вверх, открывании клюва и вокализации. На пятые сутки у птенцов начинает функционировать зрение в виде диффузной фоточувствительности. Пищевое поведение с этого момента возникает и в ответ на кратковременный перепад освещенности, который происходит, когда родители с кормом проникают через отверстие дуплянки. Латентный период возникновения реакции в ответ на изменение освещенности короче, чем в ответ на акустический стимул. В это же время при звуках родительского видоспецифического акустического сигнала тревоги (ВСТ) у птенцов начинает формироваться оборонительное поведение, затаивание. ВСТ мухоловки-пеструшки представляет собой ритмически повторяемую акустическую посылку средне- и высокочастотного диапазона с энергетическим макси-

мумом в области 5 кГц. Известно, что частота повторения акустических посылок ВСТ одной птицей непостоянна и возрастает с увеличением степени опасности от 1,5 до 2,5 в 1 с (Хаютин, Дмитриева, 1991; Голубева и др., 2006). Если у гнезда издают сигнал тревоги оба родителя, ритм сигналов суммарно колеблется около 4 в с.

Оборонительное поведение выражается в постепенном прекращении вокализации и двигательной активности. Формирование оборонительного поведения претерпевает изменения с возрастом: изменяется поза птенца при реакции затаивания, возрастает селективность вызывающих эту реакцию акустических сигналов. Зрительная стимуляция оборонительного поведения птенцов включается после появления у них предметного зрения на 8–9-е сутки (Хаютин, Дмитриева, 1991; Александров и др., 2001; Голубева и др., 2006; Корнеева и др., 2015).

Для количественной оценки оборонительного поведения (затаивания) мы ввели понятие эффективности действия сигналов, вызывающих затаивание. Для определения эффективности действия ВСТ (или других стимулов, провоцирующих оборонительное поведение — например, тональных акустических сигналов 5 кГц), акустические пищевые сигналы птенцам со средним уровнем пищевой мотивации предъявляли изолированно и на фоне ВСТ. Определяли число птенцов, проявляющих пищевую реакцию и длительность индивидуальных пищевых реакций. Рассчитывали среднюю продолжительность пищевой реакции в выводке, суммируя продолжительности пищевых реакций отдельных птенцов и деля сумму на число птенцов в выводке. Эффективность действия сигнала тревоги, то есть подавление ими пищевых реакций, рассчитывали по формуле: $1 - t/T$, где t — средняя продолжительность пищевых реакций на фоне звучания сигнала тревоги, T — средняя продолжительность пищевых реакций в ответ на изолированно повторяющиеся пищевые сигналы. Для статистической обработки данных использовали двусторонний t -критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $p < 0,05$ (Александров и др., 2001; Корнеева и др., 2005; Голубева и др., 2006). В ряде случаев и в настоящем сообщении использовали формулу: эффективность = $(1 - t/T) \times 100\%$.

Ранее было показано, что эффективность ВСТ у птенцов в период от 5-х до 8-х суток снижается с 52–60 до 40%. На 8–9-е сутки, с развитием предметного зрения, пищевое поведение возникает в ответ на подвижный силуэт взрослой птицы, роль акустического пищевого сигнала снижается в еще большей степени. В это время происходит резкое увеличение эффективности ВСТ, которая приближается к 100%. При первых звуках сигнала тревоги птенцы прекращают вокализацию и двигательную активность, принимают специфическую позу затаивания: опускают го-

лову, все тело вжимается в субстрат гнезда (Корнеева и др., 2005; Голубева и др., 2006).

Однако такой сценарий развития затаивания имел место не всегда. Во время наших предыдущих исследований в Приокско-Тerrasном заповеднике мы обнаружили несколько выводков, в которых эффективность ВСТ постоянно увеличивалась с возрастом, не имея временного спада в период 6–8 суток (Корнеева и др., 2005, и неопубл. материалы). Рассмотрение этого феномена привело к выводу, что во всех случаях это были поздние выводки, вылупившиеся из поздних кладок.

По нашим многолетним наблюдениям в Приокско-Тerrasном заповеднике и в откладке яиц, и в процессе вылупления птенцов наблюдаются две, иногда три волны. Первая волна откладки яиц происходит в мае (начало гнездования 5–10 мая). В эту волну бывает отложено от 42 до 90% всех яиц, в среднем 70%, SD 14,3. Вылупление птенцов первой волны зарегистрировано в среднем с 28 мая (самое раннее — 23 мая) до 15–16 июня. Во вторую и третью волны гнездятся птицы, по разным причинам задержавшиеся с образованием пары или потерявшие партнера, или кладку на ранних стадиях гнездового периода, вторая причина более вероятна (Голубева и др., 2017). Считается, что для мухоловки-пеструшки характерно линейное равномерное снижение числа яиц в кладках в ходе гнездового сезона (Артемов, 2008). Дополнительный анализ нашего материала за 2001–2016 гг. показал, что выводки первой волны как правило состояли из 6–9 птенцов. Большую часть птенцов в выводках, вылупление которых происходило во второй половине июня, можно рассматривать как вылупившихся из повторных кладок, отложенных после гибели первых, отложенных в мае. В этих выводках было в среднем 5–6 птенцов. В конце июня – начале июля наблюдается (не каждый год) третья волна вылуплений птенцов. Кладки этой волны можно рассматривать как повторные взамен погибших птенцов в начале июня. Количество птенцов в выводках этой волны было еще меньшим — в среднем 3–4 птенца. Условия развития птенцов в первых и последних кладках могли различаться, что связано со многими причинами. Мы предположили, что вариации формирования реакции затаивания могут быть связаны как с различиями в поведении взрослых птиц в начале и в конце сезона размножения, так и с возможной более низкой пищевой мотивацией птенцов поздних выводков в результате меньшего количества птенцов в выводке и возможным сезонным возрастанием кормовой базы. Основанием для последнего предположения была достоверно большая масса на 9-е сутки у птенцов с атипичным развитием эффективности действия ВСТ (Корнеева и др., 2005).

Задача настоящей работы состояла в выяснении вопроса о том, отличается ли акустическое поведение родителей в ранних и поздних вывод-

ках при появлении потенциального хищника и может ли уровень пищевой мотивации влиять на формирование оборонительного поведения птенцов.

Исследования проводили в Приокско-Тerrasном Биосферном заповеднике в 2017 г. Для проверки влияния фактора поведения родителей на формирование поведения птенцов мы проанализировали продолжительность исполнения ВСТ взрослыми птицами около гнезда при появлении экспериментатора. Экспериментатор располагался на расстоянии 10 м от гнезда, фиксировали количество птиц, издающих ВСТ, время начала и продолжительность звучания ритмической серии ВСТ. К ранним относили выводки, в которых вылупление птенцов пришлось на период 3–16 июня. Выводки состояли из 5–9 птенцов (в среднем 6 птенцов в выводке). Поздние выводки относились к 3-й волне, птенцы вылуплялись в период с 7 по 13 июля. Они состояли из 2–5 птенцов (в среднем по 4 птенца в выводке). Регистрацию акустического поведения родителей проводили в обоих случаях при возрастном интервале птенцов 5–9 суток. Исследовано поведение родителей 20 ранних выводков, из них у 11 дуплянок регистрацию ВСТ осуществляли дважды, с перерывом в 2–3 дня. В 16 случаях у гнезда присутствовали и издавали ВСТ оба родителя, а в 15 — лишь один, чаще самка. Акустическое поведение родителей в поздних выводках изучали у 15 выводков, в 6 случаях присутствовали оба родителя, в 9 — один. Статистическую обработку длительности исполнения ВСТ проводили с использованием теста ANOVA.

Анализ продолжительности исполнения серии ВСТ показал, что в ранних выводках продолжительность исполнения сигнала тревоги двумя родителями составляла 291 с ($sd=173$, $n=16$), а в случае присутствия одного родителя продолжительность звучания ВСТ была незначимо меньше и составляла 249 с ($sd=173$, $n=15$). В поздних выводках продолжительность исполнения ВСТ двумя родителями составляла 453 с ($sd=145$, $n=6$), одним родителем — 152 с ($sd=120$, $n=9$). Статистический анализ показал значимость фактора количества птиц, исполняющих видоспецифический сигнал тревоги ($p = 0,002$) и комбинации факторов количества родителей и принадлежности к ранним или поздним выводкам ($p = 0,016$). LSD-test показал, что продолжительность исполнения сигнала тревоги двумя родителями в поздних выводках была достоверно выше по сравнению как с продолжительностью исполнения сигнала тревоги одним родителем в поздних выводках ($p = 0,042$), так и продолжительностью исполнения сигнала тревоги двумя родителями в ранних выводках ($p = 0,001$).

Такое сенсорное обогащение среды является важным фактором как морфофункционального созревания сенсорных систем, так и формирования поведения животных в целом. Ранее мы изучали влияние искусственно увеличенной экспозиции ВСТ на особенности формирования слу-

ховой чувствительности у 5-суточных птенцов мухоловки-пеструшки. В свободном поведении регистрировали вызванные потенциалы из высшего слухового центра птиц поля L каудо-медиального нидопаллиума на посылки чистых тонов различной частоты и интенсивности. Определяли пороговые значения громкости сигналов, при которых в поле L в ответ на их предъявление появлялись вызванные потенциалы. Исследование проводили на птенцах, развивающихся в естественной среде обитания в интактных гнездах и в гнездах, птенцы которых, начиная с первых суток жизни, подвергались ежедневной 30-минутной дополнительной экспозиции ВСТ. Для статистической оценки различий средних значений уровней порогов слуха использовали двусторонний *t*-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $p < 0,05$. У нормально развивавшихся 5-суточных птенцов наибольшая слуховая чувствительность наблюдается в диапазоне 2–4 кГц, где средние пороги колебались от 30 до 35 дБ УЗД. У птенцов, подвергшихся дополнительной экспозиции ВСТ, область максимальной чувствительности оказалась более широкой и занимала диапазон 2–5 кГц. Средние пороговые значения вызванных потенциалов в этом частотном диапазоне составили около 20 дБ УЗД. То есть в диапазоне энергетического максимума спектра ВСТ пороги понизились на 20–25 дБ. У верхней границы слуха в этом возрасте у интактных птенцов пороги достигают 80 дБ, у получивших дополнительную экспозицию ВСТ средний уровень порогов составляет 67 дБ. Сравнение кривых порогов генерации вызванных потенциалов интактных и подвергшихся дополнительной экспозиции ВСТ птенцов показало значимое снижение пороговых значений вызванных потенциалов на всех средних и высоких частотах, что соответствует частотам, представленным в спектре сигнала тревоги мухоловки-пеструшки. Наибольшая разница достигает для порогов ВП в ответ на тоны 3,0–6,0 кГц, т.е. на частоты, несущие наибольшую энергию в спектре ВСТ (Александров, 1998). Снижение порогов в области низких (0,3–1,0 кГц) частот наблюдается, но не достигает уровня статистической значимости. С возрастом разница в порогах у интактных и получивших дополнительную стимуляцию птенцов уменьшается, и к 8 суткам пороговые кривые становятся одинаковыми.

Таким образом, увеличение продолжительности экспозиции видоспецифического сигнала тревоги в сенситивный период развития слуха может способствовать снижению порогов слуховой чувствительности в частотном диапазоне сигнала тревоги, что способствует более раннему включению сигналов этого частотного диапазона в сенсорное обеспечение оборонительного поведения и, соответственно, модифицирует его динамику.

Другим фактором, способным оказывать влияние на оборонительное поведение, является уровень пищевой мотивации птенцов. Возможность модификации формирования оборонительного поведения повышенной или пониженной пищевой мотивацией была исследована методом регистрации ЭЭГ у птенцов в возрасте 5–9 суток. Регистрирующие электроды помещали в симметричные области правого и левого каудомедиального нидопаллиума, поле L (высший интегративный центр слуховой системы птиц). Референтный электрод располагался субдурально над средней линией мозга, электрод заземления — над поверхностью мозжечка. Статистический анализ вейвлетных спектров мощности был проведен в диапазонах 1–3, 3–5, 5–12 и 12–20 Гц. Регистрировали ЭЭГ у сытых (3–5 мин после кормления) и голодных (15–20 мин после кормления) птенцов. Факторный анализ показал, что в частотных диапазонах 3–5 и 5–12 Гц фактор пищевой мотивации птенцов оказывался значимым ($p=0,019$ и $p=0,039$, соответственно). Так, в спектральном диапазоне 3–5 Гц у голодных птенцов спектральная мощность составляла $0,693$, $sd=0,170$, а у сытых $0,616$, $sd=0,144$. В спектральном диапазоне 5–12 Гц у голодных птенцов спектральная мощность составляла $0,488$, $sd=0,183$, а у сытых $0,416$, $sd=0,196$. В диапазоне 12–20 Гц различия в спектральной мощности у сытых ($0,185$ $sd=0,212$) и голодных ($0,230$ $sd=0,224$) отсутствовали ($p=0,175$). Следует отметить, что более высокая спектральная мощность в диапазонах 3–5 и 5–12 не связана с двигательной активностью птенцов. Ранее получены данные о том, что между значениями спектров мощности ЭЭГ и ЭМГ у птенцов в возрасте 11 дней при всех поведенческих состояниях значимые корреляции отсутствовали, но при двигательной активности имел место сдвиг спектра мощности ЭЭГ в диапазон 5–12 Гц, не связанный с наводками от ЭМГ (Корнеева и др., 2014). У взрослых птиц низкоамплитудная ЭЭГ активность с частотой выше 10–12 Гц сопровождает активное бодрствование птиц, а высокоамплитудная активность с частотой менее 5 Гц характерна для их медленноволнового сна (van Luijckelaar et al., 1987; Szymczak et al., 1992; Jones et al., 2010). Изменение активности мозга птенцов в состоянии покоя, которое мы наблюдаем при изменении пищевой мотивации, может также менять формирование их оборонительного поведения.

Таким образом, на особенности формирования реакции затаивания у птенцов могут влиять оба исследованных фактора: более продолжительное излучение ВСТ родителей при наличии потенциальной опасности и пониженная пищевая мотивация, обеспечиваемая уменьшением числа птенцов в выводке.

Авторы благодарят руководство и сотрудников Приокско-Тerrasно-го заповедника имени Михаила Зabloцкого за всестороннюю помощь и поддержку в работе.

Список литературы

- Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 267 с.
- Александров Л.И. 1998. Онтогенез слуха незрелорождающихся птенцов. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М. 20 с.
- Александров Л.И., Корнеева Е.В., Голубева Т.Б. 2001. Рост селективности оборонительного поведения в онтогенезе птенцов мухоловки-пеструшки // Журн. высш. нерв. деят. Т. 51. № 1. С. 110–113.
- Голубева Т.Б., Корнеева Е.В., Александров Л.И., Петрова Т.П. 2006. Оборонительное поведение птенцов мухоловки-пеструшки в гнездовом периоде развития // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып. 33. С. 84–97.
- Голубева Т.Б., Корнеева Е.В., Александров Л.И. 2017. Успешность и сроки гнездования мухоловки пеструшки в Приокско-Террасном государственном природном биосферном заповеднике в начале XXI века // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов, “Ragus” и “Евроазиатский Рождественский учет”. Матер. Всеросс. конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 219–225.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Раевский В.В. 2005. Роль зрительной афферентации в формировании ранних форм оборонительного поведения птенцов мухоловки-пеструшки // Журн. высш. нервн. деят. Т. 55. № 3. С. 353–359.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Голубева Т.Б. 2015. Формирование поведения птенцов мухоловки-пеструшки: 40 лет исследований // Тр. Приокско-Террасного зап. Вып. 6. Тула: Аквариус. С.145–160.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Храмов А.Е., Ситникова Е.Ю., Раевский В.В. 2014. ЭЭГ незрелорождающихся птенцов мухоловки-пеструшки при состояниях, связанных с циклом естественного поведения // Журн. высш. нервн. деят. Т. 64. № 2. С. 208–217.
- Хяютин С.Н., Дмитриева Л.П. 1991. Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука. 229 с.
- Jones S.G., Paletz E.M., Obermeyer W.H., Hannan C.T., Benca R.M. 2010. Seasonal influences on sleep and executive function in the migratory White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) // BMC Neuroscience. Vol. 11: 87. P. 1–19. <http://www.biomedcentral.com/1471-2202/11/87> doi: 10.1186/1471-2202-11-87
- Szymczak J. T., Helb H.W., Kaiser W. 1992. Electrophysiological and behavioral correlates of sleep in the blackbird (*Turdus merula*) // Physiol. Behav. Vol. 53. P. 1201–1210.
- Van Luijckelaar E.L.J.M., Van der Grinten C.P.M., Blokhuis H.J., Coenen A.M.L. 1987. Sleep in the domestic hen (*Gallus domesticus*) // Physiol. Behav. Vol. 41. P. 409–414.

ЗИМНЯЯ МИГРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ПТИЦ В СВЕТЕ АВИАЦИОННОЙ БЕЗОПАСНОСТИ

А.Е. Кухта

Аэропорт «Томск»

WINTER MIGRATION BIRDS ACTIVITY AS A ONE OF BASIS OF AERONAUTICAL SAFETY

A.E. Kukhta

Airport "Tomsk"

E-mail: artkuh@mail.tomsknet.ru

При планировании проведения работ по орнитологическому обеспечению безопасности полётов (ООБП) в аэропортах первостепенное внимание следует уделять наиболее опасным для воздушных судов (ВС) видам птиц. Опасность для самолетов представляет собой многокомпонентную характеристику, обуславливаемую такими факторами как: особенности поведения, образ жизни, общее (видоспецифичное) психо-эмоциональное состояние — которые при определённых тенденциях способствуют увеличению вероятности встречи особей данного вида с воздушным судном, в результате которого происходит столкновение самолёта с птицей (ССП), чреватое значительными экономическими убытками, связанными с простоем/ремонт/профилактическим осмотром ВС. Несмотря на то, что наиболее опасные для ВС виды птиц известны (в перечень этих видов включены наиболее распространённые по всей территории России крупные и среднеразмерные а также стайные виды птиц (чайки, врановые, сизый голубь, чибис, ласточки, стрижи и пр.)) — тем не менее, каждый аэропорт характеризуется своим перечнем видов, который зависит как от региона в целом, так и от биотопического окружения данного аэропорта в частности. Таким образом, выявление потенциально опасных для ВС видов птиц на исследуемой территории является важным направлением работ по орнитологическому обеспечению безопасности полётов.

Основным методом, для выявления таких видов является регулярный орнитологический мониторинг на исследуемой территории. Наиболее типичным и широко-используемым методом определения опасных для ВС видов является визуальное наблюдение на лётном поле. Последовательные и регулярные наблюдения за птицами позволяют не только выявить типичный видовой состав и численность птиц, но и проследить их динамику в течении года, а сопоставление многолетних наблюдений позволяет делать прогнозы, что в свою очередь даёт возможность зара-

нее подготовиться, выбрав наиболее оптимальные средства и методы отпугивания в тот или иной период.

При всей своей универсальности — метод визуального наблюдения имеет недостаток, обусловленный дистанционным наблюдением за птицами, в результате чего наблюдатель не может идентифицировать птиц индивидуально. Правда, в отношении птиц данный недостаток отчасти компенсируется половым и возрастным диморфизмом особей, однако эти признаки не всегда различимы на расстоянии, и, тем более, характерны не для всех видов. Проблема индивидуальной идентификации птиц в свете ООБП усиливается тем, что одной из характеристик птицы является её «ознакомленность» с опасностью, т.е. способность птицы адекватно относиться к происходящему в непосредственной близости к событию (в нашем случае в движущемся ВС). Очевидно, что птицы, которые часто пребывают на лётном поле будут проявлять меньше беспокойства и больше осторожности при виде ВС, в то время, как птицы, ранее не имевшие знакомства ВС — могут повести себя неадекватно, создавая предпосылки для ССП. Таким образом, важно не только отслеживать периоды смены видового состава птиц на лётном поле, но и учитывать ротацию особей. Очевидно, что при увеличении ротации особей — вероятность их столкновения с ВС может увеличиваться. Подобная закономерность иллюстрируется увеличением количеств ССП в периоды миграции птиц и в периоды массового появления молодых птиц — т.е. в те периоды, когда на территории аэропортов наблюдается увеличение доли «неместных» видов. Несомненно, определённый вклад вносит также и возросшее количество особей, но, следует заметить, что некоторое количество птиц всегда присутствуют на территории аэропорта, и их пребывание, как правило, не вызывает предпосылок для инцидентов, т.к. «местные» птицы лучше ориентируются в ситуации в сравнении с новыми особями. Если общие закономерности миграции птиц известны и определяются сезонностью, то локальные, трудно-отслеживаемые перемещения особей в течении сезона — представляют особый интерес, особенно в рамках ООБП. В частности, зимний период на территории западной Сибири характеризуется, формированием зимних стай, состоящих преимущественно из мелких и среднеразмерных птиц (большая синица, снегирь, поползень, буроголовая гаичка, большой пёстрый дятел) которые перемещаются по территории в поисках корма, а, следовательно, ротация особей в этот период может быть увеличена. Визуальные наблюдения показывают, что в зимний период птицы периодически пересекают лётное поле, а также встречаются на его периферии преимущественно в стаях, однако длительное время в одном месте не задерживаются. Так как стайность является одним из факторов, влияющим на опасность для ВС — следует

уделить внимание оценке характера пребывания этих птиц вблизи аэропорта.

С целью оценки ротации птиц на территории аэропорта «Томск» в зимний период мы проводили отловы и кольцевания птиц в нескольких точках вблизи лётного поля. Отловы производились регулярно в период от начала ноября по первые числа апреля (в снежный период). В качестве орудия лова — использовалась самоловная клетка-«хлопка», установленная вблизи стационарного места подкормки. Всего использовались четыре точки отлова, находящиеся на территории аэропорта, и вблизи него.

Частота повторных отловов, а также, проводимые в комплексе визуальные наблюдения — позволяли определить характер пребывания птиц на территории. По результатам двух сезонов на территории аэропорта «Томск» было окольцовано 742 птицы 12 видов (большая синица (*Parus major*) (406), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*) (249), чечётка (*Carduelis flammea*) (20), буроголовая гаичка (*Poecile montanus*) (17), черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*) (16), поползень (*Sitta europaea*) (15), дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*) (8), полевой воробей (*Passer montanus*) (5), серый снегирь (*Pyrrhula cineracea*) (2), большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major*) (2), белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos*) (1), синица московка (*Periparus ater*) (1)). Проанализировано 106 повторных отловов (большая синица (43), снегирь (42), поползень (10), буроголовая гаичка (7), чечётка (2), поползень (2)), из которых 17 происходили более двух раз (до 4).

Предварительный анализ данных показал, что наибольшая стабильность пребывания отмечается у снегиря, и у большой синицы, которые в течении всего периоды отловов периодически повторно попадались в ловушки. Выявлено, что синицы формируют стаю немного раньше, уже к началу ноября, в то время как регулярные отловы снегирей начались на месяц позже. Визуальные наблюдения показали, что сформировавшаяся стая (состоящая из одних и тех же птиц) может перемещаться по участку обитания, однако при наличии кормовой базы птицы держатся постоянно в течении всего зимнего периода. Постоянство кормовой базы обеспечивается за счёт подкормки птиц жителями примыкающего к аэропорту посёлка, а также регулярностью наполнения кормушек в зоне отлова птиц. Таким образом, можно полагать, что стаи снегирей и большой синицы, (в зимний период) на территории лётного поля состоят из «местных» птиц. В весенний период снегири постепенно начинают исчезать в отловах, а большие синицы встречаются в других местах, так, согласно данным повторных отловов выявлены перемещения синиц в радиусе до 20 км. Некоторый диссонанс в стабильность пребывания снегиря на территории вносит серый снегирь, который при дистанционном наблюде-

нии неотличим от обыкновенного снегиря, но в отловах он встречается довольно нестабильно, что ставит под сомнение его привязанность к территории. Регулярностью в зимний период отмечены отловы поползня, и большого пёстрого дятла (обе особи которого регулярно кормились вблизи кормушки и были отловлены в течении сезона). Сложнее обстоит дело с дубоносом, эти птицы появляются на лётном поле (и на подкормочных площадках) периодами, а затем исчезают. Среди этих птиц повторные отловы не были отмечены, что в совокупности с характер пребывания позволяет полагать, что стаи являются «неместными». Чечётка также пребывает на лётном поле периодами, однако, стаи чечётки могут на некоторое время задерживаться на территории, о чём свидетельствует небольшое количество повторных отловов этих птиц. Щеглы встречаются в отловах в краткосрочный период — в марте, они являются кочующими птицами (на территории аэропорта был отловлен щегол, окольцованный в точке, удалённой от места повторной поимки на 18 км) некоторое время держатся на лётном поле. Отловы буроголовой гаички и москочки относительно невелики, что очевидно обусловлено «высокой конкуренцией» у ловушки, т.к. в кормовой зоне эти птицы визуально наблюдаются регулярно. Предположительно это местные птицы, однако в октябре и в апреле эти птицы перемещаются по территории, пики этих перемещений косвенно отслеживаются по наличию разбившихся об остекление зданий аэропорта птиц.

Практические результаты проделанной работы с позиции ООБП следующие: при орнитологическом мониторинге лётного поля в зимний период следует учитывать видовой состав стай. По окончании периода осенних перемещений и вплоть до марта (периода весенних перемещений) стаи большой синицы и снегиря практически не представляют опасность для ВС, в то время как при появлении стай чечётки, дубоноса, или щегла — следует проявить осторожность и дать команду аэродромной службе к принятию мер по отпугиванию птиц перед посадкой и взлётом ВС с помощью ракетницы или акустических сигналов. При проведении регулярных отловов такие признаки, как: снижение их интенсивности в весенний период, или встреча в ловушке новых видов — является индикатором ротации птиц на территории, стоит принять меры по минимизации встречаемости птиц вблизи взлётно-посадочной полосы.

Список литературы

Ильичёв В.Д., Силаева О.Л., Золотарёв С.С., Бирюков В.А., Нечваль Н.А., Якоби В.Э., Титков А.С. 2007. Защита самолётов и других объектов от птиц. М.: Т-во науч. изданий КМК. 320 с.

- Кухта А.Е., Большакова Н.П.* 2016. Значение эгоцентрического сознания в обеспечении орнитологической безопасности аэропорта // Науч. журнал Томск. ин-та бизнеса *Gaudeamus igitur*. Современ. гуманитарные исслед. № 3. С. 40–43.
- Кухта А.Е., Гаишков С.И., Москвитин С.С.* 2016. Специфика пребывания птиц на лётном поле аэропорта в течении года // Матер. I межд. конф. “Птицы и сельское хозяйство: современное состояние, проблемы и перспективы изучения”. М.: Знак. С. 153–156.
- Ложечников И.А.* 2015. Анализ статистических данных о столкновениях воздушных судов гражданской авиации с птицами в России в 2014 году // Современные научные исследования и инновации. № 12 [Электронный ресурс]. URL: <http://web.snauka.ru/issues/2015/12/60267> (дата обращения: 29.06.2017).
- Мальчевский С.А.* 2017. Степень постоянства и подвижности территориальных связей птиц как фактор эволюции // Рус. й орнитол. ж. Экспресс-вып. 1390. С. 96–98.
- Москвитин С.С., Кухта А.Е., Гаишков С.И., Нехорошев О.Г., Тюеньков О.Ю.* 2013. Орнитологическая обстановка в районе аэропорта «Томск» в 2011 г. // Тр. Томск. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 284. С. 109–116.

ЗИМОВКА ГУСЕОБРАЗНЫХ (ANSERIFORMES) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Н.В. Лебедева^{1,2}, Н.Х. Ломадзе³

¹ Мурманский морской биологический институт, РАН;

² Южный научный центр РАН

³ Ростовское государственное опытное охотничье хозяйство

WINTERING OF WATERFOWL (ANSERIFORMES) IN SOUTHERN EUROPEAN RUSSIA

N.V. Lebedeva^{1,2}, N. Kh. Lomadze³

¹ Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences

² Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences

³ Rostov State Experimental Hunting Farm

E-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

На «холодных» зимовках в условиях умеренного климата птицы пребывают в условиях морозной зимы со снежным покровом и льдом на водоемах. В этих условиях могут зимовать лишь экологически пластичные виды (Залетаев, 1960). Одно из важных направлений современной орнитологии — изучение реакции птиц на изменение климатических показателей, которые происходят в начале XXI в. на обширных территориях.

В середине XX в. на Черном и Азовском морях в пределах бывшего СССР и прилегающих к ним озерах, лиманах и дельтах рек зимовало около 3 млн. гусеобразных (35–45% кряквы *Anas platyrhynchos*, 25–30% морской *Aythya marila* и хохлатой чернети *A. fuligula*, 8–10% шилохвосты *Anas acuta*, около 2% чирков, 1% связи *A. penelope*, 0,5% пеганки *Tadorna tadorna*, 0,5–0,7% лебедей, 0,4–0,5% нырков (в основном белоглазый *Aythya nyroca*), около 1% гусей (Федоренко, 1965). Наступление засушливого периода в сочетании с преобразующей деятельностью человека в 1980–1990-е гг. повлияло на состояние водно-болотных местообитаний степной и полупустынной зон в Западной и Восточной Европе и негативно сказались на численности многих видов водоплавающих птиц (Кривенко, 1991). В 1990-х гг. численность гусеобразных стала быстро сокращаться в районах размножения, на путях миграций и зимовках (Elmberg et al., 2006; Гринченко, 2009; Viksne et al., 2010 и др.). Для зимующих гусеобразных особое значение имеют кормность и защищенность зимних местообитаний, определяющих их «емкость» (Залетаев, 1960; Винокуров, 1965). В последние десятилетия пригодные для зимовки птиц территории трансформируются под влиянием антропогенных факторов: меняется состояние биотопов, сокращается кормовая база, возрастает

фактор беспокойства, ухудшаются защитные условия. Как следствие – экологическая емкость зимовок уменьшается.

В долине р. Западный Маныч основным местообитанием гусеобразных в зимний период является Веселовское водохранилище. Количество и видовой состав зимующих птиц в разных частях водохранилища неоднородны и варьируют в разные годы и периоды зимы. В 1980-е гг. на Западном Маныче регулярно зимовали кряква, красноголовый нырок *Aythya ferina*, хохлатая чернеть, луток *Mergellus albellus*, нерегулярно — чирок-свистунок *Anas crecca*, свиязь и гоголь *Bucephala clangula*. Общая численность зимующих здесь водоплавающих достигала 50 тыс. особей, в том числе 30 тыс. — кряквы. Регулярные наблюдения за районом зимовки водоплавающих на водоемах Западной части Кумо-Манычской депрессии с 1980-х гг. не велись (Казаков и др., 1990). Однако анализ опубликованных сведений (Казаков и др., 2004) о численности кряквы позволяет заключить, что в 1990-е гг. ее численность на зимовке значительно варьировала. В 1990 г. на зимовке на Веселовском водохранилище учтено 17 тыс. крякв; в 1991 г. — 17 тыс.; в 1992 г. — 8 тыс.; в 1993 г. после вскрытия водоема 10 января зимовало около 50 тыс. особей этого вида (Казаков и др., 2004).

Недавно состоянию зимовок птиц на этой территории вновь стали уделять внимание (Лебедева, Ломадзе, 2013, 2018; Коломейцев и др., 2016). В данном сообщении внимание сосредоточено на особенности зимовок гусеобразных на юге европейской России в период с 2005 по 2018 г.

В начале XXI в. климатические характеристики зимы на Западном Маныче изменились (Панов и др., 2006; Лебедева, Ломадзе, 2015; Лебедева и др., 2018). Среднемесячные зимние температуры воздуха в период 2005–2018 гг. ($-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$) стали значительно выше по сравнению с аналогичными многолетними температурами ($-4,4\text{ }^{\circ}\text{C}$), в среднем на $2,9\text{ }^{\circ}\text{C}$. Во все зимние месяцы (декабрь, январь, февраль) 2005–2018 гг. средние температуры были выше многолетних значений. Зимы стали не только существенно теплее, но также — более влажными, поскольку количество осадков увеличилось в 2–2,5 раза в сравнении с многолетними показателями. Начало XXI в. на юге Европейской части России характеризовалось серией холодных зим, когда продолжительность ледостава не только континентальных водоемов, но также Азовского моря и Северного Каспия составляла 50–70 дней (Матишов и др., 2010). В описываемый период самыми холодными в районе Западного Маныча были зимы 2005/2006, 2011/2012 и 2016/2017 гг., когда минимальные температуры опускались ниже $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как средняя температура зимы приближалась к многолетней норме. Однако в целом продолжительные периоды с низкими температурами (около $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) в этот период не были характерны

для района Западного Маныча. Экстремально тёплыми зимами со средней положительной температурой были зимы 2006/2007, 2015/2016 и 2017/2018 гг. Зимы в период наблюдений характеризовались обильными осадками. Лишь в течение трех зим в 2006–2009 гг. их количество было близко к многолетней норме для зимних месяцев.

В зимний период 2005–2018 гг. в долине р. Западный Маныч зарегистрированы 2 вида лебедей (лебедь-шипун *Cygnus olor* и лебедь-кликун *C. cygnus*); 4 вида гусей (серый гусь *Anser anser*; белолобый гусь *A. albifrons*, пiskuлька *A. erythropus*, краснозобая казарка *Branta ruficollis*); 16 видов уток (огарь *Tadorna ferruginea*, пеганка, кряква, чирок-свистунок, серая утка *A. strepera*, свиязь, шилохвость, чирок-трескунок *A. querquedula*, широконоскa *A. clypeata*, красноносый нырок *Netta rufina*, красноголовый нырок, хохлатая чернеть, морская чернеть, луток, длинноносый крохаль *Mergus serrator*, большой крохаль *M. merganser*). В последние годы каждую зиму на Веселовском водохранилище, кроме кряквы, задерживаются на продолжительный период пеганка, огарь, луток и чирок-свистунок, которого раньше здесь не регистрировали. Численность зимующих видов уток в течение последних лет неуклонно возрастает. Среди них доминирует кряква. В среднем ее доля составляет 82% от учтенных на водоеме уток. На втором месте (по убыванию) — огарь (12%); затем — пеганка и луток (около 1%). Остальные виды уток составляют в совокупности около 4%. На протяжении периода наблюдений в зимний период на водохранилище не отмечали гоголя и белоглазого нырка, тогда как в 1980-е гг. эти виды регулярно задерживались в исследуемом районе (Казаков и др., 1990).

Вторжение холодных или теплых масс воздуха, мороза и оттепели, подвижка льдов на море и т.п. вызывают изменения в размещении скоплений птиц и их структуре (Залетаев, 1960). Состав зимующих гусеобразных на Веселовском водохранилище зависит, главным образом, от состояния погоды, которая прямо или косвенно влияет на защитные характеристики местообитаний и доступность кормовых ресурсов. В суровые зимы в некоторых местах искусственно поддерживаются полыньи (сброс водохранилища, артезианские скважины). В холодные зимы, когда все водоемы покрыты льдом, в полыньях концентрируются основные стаи птиц, зимующих на Веселовском водохранилище. В окрестностях водоема обширные площади земельных угодий заняты посевами озимой пшеницы. Пожнивные остатки кое-где сохраняются на убранных полях кукурузы и рисовых чеках. Эти поля для гусеобразных зимой — основные кормовые станции. В районе балки Малая Садковка формируются условия для длительной остановки мигрирующих и зимующих птиц: большая акватория, наличие малодоступных для человека и хищников

островов, участки естественных заболоченных местообитаний, сельскохозяйственные угодья. Однако если водоем полностью покрыт льдом, птицы перемещаются к открытой воде. Как показали наши наблюдения, даже в суровые зимы, птицы остаются зимовать при доступности кормовых ресурсов. Однако согласно данным мечения большая часть «веселовской» популяции кряквы мигрируют на зимовку в Азово-Черноморский бассейн (Ломадзе и др., 2009). Сходные процессы происходят в восточной части долины Маныча. В многоснежный период на Восточном Маныче крякв остается мало, держатся они на незамерзающих полыньях степных речек и летают кормиться на силосные ямы (Маловичко, Федосов, 2006).

Для Веселовского водохранилища, расположенного в зоне «холодных» зимовок, в течение зимы характерны реверсивные миграции птиц. Усиление морозов в районе Веселовского водохранилища приводит к «оттоку» гусеобразных к югу на морские акватории. С понижением температуры воздуха в исследуемых широтах количество птиц на Азовском море увеличивается, гусеобразные формируют одно- (луток) и многовидовые (большой крохаль, луток, морская, красноголовая и хохлатая чернети, обыкновенный гоголь) скопления (Савицкий, Матишов, 2011). Обратный приток некоторых видов гусеобразных начинается при наступлении оттепели. Это явление регулярно наблюдается в зимний период в течение последних лет. Оно было характерно для зимовки птиц на Веселовском водохранилище также в 1980-е гг. С ухудшением условий зимовки утки откочевывали на водоемы Ставрополя и Кубани (Казакон и др., 1990). На Каспии реверсивные зимовки характерны для лебедя-кликуна, красноносых нырков, связыи, шилохвости и кряквы (Залетаев, 1960).

В начале XXI в. сроки, протяженность миграций, места зимовок европейских популяций гусей, в том числе серого гуся, изменились по сравнению с таковыми в первой половине XX в. (Русанов, 2009; Lehtikoinen, 2012; Nilsson, 2013; и др.). К сожалению, в 1980-е гг. серых гусей, размножающихся на Веселовском водохранилище, не метили. Использование транзиттеров с 2013 г. позволило установить сроки и места зимовок серых гусей «веселовской» популяции (Веселовское водохранилище, Западный Маныч). Зарегистрированы дальние, ближняя зимовки и зимовка в месте размножения на Веселовском водохранилище. Дальние — Иран (зимовка самцов), Ирак (зимовка самок) (Лебедева и др., 2015); ближние: Предкавказье: долина р. Кубань, Краснодарское водохранилище, Приморско-Ахтарские плавни. В последние годы серые гуси стали улетать на зимовку позже, а последние три зимы (2015/2016; 2016/2017 и 2017/2018 гг.) меченые нами гуси зимовали только на ближних зимовках и в месте размножения.

Веселовское водохранилище остается не только значимой территорией для миграционной остановки многих видов водоплавающих птиц, но и местом зимовки гусеобразных на юге европейской России. Численность гусеобразных в этом районе на зимовке в целом сократилась: некоторые виды в начале второго десятилетия XXI в. перестали регистрироваться на зимовке, другие появляются здесь достаточно редко. Значительные колебания численности гусеобразных в прошлом и в начале XXI в. были связаны с ходом зимы: температурным режимом, осадками (Казаков и др., 1990; наши данные). Так, современная численность кряквы, зимующей на Веселовском водохранилище, варьировала в 2005–2018 гг. от 5 до 30 тыс. ос. Численность огаря зимой заметно увеличилась с десятка до 3–5 тыс. ос. С потеплением климата проявилась тенденция увеличения видового разнообразия уток на водоемах юга России. В условиях интенсивного хозяйственного использования территории зимовки гусеобразных необходимы специальные меры по повышению экологической емкости местообитаний. Иначе невозможно поддерживать численность зимующих гусеобразных в этом районе.

Список литературы

- Винокуров А.А.* 1965. Зимовки водоплавающих птиц в Юго-Восточном Приазовье // География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. М.: Изд-во МОИП. С. 131–138.
- Гринченко А.Б.* 2009. Изменения гнездовой фауны гусеобразных Крыма, связанные с антропогенной сукцессией Сиваша и степной части полуострова // Бранта: Сб. Науч. тр. Азово-Черноморской орнитол. станции. Т. 12. С. 59–69.
- Залетаев В.С.* 1960. Географические типы зимовок птиц и некоторые вопросы охраны водоплавающих на южных морях СССР // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюл. № 6. М.: Изд-во АН СССР. С. 52–66.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Гончаров В.Т., Петренко В.Ф., Каверниченко Н.И.* 1990. Миграции и зимовки гусеобразных (Anseriformes) на Веселовском водохранилище // Миграции и зимовки птиц Северного Кавказа. Сб. науч. тр. Тебердинск. запов. Вып. 11. Ставрополь: Кн. изд. С. 135–157.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Белик В.П. и др.* 2004. Отряд Гусеобразные // Птицы Северного Кавказа. Ростов-на-Дону: РГПУ. С. 209–342.
- Коломейцев С.Г., Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х.* 2016. Зимующие группировки охотничьих видов уток и мероприятия по их поддержанию на юге европейской России // Тр. Ростовск. гос. опытно-охотн. хоз-ва. Вып. 5. Ростов-на-Дону: ООО «Медиа-Полис». С. 4–59.
- Кривенко В.Г.* 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 271 с.
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х.* 2013. Зимовка гусеобразных на Веселовском водохранилище (Западный Маныч) в 2010–2013 годах // Вестн. Южн. науч. центра. Т. 9. № 2. С. 68–79.

- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х. 2015. Редкие виды птиц Веселовского водохранилища: динамика фауны в 2008–2014 гг. // Вестн. Южн. научн. центра. Т. 11. № 2. Р. 66–67.
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х. 2016. Популяция серого гуся (*Anser anser*) на Западном Маньиче в начале XXI века // Наука Юга России. Т. 12. № 2. С. 68–81.
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х., Говорунов В.Н., Узденов А.М. 2015. Особенности миграции реинтродуцированного на юге европейской России серого гуся (*Anser anser*) // Н.С. Чернецов, Т.В. Дольник, Т.Б. Голубева, В.М. Гаврилов (ред.). Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Матер. межд. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 180–182.
- Лебедева Н.В., Ломадзе Н.Х., Коломейцев С.Г. 2018. Миграция гусеобразных на Западном Маньиче в 2016 г. // Наука Юга России. Т. 14. № 1. С. 97–115.
- Ломадзе Н.Х., Лебедева Н.В., Коломейцев С.Г., Говорунов В.Н., Куликов В.В. 2009. Управление популяциями охотничьих видов гусеобразных на примере Веселовского водохранилища // Вестн. Южн. научн. центра РАН. Т. 5. № 4. С. 79–85.
- Маловичко Л.В., Федосов В.Н. 2006. Особенности зимней авифауны Восточного Приманьчья // Стрепет: Фауна, экология и охрана птиц Южной Палеарктики. Ростов-на-Дону: Изд. Ростовск. ГПИ. Т.4. Вып. 2. С. 5–27.
- Матишов Г.Г., Матишов Д.Г., Гаргона Ю.М., Дашкевич Л.В. 2010. Замерзание Азовского моря и климат в начале XXI века // Вестн. Южн. научн. центра. Т. 6. № 1. С. 33–40.
- Панов В.Д., Лурье П.М., Ларионов Ю.А. 2006. Климат Ростовской области: вчера. Сегодня, завтра. Ростов-на-Дону: Донской издат. дом. 487 с.
- Русанов Г.М. 2009. Мониторинг птичьего населения в Астраханском заповеднике и в авандельте Волги (2008 г.) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18. № 4. С. 199–209.
- Савицкий Р.М., Матишов Г.Г. 2011. Экология лутка *Mergus albellus* в зимний период в Азовском море // Экология. № 3. С. 237–240.
- Федоренко А.П. 1965. Запасы утиных птиц на зимовках Черного и Азовского морей // География ресурсов водоплавающих птиц в СССР, состояние запасов, пути их воспроизводства и правильного использования. Т. 1. М.: Изд-во МОИП. С. 117–118.
- Elmberg J., Nummi P., Pöysä H., Sjöberg K., Gunnarsson G., Clausen P., Guillemain M., Rodrigues D., Väinänen V.-M. 2006. The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks // Wildlife Biol. Vol. 12. No. 2. P. 121–127.
- Lehikoinen A., Jaatinen K. 2012. Delayed autumn migration in northern European waterfowl // J. Ornithol. Vol. 153. No. 2. P. 563–570.
- Nilsson L., Follestad A., Guillemain M., Schricke V., Voslamber B. 2013. France as a staging and wintering area for greylag geese *Anser anser* // Wildfowl. Vol. 63. No. 63. P. 24–39.
- Viksne J., Svazas S., Czajkowsky A., Janaus V., Mischenko A., Kosulin A., Kuresoo A., Serebryakov V. 2010. Atlas of Ducks Populations in Eastern Europe. Vilnius: Aktis Publ. 199 p.

**ВЛИЯНИЕ УСПЕХА РАЗМНОЖЕНИЯ
НА ДИСПЕРСИЮ ЖЕЛТОЙ ТРЯСОГУЗКИ
(*MOTACILLA FLAVA*)**

**Т.В. Макарова¹, И.М. Малых², И.С. Князева^{1,3},
Д.А. Шитиков¹**

¹ *Московский педагогический государственный университет*

² *ГБПОУ «Воробьевы горы»*

³ *Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН*

**BREEDING SUCCESS AND DISPERSAL IN YELLOW
WAGTAILS (*MOTACILLA FLAVA*)**

**T.V. Makarova¹, I.M. Malykh², I.S. Knyazeva^{1,3},
D.A. Shitikov¹**

¹ *Moscow State Pedagogical University*

² *Moscow Educational Center «Vorob'evi Gori»*

³ *Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS*

E-mail: tvmakarova22@gmail.com

Верность району предшествующего гнездования и выбор места для гнезда внутри этого района относят к числу важнейших поведенческих характеристик, определяющих структуру жизненного цикла воробьиных птиц (Greenwood, Harvey, 1982). Для количественной характеристики обоих событий обычно используют понятие гнездовой дисперсии (Соколов, 1991), различая дальнюю дисперсию (смещение птицы относительно района предыдущего гнездования) и ближнюю дисперсию (смещение внутри района гнездования в случае возврата в него). Такое понимание явления дисперсии особенно актуально для птиц с пятнистым типом распределения, формирующим изолированные поселения на значительном расстоянии друг от друга (Paradis et al., 1998). Предполагается, что как дальняя, так и ближняя дисперсия определяются, прежде всего, индивидуальным успехом размножения особи (Sedgwick, 2004; Pasinelli et al., 2007; Schaub, von Hirschheydt, 2009; Shitikov et al., 2013; Шитиков и др., 2017). Цель настоящего сообщения заключается в оценке влияния индивидуального успеха размножения на верность взрослых птиц району размножения и величину ближней дисперсии у вида с ярко выраженным пятнистым характером распределения — желтой трясогузки *Motacilla flava*.

Исследование проведено в 2006–2017 гг. в национальном парке «Русский Север» (Вологодская обл., 59°46' с.ш., 38°22' в.д.), на обширном (5 км²) участке большей частью заброшенных сельскохозяйственных земель. На исследуемой территории к середине 2000-х гг. сформировались три

диффузных поселения желтой трясогузки, расстояние между гнездами крайних пар в которых составляло 1–2 км. В одном из поселений проводили поиск гнезд и индивидуальное цветное мечение взрослых трясогузок. Все найденные гнезда регулярно контролировались для оценки успешности размножения. Успешными считали случаи гнездования, когда гнездо покинул хотя бы один птенец, вывод об успешности размножения делали на основе наблюдения за взрослыми птицами, кормящими слетков после вылета из гнезда. Контроль возвратов меченых особей осуществляли на всей территории стационара. Для вычисления основных демографических параметров использовали стохастическое моделирование в программе MARK (White & Burnham, 1999). Успешность размножения определяли через суточную сохраняемость гнезд (Dinsmore et al., 2002; Shitikov et al., 2013), влияние индивидуального успеха размножения на видимую выживаемость (сохраняемость) взрослых птиц оценивали с помощью мультистатусной модели повторных регистраций (Шитиков и др., 2017). Влияние успешности размножения на величину ближней дисперсии оценивали с помощью линейных моделей со смешанными эффектами (LMM) в среде R (R Core Team, 2017).

Общая численность гнездящихся трясогузок в модельном поселении варьировала от 5 до 28 пар за сезон. Всего было найдено 159 гнезд и окольцовано 94 взрослых трясогузки. С учетом всех трех поселений на стационаре число обнаруженных гнезд составило 194, а окольцованных птиц – 103. В последующие после мечения годы обнаружено 24 особи (24%). С учетом неоднократных возвратов мы располагаем 42 повторными регистрациями взрослых трясогузок, из которых 3 связаны со сменой поселения (гнездовая дисперсия 2300–3011 м) и 39 приходятся на поселение предыдущего гнездования (гнездовая дисперсия 47–1284 м). Максимальная продолжительность пребывания взрослой трясогузки в поселении составила 5 лет.

Успешность размножения в модельном поселении варьировала от 21% (2013) до 54% (2009), при среднем показателе для всех поселений на стационаре — $40 \pm 2\%$. Исключением стал 2015 г., когда произошло катастрофическое падение успешности размножения до 2%, спровоцировавшее двукратное снижение численности трясогузок в поселении в последующие годы. Гибель гнезд определялась, прежде всего, хищничеством врановых (серая ворона *Corvus cornix*, обыкновенная сорока *Pica pica*) и обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Samsonov et al., 2018).

Вероятность возврата взрослых птиц в район предыдущего гнездования во многом определялась успешностью предшествующего размножения (Shitikov et al., 2013; Шитиков и др., 2017). Сохраняемость успешно гнездившихся птиц ($0,39 \pm 0,06$) была существенно выше, чем неудач-

но гнездившихся ($0,19 \pm 0,06$). Следовательно, большинство выживших успешно гнездившихся трясогузок на следующий год возвращалось в свое поселение, в то время как значительная часть неудачно гнездившихся покидала его. При этом неудачно гнездившиеся птицы вообще не возвращались в район размножения, так как они не были зарегистрированы и в соседних поселениях. При этом величина гнездовой дисперсии (расстояние между гнездами одной и той же птицы в последующие годы) не зависела от успешности предшествующего размножения ($v = -0,05$, $p > 0,05$) и пола птицы ($v = 0,06$, $p > 0,05$). Следовательно, вернувшиеся в район предыдущего размножения птицы занимали новую территорию вне связи с успехом предшествующего размножения.

Таким образом, основу гнездового поселения желтой трясогузки составляют птицы, уже гнездившиеся здесь ранее. Верность их поселению в последующие годы зависит от успешности размножения. Повышение активности разорителей приводит к снижению успешности размножения и резкому падению численности поселения на следующий год. Пространственное распределение особей внутри поселения (ближняя дисперсия) не зависит от успешности предшествующего размножения.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ, гранты 16-04-01383 и 18-34-00466.

Список литературы

- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 230. С. 1–232.
- Шитиков Д.А., Вайтина Т.М., Макарова Т.В., Федотова С.Е., Красных Н.А., Юрченко Ю.А. 2017. Влияние успешности размножения на видимую выживаемость луговых воробьиных птиц // Зоол. ж. Т. 96. № 7. С. 827–837.
- Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival // Ecology. Vol. 83. P. 3476–3488.
- Greenwood P.J., Harvey P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 13. P. 1–21.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J., Gregory R.D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds // J. Anim. Ecol. Vol. 67. P. 518–536.
- Pasinelli G., Müller M., Schaub M., Jenni L. 2007. Possible causes and consequences of philopatry and breeding dispersal in red-backed shrikes *Lanius collurio* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 61. P. 1061–1074.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>.
- Samsonov S.V., Makarova T.V., Shitikov D.A. 2018. Nest predator species of open nesting songbirds of abandoned fields in “Russky sever” national park (Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 3. № 2.
- Schaub M., von Hirschheydt J. 2009. Effect of current reproduction on apparent survival, breeding dispersal, and future reproduction in barn swallows assessed by multistate capture-recapture models // J. Anim. Ecol. Vol. 78. P. 625–635.

- Sedgwick J.A.* 2004. Site fidelity, territory fidelity and natal philopatry in willow flycatchers (*Empidonax traillii*) // Auk. Vol. 121. P. 1103–1121.
- Shitikov D.A., Dubkova E.V., Makarova T.V.* 2013. The demography of Yellow Wagtail *Motacilla flava* on the abandoned fields in northern European Russia // Bird Study. Vol. 60. P. 518–526.
- White G.C., Burnham K.P.* 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. Vol. 46. P. 120–139.

**ОТ БОСФОРА ДО КОПЕТДАГА:
БИОАКУСТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ТЕНЬКОВОК В ТУРЦИИ, НА КАВКАЗЕ И В
ЗАПАДНОМ ТУРКМЕНИСТАНЕ**
**И.М. Марова¹, И.Ю. Ильина¹, П.В. Квартальнов¹,
В.И. Грабовский², В.В. Иваницкий¹**

¹ Биологический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова

² Центр по экологии и продуктивности лесов РАН

**FROM BOSPHORUS TO KOPETDAG: BIOACOUSTIC
DIFFERENTIATION OF CHIFFCHAFFS FROM
TURKEY, THE CAUCASUS AND WESTERN
TURKMENISTAN**

**I.M. Marova¹, I.Yu. Iliyina¹, P.V. Kvartal'nov¹,
V.I. Grabovsky², V.V. Ivanitskii¹**

¹ Biological Faculty of Lomonosov Moscow State University

² Forest ecology and productivity center Russian Academy of Sciences

E-mail: collybita@yandex.ru

Ареал пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita sensu lato*) простирается от Северной Африки и юго-западной Европы до Байкала и Чукотки (Степанян, 2003). На этой огромной территории выделяют не менее 10 форм с аллопатрическим и парапатрическим распространением, которые в настоящее время объединяют в надвид (del Hoyo et al., 2006). В соответствии с преобладающей окраской оперения верхней стороны тела теньковок традиционно разделяют на две группы — «зелёные» и «бурые» (Watson, 1962); различия между ними проявляются также в размерах и вокализации. В зонах вторичного контакта некоторые формы гибридизируют друг с другом и встречаются особи с промежуточной окраской, размерами и смешанной песней.

В материковой части ареала можно выделить две ветви расселения теньковок: северную и южную. Обе они представлены как «бурыми», так и «зелёными» формами. Северную ветвь формируют «бурая» сибирская теньковка (*tristis*) и две «зелёные» европейские расы — восточноевропейская и европейская (*abietinus* и *collybita*). Все они образуют зоны вторичного контакта и гибридизации. Сибирская теньковка гибридизирует с восточно-европейской на всём пространстве от Беломоро-Кулойского плато до Южного Урала (Marova et al., 2013, 2017; Shipilina et al., 2017). Восточно-европейская теньковка гибридизирует с европейской в ряде

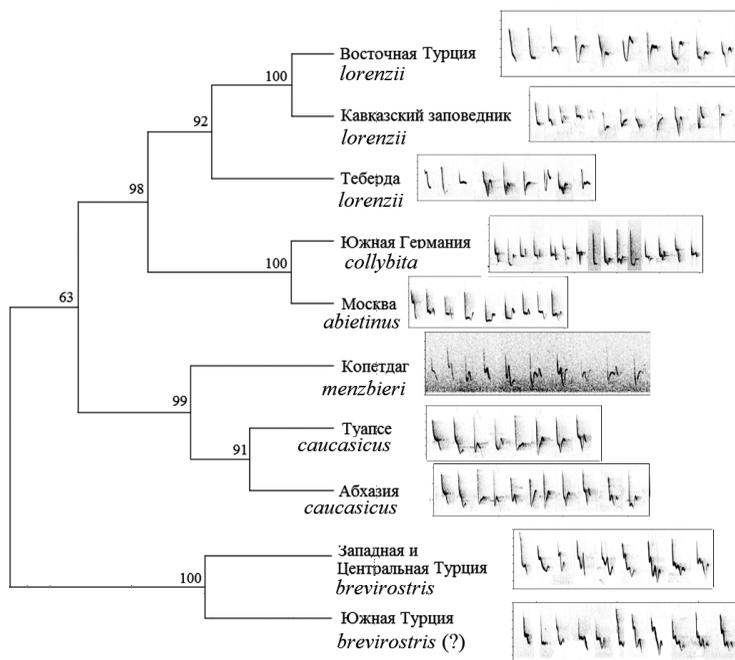


Рис. 1. Сходство вокальных репертуаров теньковок из разных географических популяций. Для каждой выборки приведены регион ее происхождения и подвидовая принадлежность. Частотный диапазон сонограмм — от 2 до 9 кГц. При кластеризации использовано расстояние Эвклида и объединение по алгоритму UPGA. Цифры показывают бутстреп-поддержку кластеров.

районов, как в северной, так и в южной зонах контакта — в частности, в Швеции (Hansson, 2000) и в Закарпатье (Марова и др., в печати). Южная ветвь теньковок представлена формами *menzbieri*, *brevirostris*, *caucasicus*, *ibericus* («зелёные») и *lorenzii*, *sindianus* («бурые»).

Обе ветви смыкаются друг с другом на Пиренейском полуострове, где гибридизируют *collybita* и *ibericus* (Salomon, Nemim, 1992) и, возможно, в районе Мраморного моря, где в сопредельных районах Болгарии и Турции предполагается совместное обитание *collybita* и *brevirostris* (Rakovic, Drovetski, 2010). В азиатской части ареала северная и южная ветви теньковок далеко расходятся друг от друга, и нигде более не соприкасаются.

Наиболее интригующей выглядит ситуация в южной ветви расселения теньковок — в Турции, на Кавказе, в Эльбурсе, Хорасане и на западе

Туркмении. На этой обширной и географически сложной территории обитают по меньшей мере 3 аллопатричные «зелёные» формы: *brevirostris*, *causicus* и *menzbieri*, а также «коричневая» *lorenzii*. В Предкавказье нами обнаружена зона контакта *abietinus* и *causicus* (Марова и др., 2018; см. сообщение в этом сборнике). Ареал *lorenzii* широко перекрывается с ареалом *causicus* практически по всему Кавказу (Марова, 2002) и отчасти перекрывается с ареалом *brevirostris* в восточной Турции (Kumerlovee, 1967; Roselaar, 1995); предположительно там встречаются особи с признаками гибридизации двух форм (Марова и др., в печати). До сих пор распространение, вокализация и генетические особенности южной ветви теньковок известны лишь в самых общих чертах, что затрудняет анализ их таксономических и эволюционных взаимоотношений.

Мы провели анализ разнообразия и пространственного распределения составляющих нот в песне теньковок по фонограммам, полученным нами в 1985, 1990, 1992, 1998 и 2012–2017 гг. Из южной ветви в анализ вошли «зелёные» *causicus* (Кавказ, окрестности Туапсе и Абхазия), *menzbieri* (Западный Копетдаг), *brevirostris* (западная и центральная Турция) и «коричневая» *lorenzii* (Кавказский, Тебердинский заповедники и восточная Турция). В отдельную группу были выделены 3 теньковки, записанные на юге Турции и по окраске оперения заметно отличавшиеся от типичных *brevirostris*. Для сравнения мы проанализировали *collybita* (южная Германия) и *abietinus* (Московский регион) из северной ветви распространения теньковок. Из каждого региона использовано по 10 самцов (за исключением выборки с юга Турции, где удалось записать только 3 особи). Для всех самцов, включенных в выборки, мы составили индивидуальные каталоги нот песни. Из индивидуальных каталогов были сформированы сводные (популяционные) каталоги, после чего каждая из нот, содержащихся в этих каталогах, была описана по 5 параметрам: 1) максимальная частота; 2) минимальная частота; 3) продолжительность; 4) количество частотных пиков (пиков модуляции); 5) положение первого частотного минимума. При составлении сводных каталогов мы старались равномерно использовать индивидуальные каталоги, чтобы уравнивать их вклады в сводный каталог.

Хотя форма частотной модуляции нот песни теньковок подвержена значительной изменчивости (рис. 1), удаётся отметить устойчивые географические различия: 1) для песни теньковок из южной ветви типичны ноты с v-образной модуляцией, тогда как в песнях северной ветви они используются редко и преобладает L-образная модуляция; 2) в южной ветви теньковок элементы с восходящей модуляцией (на начальном отрезке ноты) имеются только у «бурых» теньковок (*lorenzii*) и полностью отсутствуют у всех зелёных форм; 3) число частотных пиков в составе

одной ноты варьирует. По этому признаку отчётливо выделяется *brevirostris*, многие ноты которой содержат 3–4 пика; 4) *brevirostris* резко отличается от других форм и по расположению первого (от начала ноты) частотного минимума; 5) у «бурых» теньковок частотный диапазон значительно уже, чем у «зелёных».

Чтобы оценить сходство и различие между выборками, мы провели дискриминантный анализ акустических параметров нот и затем кластерный анализ матрицы межгрупповых дистанций Махаланобиса, полученной в ходе дискриминации. Результаты приведены на рис. 1. Во-первых, в полной мере подтверждается чёткая обособленность песни теньковок из западных, северных и южных районов Турции. Две турецкие выборки надежно группируются друг с другом, однако, степень сходства между ними (дистанция Махаланобиса 0,49) заметно меньше, чем, например, между двумя кавказскими выборками *lorenzii* (0,21), между двумя выборками *caucasicus* (0,18) и между европейскими *collybita* и *abietinus* (0,13). Выборка из восточной Турции с большой бустреп-поддержкой входит в кластер с двумя кавказскими выборками из ареала *lorenzii*. Хорасанская теньковка (*menzbieri*) по признакам песни группируется с двумя популяциями *caucasicus*, однако степень сходства здесь меньше, чем во всех вышеприведенных случаях (дистанция Махаланобиса 2,0 и 2,6).

Таким образом, в пределах южной ветви по всей совокупности использованных нами акустических признаков наибольшим своеобразием обладают теньковки, обитающие в западных и северных районах Турции, традиционно относящихся к области распространения формы *brevirostris* (Roselaar, 1995). Теньковки, записанные нами на юге Турции, по местообитаниям (роща ливанских кедров на горном склоне) и по окраске заметно отличавшиеся от северных экземпляров, также вполне определённо принадлежат к диалекту *brevirostris*, хотя, возможно, и обладают некоторым своеобразием, для установления которого требуются дальнейшие исследования. Не исключено, что они принадлежат к ещё одной форме зелёных теньковок, обитающих, как оказалось, на севере Израиля (и, вероятно, в Сирии). Однако, фонограммы двух теньковок, полученные нами в марте на севере Израиля, предположительно принадлежат диалекту *brevirostris* (имеют характерные дополнительные пики частотной модуляции), хотя они представлены очень короткими отрывками пения и поэтому не вошли в анализ.

Песня теньковок, обитающих в горных районах восточной Турции, не содержит существенных отличий от песни *lorenzii* из двух популяций Кавказа, что подтверждает — наряду с морфотипом и митотипом (цитохром *b*) пойманных нами особей, представление о том, что восточную горную часть Турции населяет именно эта форма (Kirwan et al., 2008).

Среди всех изученных нами форм наибольшим сходством с песней *menzberi*, несомненно, обладает *caucasicus*.

Полевые исследования были выполнены за счет средств грантов РФФИ 16-04-01721 и 18-04-00770. Спектральный анализ был выполнен за счет гранта РНФ 14-50-00029.

Список литературы

- Марова И.М. 2002. Пространственные, экологические и репродуктивные отношения между зелеными и коричневыми формами теньковок в зонах вторичного контакта на Кавказе // Птицы южной России. Матер. Межд. орнитол. конф. “Итоги и перспективы развития орнитологии на Северном Кавказе в XXI веке”. Тр. Тебердинск. гос. природн. биосферн. запов. Вып. 31. С. 139–142.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: ИКЦ Академкнига. 808 с.
- Hansson M.C., Bensch S., Brannstrom O. 2000. Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of Chiffchaff *Phylloscopus collybita* ssp. // J. Avian Biol. Vol. 31. No. 4. P. 548–558.
- del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. 2006. Old World Flycatchers to Old World Warblers // Handbook of the birds of the World. Vol. 11. Barcelona: Lynx edition. 798 p.
- Kirwan G., Boyla K., Castell P., Demirci B., Özen M., Welch H., Marlow T. 2008. The Birds of Turkey. London: Christopher Helm. 512 p.
- Kumertoeve H. 1967. Zum Vorkommen von Laubsängern (*Phylloscopus*) im nördlichen und südlichen Kleinasien // Vogelwarte. Bd. 24. H. 2. S. 143–147.
- Marova I., Shipilina D., Fedorov V., Alekseev V., Ivanitskii V. 2017. Interaction between Common and Siberian Chiffchaff in a contact zone // Ornis Fennica. Vol. 94. P. 66–81.
- Marova I.M., Shipilina D.A., Fedorov V.V., Ivanitskii V.V. 2013. Siberian and East-European Chiffchaffs: geographical distribution, morphological features, vocalization, phenomenon of mixed singing, and evidences of hybridization in sympatry zone // N. Rodriguez, J. Garcia, J.L. Copete (coord.). El Mosquitero ibérico. Leyn: Grupo Ibérico de Anillamiento. P. 119–139.
- Rakovic M., Drovetski S. 2010. Admixture of different mitochondrial DNA clades of forest species in Balkan region // Abstracts of the 3th International Eurasian Ornithology Congress, Mytilini, Greece, 8–11 Apr. P. 31.
- Roselaar C.S. 1995. Songbirds of the Turkey. Gimib: Pica Press. 240 p.
- Salomon M., Hemim Y. 1992. Song variation in the chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*) of the western Pyrenees — the contact zone between the *collybita* and the *brehmii* forms // Ethology. Vol. 92. P. 265–272.
- Shipilina D., Serbyn M., Ivanitskii V., Marova I., Backström N. 2017. Patterns of genetic, phenotypic, and acoustic variation across a chiffchaff (*Phylloscopus collybita abietinus/tristis*) hybrid zone // Ecology and Evolution. No. 7. P.2169–2180.
- Watson G. 1962. A re-evaluation and redescription of a difficult Asia Minor *Phylloscopus* // Ibis. Vol. 104. No. 3. P. 347–352.

**ДИНАМИКА ТЕСТОСТЕРОНА И
КОРТИКОСТЕРОНА У ЯСТРЕБА-ТЕТЕРЕВЯТНИКА
(*ACCIPITER GENTILIS*)**

**А.А. Марченко¹, И.Р. Бёме¹, Е.И. Сарычев²,
А.А. Царелунга¹, Н.А. Сильверстов¹, М.Я. Горецкая¹**

¹ *Биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова*

² *Питомник редких видов птиц «ВИТАСФЕА»*

**VARIATION IN PLASMA TESTOSTERON
AND CORTICOSTERON IN NORTHRN GOSHAWK
(*ACCIPITER GENTILIS*)**

**A.A. Marchenko¹, I.R. Beme¹, E.I. Sarychev²,
A.A. Tsarelunga¹, N.A. Silverstov¹, M.Ya. Goretskaia¹**

¹ *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*

² *VITASFERA Rare Birds Species Breeding center*

E-mail: ptyhozon@gmail.com

Тестостерон и кортикостерон — стероидные гормоны, регулирующие различные аспекты поведения птиц (Нау, Goymann, 2015). Изучение влияния уровня гормонов на поведение птиц ведется достаточно давно, еще в начале девятнадцатого века была показана корреляция активности пения птиц с размером семенников (Montagu, 1802, цит. по: Fusani, 2008). Однако только в конце сороковых годов двадцатого века было открыто, что у птиц именно андрогены приводят к развитию вторичных половых признаков.

Изменение уровня тестостерона в крови в связи с разными стадиями жизненного цикла довольно хорошо изучено у взрослых особей многих видов воробьиных птиц (Wingfield et al., 1990, 2000). Тем не менее, такие работы практически не проводились на хищных птицах.

Кортикостерон регулирует обменные процессы в организме птиц, а также отвечает за развитие стрессовой реакции. Выявлены как сезонные, так и индивидуальные различия в уровне кортикостерона у птиц, преимущественно относящихся к отряду воробьинообразные (Нау, Goymann, 2015), в то время, как работ посвященных изучению вариаций кортикостерона у дневных хищных птиц очень мало (Rehder et al., 1984).

В нашей работе мы изучали изменения уровня тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) в осенне-зимний и весенне-летний периоды.

Ястреб-тетеревятник — это широко распространенный вид, населяющий лесные зоны северного полушария. Тетеревятник главным образом орнитофаг и до 90% его добычи составляют птицы. Половая зрелость наступает на вторую весну после рождения, но молодые птицы редко приступают к размножению в таком возрасте. Пары постоянные. (Kenward, 2006). Несмотря на широкое распространение этого вида, изучение уровня гормонов на разных стадиях жизненного цикла проводится впервые.

Образцы крови собирали у 16 взрослых ястребов-тетеревятников, 8 самцов и 8 самок, в осенне-зимний период (ноябрь–январь) и весенне-летний (март–июнь). Ястребы содержатся парами в вольерах в Питомнике редких видов птиц «ВИТАСФЕРА». Вольеры устроены таким образом, что самец и самка видят друг друга в течение всего года, но вне периода размножения они разделены решеткой. Ток начинается в марте, решетку открывают в конце марта – начале апреля, примерно за 3 недели до откладки первого яйца. Две из 6 пар не разделяются решеткой вне периода размножения. Все пары, у которых брали кровь, успешно размножились в предыдущие годы.

Для взятия крови птиц отлавливали. От момента входа в вольер до поимки проходило не более 3 мин. Кровь брали из плечевой вены (*vena brachialis*). Сразу после взятия образцы центрифугировали в течение 15 мин и отбирали плазму, которую затем замораживали. Уровень тестостерона и кортикостерона определяли иммуноферментным анализом при помощи стандартных наборов производства DRG (Германия).

Уровень тестостерона, у самцов в осенне-зимний период был достаточно низким, в среднем составлял $0,5 \pm 0,2$ нг/мл, в марте он повысился до $1,7 \pm 2,2$ нг/мл ($p < 0,05$). Уровень тестостерона у самок оставался на низком уровне как в осенне-зимний период, так и в начале весны, и составлял в среднем $0,5 \pm 0,2$ нг/мл. Уровень тестостерона у самцов и самок не отличался в осенне-зимний период. В марте, видимо, в связи с началом сезона размножения между уровнем тестостерона у самцов и самок были выявлены достоверные различия ($p < 0,05$).

Уровень кортикостерона у самцов оказался достаточно высоким в ноябре–декабре, в среднем $161,5 \pm 69,7$ нмоль/мл. В январе было выявлено снижение уровня кортикостерона, продолжавшееся и в марте, в среднем, в этот период он равнялся $103,6 \pm 49,3$ нмоль/мл. Различия между содержанием кортикостерона у самцов в ноябре и декабре с одной стороны и в январе и марте с другой достоверны ($p < 0,05$). Уровень кортикостерона у самок был высоким в ноябре–декабре ($222,6 \pm 76,3$ нмоль/мл) и остался практически на том же уровне в январе–марте ($186,5 \pm 29,7$ нмоль/мл). Уровень кортикостерона у самцов и самок не отличался в ноябре–

декабре, в то время как в январе и марте между ними выявлены статистически значимые различия.

Корреляции между уровнем тестостерона и кортикостерона выявлено не было. К началу сезона размножения у самцов повышается уровень тестостерона, а уровень кортикостерона снижается.

Список литературы

- Fusani S.* 2008. Testosterone control of male courtship in birds // *Horm. Behav.* Vol. 54. P. 227–233.
- Hau E., Goymann W.* 2015. Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions // *Frontiers in Zoology.* Vol. 12 (Suppl 1):S7 <http://www.frontiersinzoology.com/content/12/S1/S7>
- Kenward R.* 2006. *The Goshawk.* London: T & A D Poyser. 360 p.
- Rehder N.B., Lague P.C., Bird D.M.* 1984. Simultaneous quantification of progesterone, estrone, estradiol-17 β and corticosterone in female american kestrel plasma // *Steroids.* Vol. 43. Is. 4. P. 371–383.
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty Jr.A.M., Ball G.F.* 1990. The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Amer. Natur.* Vol. 136. P. 829–846.
- Wingfield J.C., Jacobs J.D., Tramontin A.D., Perfito N., Meddle S., Maney D.L., Soma K.* 2000. Toward an ecological basis of hormone–behavior interactions in reproduction of birds // K. Wallen, J.E. Schneider (eds.). *Reproduction in Context: Social and Environmental Influences on Reproduction.* Cambridge, MA: MIT Press. P. 85–128.

**ХОД ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ ПТИЦ В ДОЛИНЕ
Р. ЧАРДЫМ (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)
Е.Ю. Мельников^{1,2}, Е.Ю. Мосолова¹, А.С. Милицын¹,
В.О. Пластун³**

¹ *Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского*

² *Саратовский областной музей краеведения*

³ *Саратовский государственный медицинский университет имени В.И. Разумовского*

**PROGRESS OF BIRDS' AUTAMN MIGRATIONS IN
VALLEY OF RIVER CHARDYM (SARATOV REGION)
E.Yu. Melnikov^{1,2}, E.Yu. Mosolova¹, A.S. Militsyn¹,
V.O. Plastun³**

¹ *N.G. Chernyshevsky Saratov State University*

² *Saratov regional museum of local lore*

³ *V.I. Razumovsky Saratov State Medical University*

E-mail: skylark88@yandex.ru

Изучение орнитофауны малых рек является одним из наиболее частых направлений орнитологических исследований, проводимых во многих регионах России и Зарубежья. В первую очередь это связано с тем, что долины рек являются местами концентрации видового разнообразия птиц, в том числе и достаточно редких, а также выступают своеобразными миграционными коридорами, вдоль которых птицы перемещаются к местам гнездования или зимовок (Волчанецкий, 1927; Беляченко, 2008). Разнообразию орнитофауны может быть достаточно высоким даже при том условии, что река протекает через агроландшафт или населенные пункты (Табачишин и др., 1997). В этой связи актуальными являются исследования различных аспектов экологии птиц, их пространственного распределения и динамики миграций (Ковалевский, Ильяшенко, 2012).

В Саратовской области накоплены сведения об орнитофауне рек Донского и Волжского бассейнов (Завьялов, Бескаравайный, 1994; Банадык и др., 2001, 2002, 2004; Саранцева и др., 2002; Завьялов и др., 2008; Шляхтин и др., 2014). Одной из модельных площадок при изучении фенологии пролета и динамики видового разнообразия и плотности птиц являлась р. Чардым — правобережный приток р. Волги, впадающий в Волгоградское водохранилище в 40 км выше г. Саратова. Пойма реки характеризуется высокими показателями плотности птиц, несмотря на близость

населенных пунктов и расположение среди агроценозов и дачных массивов. Ранее были опубликованы обширные данные по зимнему и весеннему населению птиц указанного волжского притока (Банадык и др., 2001, 2002, 2004). Сведений по постгнездовому и миграционному периодам имеется значительно меньше (Лобачев, Подольский, 2014). Целью нашей работы стало обобщение и сбор данных по динамике осеннего пролета птиц на модельном пойменном участке волжского притока, протекающего по трансформированному ландшафту.

Сбор материала проходил в 2016–2017 гг. в долине р. Чардым в районе сел Аряш, Радищево и железнодорожной станции Тарханы. Кроме этого в анализе использовались данные, собранные в 2000–2001 гг. Протяженность обследованного участка составляет около 15 км. Долина реки характеризуется высоким разнообразием местообитаний с разной степенью антропогенной нарушенности. Древесная растительность представлена небольшими участками ивняков и белотопольников, с подлеском из терна, ежевики, клена татарского. По берегам реки есть заросли тростников. Более высокие участки речных террас заняты степными фитоценозами, залежами и пашнями, с отдельными деревьями лоха узколистного.

В качестве методов исследования применялись маршрутные и точечные учеты, а также отловы птиц паутиными сетями (3×10 м с ячеей 14 мм). Наблюдения велись в сентябре–ноябре, миграционный период жизни птиц (Банадык и др. 2001; Беляченко и др., 2014). Пойманные птицы метились стандартными кольцами серии VP, XE. При описании динамики населения птиц принята шкала балльных оценок, предложенная А.П. Кузякиным (1962): доминантами по обилию считались виды, чье участие в населении по этому показателю составляло 10% и более, а фоновыми — обилие которых превышало 1,0 особь/км². Названия птиц приведены по Л.С. Степаняну (2003).

За весь период наблюдений на обследованном участке долины р. Чардым выявлено обитание 67 видов птиц, относящихся к 9 отрядам: аистообразные (Ciconiiformes), гусеобразные (Anseriformes), соколообразные (Falconiformes), курообразные (Galliformes), ржанкообразные (Charadriiformes), совообразные (Strigiformes), ракшеобразные (Coraciiformes), дятлообразные (Piciformes), воробьинообразные (Passeriformes). Среди них можно выделить представителей нескольких групп по миграционному поведению. К первой группе относятся оседлые виды, плотность которых практически не изменяется в течение всего осеннего периода: серая куропатка (*Perdix perdix*), пестрый (*Dendrocopos major*), малый (*D. minor*) и седой (*Picus canus*) дятлы, полевой (*Passer montanus*) воробей, хохлатый жаворонок (*Galerida cristata*) а также синантропные виды птиц:

сизый голубь (*Columba livia*), домовый воробей (*Passer domesticus*). Вторая группа включает дальних мигрантов, гнездящихся на данном участке или же встречающихся на пролете: пеночки (теньковка *Phylloscopus collybita*, весничка *Ph. trochilus*), зяблик (*Fringilla coelebs*), зарянка (*Eri-thacus rubecula*), дрозды (*Turdus* sp.). Третья группа: ближние мигранты и кочующие виды, перемещающиеся на небольшие расстояния: длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*), дрозд-рябинник (*T. pilaris*). Четвертая группа — зимующие виды, прилетающие в долину реки во второй половине осени: обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), чиж (*Spinus spinus*).

Наиболее стабильные показатели плотности характерны для оседлых видов, плотность которых практически не меняется в течение всей осени. В частности, плотность полевого воробья составляет в сентябре 31,5, а в конце ноября 50,8 особей/км². Серая куропатка, встречающаяся на степных участках террас, характеризуется еще более стабильным значением 6,2 особей/км².

Первая половина сентября в долине р. Чардым характеризуется постепенным отлетом летних гнездящихся видов. Так, встречи золотистой шурки (*Merops apiaster*) происходит до 15–20 чисел месяца. В первой декаде идет пролет мелких соколов: обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus*), чеглока (*F. subbuteo*), кобчика (*F. vespertinus*). Последний вид на обследованной площадке встречается редко, так как основным его местообитанием являются степи Саратовского Заволжья.

К числу доминантов относятся зяблик (150,5 особей/км²), фоновыми видами выступают пеночки (весничка, теньковка). По зарослям кустарников идет интенсивный пролет певчего (*T. philomelos*) и черного (*T. merula*) дроздов, зарянки. Плотность этих видов снижается во второй половине сентября с уменьшением дневных и ночных температур. В это же время появляются первые северные мигранты — чижи и вьюрки (*F. montifringilla*). Вьюрки встречаются единичными особями в стаях зябликов, а небольшие стайки чижей держатся вдоль русла реки, где произрастают деревья ольхи.

Наибольшее видовое разнообразие птиц в долине р. Чардым приходится на последнюю пентаду сентября и на первую декаду октября. В это время еще продолжается пролет летних видов (пеночки, дрозды), и возрастает плотность более поздних мигрантов. Доминирующими видами являются зяблик и чиж, субдоминантами — вьюрок и черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*). В отловах попадаются нерегулярные мигранты — длиннохвостые синицы. На степных местообитаниях встречаются пролетные полевые жаворонки (*Alauda arvensis*) (65,5 особей/км²) и обыкновенные овсянки (*Emberiza citrinella*) (70,2 особей/км²). В первой поло-

вине октября заканчивается пролет дневных хищников: обыкновенного канюка (*Buteo buteo*) и черного коршуна (*Milvus migrans*).

Во второй половине октября в отловах возрастает доля обыкновенной зеленушки, зябликов становится меньше. Как правило, зеленушки образуют смешанные стаи с чижами, черноголовыми щеглами и обыкновенными коноплянками (*Acanthis cannabina*). Птицы держатся на деревьях ольхи и в тополельниках по берегам реки. Со второй половины месяца в отловах перестают отмечаться оба вида пеночек. В двадцатых числах октября появляются новые зимние мигранты: обыкновенный снегирь и серый сорокопуд (*Lanius excubitor*). Отмечается увеличение плотности рябинника: если в начале октября она составляла 58,5 особей/км², то к концу октября возрастает до 100,2 особей/км². В долине реки стаи рябинников кормятся возле зарослей терна, а в качестве присад при отдыхе используют белые тополя. Количество стай и птиц в них увеличивается к концу октября – началу ноября.

В ноябре интенсивность пролета значительно снижается, он входит в завершающую фазу. Доминантами орнитонаселения долины реки являются обыкновенная зеленушка (120,6 особей/км²) и чиж (115,3 особей/км²), наиболее часто встречающиеся в отловах. Крупные стаи зеленушек, черноголовых щеглов, чижей и коноплянок встречаются в долине реки и на прилегающих открытых участках степей и залежей, где кормятся семенами трав. Увеличивается количество снегирей, которые держатся в зарослях клена татарского и посадках клена американского. Плотность рябинников остается высокой — стаи этих птиц часто встречаются на протяжении всего обследованного участка. Из хищников встречаются пролетные зимняки (*Buteo lagopus*) и орланы-белохвосты (*Haliaeetus albicilla*). Некоторые особи зимняков остаются в долине реки на зимовку, в особенности при небольшой глубине снега. Возле с. Радищево до наступления холодов может держаться орел-могильник, который кормится грачами и воронами у окрестных сел. В оврагах по берегам реки отмечаются зимние скопления ушастых сов (*Asio otus*) — по 3–4 особи. На самой реке, в небольших заводях, остаются отдельные особи кряквы (*Anas platyrhynchos*), которые не покидают этого участка до самого ледостава, происходящего в декабре или начале января.

Таким образом, долины малых рек являются важными местами концентрации птиц во время осенних миграций. Несмотря на антропогенную трансформацию местообитаний здесь отмечаются как массовые виды птиц, так и виды, занесенные в Красные книги регионов и РФ (Мосолова и др., 2016). Во время пролета здесь отмечаются как местные гнездящиеся виды, так и дальние мигранты. При этом плотность видов находится на достаточно высоком уровне. Фенология пролета птиц проходит в не-

сколько этапов: отлет гнездящихся видов, пролет видов, гнездящихся в более северных регионах, прилет зимующих видов. Благодаря разнообразию местообитаний, долины малых рек остаются удобными модельными полигонами для проведения мониторинга состояния орнитофауны регионов и отслеживания динамики пролета птиц.

Список литературы

- Банадык О.В., Бондаренко Г.В., Завьялов Е.В., Завьялова Л.Г., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю., Рябкин В.В., Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Харитонова Д.М., Хрустов И.А., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н.* 2002. Динамика количественных показателей орнитофауны и фенология пролета птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (предгнездовой аспект) // *Вопр. биологии, экологии, химии и методики обучения.* Саратов. Вып. 5. С. 65–78.
- Банадык О.В., Завьялов Е.В., Завьялова Л.Г., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю., Плотникова Л.В., Табачишин В.Г., Харитонова Д.М., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н.* 2001. Фенология миграции и гнездования птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (ранневесенний аспект) / *Вопр. биологии, экологии, химии и методики обучения.* Саратов. Вып. 4. С. 56–60.
- Банадык О.В., Завьялов Е.В., Завьялова Л.Г., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю., Рябкин В.В., Табачишин В.Г., Табачишина И.Е., Харитонова Д.М., Хрустов И.А., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н.* 2004. Динамика численности и фенология пролета птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (предвесенний аспект) // *Бюл. Самарская Лука.* № 14. С. 177–190.
- Беляченко А.В., Шляхтин Г.В., Филипьев А.О. и др.* 2014. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та. 148 с.
- Беляченко А.В.* 2008. Пространственное распределение аномалий плотности видов птиц и млекопитающих в бассейнах рек южной части Приволжской возвышенности // *Поволж. экол. журн.* № 3. С. 167–177.
- Волчанецкий И.Б.* 1927. Пути пролетных птиц над г. Саратовом (предварительное сообщение) // *Уч. зап. Саратовск. ун-та.* Т. 6. Вып. 3. С. 331–339.
- Завьялов Е.В., Бескаравайный П.М.* 1997. Орнитокомплексы экотона «вода/суша» р. Хопер // *Фауна и экология животных.* Пенза. Вып. 2. С. 29–40.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю., Якушев Н.Н.* 2008. Роль экотонов вода – суша островных экосистем верхней зоны Волгоградского водохранилища в формировании орнитокомплексов в постгнездовой период // *Пробл. изучения краевых структур биоценозов: Матер. 2-й Всерос. науч. конф. с межд. участием.* Саратов, Россия. С. 240–243.
- Ковалевский А.В., Ильяшенко В.Б.* 2012. Очередность пролёта молодых и взрослых птиц во время осенней миграции различных групп воробьинообразных // *Вестн. Кемеровского гос. ун-та.* № 3(51). С. 11–16.
- Кузьякин А.П.* 1962. Зоогеография СССР // *Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской.* Т. 109. Вып. 1. С. 3–182.

- Лобачев Ю.Ю., Подольский А.Л.* 2014. Водосборные бассейны малых рек Саратовской области как рефугиумы орнитофауны (на примере р. Чардым) // Г.В. Шляхтин (ред.). Естественноисторическое краеведение: прошлое и настоящее: материалы XIII краеведческих чтений. Саратов: Новый ветер. С. 39–45.
- Мосолова Е.Ю., Шляхтин Г.В., Пискунов В.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Беляченко А.В., Мельников Е.Ю., Подольский А.Л., Беляченко А.А.* 2016. Редкие и исчезающие виды птиц, рекомендуемые к внесению в третье издание красной книги Саратовской области // Изв. Саратовск. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 16. № 3. С. 323–328.
- Саранцева Е.И., Саранцев А.А., Беляченко А.В.* 2001. Особенности структуры населения птиц долин малых рек Нижнего Поволжья // Вопр. биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов. Вып. 4. С. 54–55.
- Степанян Л.С.* 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ “Академкнига”. 808 с.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Макаров В.З.* 1997. Фауна птиц урбанизированных ландшафтов. Черновцы. 152 с.
- Шляхтин Г.В., Беляченко А.В., Мосолова Е.Ю., Табачишин В.Г.* 2014. Биологическая структура и динамика водно-наземных экотонів верхней зоны Волгоградского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 1. С. 74–81.

**ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАННЕГО РАЗВИТИЯ НА
ФОРМИРОВАНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ
ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК У ПТЕНЦОВ
ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ (*LARUS RIDIBUNDUS*)**

**М.А. Минина¹, Я.Р. Телегина², А.В. Друзьяка^{1,3},
А.Ю. Зотов⁴**

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск 630091*

² *Новосибирский государственный педагогический университет,
Новосибирск 630126*

³ *Новосибирский государственный университет, Новосибирск 630090*

⁴ *Межрегиональная благотворительная общественная организация
«Сибирский экологический центр», Новосибирск 630090*

**INFLUENCE OF EARLY DEVELOPMENT
CONDITIONS ON FORMATION OF INDIVIDUAL
BEHAVIORAL CHARACTERISTICS IN BLACK-
HEADED GULL CHICKS (*LARUS RIDIBUNDUS*)**

**M.A. Minina¹, Ya.R. Telegina², A.V. Druzyaka^{1,3},
A.Yu. Zotov⁴**

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Novosibirsk 630091*

² *Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk 630126*

³ *Novosibirsk State University, Novosibirsk 630090*

⁴ *Siberian Environmental center, Novosibirsk 630090*

E-mail: maff14@yandex.ru

Феномен индивидуальной вариабельности поведения животных отмечен Дарвином, который в лабильности видотипичных действий искал источник зарождения и развития инстинктов. В последние два десятилетия сформировался комплексный подход к исследованию изменчивости поведения животных, основанный на анализе относительно устойчивых поведенческих характеристик, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Budaev, Zworykin, 2002). Наличие в популяции устойчивых связей между такими характеристиками (напр., смелостью и агрессивностью) обозначают как **«поведенческий синдром»** («behavioral syndrome», Bell, 2007), а набор связанных характеристик одной особи называют её **поведенческим типом** («behavioural type», Bell, 2007). Поведенческий синдром представляет собой корреляцию между поведенческими характеристиками группы особей, и, таким образом,

является свойством популяции (невозможно установить наличие корреляции, имея лишь одну особь). «Поведенческий тип», напротив, представляет собой измерение поведения единственной особи по шкале активности – пассивности. Крайние варианты поведенческих типов можно описать как (1) «**активный**» («active», Ebner et al., 2005) или «проактивный», «упреждающий» («proactive», Overli et al., 2007) — агрессивный, смелый в любых ситуациях, и (2) «**пассивный**» («passive» Ebner et al., 2005) или «реактивный» («reactive», Overli et al., 2007) — робкий, осторожный. Комплексы индивидуальных особенностей особей, включающие в себя физиологические характеристики (в частности, тип стрессовой реакции), которые в совокупности предопределяют поведенческие типы особей, получили в этологии название «**персоналии**» («personality», Groothuis, Trillmich, 2011).

Поведенческие механизмы развития персоналий в онтогенезе исследованы недостаточно (Groothuis, Trillmich, 2011). Не изучена роль неродственных особей в формировании персоналий. Остается невыясненной и роль поведения родителей в формировании персоналий у птенцов. На разных видах птиц продемонстрировано влияние обучения, то есть подкрепления со стороны родителей, на развитие поведения выпрашивания (волнистый попугай: Stamps et al., 1989; зебровая амадина: Villain et al., 2017). На примере большой синицы показано, что повышенная интенсивность выпрашивания связана с развитием активного поведенческого типа (Carere et al., 2005). Можно предположить, что высокая успешность выпрашивания должна способствовать развитию активного поведенческого типа, а низкая — пассивного. Подтверждение этой гипотезы, в сочетании со знанием видовых особенностей внутрисемейных отношений, может помочь предсказывать ход развития персоналий в зависимости от поведения родителей у разных видов птиц.

Насколько нам известно, у чайковых птиц развитие персоналий систематически не изучалось. До сих пор у чаек исследовался онтогенез лишь отдельных поведенческих характеристик: агрессивного поведения и выпрашивания (Groothuis, 1992; Eising et al, 2006; Muller et al., 2009). Влияние социальных контактов на формирование поведенческих характеристик птенцов исследовано мало и только в условиях авиария (Groothuis, 1992). Между тем, влияние социальной среды на развитие персоналий целесообразно изучать именно на примере колониальных полувыводковых птиц, птенцы которых развиваются в условиях сложных социальных взаимодействий.

Целью нашей работы было изучить роль социальной среды в онтогенетическом формировании персоналий на примере озёрной чайки.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить наборы устойчивых в онтогенезе индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов чаек и крачек, исследовать корреляции между ними и на этой основе описать поведенческий синдром и поведенческие типы.

2. Оценить влияние успешности выпрашивания корма на формирование поведенческого типа птенцов у колониальных птиц.

3. Изучить роль контактов с соседями по колонии в формировании поведенческих типов птенцов озёрной чайки.

Исследования проводили в 2013 г. в колонии озёрной чайки, в Карасукском районе Новосибирской области, на озере Кривое. Из центральной части колонии, насчитывающей около 1000 гнездовых пар, был выбран участок, включающий 170 гнёзд. Расположение гнёзд картировали. У озёрных чаек, как у колониальных птиц с хорошо развитым территориальным поведением, контакты птенцов с неродственными особями слишком редки для прямого подсчёта, поэтому мы оценивали их интенсивность опосредовано, на основе ранее полученной корреляции со средним расстоянием до трёх ближайших соседних гнёзд (Друзяка и др., 2015). Для удобства отлова птенцов, гнезда огораживали плавающими загородками, группами по 10–30 шт. Для каждого птенца фиксировались номер родного гнезда, дата рождения и старшинство в выводке. В 1-й, 8-й, 15-й и 21-й дни жизни птенцов взвешивали, и измеряли длину черепа и цевки. Для оценки качества питания птенцов рассчитывался индивидуальный и средний по выводку индекс массы (Kim et al., 2011), а также средняя по выводку длина черепа с клювом.

Уровень исследовательской активности 7–9-дневных птенцов и реакцию птенцов на стрессирующую ситуацию в возрасте 13–15 и 19–21 день оценивали с помощью теста «Закрытое поле», разработанного с учётом поведенческих особенностей чайковых птиц. Установка для проведения теста представляла собой квадратный огороженный участок акватории, размером 2 × 2 м. В центре участка находились три острова, диаметром 0,5 м, а на них — 5 кормушек с едой. Птенцов помещали в установку целым выводком, на 20 минут, трижды: в возрасте 7–9, 13–15 и 19–21 день. В первом тесте учитывали время посещения первой кормушки, как параметр исследовательской активности. Во втором и третьем тестах — продолжительность попыток выбраться из установки (время выхода на остров), как параметр реакции на стрессирующую ситуацию, связанную с невозможностью вернуться на родное гнездо. Более продолжительные попытки расценивались как активная реакция, менее продолжительные — как пассивная.

Агрессивность, интенсивность выпрашивания птенцов и склонность

к клептопаразитизму в возрасте 7–9, 13–15 и 19–21 день учитывали с помощью 45-минутных видеозаписей жизни выводков в естественной среде. На видеозаписях птенцов различали по индивидуальным цветным меткам. При анализе видеозаписей отмечали посещения выводков соседями по колонии и реакцию на них каждого птенца (агрессивная или неагрессивная), а также кормления родителями и реакцию на их прилёт (подбегание или выжидание). Мы не могли провести прямую оценку успешности выпрашиваний для птенцов озёрной чайки из-за редких кормлений, обычно происходящих не чаще 1 раза за 45-минутное наблюдение. Нам пришлось оценивать успешность выпрашиваний опосредованно. У чаек стимулом для выпрашивания служит клюв взрослой птицы (Tinbergen, 1951). Следовательно, чем чаще птенец видит родителя, тем чаще он выпрашивает. При этом, чем больше времени родители проводят с птенцами, тем меньше времени остаётся на кормовые полёты (Друзьяка и др., 2015). Таким образом, успешность выпрашивания у птенцов чаек находится в обратной зависимости от времени, проводимого с родителями и этот последний параметр использовали как показатель успешности выпрашивания.

Реакция птенцов на стрессирующую ситуацию показала устойчивость в период 13–21 день (корреляция Спирмена, время выхода на сушу в 13–15 и в 19–21 день, $N=76$, $R_s=0,299$, $p=0,009$). Реакция птенцов озёрной чайки на прилёт родителей также оставалась устойчивой (воспроизводилась от наблюдения к наблюдению) в возрасте 7–21 день: из 33 птенцов, кормления которых были зафиксированы во всех возрастах, 16 демонстрировали одну и ту же реакцию на прилёт родителя (10 — выжидание, 6 — подбегание) вне зависимости от возраста, тогда как воспроизводимость одинаковой реакции в трёх наблюдениях, ожидаемая при случайном её выборе, составляет всего 7,7 из 33 (критерий χ^2 с поправкой Йейтса: $df=1$, $p=0,0014$).

Птенцы с «активной» реакцией характеризовались высокой исследовательской активностью, смелостью, территориальной агрессивностью и подбеганием к родителю перед началом кормления в первые 3 недели жизни, а птенцы с «пассивной» реакцией — склонностью к клептопаразитизму (табл. 1).

Наши результаты согласуются с литературными данными. Реакция на стрессирующую ситуацию (Benus et al., 1987), агрессивность (Verbeek et al., 1996; Benus et al., 1991), неофобия (Oers et al., 2004), исследовательская активность (Verbeek et al., 1996) и интенсивность выпрашивания корма (Carere et al., 2005) ранее были обнаружены в составе поведенческого синдрома у птиц и млекопитающих. Исключение составляет склонность птенцов к клептопаразитизму, отрицательная связь которой с

Таблица 1.

Связи реакции на стрессорную ситуацию в возрасте 19–21 день с другими поведенческими характеристиками птенцов

Поведенческая характеристика	Регистрируемый параметр	Возраст птенцов, дни	Связь с реакцией на стрессорную ситуацию	
			Критерий	p
Исследовательская активность	Время первого посещения кормушки при исследовании новой среды, с (n=24)	7–9	корреляция Спирмена	0,008
Агрессивность	Реакция на нарушителя территории: агрессивная (n=11) или неагрессивная (n=18)	7–21	U-тест	0,002
Интенсивность выпрашивания	Реакция на прилёт родителя: подбегание (n=21) или выжидание (n=43)	7–21	U-тест	0,000
Склонность к клептопаразитизму	Наличие (n=18) или отсутствие (n=52) наблюдений	7–21	U-тест	0,004

активностью реакции на стрессирующую ситуацию впервые показана нами на птенцах озёрной чайки.

Время выхода птенцов на остров в «Закрытом поле» в возрасте 19–21 дней было отрицательно связано с продолжительностью присутствия родителей на гнезде в возрасте птенцов 7–9 дней (корреляция Спирмена: $N=71$; $R=-0,356$; $p=0,002$). Чем больше родитель проводит на гнезде (и чем меньше успешность выпрашивания), тем пассивнее реакция птенцов на стрессирующую ситуацию. Таким образом, наша гипотеза получила подтверждение: высокая успешность выпрашиваний птенцов связана с формированием у них активной реакции на стресс.

Мы не обнаружили у птенцов достоверной связи между временем выхода на остров в тесте «Закрытое поле» в возрасте 19–21 день и индексами массы на 15-й и 21-й дни жизни (корреляции Спирмена: 15 дней: $N=73$, $R=0,026$, $p=0,827$; 21 день: $N=70$, $R=-0,082$, $p=0,498$). Таким образом, мы исключили возможность прямого влияния качества питания на формирование персоналий у птенцов озёрной чайки.

Распределение логарифмированного времени выхода на остров в последнем тесте «Закрытое поле» представляло смесь двух гауссиан, что позволило разделить всех птенцов на 30 «активных» и 45 «пассивных» с помощью EM-алгоритма (Королёв, 2007). Птенцы, жившие при меньшей гнездовой плотности, выходили на остров «Закрытого поля» раньше остальных (R_3 , m : 1,31 [1,06; 1,48] ($N=45$), 1,03 [0,93; 1,3] ($N=30$); критерий Манна-Уитни: $p=0,011$). Время присутствия родителей со своими выводками оказалось отрицательно связанным с размерами гнездовой территории (корреляция Спирмена: $N=34$, $R=-0,357$, $p=0,038$). Очевидно, что обнаруженная положительная связь активности птенцов с гнездовой плотностью не связана с поведением родителей, а имеет самостоятельное значение. Эксперименты в условиях авиария показали, что регулярное общение с соседями и участие в территориальных конфликтах, могут быть важными для формирования социального поведения птенцов чаек (Groothuis, 1992). Вероятно, этот механизм может быть задействован и в формировании персоналий: высокая частота контактов с неродственными особями, характерная для плотно населенных участков, приводит к развитию активного поведенческого типа.

В результате нашего исследования, у птенцов озёрной чайки был выявлен набор связанных между собой и устойчивых в онтогенезе поведенческих характеристик, составляющих основу поведенческого синдрома: уровень активности в стрессирующей ситуации, исследовательская активность, территориальная агрессивность, интенсивность выпрашивания корма у родителей и склонность к клептопаразитизму. Благодаря выбору колониальных птиц с полувыводковым типом развития в каче-

стве объекта исследования, мы впервые рассмотрели отношения с неродственными особями в качестве фактора формирования персоналий и установили, что формированию активного поведенческого типа могут способствовать контакты, в том числе и агрессивные, с соседями по колонии. Кроме того, была подтверждена гипотеза об участии обучения в процессе формирования персоналий, согласно которой высокая успешность выпрашивания корма у родителей приводит к формированию активного поведенческого типа.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-34-00498/18).

Список литературы

- Друзья А.В., Минина М.А., Часовских З.В.* 2015. Раннее развитие агрессивного поведения и ускоренный рост птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) в условиях разреженного гнездования // Зоол. ж. Т. 94. № 1. С. 1–14.
- Королев В.Ю.* 2007. EM-алгоритм, его модификации и их применение к задаче разделения смесей вероятностных распределений. Теоретический обзор [Текст]. М: ИПИ РАН.
- Bell A.M.* 2007. Future directions in behavioral syndromes research // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 274. P. 755–761.
- Benus R.F., Koolhaas J.M., van Oortmerssen G.A.* 1987. Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats // Behaviour. Vol. 100. P. 105–122.
- Benus R.F., Bohus B., Koolhaas J.M., Oortmerssen G.A.* 1991. Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies // Experientia. Vol. 47. P. 1008–1019.
- Budaev S., Zworykin D.* 2002. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology // J. Ichthyol. Vol. 42. Suppl. P. S189–S195
- Carere C., Drent P.J., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G.* 2005. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition // Behavior. Vol. 142. No. 9–10. P. 1329–1355.
- Ebner K., Wotjak C.T., Landgraf R., Engelmann M.* 2005. Neuroendocrine and behavioral response to social confrontation: residents versus intruders, active versus passive coping styles // Horm. Behav. Vol. 47. P. 14–21.
- Eising C.M., Muller W., Groothuis T.G.G.* 2006. Avian mothers produce different phenotypes by hormone deposition in their eggs // Biology Letters. Vol. 2. No. 1. P. 20–22.
- Groothuis T.* 1992. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull // Animal Behavior. Vol. 43. P. 1–14.
- Groothuis T.G.G., Trillmich F.* 2011. Unfolding Personalities: The Importance of Studying Ontogeny // Developmental Psychobiology. Vol. 53. No. 6. P.641–655.
- Kim S.Y., Noguera J.C., Morales J., Velando A.* 2011. The evolution of multicomponent begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability // Anim. Behav. Vol. 82. P. 113–118.

- Muller W., Dijkstra C., Groothuis T.G. 2009. Maternal yolk androgens stimulate territorial behaviour in black-headed gull chicks // *Biology letters*. Vol. 5. P. 586–588.
- van Oers K., Drent P.J., de Goede P., van Noordwijk A.J. 2004. Realized heritability and repeatability of risk taking behaviour in relation to avian personalities // *Proc. Roy. Soc. London. B*. Vol. 271. No. 1534. P. 65–73.
- Overli O., Sorensen C., Pulman K.G., Pottinger T.G., Korzan W., Summers C.H., Nilsson G.E. 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. Vol. 31. No. 3. P. 396–412.
- Stamps J., Clark A., Arrowood P., Kus B. 1989. Begging behavior in budgerigars // *Ethology*. Vol. 81. P. 177–192.
- Tinbergen N. 1951. *The Study of Instinct*. London: Oxford University Press.
- Verbeek M.E.M., Boon A., Drent P.J. 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits // *Behaviour*. Vol. 133. P. 945–963.
- Villain A.S., Boucaud I.C., Bouchut C., Vignal C. 2015. Parental influence on begging call structure in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): evidence of early vocal plasticity // *Royal Society open science*. Vol. 2: 150497.

**СИНТАКСИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕСНИ
СИБИРСКОГО СОЛОВЬЯ-КРАСНОШЕЙКИ
(*CALLIOPE CALLIOPE*)**

М.Д. Монахова, В.В. Иваницкий

Биологический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова

**SYNTAX ORGANIZATION OF SIBERIAN
RUBYTHROAT (*CALLIOPE CALLIOPE*) SONG**

M.D. Monakhova, V.V. Ivanitskii

Biological Faculty of Lomonosov Moscow State University

Исследования синтаксической организации песни птиц в настоящее время проводятся чрезвычайно интенсивно (Иваницкий, 2015). Однако, разнообразие видов, пение которых стало объектом специальных исследований, до сих пор весьма ограничено. Максимальное внимание исследователей привлечено к видам, в пении которых легко идентифицируются «единицы рекомбинации» — стереотипные и относительно короткие вокальные паттерны (типы песен, ноты и фразы внутри песен), последовательность исполнения которых и становится непосредственным предметом анализа. В свете этого изучение видов со сложной песней, разделение которой на составляющие паттерны не выглядит очевидным, по крайней мере на первый взгляд, может значительно способствовать прогрессу в понимании разнообразия синтаксической организации песни и ее эволюции.

К числу таких видов принадлежит сибирский соловей-красношейка, обладающий громкой и очень разнообразной песней щебечущего типа. Род соловьев-красношеек (*Calliope*) включает 4 вида. Сведения об их песне ограничиваются кратким описанием песни *C. pectardens* и *C. obscurus* (Song et al., 2012). Также недавно опубликованы результаты анализа частотно-временных параметров песни представителей подрода *Calliope* в контексте таксономической ревизии черногрудых красношеек (*C. pectoralis*) с использованием комплекса морфологических, биоакустических и генетических признаков (Liu et al., 2016). Синтаксическая организация песни в этих работах не была рассмотрена.

Пение сибирского соловья-красношейки мы записывали близ Красноярска в 2009 г. (3 самца), в Приамурье (Хинганский заповедник) в 2013 г. (2 самца). Также в 2004–2006 гг. 6 самцов были записаны в среднем течении р. Енисей, в окрестностях д. Мирное Туруханского района Красноярского края. В этой популяции все птицы были помечены цветными кольцами. В общей сложности проанализировали около 1800 индивидуальных песен (строк), записанных от 11 самцов. Для 5 самцов было записано не менее 300 (максимально 409) последовательно исполненных единичных песен.

Идентификацию элементарных паттернов (единиц рекомбинации) внутри песни мы проводили путем визуального просмотра сонограмм. Вначале все песни, которые имели одинаковое начало (первая фраза), были сгруппированы вместе. Затем все эти песни были разделены на группы в соответствии с общностью следующих групп элементов – выделяли вторые фразы. Затем снова делили и выделяли третьи, четвертые и т.д. фразы песни. Фразы заносили в каталог. Каждую вновь идентифицированную фразу сопоставляли с этим каталогом. В том случае если новая группа элементов представляла собой только часть последовательности, обозначенной в каталоге как фраза, последний разделяли на части, каждой из которых присваивались отдельные порядковые номера.

Статистическая обработка данных производилась в программах Statistica v.8 и PAST v.2.15b. Для визуализации переходов между фразами мы применяли программу Gephi 0.9.1. (<https://gephi.org>). Последовательность фраз в песнях представляли в виде графов, вершинами которых назначались слоги, исполняемые данным самцом, а ребрами — переходы между ними.

Рекламная вокализация сибирского красношейки может быть описана как многоуровневая система с иерархической организацией. Отдельные ноты являются самыми простыми элементами песни. Это короткие простые сигналы, изображаемые на сонограмме как сплошное пятно (точка, полоска) той или иной формы. На следующем уровне ноты группируются в слоги, слоги — во фразы, фразы сливаются в отдельные (единичные) песни (строфы), а последовательность единичных песен (одинаковых или разных) образует вокальную сессию.

Сибирский красношейка исполняет песню преимущественно раздельного типа. Вокальная сессия самца состоит из единичных песен — четко обособленных акустических конструкций, разделенных паузами (рис. 1). По данным наших измерений 300 песен от 8 самцов длительность единичной песни составляет в среднем $4,3 \pm 2,6$ с. Длительность пауз между единичными песнями составляет в среднем $4,2 \pm 2,2$, то есть примерно равна длительности самих песен и довольно постоянна. Песня занимает широкий частотный диапазон (в среднем от $1,3 \pm 0,3$ до $8,2 \pm 0,7$ кГц).

Разнообразие вокальных компонентов, составляющих песню, чрезвычайно велико. Оно достаточно отчетливо делится на два класса, которые различаются по частотному диапазону, громкости исполнения и другим параметрам сигналов. Первый класс составляют типичные тоновые ноты, обладающие, как правило, ярко выраженной и часто довольно сложной частотной модуляцией. Все это достаточно громкие звуки, задающие звучание песни и образующие ее «акустическую основу». На слух эти звуки воспринимаются, как чистые или вибрирующие свисты, зачастую весьма мелодичные. Другой класс образуют очень тихие сигналы, зани-

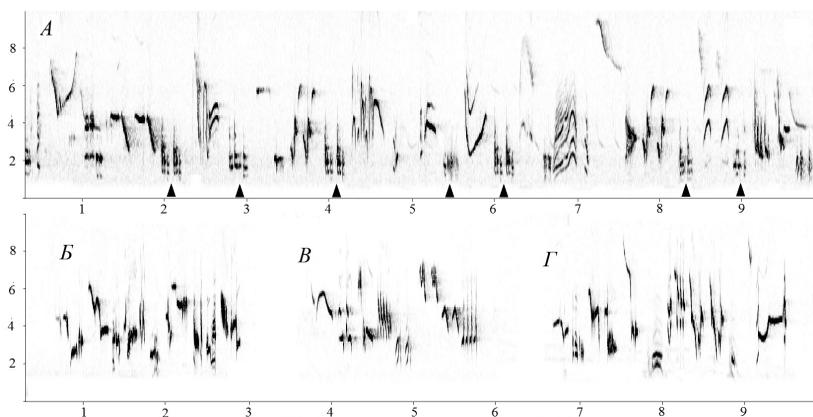


Рис. 1. Образец пения соловья-красношейки. А — фрагмент длинной песни; Б, В, Г — короткие песни. Треугольники — низкочастотные элементы.

мающие нижнюю часть частного диапазона песни (< 4 кГц) и обычно включающие несколько частотных составляющих. На рисунке 1 они обозначены черными треугольниками. На слух они воспринимаются как глухой и неразборчивый щebet или короткое чириканье. Своеобразие звучания песни красношейки возникает за счет упорядоченного чередования вокальных фрагментов, образованных сигналами разного класса.

Хотя продолжительность единичных песен варьирует в широких пределах, почти в половине случаев (49,5%) она составляет от 2 до 4 с, и почти 3/4 (73,2%) всех песен звучат от 2 до 6 с. Однако, наряду с короткими песнями (длительность < 10 с), красношейки иногда исполняют намного более протяженные и непрерывные песни, длительностью в некоторых случаях до 50–60 с. Хотя в случайной выборке длинные песни (> 10 с) составляют лишь 3 %, в некоторых ситуациях они исполняются регулярно.

Фразы представляют собой компонент следующего уровня организации песни сибирской красношейки. Фраза представляет собой стереотипный вокальный паттерн, который многократно повторяется по ходу пения данного самца в неизменном виде. Одна фраза содержит до 9 нот, которые всегда исполняются вместе друг с другом в одном и том же порядке. В пении красношейки именно фразы являются основными «единицами рекомбинации», то есть теми стереотипными паттернами, которые, сочетаясь друг с другом в том или ином порядке, создают все разнообразие вокализации данного исполнителя. Соответственно, любая единичная песня может быть описана, как последовательность, состоящая из разных фраз.

Ключевым структурным паттерном в репертуарах красношейки являются начальные фразы, всегда исполняемые в самом начале единичных песен. В одном репертуаре может быть от 9 до 15 разных начальных фраз. Их разнообразие намного уступает общему разнообразию всех фраз и типов песен, идентифицированных в записи данного самца. В результате после одной и той же начальной фразы может быть исполнена разная последовательность последующих фраз, то есть одна начальная фраза может служить как начало для разных единичных песен.

Важный вопрос состоит в том, насколько регулярно в пении отдельных самцов исполняются одинаковые последовательности фраз. Мы проанализировали последовательность исполнения фраз в пении одного самца, у которого удалось записать около 400 единичных песен. Самая протяженная последовательность включала 12 разных фраз и была повторена дважды. Менее протяженные последовательности повторялись чаще. Например, 3 разные последовательности, включающие 11 фраз, были повторены 9 раз. Медиана числа фраз в одной единичной песне равна 5. Последовательности такого состава были повторены в нашей выборке в общей сложности 60 раз — причем во всех шести проанализированных последовательностях (от 5 до 17 раз каждая).

Обращает на себя внимание, что лишь ограниченное число последовательностей были исполнены, как отдельные песни, разделенные четкими паузами. Относительно часто так исполнялись последовательности средней длины (число фраз 5 и 6). Большинство последовательностей имели продолжение, то есть составляли только часть от более длинных последовательностей (более длинных песен).

Таким образом проведенные нами исследования позволяют выделить следующие основные особенности рекламной песни у сибирского соловья-красношейки:

1) песня чрезвычайно разнообразна и изменчива. Некоторые индивидуальны репертуары включают свыше 200 фраз, содержащих не менее 500 нот. Склонность к импровизации в пении ярко выражена, поэтому разнообразие единичных песен, исполняемых данным самцом, по существу является бесконечным;

2) песня имеет ярко выраженную ветвящуюся структуру, когда одна и та же фраза может служить началом для разных последовательностей фраз. Ярче всего эта особенность проявляется в самом начале песни. Разнообразие начальных фраз, исполняемых в самом начале единичных песен, всегда очень ограничено (от 9 до 15 в одном репертуаре), что составляет резкий контраст с огромным разнообразием самих единичных песен;

3) в пении сибирского красношейки имеется значительное число повторяющихся (стереотипных) последовательностей фраз (до 10–12 фраз в одной последовательности). Такие последовательности состоят из вза-

имно ассоциированных фраз, которые обычно исполняются вместе в фиксированной очередности друг за другом;

4) последовательности фраз, начинающиеся от разных начальных слогов, содержат ограниченное число общих фраз. Одинаковые фразы по ходу исполнения одной последовательности почти никогда не повторяются;

5) лишь относительно небольшое число стереотипных последовательностей фраз исполняются как индивидуальные песни, ограниченные паузами. Именно такие конструкции наиболее полно соответствуют понятию «типов песен». В большинстве случаев эти фиксированные последовательности являются только начальной частью более протяженных конструкций. Например, последовательности фраз 1→2→153→154→155 была исполнена в общей сложности 15 раз, но как обособленная индивидуальная (единичная) песня — всего 3 раза.

Таким образом система песни сибирского красношейки имеет двойственную природу. Она характеризуется очень высокой изменчивостью, но содержит также повторяющиеся паттерны, многие из которых имеют довольно сложную структуру. В известной мере эти последние можно рассматривать, как аналоги «типов песен». Они представляют собой стереотипные вокальные конструкции, повторяются многократно во время пения данного самца, различаются по составу, то есть практически не содержат общих слогов. Принимая во внимание огромное разнообразие слогов в индивидуальном репертуаре и практически бесконечное число их возможных комбинаций друг с другом, возможность случайного повторения их длительных последовательностей представляется пренебрежимо малой. Очевидно, что такие повторения возможны только благодаря запоминанию последовательности исполнения слогов.

Наши исследования песни сибирского соловья-красношейки были поддержаны грантом РФФИ 16-04-01721.

Список литературы

- Иваницкий В.В. 2015. Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой // 14-я Межд. орнитол. конф. Сев. Евразии. 2. Докл. Алматы. С. 418–436.
- Liu Y., Chen G., Huang Q., Jia Ch., Carey G., Leader P., Li Y., Zou F., Yang X., Olsson U., Alström P. 2016. Species delimitation of the White-tailed Rubythroat *Calliope pectoralis* complex (Aves, Turdidae) using an integrative taxonomic approach // J. Avian Biol. Vol. 47. P. 899–910.
- Song G., Alström P., Zhang Y., Gao X., Gong H., Holt P., Quan Q., Yin Z., Lei F. 2013. Rediscovery of an enigmatic Chinese passerine, the Blackthroat *Calliope obscura*: plumage, vocalizations, distribution, habitat choice, nesting and conservation // J. Ornithol. Vol. 155. P. 347–356.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ
СИНТАКСИСА ПЕСНИ ЗАПАДНОЙ ЗЕЛЁНОЙ
ПЕНОЧКИ (*PHYLLOSCOPUS TROCHILOIDES
VIRIDANUS*)**

**А.А. Морковин¹, Н.С. Ковылов², И.М. Марова³,
В.В. Иваницкий³**

¹ Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

² Детская лаборатория науки и творчества «Что внутри?»

³ МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет

**VARIATION AND SYNTAX OF WESTERN GREENISH
WARBLER (*PHYLLOSCOPUS TROCHILOIDES
VIRIDANUS*) SONG**

**A.A. Morkovin¹, N.S. Kovylov², I.M. Marova³,
V.V. Ivanitskiy³**

¹ Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University

² Children's laboratory of science and creativity "What is inside?"

³ Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty

E-mail: a-morkovin@yandex.ru

Зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837) — широко распространённый в Евразии надвидовой комплекс, который включает 6 морфологически сходных, но хорошо различимых по песне форм. Для всех представителей комплекса характерно раздельное пение и большое разнообразие песенных элементов (Ковылов, 2012; Irwin, 2000; Alcaide et al., 2014). Западная зелёная пеночка *Ph. t. viridanus* — одна из двух форм, широко расселившаяся по лесной зоне Евразии: ее ареал охватывает восток Казахстана, Алтай, Западную Сибирь и Восточную Европу (Степанян, 2003). Песня отличается ускоренным темпом и сложной формой модуляции многих слогов. На всем ареале, за исключением его юго-восточной части, песенный репертуар ограничен небольшим числом типов песен, исполняемых практически в неизменном виде. Порядок элементов в песнях строго фиксирован, варьирует лишь число повторов некоторых из них. Полный вариант песни включает следующие части: запевку, основную часть, одну или две трели и пост-трель (последняя может отсутствовать). Обычны неполные песни, в которых опущены завершающие, или, реже, начальные элементы. Продолжительность отдельной песни составляет примерно 1,5–2,5 с, паузы между ними длятся 5–10 с. Несколько песен могут исполняться без промежутка, при этом

они, как правило, подвергаются сокращению (Goretskaia, Korbut, 2004; Ковылов, 2012). Последовательность слитно исполняемых песен мы называем вокальной композицией.

Цель настоящей работы — оценить индивидуальную и географическую изменчивость репертуаров западной зеленой пеночки, сравнить синтаксические особенности ее пения с другими формами надвидового комплекса, сделать предположения о путях эволюции песни.

Мы изучали записи песен, сделанные в нескольких удаленных частях ареала западной зелёной пеночки: Польше, Белоруссии, Центральной России (Московская и Калужская области), Южном Урале, Тюмени и Томске, Среднем Енисее. Большая часть фонограмм записана авторами работы; также использовали записи, предоставленные Фонотекой голосов животных им. Б.Н. Вепринцева, М.Я. Горецкой, Г. Нейбауром, М.В. Рахимбердиевой, Д.А. Шипилиной. Для количественного анализа избраны самцы, у которых записаны не менее 30 песен. В фонограмме каждого самца проводили подсчет различных типов песен, определяли порядок их исполнения. В общей сложности обработаны более 5000 песен.

Мы выявили 11 типов песни, репертуары отдельных самцов включали до 7 типов. Эти типы можно разделить на четыре группы (I–IV), отличающиеся запевкой и особенностями построения. Основная часть в песнях I и II групп начинается с двух (изредка — до 7) повторяющихся слогов, за которыми следуют 1–3 одиночных слога. Завершают основную часть два одинаковых слога (в одном типе — 1). В группе II все слоги сходны и частично совпадают, тогда как в группе I их состав более разнообразен: начальные слоги обычно не похожи на завершающие. Основная часть песни III группы также начинается с двух одинаковых слогов, последующие элементы остались неизвестными, т.к. песня встречалась лишь в сильно укороченном варианте. В песне группы IV основная часть образована исключительно неповторяющимися элементами.

В пределах группы I, 4 типа песен имеют одинаковое завершение основной части (например, типы IA1 и IA2, рис. 1), 5 типов — одинаковую трель и пост-трель. Другие трели и пост-трели строго специфичны для определенного типа. Таким образом, большинство элементов используются лишь в одном типе песен.

Ирвин (Irwin, 2000) выделяет в песнях зеленой пеночки устойчивые сочетания нот — «вокальные единицы», которые он считает основными единицами комбинаторики. У южных форм *trochiloides*, *ludlowi* и *obscuratus* им соответствуют мотивы — короткие стереотипные последовательности из нескольких нот. Песни этих форм состоят из 1–2 фраз — повторов одного мотива. В качестве вокальных единиц у формы *viridanus* Ирвин рассматривает песни. Как и мотив, песня западной зеленой пеночки

представляет собой устойчивую последовательность нот, но, на наш взгляд, она не может считаться элементарной единицей репертуара, аналогичной мотиву. Мы предполагаем, что песня западного подвида формировалась в результате устойчивого объединения нескольких фраз, образованных разными мотивов. Вероятно, неповторяющиеся элементы появились в ходе дальнейшей модификации отдельных слогов, связанной, в том числе, с ускорением темпа песни.

Сходный процесс объединения песенных единиц происходит при образовании вокальных композиций. В репертуаре западной зеленой пеночки встречаются практически все возможные комбинации из двух песен и значительное число трехсоставных вариантов. Однако частота использования тех или иных комбинаций неодинакова: большинство из них исполняются редко, и лишь немногие составляют значительную долю в пении самцов. Следовательно, объединение песен в композиции происходит неслучайным образом. Соотношение типов песен и образуемых ими композиций демонстрировало значительный индивидуальный разброс, что, вероятно, свидетельствует о роли импровизации или индивидуальных предпочтений самцов. В то же время, в этих соотношениях прослеживаются и географические различия. Так, в пении пеночек южноуральской популяции композиции из двух и более песен крайне редки; в Центральной России они весьма обычны и могут преобладать в пении. Различия могут проявляться и в меньшем масштабе: так, при сравнении репертуаров в нескольких районах Центральной России, разнесенных примерно на 200 км, мы обнаружили, что территориальные группировки самцов различались по преобладающим композициям. Создается впечатление, что самцы перенимают друг у друга одну–две композиции для использования в качестве «основных», и чередуют их с набором собственных «излюбленных» вариантов.

Важная черта синтаксиса вокальных композиций состоит в том, что переход от одной песни к другой всегда осуществляется через одну и ту же последовательность нот (рис. 1). К примеру, самец исполняет первую песню композиции в неполном варианте (на рис. 1а — композиция IA2' не содержит пост-трели). Тогда в его репертуаре отсутствуют композиции с тем же составом и порядком песен, где данная песня исполнялась бы полностью или, напротив, сокращалась в большей степени. При этом в других композициях та же песня может исполняться по-иному — с большей или меньшей степенью полноты (песня IC' на рис. 1а–в). Таким образом, внутри композиции переход от одной песни к другой следует тому же принципу, что и переход между фразами в отдельной песне — в обоих случаях фиксируется определенная последовательность слогов. Особый механизм, который задавал бы последовательность песен как таковых, у

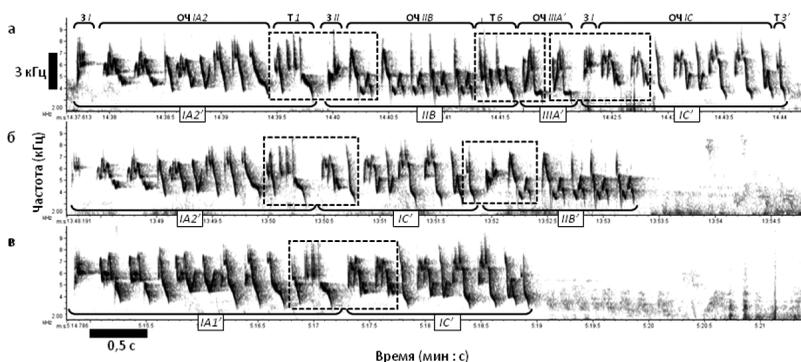


Рис. 1. Примеры вокальных композиций в пении самца 17-125 (Москва, 2017 г.)

а — композиция из 4 песен (IA2', IB, IIIA', IC'). Подписи снизу — индексы песен (римская цифра в начале индекса обозначает группу типов; знаком «'» отмечены неполные песни). Подписи сверху — индексы частей песен (3 — запевка, ОЧ — основная часть песни, Т — трель; знаком «'» отмечены неполные части).

б — композиция из трех песен (IA2', IC', IB').

в — композиция из двух песен (IA1', IC').

Пунктирными рамками выделены фиксированные последовательности элементов, через которые происходит переход от одной песни к другой. В репертуаре конкретного самца такие последовательности специфичны для композиций определенного состава.

зеленой пеночки, по-видимому, отсутствует. В противном случае переход между песнями внутри композиций мог бы происходить через разные последовательности элементов (Weiss, 2014).

В отличие от элементов отдельной песни, всегда следующих в неизменной последовательности, комбинаторика песен в вокальных композициях происходит достаточно свободно. Тем самым западная зелёная пеночка демонстрирует способности к сложному нелинейному синтаксису. Разнообразие последовательностей фраз может служить критерием при выборе партнеров самками (Оканова, 2004): возможно, это служит одним из стимулов к образованию вокальных композиций. Также не исключено, что те или иные композиции служат индивидуальными или популяционными маркерами.

Объединение песен в композиции позволяет увеличить число и разнообразие элементов, исполняемых за единицу времени. Такая интенсификация может поддерживаться половым отбором, а также играть роль в

территориальных взаимодействиях (Горецкая, 2013). С другой стороны, из-за того, что комбинирование обычно сопровождается сокращением песен, формирование устойчивых вокальных композиций ведет к утрате песенных элементов. Так, в Московской области в 2017 г. тип 1В обычно использовался в начале композиции из двух песен. Он ни разу не включал завершающей пост-трели, обычной в южно-уральской популяции, где этот тип исполнялся отдельно. Постепенно укорачиваясь, песни в устойчивых композициях могут утрачивать самостоятельность и в конечном итоге включаться в состав других песен. Такой процесс может быть одной из причин сравнительно бедного репертуара западной зеленой пеночки.

Для западной зелёной пеночки не характерны вокальные программы (фиксированные последовательности исполнения типов песен), собственные, например, голосистой и корольковой пеночкам (Иваницкий, Марова, 2010; Иваницкий и др., 2011). Если внутри вокальных композиций последовательность песен проявляет устойчивость (по крайней мере, в пении конкретного самца), то порядок исполнения самих композиций в подавляющем большинстве случаев не отличается от случайного. С другой стороны, у части самцов мы обнаружили статистически значимую тенденцию к повторению одинаковых композиций, или, напротив, избеганию такого повторения. Использование вокальных программ также способствовало бы избеганию частых повторов одной и той же песни. Но, поскольку вокальный репертуар изучаемой формы не слишком богат, другие особи, вероятно, способны быстро оценить его независимо от порядка исполнения песен.

Ирвин (Irwin, 2000) описывает эволюцию песни зелёной пеночки как постепенное усложнение, которое проявилось независимо как в восточной, так и в западной группе форм; рост разнообразия песенных элементов он связывает с усилением полового отбора. Однако у формы *viridanus* наибольшее разнообразие песни характерно для юго-востока ареала; на остальной территории число типов песен невелико. По-видимому, процесс усложнения песни не был линейным: при расселении по западу Сибири и востоку Европы зелёная пеночка утратила высокое разнообразие песен, характерное для более древних популяций. Можно предположить, что обеднение репертуара связано с быстрыми темпами расселения и «эффектом основателя». Утрате разнообразия способствует и склонность к копированию вокальных конструкций, часто исполняемых соседями: при этом, редкие типы песен копируются менее охотно и в результате могут быть утрачены популяцией. Стремление к обогащению репертуара через комбинирование песенных типов также ведет к утрате элементов, так как такое объединение обычно сопровождается сокраще-

нием песен. Не исключено, что эти процессы отчасти компенсируются появлением новых элементов в результате импровизации и ошибок копирования. Возможно, в результате таких нововведений возникли группы сходных песен с частично совпадающей основной частью. Но, по-видимому, появление новых типов происходит редко, а их закрепление в популяции осложняется тем, что другие самцы преимущественно копируют широко используемые варианты.

Список литературы

- Горецкая М.Я., 2013. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию? // Зоол. ж. Т. 92. № 6. С. 718–730.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., 2010. К проблеме вокальной памяти у певчих птиц: сверхсложные акустические конструкции в песне корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*) // Докл. РАН. Т. 432. № 3. С. 426–429.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М. 2011. Контрасты синтаксиса в рекамном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, *Sylviidae*) // Докл. РАН. Т. 438. № 4. С. 570–573.
- Ковылов Н.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus*) зеленых пеночек в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования? // Зоол. ж. Т. 91. № 6. С. 702–713.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига. 808 с.
- Alcaide M., Scordato E.S.C., Price T.D., Irwin D.E. 2014. Genomic divergence in a ring species complex // Nature. Vol. 511. No. 7507. P. 83–85.
- Goretskaia M.J., Korbut V.V. 2004. Song structure variability in three *Phylloscopus* species: Willow Warbler (*Ph. trochilus acredula*), Wood Warbler (*Ph. sibilatrix*), and Greenish Warbler (*Ph. trochiloides viridanus*) // Орнитология. Вып. 35. С. 55–63.
- Irwin D.E. 2000. Song variation in an avian ring species // Evolution. Vol. 54. No. 3. P. 998–1010.
- Okanoya K. 2004. The Bengalese Finch: A Window on the Behavioral Neurobiology of Birdsong Syntax // Annls N. Y. Acad. Sci. Vol. 1016. No. 1. P. 724–735.
- Weiss M., Hultsch H., Adam I., Scharff C., Kipper S. 2014. The use of network analysis to study complex animal communication systems: a study on nightingale song // Proc. Roy. Soc. London. B: Biol. Sci. Vol. 281. No. 1785. P. 20140460.

**СИМБИОТОПИЯ ТРЕХ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ
ОЧКОВЫХ ПЕНОЧЕК (КОМПЛЕКС *PHYLLOSCOPUS*
(*SEICERCUS*) *BURKII*) В ГОРАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО
КИТАЯ: ОТСУТСТВИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ
СЕГРЕГАЦИИ И МЕЖВИДОВОЙ
ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТИ**

А.С. Опаев, Ю.А. Колесникова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**LACK OF HABITAT SEGREGATION AND NO
INTERSPECIFIC TERRITORIALITY IN THREE
SYNTOPIC CRYPTIC SPECIES OF THE
PHYLLOSCOPUS (SEICERCUS) BURKII COMPLEX
IN CENTRAL CHINA**

A.S. Opaev, Yu. A. Kolesnikova

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of
Sciences*

E-mail: aleksei.opaev@gmail.com

Идея о том, что два и более близких вида не могут сосуществовать в одном биотопе, если между ними нет минимальных различий в использовании ресурсов, в экологии утвердилась, начиная с пионерных работ Г.Ф. Гаузе (Gause, 1934). Применительно к птицам, одним из главных лимитирующих факторов считается пища. Во всяком случае, различия в кормовом поведении и трофических нишах выявлены у многих симпатрических видов пернатых, относящихся к одному роду: например, дроздов *Catharus* (Dilger, 1956), шипоклювок *Acanthiza* (Bell, Ford, 1986), каменок *Oenanthe* (Kaboli et al., 2007) и пеночек *Phylloscopus* (Батова, 2011).

Снизить конкуренцию (в том числе — трофическую), помимо различий в трофических нишах, помогает пространственная сегрегация. У птиц она достигается двумя главными способами. Во-первых, это использование разных микробиотопов, как, например, у близких видов пастушков *Laterallus* (Depino, Areta, 2017), поползней *Sitta* (Yousefi et al., 2017), камышевок *Acrocephalus* (Квартальнов, 2005), а также славков *Sylvia* и пеночек *Phylloscopus* (Cody, 1978). Во-вторых, это межвидовая территориальность, при которой самцы защищают свои участки от особей не только своего, но и близких видов. Среди мелких воробьиных птиц такой тип межвидовых отношений также не редок (Иваницкий, 1986; Murray, 1971; Cody, 1978; Losin et al., 2016).

У близких сестринских видов чаще выявляется сегрегация по микробиотопами или межвидовая территориальность. А для филогенетически более далеких форм, относящихся к одному или нескольким близким родам, более характерны различия в кормовом поведении и трофических нишах.

Насколько нам известно, для всех пар/групп близких сестринских видов в зонах симпатрии были выявлен либо тот, либо другой, либо даже оба сразу способа пространственной сегрегации (различия в микробиотопах и/или межвидовая территориальность). В данной работе мы рассматривает необычный случай симбиотопического обитания трех чрезвычайно близких и внешне почти неразличимых видов очковых пеночек (комплекс *Phylloscopus (Seicercus) burkii*). В отличие от прочих изученных видов, нам не удалось выявить у них ни межвидовой территориальности, ни явных различий в микробиотопах.

Материал и методы

Комплекс очковых пеночек — это группа из не менее, чем 6 близких криптических (т.е. почти не различимых морфологически) видов пеночек. Они живут в Гималаях (два вида) и прилегающих горах Центрального Китая (4 вида). Видовые различия выражены, в основном, в структуре ДНК и рекламной песни (Alström, Olsson, 1999; Martens et al., 1999, 2003; Packert et al., 2004). Тем не менее, пение некоторых видов очень сходно. В большинстве случаев симпатрические виды очковых пеночек полностью или частично разобщены по высотным поясам. Однако, в некоторых невысоких горных системах, особенно покрытых деградированным вторичным лесом, в одном биотопе могут обитать до трех видов (Martens et al., 2003, 2011). Именно такая ситуация сложилась в заповеднике Хупиньшань (провинция Хунань, Центральный Китай). Здесь мы изучали этих птиц на стационаре Динпинг в мае–июне 2016 г., а предварительные данные получены в сезоны 2013 и 2014 гг. В окрестностях Динпинга, на высоте 1800 м н.у.м., произрастает невысокий вторичный лиственный лес возрастом около 20–40 лет. В этой местности совместно обитают три вида — сероголовая очковая пеночка *Phylloscopus tephrocephalus*, очковая пеночка Мартенса *Ph. omeiensis* и очковая пеночка Бианки *Ph. valentini*. Все они чрезвычайно сходны морфологически и с большим трудом различимы даже в руках. По особенностям пения выделяется пеночка Бианки. А вокализация двух других видов весьма сходна, для их различения «на слух» требуется опыт.

Для оценки возможной микробиотопической сегрегации мы проводили учеты птиц на маршруте длиной 7,2 км. Маршрут состоял из двух частей (3,7 и 3,5 км). На первой из них (точки 1–17 на рис. 1а) мы учиты-

вали птиц 24 и 25 мая 2016 г. А на второй (точки 18–40) — 21, 29 и 30 мая 2016 г. Во время учета картировали положение каждого поющего самца с точность до 10 м. Кроме того, мы широко использовали трансляцию видовой песни через динамик, что в ряде случаев позволяло выявить ранее молчавших самцов. Для дальнейшего анализа использовали максимально зафиксированную численность. В начале июня мы выбрали на маршруте 40 точек с таким расчётом, чтобы не далее 20 м от каждой из них пел хотя бы один самец. Точки выбирались так, чтобы захватить большинство учтенных самцов всех трех видов. Не далее 20 м от каждой точки мы выбирали полигон площадью около 50 м² (квадрат 7 × 7 м), для которого делали простейшее геоботаническое описание. Отмечали либо рассчитывали: (1) количество деревьев и (2) кустарников; (3) медиану диаметра всех стволов толщиной более 5 см на высоте груди; (4) высоту деревьев оценивали визуально (5, 10 либо 15 м); (5) визуально отмечали покрытие кустарников (с точностью до 10%) и (6) травянистого яруса (с точностью до 10%). Кроме того, мы классифицировали каждую точку как опушка (лесной участок, граничащий с поляной или полем) или лес.

Мы проводили эксперименты с трансляцией для изучения межвидовой территориальности. Самцам всех трех видов проигрывали кон- и гетероспецифические песни. Количество проведенных предъявлений конспецифичного пения: *Ph. tephrocephalus* — 15, *Ph. omeiensis* — 23, *Ph. valentini* — 8. Что касается предъявлений гетероспецифичного пения, то самцам *Ph. tephrocephalus* проигрывали записи *Ph. omeiensis* 8 раз и *Ph. valentini* — 2 раза; самцам *Ph. omeiensis* предъявляли пение *Ph. tephrocephalus* 10 раз, а *Ph. valentini* — 7; реакцию *Ph. valentini* на трансляцию песен *Ph. tephrocephalus* изучали в 3 экспериментах, а на *Ph. omeiensis* — в 10.

Статистическая обработка проведена в среде программирования R 3.4.2 (R Core Team, 2017). Для изучения межвидовых различий в микробиотопах, а также зависимости пространственного распределения самцов данного вида от двух других, использовали обобщенные линейные модели (GLM: general linear model).

Результаты и обсуждение

На учетном маршруте мы учли 72 самца, из них 23 (31,9%) были *Ph. tephrocephalus* (3,19 самца/км), 35 (48,6%) — *Ph. omeiensis* (4,89 самца/км) и 14 (19,5%) — *Ph. valentini* (1,94 самца/км) (рис. 1а).

Из 72 самцов 66 были отнесены к одной из 40 описанных нами точек. Чаще всего в одной точке был отмечен только один самец данного вида. Однако, в трех точках мы учли по два самца *Ph. tephrocephalus*, а в двух — по два *Ph. omeiensis*. Количество разных видов в одной точке

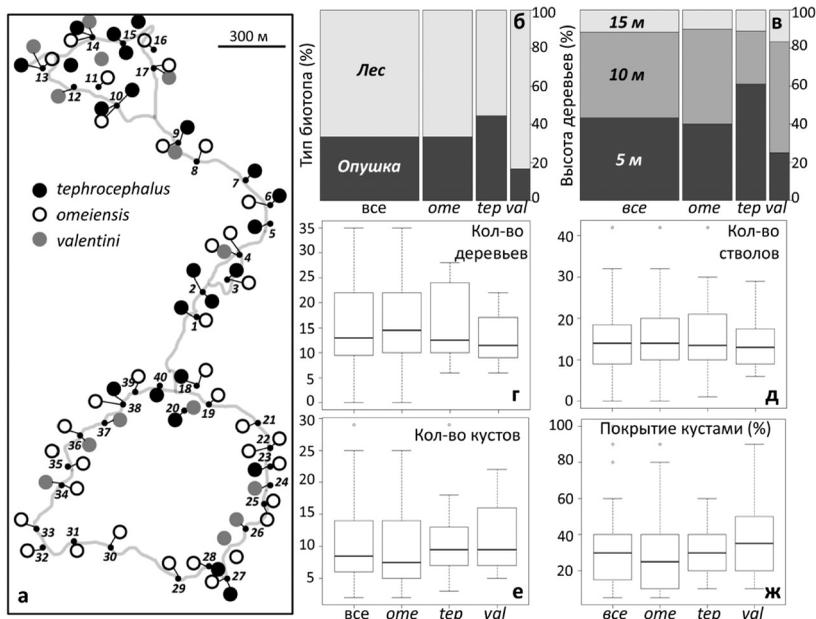


Рис. 1. а — распределение самцов трех видов очковых пенок по учетному маршруту, показанному серой линией; номерами обозначены точки, где проводили геоботаническое описание. На графиках показано распределение всех точек (все) и точек, где учтены самцы *Ph. omeiensis* (*ome*), *Ph. tephrocephalus* (*tep*) и *Ph. valentini* (*val*) по типам биотопов (б) и высоте деревьев (в). Также приведены медианы, квартили и разброс значений для количества деревьев (г), количества стволов диаметром >5 см (д), количества кустарников (е) и покрытия (%) кустарникового яруса (ж) в этих четырех группах точек. Черные линии соединяют точки и тех самцов, которых мы считали относящимися к этим точкам.

варьировали от 1 до 3 (медиана 1). Немаловажно, что в трех точках мы зафиксировали одновременное присутствие всех трех видов (рис. 1а). Причем в двух из них самцы каждого вида подлетали к установленному в одном месте динамику с интервалом в несколько минут, по мере того, как мы последовательно включали трансляцию пения того или другого вида.

Присутствие в данной точке *Ph. tephrocephalus* не влияло на наличие или отсутствие в этих точках самцов *Ph. omeiensis* (GLM: $z = -1,09, p = 0,28$) и *Ph. valentini* (GLM: $z = -0,96, p = 0,34$). Аналогично, пространственное

распределение *Ph. omeiensis* и *Ph. valentini* на учетном маршруте не зависело друг от друга (GLM: $z = -1,55$, $p = 0,12$).

Анализ показал, что распределение по маршруту самцов каждого из трех видов не было связано ни с одним из изученных геоботанических параметров (GLM: $p > 0,05$). Однако мы заметили некоторые, хотя и статистически недостоверные, тенденции. Прежде всего, *Ph. tephrocephalus* был более характерен для опушек, в то время как *Ph. valentini* — вид более лесной (рис. 16). Кроме того, самцы *Ph. omeiensis* чаще отмечались в точках с минимальным развитием кустарникового яруса, а *Ph. valentini* предпочитали более «закустаренные» биотопы (рис. 1е–ж).

Результаты экспериментов с трансляцией пения оказались однозначными. При предъявлении конспецифичной песни все самцы активно реагировали на нее, подлетая к динамику и перелетая около него. Совершенная иная ситуация сложилась для всех вариантов трансляции гетероспецифических песен. Самцы каждого из трех видов совсем не реагировали на пение двух других. Они не подлетали к динамику, а их поведение заметным образом не менялось. Любопытны эксперименты по последовательному включению в одной и той же точке пения всех трех видов (в двух точках). Наблюдалась, к примеру, следующая ситуация. При включении записи пения *Ph. valentini* самец этого вида подлетел к динамику и активно пел. Затем мы выключили эту запись, сменив ее через несколько минут трансляцией пения *Ph. omeiensis*. В свою очередь самец *Ph. omeiensis*, до того молчавший, вдруг запел, и подлетел к динамику. Затем и этот эксперимент был прекращен, и включена запись *Ph. tephrocephalus*. Уже третий самец, на этот раз *Ph. tephrocephalus*, объявился, подлетев к динамику, находившемуся все время в одном и том же месте.

Таким образом, наше исследование показало, что три обитающих симбиотопично вида очковых пеночек не разделяются по микробиотопам, сплошь и рядом обитая бок о бок. Межвидовой территориальности у них, судя по всему, нет: самцы активно реагируют лишь на конспецифичное пение, но не обращают внимания на трансляцию песен другого вида. Агрессивных взаимодействий между разными видами мы также не наблюдали. Таким образом, перед нами не вполне обычная ситуация, когда близкие сестринские криптические виды птиц, обитая симбиотопично, ведут себя подобно дальним родственникам, как, например, пеночки теньковка *Ph. collybita* и весничка *Ph. trochilus* в подмосковном лесу. Вопреки существующим концепциям конкурентного исключения, очковые пеночки не делят пространство (и, вероятно, ресурсы), успешно при этом сосуществуя.

Изученная ситуация, таким образом, скорее соответствует нейтральной теории биоразнообразия. Согласно этой, относительно новой кон-

цепции, особи всех видов одного трофического уровня могут не отличаться пищевыми предпочтениями и иметь равные шансы к выживанию и размножению (Hubell, 2001; Rosindell et al., 2011). Иными словами, близкие виды со сходными или идентичными кормовыми и иными потребностями могут обитать совместно, не вытесняя друг друга, как то постулирует классическая теория.

Благодарности

За помощь в организации и проведении полевых исследований мы благодарим сотрудников заповедника Хупиньшань: Мейши Лю (Meishi Liu), Джу Кан (Zujie Kang) и Шуронг Тиан (Shurong Tian). Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ №11-04-00903-а.

Список литературы

- Батова О.Н. 2011. Выбор кормовых приемов у пеночек (*Phylloscopus*) // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 314–321.
- Иваницкий В.В. 1986. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоол. позв. Т. 14. С. 127–180.
- Квартальнов П.В. 2005. Структура сообщества камышевок юга России. Автореф. дис... канд. биол. н. М. 24 с.
- Alström P., Olsson U. 1999. The golden-spectacled warbler: a complex of sibling species from Sichuan Province, China // Ibis. Vol. 141. P. 545–568.
- Bell H.L., Ford H.A. 1986. A comparison of the social organization of three syntopic species of Australian thornbill, *Acanthiza* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 19. P. 381–392.
- Cody M.L. 1978. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden // Ecol. Monogr. Vol. 48. P. 351–396.
- Depino E.A., Areta J.I. 2017. Ecological segregation and vocal interactions in two sympatric *Laterallus* crakes // J. Ornithol. Vol. 158. P. 431–441.
- Dilger W.C. 1956. Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla* // Wilson Bull. Vol. 68. P. 171–199.
- Gause G.F. 1934. The struggle for existence. Baltimore. 163 p.
- Hubbell S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton Univ. Press.
- Kaboli M., Aliabadian M., Prodon R. 2007. Niche segregation, behavioural differences, and relation to morphology in the Iranian syntopic wheatears: the northern wheatear *Oenanthe oenanthe libanotica* and mourning wheatear *O. lugens persica* // Life Env. Vol. 57. P. 1370–148.
- Losin N., Drury J.P., Peiman K.S., Storch C., Grether G.F. 2016. The ecological and evolutionary stability of interspecific territoriality // Ecol. Let. Vol. 19. P. 260–267.
- Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Y.-H. 1999. The golden-spectacled warbler *Seiurus burkii* a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae). Part 1 // Zool. Abh.

- (Dresd.) Vol. 50. P. 282–327.
- Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Y.-H.* 2003. Methods of systematic and taxonomic research on passerine birds: The timely example of the *Seicercus burkii* complex (Sylviidae). Part 2 // *Bonner Zool. Beitr.* Vol. 51. P. 109–118.
- Martens J., Tietze D.T., Päckert M.* 2011. Phylogeny, biodiversity, and species limits of passerine birds in the Sino-Himalayan region – a critical review // *Ornithol. Monogr.* Vol. 70. P. 64–94.
- Murray B.G.* 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds // *Ecology.* Vol. 52. P. 414–423.
- Päckert M., Martens J., Sun Y.-H., Veith M.,* 2004. The radiation of the *Seicercus burkii* complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics // *Org. Div. Evol.* Vol. 4. P. 341–364.
- R Core Team.* 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // Vienna. <https://www.r-project.org>.
- Rosindell J., Hubbell S.P., Etienne R.S.* 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten // *Trend Ecol. Evol.* Vol. 26. P. 340–348.
- Yousefi M., Kaboli M., Eagderi S., Mohammadi A., Rezaei A., Nourani E.* 2017. Micro-spatial separation and associated morphological adaptation in the original case of avian character displacement // *Ibis.* Vol. 159. P. 883–891.

**СВЯЗЬ ЖАВОРОНКОВ (ALAUDIDAE)
С МЕСТООБИТАНИЯМИ В ПОЛУПУСТЫНЕ
ЗАВОЛЖЬЯ**

М.Л. Опарин, О.С. Опарина, А.Б. Мамаев

*Саратовский филиал ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН*

**HABITAT USE OF LARKS (ALAUDIDAE) IN THE
SEMIDESERT OF THE TRANS-VOLGA REGION**

M.L. Oparin, O.S. Oparina, A.B. Mamaev

*Saratov branch A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS
E-mail: oparinml@mail.ru*

Данные дистанционного зондирования широко применяются во многих научных областях: географии, океанографии, гидрологии, геологии, при изучении природных ресурсов отдельных регионов, стран и Земли в целом, картировании земной поверхности, контроле окружающей среды. Некоторые специалисты используют космоснимки среднего разрешения Landsat7 для дифференциации местообитаний охотничьих млекопитающих и птиц (Данилов, 2011; Добрынин, 2011; Елсаков, 2011). В зоологических исследованиях космические и/или аэроснимки высокого разрешения также используются, в частности, для исследования распространения животных, оставляющих на местности заметные следы своего пребывания: бобров, наземных беличьих, северного оленя и др. (Алейников, 2011; Гершензон и др., 2011; Елсаков, 2011; Колесников и др. 2011). Намного меньше работ, в которых снимки используются специалистами по животным, не оставляющим видимых следов своего пребывания (Куликова, 2011; Дистанционные..., 2011). К одной из таких работ относится наше исследование, которое посвящено дистанционной оценке связей с местообитаниями различных видов жаворонков. Пригодность местообитаний для того или иного вида жаворонков обусловлена, в первую очередь, различиями в почвенно-растительном покрове. Так, например, степной жаворонок предпочитает растительные ассоциации с высоким проективным покрытием, а серый жаворонок — с низким.

Работа проводилась в Джанибекском и Бокейординском районах Западно-Казахстанской области республики Казахстан на двух ключевых участках. В работе оценивалась возможность изучения связи распределения плотности населения различных видов жаворонков с гнездовыми местообитаниями, дешифрованными с использованием космоснимков высокого разрешения, наземных геоботанических описаний и учетов птиц

на маршрутах с переменной шириной учетной полосы. Анализ неоднородности изображения на снимке выполнялся с помощью кластерного анализа в программе ILWIS (алгоритм Heckbert quantization) с использованием трех растров в качестве переменных: снимки в инфракрасном и красном каналах и NDVI. Связь численности отдельных видов жаворонков с долей конкретных растительных ассоциаций в полосе учетных маршрутов с радиусом 150 м устанавливалась с помощью корреляционного анализа и аппроксимации эмпирических распределений теоретическими. Установлена достоверная связь распределения четырех видов жаворонков, обитающих в заволжской полупустыне Прикаспийской низменности, с определенными растительными ассоциациями, которые они предпочитают использовать в качестве гнездовых станций.

Район исследований расположен на северо-западе заволжской части Прикаспийской низменности, в пределах двух природно-геоморфологических районов: 1) бессточной суглинистой Джаныбекской полупустынной равнины; 2) Арал-сорской озёрно-солончаковой депрессии. Эти территории характеризуются пёстрым почвенно-растительным покровом и выраженным мезо- и микрорельефом, который определяет распределение атмосферного увлажнения, и как следствие, уровень засоленности почвы.

Ранее в наших работах охарактеризовано распределение жаворонков по местообитаниям в прикаспийской полупустыне Заволжья на основе маршрутных учетов в гнездовой период и среднемасштабных карт растительности и почв, а также наземных геоботанических описаний (Опарин и др., 2013, 2014, 2015). Изучение распределения гнездовых пар жаворонков по местообитаниям с привлечением данных дистанционного зондирования (ДЗ) проведено в период с 2014 по 2017 г. В эти годы с середины мая по начало июня выполнены пешие учётные маршруты, на которых встречены 4 вида жаворонков (*Alauda arvensis*, *Melanocorypha calandra*, *M. leucoptera*, *Calandrella rufescens*). Учетные маршруты были фиксированы в пространстве при помощи GPS навигаторов, ежегодно обследовали одни и те же трансекты. Плотность распределения поющих самцов, а по ним и ориентировочное количество гнездящихся пар, определяли маршрутным методом с переменной шириной учётной полосы (Равкин, Челинцев 1990; Бибби и др., 2000) в сезон гнездования воробьиных птиц. Учёты жаворонков осуществляли в утренние и предзакатные часы. Регистрировали поющих самцов и их видовую принадлежность. Длина каждого маршрута около 1000 м, причем расстояние между параллельными маршрутами не было ближе 250–300 м. Учёты проводили постоянные учетчики в разных направлениях, чтобы избежать пересечения маршрутных путей. Расчеты плотности выполняли по методу, пред-

ложенному Н.Г. Челинцевым (Равкин и др., 1985).

При изучении зависимости численности отдельных видов жаворонков от почвенно-растительной структуры ключевых участков нами, помимо наземных исследований, были использованы данные, полученные при дешифрировании космоснимков высокого разрешения. В работе использовались детальные многозональные космоснимки с пространственным разрешением 2 м со спутникового аппарата Pleiades, выполняющего съемку в синем (0,43–0,55 мкм), зеленом (0,49–0,61 мкм), красном (0,60–0,72 мкм) и ближнем инфракрасном (0,79–0,95 мкм) каналах спектра. Площадь покрытия снимком составляет 25 км². Анализ неоднородности изображения на снимке выполнялся с помощью кластерного анализа в программе ILWIS (алгоритм Heckbert quantization) с использованием трех растров в качестве переменных: снимки в инфракрасном, красном каналах и NDVI. Всего, таким образом, было проанализировано 17 учетных маршрутов на ключе Арал-сор общей длиной 15 178 м и 11 маршрутов на ключе Борси — 10 888 м. На ключе Арал-сор учеты жаворонков выполнены в 2016 и 2017 гг., а на ключе Борси в 2014 и 2017 гг. С учетом повторов общая длина учетных трансект на ключе Арал-сор составила 30 356 м, а на ключе Борси — 21 766 м. Дешифрирование растительности выполнялось вдоль каждого учетного маршрута в полосе 150 м по обе стороны от него.

Для оценки связи численности разных видов жаворонков и площади различных растительных сообществ на учетных маршрутах рассчитаны коэффициенты корреляции в программе Microsoft Excel 2010 и представлены точечные диаграммы, для построения которых проведена сортировка аргументов по оси X (доля сообщества в растительном покрове маршрута) от минимального к максимальному значению. Полученные кривые были аппроксимированы полиномиальными распределениями первой и второй степени. Для каждой диаграммы получены уравнения линии тренда и величина достоверности аппроксимации (R^2), то есть приближения теоретической линии к эмпирической. На ключевом участке Арал-сор, где для оценки корреляционной зависимости использовано 17 маршрутов, на 5%-ном уровне значимы коэффициенты корреляции, если они превышают 0,482, а на 1%-ном уровне — если больше 0,606. На ключевом участке Борси, где использовано 11 маршрутов, коэффициент корреляции значим на 5%-ном уровне, если он превышает 0,602, а на 1%-ном уровне — если он больше 0,735 (Доспехов, 1985).

При проведении аппроксимации эмпирических распределений количества жаворонков в зависимости от доли различных биотопов на полосе учетных маршрутов получены значительные совпадения эмпирических распределений полиномам первой и второй степени, что отражает

величина параметра R^2 , достигающего в отдельных случаях значения равного 0,91 и не опускающегося ниже 0,41. Графики аппроксимации эмпирических распределений теоретическими на ключевом участке Борси построены по данным на 11 маршрутах. Графики аппроксимации эмпирических распределений теоретическими на ключевом участке Арал-сор, построены по данным на 17 маршрутах.

В результате анализа материалов, полученных с помощью маршрутных учетов жаворонков и дешифрирования крупномасштабных космонимков с разрешением 2 м на ключах Борси и Арал-сор, для степного жаворонка, серого и белокрылого жаворонков найдены корреляционные зависимости количества отдельных видов жаворонков от долей различных биотопов на полосах учетных маршрутов от высокого до среднего уровня значимости, как положительные, так и отрицательные (табл. 1, 2).

Для полевого жаворонка установлена полная зависимость его приуроченности в полупустыне казахстанской части Прикаспийской низмен-

Таблица 1.

Корреляции между числом жаворонков на учетных маршрутах и долей участка ассоциации в растительном покрове учетных маршрутов (Борси на 11 маршрутах)

Местообитания	Виды жаворонков		
	Степной	Серый	Белокрылый
Спирейники густое разнотравно-злаковое сообщество на лугово-каштановых почвах	0,74	-0,62	-0,45
Густое разнотравно-злаковое сообщество на лугово-каштановых почвах	0,21	-0,64	-0,15
Разреженное дерновинно-злаково-пижмовое сообщество на светло-каштановых почвах	-0,70	0,15	0,09
Острцово-пижмово-житняковое сообщество на солонцеватых светло-каштановых почвах	-0,35	0,31	0,65
Разреженное прутняково-чернополынное сообщество на солонцах	0,08	0,4	0,38
Оголенная поверхность (такрывидная) на солонцах	-0,36	0,73	-0,10

Примечание: темной заливкой обозначены статистически значимые коэффициенты корреляции.

Таблица 2.

Корреляции между числом жаворонков на учетных маршрутах и долей участия выделов ассоциаций в растительном покрове учетных маршрутов (Арал-сор на 17 маршрутах)

Местообитания	Виды жаворонков		
	Степной	Серый	Белокрылый
Слабо сбитая полынно-злаковая полупустынная растительность на солонцеватых почвах	0,58	-0,09	-0,62
Средне сбитая полынно-злаковая полупустынная растительность на солонцеватых почвах	-0,55	0,23	0,61
Биоргунно-однолетниковая на солонцах с накипными лишайниками	0,4	-0,56	-0,51
Полынная на бурых солонцеватых почвах	0,63	0,03	-0,51
Сильно сбитая полынно-злаковая полупустынная растительность на солонцеватых почвах	-0,58	0,25	0,81
Дерновинно-злаковая растительность балок и западин на солонцовом комплексе	-0,43	0,60	0,42
Залежная растительность	0,13	-0,46	-0,38

Примечание: темной заливкой обозначены статистически значимые коэффициенты корреляции.

ности к лиманным понижениям, занятым пырейниками. Вне этого местообитания полевой жаворонков в аридных условиях казахстанской части заволжской полупустыни не встречается.

Нами обнаружены статистически значимые связи плотности населения трех видов жаворонков со структурой растительного покрова.

Таким образом, мы, на основе использования космоснимков высоко-го разрешения для дешифрирования выделов растительных ассоциаций, с использованием статистических методов, показали тесную связь распределения четырех видов жаворонков, обитающих в заволжской полупустыне Прикаспийской низменности, с определенными растительными ассоциациями, которые они предпочитают использовать в качестве гнездовых стадий.

Продолжение этих исследований позволит нам составить алгоритм оценки пригодности территории конкретных ландшафтно-экологических

районов для обитания тех или иных видов позвоночных с использованием спектрально-аналитических спутниковых снимков Landsat8 среднего разрешения (30 м).

Работа выполнена при поддержке РФФИ грант: 16-05-00488 (50%) и плановой научной темы СФ ИПЭЭ РАН № 0109-2018-00010 (50%).

Список литературы

- Алейников А.А.* 2011. Современные геоинформационные системы и космоснимки высокого разрешения в исследовании бобровых ландшафтов // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 3.
- Бибби К., Джонс М., Марсен С.* 2000. Методы полевых экспедиционных исследований // Исследования и учеты птиц. М.: Союз охраны птиц России. 186 с.
- Гершензон О.Н., Кучейко А.А., Евтушенко Н.В.* 2011. Использование данных дистанционного зондирования для защиты беломорской популяции гренландского тюленя // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 18.
- Данилов В.А.*, 2011. Использование ГИС-технологий при мониторинге охотничье-промысловых млекопитающих на промышленно-осваиваемых месторождениях Якутии // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 21.
- Дистанционные методы исследования в зоологии. 2011. Материалы научной конференции. М.: Т-во науч. изданий КМК. 108 с.
- Добрынин Д.В.* 2011. Космические снимки как модели факторов среды в зоологических исследованиях // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 23.
- Добрынин Д.В.* 2011. Особенности анализа структуры ареалов тундровой орнитофауны по материалам дистанционного зондирования // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 22.
- Доспехов Б.А.* 1985. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 351 с.
- Елсаков В.В.* 2011. Материалы спутниковых съемок и методы GPS-позиционирования в исследовании сезонной активности северного оленя // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 25.
- Колесников В.В., Кетова Н.С., Суханова М.С., Брандлер О.В.* 2011. Использование космических снимков для учета сурков // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 32.
- Куликова О.Я., Покровский И.Г.* 2011. Опыт использования космических снимков сверхвысокого разрешения для крупномасштабного зоогеографического картографирования местообитаний мохноного канюка (*Buteo lagopus*) // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 41.

- Опарин М.Л., Кондратенков И.А., Конюшкова М.В., Опарина О.С., Мамаев А.Б., Трофимов И.А., Трофимова Л.С.* 2015. Динамика структуры гнездового населения жаворонков (Alaudidae, Aves) в полупустыне саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. № 3. С. 277–293.
- Опарин М.Л., Конюшкова М.В., Опарина О.С., Мамаев А.Б., Шадрин М.Б., Рубан О.А.* 2014. Структура гнездового населения жаворонков (Alaudidae, Aves) в типичных местообитаниях полупустыни Прикаспийской низменности // Поволж. экол. журн. № 3. С. 379–392.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Мамаев А.Б., Рубан О.А.* 2013. Структура населения наземногнездящихся птиц саратовского Заволжья и ее внутривековая и межгодовая динамика // Поволж. экол. журн. № 3. С. 280–290.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г.* 1990. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М.: Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. 36 с.
- Равкин Ю.С., Гуреев С.П., Покровская И.В.* 1985. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 206 с.

ИЗМЕНЕНИЕ МЕСТООБИТАНИЙ ДРОФИНЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

О.С. Опарина, М.Л. Опарин

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им.
А.Н. Северцова РАН*

BUSTARD HABITAT CHANGE UNDER THE INFLUENCE OF AGRICULTURAL ACTIVITY IN SARATOV TRANS-VOLGA REGION

O.S. Oparina, M.L. Oparin

*Saratov branch A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution RAS
E-mail: otis07@mail.ru*

Обитающими в саратовском Заволжье птицами сем. Дрофиных являются дрофа (*Otis tarda* L., 1758) и стрепет (*Tetrax tetrax* L., 1758). Эти типичные представители степных биотопов в настоящее время обитают в агроценозах, так как целинные участки давно распаханы.

Ареал дрофы в пределах России и Казахстана в прошлом занимал всю степную часть. Изначально дрофы населяли открытые пространства, избегая лишь настоящей пустыни и участков, заросших довольно высокой кустарниковой растительностью. В прошлом веке основными местообитаниями дрофы в гнездовой период были целинные холмистые злаковые и ковыльные степи и обширные сухие луга, где в травостое доминировали злаки (Рябов, 1949; Спангенберг, 1951). После распашки целинных земель основными местообитаниями дрофы в районах размножения являются поля севооборота. Описываемая популяция дрофы — мигрирующая. Основной территорией ее гнездования являются степные районы Заволжья Саратовской и Волгоградской областей.

В настоящее время распространение дрофы европейского подвида в России носит характер изолированных очагов в степной зоне в пределах прежнего ареала. Саратовское и волгоградское Заволжье является единственным и последним крупным очагом гнездования восточно-европейской популяции дрофы (Опарин и др., 2003; Опарина, 2013; Чернобай, 2011; Гугуева, Белик, 2013). Несмотря на резкое снижение численности по всему ареалу на территории России, произошедшее в 1950-х гг., в начале 2010-х гг. дрофа по-прежнему встречается на локальных территориях в ряде южных и восточных районов Воронежской области (Венгеров, 2015) в небольшом количестве в Оренбургской области, на границе Калмыкии и Ставропольского края, в Ростовской области (Красная кни-

га ..., 2014). В Омской обл. после долгого отсутствия с 2000 г. отмечают около 20 особей (Нефёдов, 2015). На Алтае дрофы в настоящее время отсутствуют (по устному сообщению Mimi Kessler, посетившей с экспедицией этот регион в 2015 г.). На территории Крыма дрофы встречаются как в гнездовой период, так и на зимовке (Andryushchenko, 2007). О распространении вида в других районах прежнего ареала достоверные сведения отсутствуют.

Почему же дрофа сохранилась в основном в саратовском Заволжье? Проведенные нами исследования пространственной структуры популяции и размножения этого вида показали, что наиболее благоприятными местообитаниями в репродуктивный период являлись поля, занятые ранними яровыми зерновыми: пшеницей и ячменем. Сроки проведения агротехнических мероприятий при выращивании этих культур не препятствуют насиживанию и выкармливанию птенцов дрофы. Сев происходит до начала откладки яиц, а урожай убирают, когда птенцы способны летать. Кроме того, оценка растительного покрова обследованных участков позволяет заключить, что поля ранних яровых зерновых являются наиболее пригодными по комплексу показателей для гнездования и выведения птенцов дрофы, где значительную площадь занимают сорные компоненты комплекса с невысоким разреженным травостоем (*Lactuca tatarica* – *Tragopogon dubius* – *Convolvulus arvensis*) при наличии участков с более высоким и густым травостоем (*Euphorbia virgata* и *Artemisia absinthium*), который может служить укрытием для птиц (Трофимова, 2003).

Климатические особенности Саратовской области были благоприятны для выращивания твердых сортов пшеницы, которые сеяли только весной. Озимые зерновые не выдерживали суровые малоснежные зимы. В южных регионах России с более мягкими зимами преобладали озимые культуры. По нашему мнению, по этой причине численность дроф там резко упала или они исчезли совсем.

Мы проанализировали структуру землепользования в исследуемом регионе с начала прошлого века до настоящего времени. В начале 20 века растущая площадь пахотных земель использовалась малоэффективно. На общинных землях крестьянских хозяйств сохранялась отсталая трехпольная система землепользования, а в некоторых общинах юга Заволжья — залежная система. Так, в 1900 г. в Саратовской губернии 70% посевной площади были засеяны яровыми культурами. Основной зерновой культурой края, посевы которой постоянно расширялись, была пшеница. В 1913 г. ею в Саратовской губернии было засеяно свыше 1 миллиона 113 тысяч десятин. При этом границы ее посевов постепенно продвигались к северу, тесня с полей рожь и овес. Но особенно выросли

посевы твердой пшеницы в Заволжье, где под этой культурой было занято 70–80 % площадей полей севооборота. Причиной повышенного интереса земледельцев и владельцев поместий к этой культуре служило то, что она пользовалась устойчивым спросом на рынке (История саратовского края..., 2000).

В конце 50-х – 60-е годы XX в. произошло увеличение площади пашни за счет распашки целинных земель. Активное вмешательство человека в естественный состав и функционирование экологических систем на аридных земледельческих территориях привело к значительному нарушению сложившегося баланса в экосистемах как непосредственно на массивах, используемых в земледелии, так и на окружающих территориях. В Поволжье к 1958 г. было распахано более 3 млн. га новых земель, в том числе в Саратовской области около миллиона гектаров. На целинных землях саратовского Заволжья было создано 13 крупных совхозов (Васильчук и др., 2005). Земледельческое освоение территории привело, прежде всего, к уничтожению естественного растительного покрова. Устойчивые степные фитоценозы с большим видовым разнообразием заменяются растительностью посевов преимущественно с одним, реже двумя видами растений (не считая сорных видов). Такие однородные растительные сообщества обладают значительно меньшей устойчивостью (Гусев, Пичугина, 2009).

В конце прошлого века значительная часть пахотных земель перешла в залежи. Доля необрабатываемых земель постоянно увеличивалась и в 2004 г. в среднем составляла 40%, а в некоторых хозяйствах достигала более 60%. Восстановительные сукцессии на залежах происходили в течение 10–15 лет, однако в 2007 г. они были распаханы из-за сложившейся экономической ситуации в связи с увеличением закупочных цен на зерно.

По данным Росстата (2017) в настоящее время в структуре посевных площадей Саратовской области значительно увеличилась доля озимых и подсолнечника (рис. 1) и сократилась доля яровых зерновых (пшеница, ячмень) (рис. 2). В Заволжье в 2015 г. доля озимых культур выросла до 30% от общей площади пашни. Вследствие этого процесса произошло увеличение чистых паровых полей, на которых кладки дроф чаще всего элиминируются, в связи с их многократной культивацией. Кроме того, посевы озимых в течение сезона (начало мая, конец июня) неоднократно подвергаются комплексной обработке с использованием гербицидов («Триалт», «Дианат», Суперстар»), инсектицидов («Муссон», «Тайшин») и микроудобрений (стимулятор роста «Зеребра»). По сравнению с концом XX века, доля посевов ранних яровых культур на обследуемой территории к настоящему времени сократилась в 5 раз — до 4%, тогда как

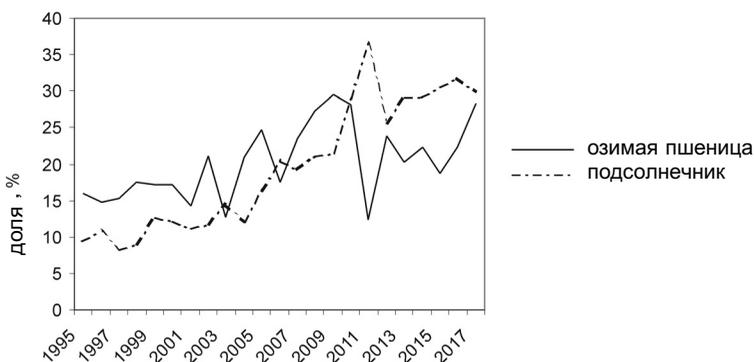


Рис. 1. Доля озимой пшеницы и подсолнечника (%) в структуре посевных площадей Саратовской области с 1995 по 2017 г. (по данным Росстата, 2017).

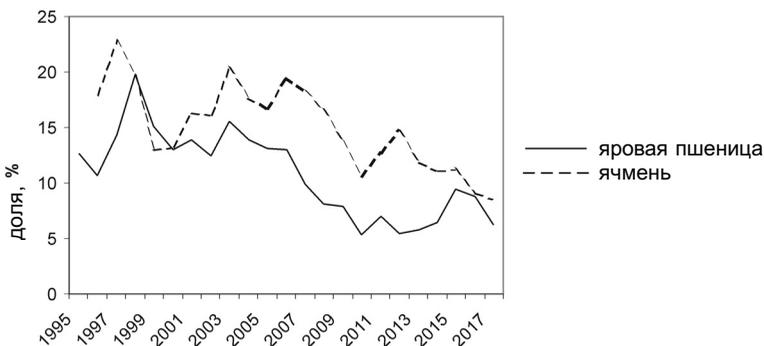


Рис. 2. Доля яровой пшеницы и ячменя (%) в структуре посевных площадей Саратовской области с 1995 по 2017 г. (по данным Росстата, 2017).

именно эти культуры являются наиболее благоприятными местами гнездования дрофы. Площади культур, на которых кладки дроф погибают в результате поздних сроков посева, а также многочисленных обработок значительно увеличились — это пропашные культуры (подсолнечник), поздние яровые и однолетние кормовые культуры (суданская трава, просо и сорго). Доля подсолнечника увеличилась с 6 до 35 %, что катастрофически сказывается на условиях обитания дрофы, так как его посевы, в течение сезона насиживания дрофами яиц, дважды культивируются. Залежи, находящиеся в ранней стадии восстановительных сукцессий, характеризуются высоким травостоем, а также наличием большого коли-

чества сухой ветоши весной, поэтому они не используются дрофами (Опарина и др., 2015).

Изменение местообитаний дрофы в саратовском Заволжье привело к резкому сокращению ее численности. За 15 лет она уменьшилась в 6 раз (Опарина и др., 2015).

Численность стрепета в конце прошлого века была очень низкой. Во время учетов дрофы встречи стрепетов были единичны. Подъем численности этого вида на изученной территории начался в 2000-е гг., а в 2012 г. он встречался на всей территории. Во время осеннего учета (15–25 сентября) было встречено 2610 стрепетов. В последующие годы численность постепенно снижалась до 250 особей в 2016 г. Весной 2017 г. стрепеты токовали не только на целинных и залежных участках, но и на полях озимых зерновых, которые используются лишь для токования, но малопригодны для гнездования из-за большой высоты выращиваемых культур. Осенью 2017 г. было встречено 4200 особей, причем большая часть из них держалась на озимых и стерне зерновых. Первоначальный рост численности стрепета был обусловлен наличием большого количества старых залежей, которые с конца 1990-х гг. в результате залежных сукцессий через 10–15 лет приобрели облик вторичной целины. Ток наблюдали только на целинных и залежных участках. В 2017 г. стрепеты весной и осенью встречались и на полях севооборота, в основном, на озимых.

Подавляющая часть популяции стрепета сосредоточена в левобережной части области. В Правобережье численность стрепета составляет от нескольких десятков до одной–двух тысяч, в среднем несколько сотен особей (Опарин и др., 2017). Значительное увеличение размеров популяции описываемого вида, примерно на один–два порядка, произошло в первом десятилетии текущего столетия, во всяком случае, к 2008 г. встречаемость птиц в природе заметно увеличилась по сравнению с предыдущими годами. Мы связываем это с тем, что растительность залежей достигла поздних стадий сукцессии и превратилась во вторичную целину, пригодную для гнездования вида. Их площадь на протяжении 1990-х – 2000-х гг. составляла около 20% изученной территории. Кроме этого, нужно отметить значительное снижение пастбищной нагрузки на естественные степные угодья, что также способствовало успешному гнездованию стрепета в саратовском Заволжье. Следует также сказать о благоприятной для стрепета фазе климатического цикла. Группой специалистов, работавших на Джанибекском стационаре Института лесоведения РАН, в результате многолетних исследований в Волго-Уральском междуречье установлено, что плотность гнездового населения стрепета заметно повышается во влажные и снижается в сухие годы (Линдемман и др., 2005). Со второй половины 1980-х гг. по начало 2000-х гг. на исследован-

ной нами территории отмечалась влажная фаза внутривекового климатического цикла, а начавшееся иссушение степных ландшафтов может негативно сказаться на состоянии популяции стрепета. Однако, чтобы подтвердить или опровергнуть данное предположение необходимо проводить дальнейшие исследования.

В Саратовской области стрепет для гнездования выбирает старые залежи (вторичную целину), естественные пастбищные угодья с низкой пастбищной нагрузкой и однолетние залежи, представляющие собой не перепаханные, по различным причинам, к следующему сезону гнездования поля севооборота с разрастающимися по стерне сорняками.

Стрепет, в отличие от дрофы, является видом с лабильной численностью, что обусловлено его быстрым половым созреванием и высокой плодовитостью. Наиболее высокую численность стрепет имеет в зоне настоящих и опустыненных степей. Он, в отличие от дрофы, в качестве мест гнездования использует целинные и старозалежные участки. Подъем численности стрепета в последние два десятилетия связан, скорее всего, с сокращением интенсивности выпаса на естественных пастбищных угодьях и достижения стадии вторичной целины растительности на массивах залежных земель. К настоящему времени численность стрепета стабилизировалась на высоком уровне, а дальнейшая судьба этого вида будет зависеть от ситуации в сельском хозяйстве России и Казахстана.

Работа выполнена при поддержке РФФИ грант: 16-05-00488 (50%) и плановой научной темы СФ ИПЭЭ РАН № 0109-2018-00010 (50%).

Список литературы

- Васильчук Н.С., Шабавев А.И., Курдюков Ю.Ф., Михайлин Н.В.* 2005. Освоение и использование целинных и залежных земель в засушливых условиях Поволжья // Повышение эффективности использования агробиоклиматического потенциала юго-восточной зоны России. Саратов: ГНУ НИИСХ Юго-Востока Россельхозакадемии. С. 43–47.
- Венгеров П.Д.* 2015. Использование сельскохозяйственных земель и состояние степной фауны позвоночных в Воронежской области после 1991 года // Рус. орнитол. ж. Т. 24. Экспресс-вып. 1100. С. 327–339.
- Гугуева Е.В., Белик В.П.* 2013. Результаты инвентаризации редких видов птиц Волгоградской области // Охрана птиц в России: проблемы и перспективы. Матер. Всеросс. научно-практ. конф. с межд. участием, посвящ. 20-летию Союза охраны птиц России (Москва, 7–8 февр. 2013 г.). М. – Махачкала. С. 68–73.
- Гусев В.А., Пичугина Н.В.* 2009. Проблемы современного землепользования на примере полупустынной зоны Саратовского Заволжья // Изв. Саратовск. ун-та. Т. 9. Сер. Науки о Земле. Вып. 1. С. 20–23.

- История Саратовского края: С древнейших времен до 1917 года. 2000. Саратов: Регион. Приволж. изд-во "Детская книга". 416 с.
- Красная Книга Ростовской области. 2014. Т. 1. Животные. 2-е изд. Птицы. С. 203.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. 2005. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.
- Нефёдов А.А. 2015. Дрофиные Otididae в Омской области // Рус. орнитол. ж. Т. 24. Экспресс-вып. 1099. С. 300–306.
- Опарин М.Л., Кондратенков И.А., Опарина О.С. 2003. Численность заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.) // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 675–682.
- Опарин М.Л., Кондратенков И.А., Опарина О.С., Мамаев А.Б. 2017. Численность стрепета (*Tetrax tetrax* L. 1758) (Otididae, Aves) в Саратовской области // Поволж. экол. журн. № 2. С. 422–430.
- Опарина О.С., Кондратенков И.А., Опарин М.Л., Мамаев А.Б., Трофимова Л.С. 2015. Динамика численности заволжской популяции дрофы (Otididae, Aves) // Поволж. экол. журн. № 4. С. 422–430.
- Опарина О.С., Опарин М.Л. 2013. Анализ результатов многолетних исследований, направленных на сохранение дрофы в Саратовской области России // Дрофиные птицы Палеарктики: разведение и охрана. М.: Моск. зоопарк. С. 63–70.
- Рябов В.Ф. 1949. К экологии некоторых степных птиц Северного Казахстана по наблюдениям в Наурзумском заповеднике // Тр. Наурзумск. запов. М.: Изд-во АН СССР. С. 153–232.
- Спангенберг Е.П. 1951. Отряд дрофы // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. Т. 2. С. 139–168.
- Чернобай В.Ф., Антончиков А.Н., Мазина О.В., Сохина Э.Н., Махин П.И. 2011. Сохранение и восстановление дрофы на территории Волгоградской области. Волгоград: Изд-во "Крутон". 44 с.
- Andryushchenko Y.A. 2007. The Great Bustard in southern Ukraine // Bustard studies. Vol. 6. P. 111–129.

РАЗВЕДЕНИЕ ХИЩНЫХ ПТИЦ РЕДКИХ ВИДОВ В ЗООПАРКАХ И ПИТОМНИКАХ

В.А. Остапенко

*ГАУ «Московский государственный зоологический парк»;
ФГБОУ ВО «Московская государственная академия ветеринарной
медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина»*

CULTIVATION OF RARE BIRDS OF PREY IN ZOOS AND NURSERIES

V.A. Ostapenko

*Moscow State Zoological Park;
Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology
E-mail: v-ostapenko@list.ru*

Начало XXI века ознаменовалось резким увеличением числа учреждений зоопарковского типа. Во всем М мире, в том числе и в России, появляются новые зоопарки, зоосады, уголки живой природы, питомники редких видов. Так, если тридцать лет назад — в 1985 г., было зарегистрировано 12 российских зоопарков, то к 2017 г. их количество выросло до 73. Растет не только количество коллекций животных, но заметны и качественные преобразования в старых зоопарках. Еще в начале 80-х годов прошлого века появилась тенденция в специализации отечественных зоопарков по содержанию и разведению животных редких и ценных видов. Просветительная и рекреационная функции музеев живой природы, оставаясь важными, потеснились научно-исследовательской и природоохранной — переместившихся на ведущие позиции. Стало увеличиваться число содержащихся в живых коллекциях видов животных. Преимущество с этого периода начинает отдаваться видам редким, включенным в Красные книги разного ранга, в Приложения СИТЕС. Зоопарки начали вести международные и региональные Племенные книги по видам животных, численность которых находится в угрожаемом состоянии и эндемикам с ограниченным ареалом. Так, например, Московский зоопарк ведет европейскую Племенную книгу по белоплечему орлану.

Одна из важнейших функций современного зоопарка — природоохранная. При формировании коллекции современного зоопарка имеют преимущество виды животных, относящиеся к редким и исчезающим в природе. Зоопарки и родственные им учреждения (зооботсады, экзотариумы, зоопитомники и пр.) объединяются в Ассоциации (национальные, региональные, континентальные и всемирную). Зоопарки — члены Ассоциаций, как правило, участвуют в совместных Программах по спасе-

нию *ex situ* редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных. В результате этой работы формируются искусственные популяции таких видов – своего рода генетические банки, сохраняющие их генофонд для возможности последующего возвращения в природу. Благодаря зоопаркам и питомникам спасены от полного вымирания многие виды птиц: гавайская казарка, лайсанский чирок, розовый голубь, калифорнийский кондор, японский ибис, американский журавль и другие.

Приводим здесь ставший классическим пример по спасению от полного вымирания одного из видов хищных птиц нашей планеты. К 1890 г. в природе оставалось около 600 калифорнийских кондоров. В течение XX века, под действием антропогенных факторов, численность птиц этого вида резко упала. В 1953 г. насчитывалось 60 птиц, к 1982 г. на воле оставался 21 кондор. Американскими орнитологами было принято важное решение, в результате которого, с 1985 по 1987 г. отловлены все оставшиеся на свободе кондоры. Эти птицы были распределены в зоологических парках Лос-Анджелеса и Сан-Диего, позже к программе присоединился Фонд «Сапсан», штата Айдахо и еще несколько учреждений. Началось успешное разведение кондоров, хотя дело это далеко не простое, но, несмотря на это, к 1991 г. в неволе насчитывалось уже 52 птицы. В 1992 г. были выпущены в природу первые два молодых кондора, а общая численность этих птиц в упомянутых зоопарках достигла 63 особей. В апреле 2000 г. насчитывалось 157 кондоров, 62 из которых были выпущены в горы и каньоны Калифорнии и Аризоны. То есть, в места прежнего их обитания. 31 января 2008 г. общее число калифорнийских кондоров во всем мире равнялось 297 особям. Из них в зоопарках содержалась 151 птица, а в природе обитало 146. К настоящему времени численность кондоров увеличилась вдвое. Мы считаем, что вид уже избежал грустной судьбы вымерших в доисторический и исторический периоды представителей отряда дневных хищных птиц, таких как тераторн, и орел Хааста.

В учреждениях Евроазиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов (ЕАРАЗА), основанной в 1994 г., и включающей в настоящее время около 100 учреждений зоопарковского типа из более чем 20 стран, периодически размножаются андские кондоры (Московский, Ленинградский, Ташкентский, Алматинский зоопарки). Тем самым поддерживается искусственная популяция вида в системе зоопарков Мира. Зоопарк Буэнос-Айреса и некоторые другие южноамериканские зоопарки имеют собственную программу сохранения андских кондоров и реинтродуцируют выращенных птенцов в природные популяции. Имея центры выращивания птенцов (без визуального контакта с человеком), они используют как яйца, собранные в природе, так и полученные в зоопар-

ках от содержащихся здесь птиц. Помеченных радиопередатчиками молодых птиц выпускают в предгорьях Анд. Мечение выпущенных кондоров позволило установить тесные пространственные связи всех популяций кондоров между собой. То есть происходит постоянный обмен генетическим материалом между птицами разных участков этой протяженной горной системы Южной Америки. Подобная работа успешно проводится и с гарпией — крупнейшим активным хищником тропических лесов Центральной и Южной Америки. Природные ее популяции постоянно пополняются молодыми птицами, выращенными в южноамериканских питомниках и зоопарках. Это не позволяет им угаснуть, несмотря на жесткое антропогенное влияние в этом регионе. Ведь численность гарпий неуклонно сокращается. Основной причиной этого является уничтожение лесов в районах гнездования гарпий, а также особенности размножения: пара обычно выращивает только одного птенца раз в 2–3 года.

Успешное возвращение бородачей в Альпы — это комплексная программа, в которой участвовали многие зоопарки Европы. Бородачи исчезли в Альпах более 100 лет назад в результате прямого их истребления человеком. Московский зоопарк, имея хорошую размножающуюся пару бородачей, в 1979–1983 гг. передавал в Инсбрукский зоопарк их яйца, который по договору возвращал половину вылупившихся из них птенцов, а другую половину готовил к реинтродукции. Многие европейские зоопарки под руководством Инсбрукского зоопарка активно участвуют в восстановлении популяции бородача в Альпах. Так, 12 площадок для выпуска птиц, рожденных в зоопарках, находятся в нескольких Национальных парках: во Франции, Швейцарии, Италии и Австрии. За первые 20 лет было реинтродуцировано 146 птиц. В Альпах в настоящее время обитает популяция из более чем 120 бородачей. Зарегистрированы случаи их естественного размножения.

Многие годы ведется Комплексная Международная научно-производственная программа ЕАРАЗА: «Белоплечий орлан». Первые орланы были отловлены в 1980, 1983 и в начале 90-х годов. Всего из природы для этой программы было изъято 36 птиц. Впервые в мире потомство орланов было получено в Московском зоопарке в 1987 г., а в дальнейшем их стали размножать Алмагитинский, Новосибирский, Таллинский, Ленинградский зоопарки и ряд зоопарков Европы. Искусственная популяция белоплечих орланов на начало 2018 г. составляет свыше 300 птиц, содержащихся в более чем 50 зоопарках и центрах разведения. Большая часть этих орланов родилась в вольерно-клеточных условиях. Пока необходимости в реинтродукции этого вида в природные места обитания нет, однако необходимо к этому готовиться, что подразумевает под собой организацию центров по реабилитации птиц, которые должны находиться в

пределах природного ареала вида. Для этого необходимы значительные финансовые вложения и работа специалистов по созданию профессионально выполненного центра реабилитации орланов и других редких хищных птиц региона. Хочется отметить работу В.Б. Мастерова (МГУ) по мониторингу нижеамурской и сахалинской популяций белоплечего орлана, которая имеет многолетнюю историю и замечательные научные и практические результаты.

Хорошо известна программа по восстановлению сапсана, исчезнувшего ранее на территории США и Канады. Это произошло в результате широкого применения в 1940–60-х гг. хлорорганических пестицидов в сельском хозяйстве. В результате ряд видов хищных птиц перестал размножаться и вымер на больших площадях в Новом и Старом Свете. Производился выпуск большого числа молодых сапсанов, рожденных в специализированных питомниках. Популяции вида на территории Северной Америки полностью восстановлены. Все это потребовало огромных материальных вложений.

ВНИИ экологии МПР (ранее ВНИИ природы) много лет выпускает молодых сапсанов на территории МГУ имени М.В. Ломоносова, пытается восстановить городскую популяцию этих птиц. Отмечены случаи размножения сапсанов на территории Москвы. Специализированные питомники хищных птиц, такие как Галичья гора, Алтай Фалькон, Витасфера и другие регулярно осуществляют выпуск в природные места обитания балобанов, разведенных в неволе. Этим также поддерживается их численность в местах естественного обитания.

В 2015 г. по инициативе Московского зоопарка был создан Союз зоопарков и аквариумов России (СоЗАР). В него уже вошли многие отечественные учреждения зоопарковского типа. Подобно ассоциациям зоопарков, этот Союз начал формировать свои научно-производственные программы по сохранению редких видов животных, в числе которых программа по сохранению рыбного филина на территории юга Дальнего Востока, в том числе и методами *ex situ*. К настоящему времени получен опыт длительного содержания рыбных филинов в условиях вольер. В настоящее время встал вопрос получения маточного поголовья филинов в зоопарки, обладающие необходимой базой для разведения этого вида.

В рамках ЕАРАЗА создана рабочая группа по хищным птицам, которая ведет сбор материала по движению поголовья и разведению пернатых хищников в зоопарках этой ассоциации. Полученные сведения ежегодно публикуются в сборнике под названием: «Ежегодник: Хищные птицы в зоопарках и питомниках». К настоящему времени вышло 26 и готов к выходу 27 выпуск этого ежегодника. Все их, начиная с первого номера, можно найти на сайте ЕАРАЗА: <http://earaza.ru/>. Помимо списков видов

птиц, здесь публикуются оригинальные материалы — сведения об опыте содержания и разведения отдельных видов, о методах выращивания и натаски ловчих птиц, о результатах прошедших конференций и симпозиумов по хищным птицам разного ранга, включая международные, сведения о вышедших в свет книгах по этой тематике.

Исходя из материалов Рабочей группы стало ясно, что могильники, степные орлы, беркуты, орланы-белохвосты, кумаи, белоголовые сипы, черные грифы и другие виды периодически размножаются в зоопарках ЕАРАЗА: Московском, Алматинском, Таллинском, Ленинградском, Новосибирском и других. Но ряд видов хищных птиц еще не удостоился должного внимания со стороны учреждений зоопарковского типа. Так, скопу лишь изредка содержат в зоопарках. В основном, это случайно попавшие туда птицы. О разведении ее в неволе нам ничего не известно. Птица-секретарь также редкий гость в отечественных зоопарках. Известны случаи ее разведения в зоопарках Европы и Северной Америки. Стервятники живут лишь в четырех зоопарках России, но многочисленны в зоопарках ближнего и дальнего зарубежья, где хорошо размножаются. Редки в коллекциях российских зоопарков подорлики, орлы-карлики, ястребиные орлы и змеяды. О размножении этих птиц нет данных уже несколько лет. В то же время, зоопарки России почти ежегодно разводят орланов белохвостов и белоплечих, черных грифов, белоголовых сипов, степных орлов и три вида крупных соколов — балобана, кречета и сапсана. Лучшие результаты по последним получены у специализированных питомников. Из сов в отечественных зоопарках хорошо размножаются сипуха, сплюшка, филин, белая сова, различные виды неясытей. Реже разводят ушастых сов, домовых и мохноногих сычей, ястребиных сов.

Нередко в зоопарки любителями природы и охотниками приносятся ослабленные или травмированные птицы и их надо легализовать, что очень непросто, если вид внесен в Красные книги или списки СИТЕС. Это серьезная проблема, которую следует решить кардинально. Нельзя забывать, что зоопарки — это готовые реабилитационные центры для животных, терпящих бедствие (конфискованных у браконьеров, травмированных, ослабленных во время миграций и пр.). В передовых зоопарках уже создан комплекс условий для содержания и лечения животных различных систематических групп, в том числе, и хищных птиц. Работает ветеринарная служба современного типа.

Но не только это является основной проблемой зоопарков и питомников. Представляем ряд современных проблем, которые вполне можно решить усилиями как самих зоологических учреждений, так и с помощью государственных органов. Итак, в целях повышения качества природоохранной и научной деятельности учреждений зоопарковского типа, необходимы:

- дальнейшее развитие материально-технической базы зоопарков и питомников;
- оптимизация научно-исследовательской и научно-просветительской деятельности;
- дальнейшая специализация зоопарков, выбор приоритетных видов для разведения;
- изменение в природоохранном законодательстве, которое позволит зоопаркам и специализированным питомникам иметь преимущества в получении разрешений на отлов и оборот животных редких видов, с целью дальнейшего их разведения и реинтродукции;
- поддержка Росприроднадзором Министерства природных ресурсов и экологии РФ зоопарковских программ по сохранению редких видов животных путем разведения *ex situ*.
- кооперация зоопарков с научно-исследовательскими и природоохранными учреждениями по работе, связанной с реинтродукцией животных, их мониторингом в природных условиях. Ведь дело зоопарков и питомников — развести животных редкого вида, а дальнейший мониторинг профессионально могут вести только научные учреждения и природные заповедники.

РАЗЛИЧАЕТСЯ ЛИ ДАЛЬНОСТЬ МИГРАЦИИ ЯСТРЕБОВ-ПЕРЕПЕЛЯТНИКОВ РАЗНОГО ПОЛА И ВОЗРАСТА? ПОВТОРНОЕ РАССМОТРЕНИЕ ВОПРОСА

В.А. Паевский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

DOES MIGRATION DISTANCE OF SPARROWHAWKS VARY BY SEX AND AGE? THE QUESTION REVISITED

V.A. Payevsky

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

E-mail: payevsky@yandex.ru

Ястреб-перепелятник, *Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758), широко распространён на территории всей Палеарктики, обитая в лесных местообитаниях, соседствующих с открытыми пространствами полей, лугов и элементов культурного ландшафта. В северных и восточных частях ареала популяции перепелятника перелётны, а в центральных и южных — кочующие и частично осёдлые. В европейской части ареала степень активности передвижения взрослых птиц после окончания гнездования и молодых птиц после покидания гнёзд находится в прямой зависимости от степени осёдлости разных популяций. Например, в Бельгии и Венгрии перепелятники практически осёдлы, а в Дании, Германии и Чехии частично перелётны, поскольку лишь 10–20% молодых птиц улетают зимовать на расстояния от 500 до 2000 км, а остальная часть популяций перемещается лишь на 20–100 км от места своего рождения (Паевский, 1982).

Сроки, дальность и направление миграций перепелятников разного возраста и пола наиболее детально были проанализированы в странах Прибалтийского региона, где птиц и наблюдали, и отлавливали с целью кольцевания (Schelde, 1960; Belopolskij, 1971; Паевский, 1971; 1976; 1982; Белопольский, 1972; Saurola, 1981; Резвый, Бузун, 1995; Saurola et al., 2013; Носков и др., 2016). Выяснилось, что между направлением осенних передвижений перепелятников, окольцованных в Финляндии, в Ленинградской области на берегу Ладоги и на Куршской косе в Калининградской области, нет достоверных различий: все они, включая птиц разного пола и возраста, перемещаются в юго-западном направлении со средним азимутом $232 \pm 3^\circ$. Интенсивность передвижения по данным отлова и по данным визуальных наблюдений резко возрастает в сентябре, причем взрослые самцы начинают наиболее заметную миграцию позже других

возрастно-половых групп — с пиком численности в середине октября (Паевский, 1982). По данным результатов кольцевания в Финляндии, небольшое количество взрослых особей (10%), давших возвраты колец осенью, не отражает реальную долю взрослых среди мигрантов, поскольку весной доля пойманных или убитых взрослых составляла 45% (Saurola, 1981).

Индивидуальные различия перепелятников в дальности, а также и скорости осенне-зимнего передвижения могут быть весьма большими. Так, по данным кольцевания Ладожской орнитологической станции в пункте Гумбарицы на восточном берегу Ладожского озера ближайшая точка нахождения окольцованного перепелятника зимой отстояла от места кольцевания на 1049 км, а самая удалённая — на 2877 км (Резвый, Бузун, 1995). Такие же данные по кольцеванию на Биологической станции «Рыбачий» на Куршской косе Балтийского моря составили соответственно 390 км и 2740 км (Bolshakov et al., 2001). При этом не было обнаружено возрастных различий в дальности осеннего перелёта перепелятников. Результаты кольцевания на Куршской косе и в других местах восточного побережья Балтийского моря позволили утверждать, что молодые и взрослые особи каждого пола достигали равноудалённых областей от места их кольцевания (Паевский, 1982). Однако это не соответствовало выводам, полученным в Дании, где окольцованные молодые перепелятники улетали зимовать дальше, чем взрослые птицы (Schelde, 1960). Что же касается половых различий в дальности осенней миграции, то этот вопрос оказался ещё более противоречивым.

Проводят ли самцы и самки перепелятника, а также молодые и взрослые, осенне-зимний период в разных местах зимовки? Оказалось, что разные авторы публикаций на основании своих данных отвечают на этот вопрос прямо противоположным образом (табл. 1).

Такие разные результаты по территориальному распределению перепелятников в миграционный период ставят перед исследователями много вопросов. Свойственны ли эти различия разным популяциям? Можно ли идентифицировать разные популяции, мигрирующие по одному и тому же пути? Не являются ли эти различия лишь следствием разных методов расчётов или включению в анализ птиц, обнаруженных в разные месяцы года? Между тем, вопросы эти не частные, касающиеся только этого вида птиц. Поскольку самки перепелятника значительно крупнее самцов, то их распределение на зимовочных территориях необходимо рассматривать под углом зрения разных аспектов проблем дифференциальной миграции птиц, т.е. существующих гипотез: 1) времени прибытия, 2) размеров тела самцов и самок, 3) социального доминирования (Ketterson, Nolan, 1983; Паевский, 2015).

Считается, что у большинства птиц самцы могут зимовать в более холодных районах и ближе к гнездовым территориям, т.е. в более север-

Таблица 1.

Данные о наличии или отсутствии достоверных различий в дальности осенней миграции перепелятников разного пола и возраста из разных мест их кольцевания

Источник, место кольцевания	Результаты
Schelde, 1960; Дания	нет различий в дальности перелёта самцов и самок, но молодые улетают дальше взрослых
Паевский, 1971; Куршская коса, Калининградская обл.	есть различия: на самых дальних зимовках преобладают самцы
Belopolskij, 1971; Белопольский, 1972; Куршская коса, Калининградская обл.	есть различия: у самцов средняя дальность перелёта 1328 км (max 2660 км), у самок 927 км (max 1850 км)
Mead, 1973; Newton, 1979	есть различия: цитаты из: Belopolskij, 1971; Белопольский, 1972
Saurola, 1981; Финляндия	нет значимых различий в центрах групп находок самцов и самок, молодых и взрослых (Mardia-Watson-Wheeler test)
Паевский, 1982; восточное побережье Балтийского моря, включая Куршскую косу	есть достоверные различия при $p < 0,01$ в средней дальности миграций: самцы 1413 ± 106 км, самки 923 ± 86 км; возрастных различий в дальности нет
Резвый, Бузун, 1995; восточное побережье Ладоги	нет различий в дальности миграций: самцы 1906 ± 75 км, самки 1952 ± 100 км
Saurola et al., 2013; Финляндия	нет достоверных различий в центрах групп находок самцов и самок, а также молодых и взрослых по медианам дальности

ных областях зимовки, поскольку они крупнее и сильнее самок (гипотеза размера тела). Более крупные птицы имеют меньшее соотношение поверхности к объему, поэтому теряют тепло с меньшей скоростью и получают тем самым больше энергии при кормежке (Дольник, 1995). Обратная картина у хищных птиц, где самки значительно крупнее самцов. Исходя из этого, следует ожидать, что самки хищников, и, в частности, перепелятников, должны зимовать ближе к местам размножения, в более

холодных местах, а самцы улетать достоверно дальше, в более южные места зимовок, что и было показано результатами кольцевания на восточном берегу Балтийского моря (Белопольский, 1972; Паевский, 1982). У сапсанов Гренландии (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771) самки зимуют в районе Мексиканского залива, а самцы улетают на 4000 км южнее. Эти примеры поддерживают и гипотезу доминирования, и гипотезу размера тела, однако не соответствуют гипотезе времени прибытия (Newton, 2008).

Несмотря на логику вышесказанного, примеры отсутствия достоверных различий в дальности зимовочного распределения самцов и самок перепелятников по данным кольцевания в Финляндии и возле Ладожского озера требовало дальнейшего рассмотрения этой темы. Данные, использованные в публикациях, свидетельствующих о достоверных различиях дальности миграций самцов и самок, окольцованных на восточном берегу Балтийского моря, ограничивались 1968 годом (Белопольский, 1972) и 1979 годом (Паевский, 1982). В последующие годы количество результатов кольцевания перепелятников на Куршской косе значительно увеличилось. В связи с этим представлялось необходимым заново пересчитать все эти материалы.

Новый анализ дальности миграций разных возрастно-половых групп перепелятников по результатам их кольцевания на Куршской косе сотрудниками Биологической станции «Рыбачий» был проведён по опубликованным данным (Bolshakov et al., 2001; 1999–2014). Используются только данные осенне-зимнего (сентябрь–февраль) распределения находок окольцованных птиц, как в год кольцевания (молодые и взрослые), так и в последующие годы (взрослые птицы). Анализ проведён на суммарных 189 данных находок птиц по трём показателям (табл. 2). Помимо медианы и среднего арифметического значения, использован Т-критерий Вилкоксона для независимых выборок, который применим к случайным величинам с неизвестным, но непрерывным распределением. Выяснено, что по всем использованным показателям не найдено достоверных различий в дальности миграций перепелятников разного пола и возраста (табл. 2).

Полученные результаты совпадают с выводами, полученными на перепелятниках, окольцованных в Финляндии и возле Ладожского озера (Saurola, 1981; Saurola et al., 2013; Резвый, Бузун, 1995), но противоположны прежним результатам кольцевания перепелятников на Куршской косе (Белопольский, 1972; Паевский, 1982). Последнее может предположительно объясняться или недостаточной выборкой в прежние годы, или же использованием для расчётов находок окольцованных птиц не только в осенние, но и в весенние месяцы (март, апрель), когда перепелятники уже передвигались с зимовок к местам размножения.

Таблица 2. Дальность осенней миграции (км) и достоверность её различий у возрастано-половых групп перепелятников, рассчитанные по данным их кольцевания на Куршской косе Балтийского моря за 57 лет, с 1956 по 2013 г.

Показатели	Взрослые самки	Взрослые самцы	Молодые самки	Молодые самцы	Взрослые обоёго пола	Молодые обоёго пола
Средняя арифметическая	1167±64 n = 33	1161±57 n = 50	1072±47 n = 55	1221±53 n = 51	1163±50 n = 83	1144±39 n = 106
Медиана	1198	1077	1028	1154	1109	1110
T-Критерий Вилкоксона	T = 0,128, p < 0,01 нет различий		T = 0,721, p < 0,01 нет различий		T = 0,140, p < 0,01 нет различий	

Отсутствие различий в дальности миграций самцов и самок перепелятников никак не согласуется с основными положениями гипотезы размеров тела в отношении дифференциальной миграции птиц. На многих видах, включая хищных птиц, положение о половых различиях в дальности осенних передвижений, подтверждено фактически и обосновано гипотезами времени прибытия на места гнездования (Mead, 1973; Ketterson, Nolan, 1983; Newton, 2008).

Считалось даже, что результаты кольцевания перепелятников подтверждают правило Бергмана о различиях в размерах тела северных и южных обитателей среди животных (Mead, 1973). На самом деле всё это теперь оказалось ошибочным. Почему перепелятники отличаются от других видов птиц по этим показателям, остаётся непонятным. По-видимому, эта тема требует дальнейших исследований.

Список литературы

- Белопольский Л.О. 1972. Экологические особенности миграций ястреба-перепелятника // Экология. Т.2. С. 58–63.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука. 360 с.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. (ред.). 2016. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во АНО-ЛА "Профессионал". 655 с.

- Паевский В.А.* 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелётов птиц. Л.: Наука. С. 3–110.
- Паевский В.А.* 1976. Популяционно-демографические аспекты миграций птиц // Зоология позвоночных. Т. 9. Миграции птиц. М.: ВИНТИ. С. 8–60.
- Паевский В.А.* 1982. Перепелятник – *Accipiter nisus* (L.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные – Журавлеобразные. М.: Наука. С. 45–60.
- Паевский В.А.* 2015. Возрастно-половые аспекты миграций птиц // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Матер. межд. конф., Звенигородская биостанция МГУ. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 239–244.
- Резвый С.П., Бузун В.А.* 1995. Перепелятник (*Accipiter nisus*) // Г.А. Носков, С.П. Резвый (ред.). Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания. Тр СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 85. Вып. 4. С. 61–64.
- Belopolskij L.O.* 1971. Wendrywka krogulca (*Accipiter nisus*) na Mierzei Kurockiej // Notatki Ornitologiczne. Vol. 12. P. 1–12.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.* 2001. Results of bird ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 1 // Avian Ecology and Behaviour. Proc. Biol. Station “Rybachy”. Suppl. 1. P. 1–126.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.* 1999–2014. Results of bird ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 1998–2013 // Avian Ecology and Behaviour. Vol. 2–25.
- Kettersen E.D., Nolan V.* 1983. The evolution of differential bird migration // Curr. ornithol. Vol. 1. P. 357–401.
- Mead C.J.* 1973. Movements of British raptors // Bird Study. Vol. 20. No. 4. P. 259–286.
- Newton I.* 1979. Population ecology of raptors. Berkhamsted: T. & A.D. Poyser. 399 p.
- Newton I.* 2008. The Migration Ecology of Birds. London: Acad. Press. 976 p.
- Saurola P.* 1981. Migration of the Sparrowhawk *Accipiter nisus* as revealed by Finnish ringing and recovery data // Lintumies. Vol. 16. P. 10–16.
- Saurola P., Valkama J., Velmala W.* 2013. The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol. 1. Helsinki: Finnish Museum of Natural History. 550 p.
- Schelde O.* 1960. The migration of Danish Sparrowhawks, *Accipiter nisus* L. // Dansk Orn. Foren. Tidsskr. Vol. 54. P. 88–102.

**РАЗНООБРАЗИЕ ЖАВОРОНКОВЫХ (ALAUDIDAE)
ИЗ ПОЗДНЕПЛИОЦЕНОВЫХ
МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ
(БЕРЕГОВАЯ И ШАМАР)**

Е.С. Паластрова¹, Н.В. Зеленков²

¹ Уральский федеральный университет имени первого Президента
России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

² Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

**THE DIVERSITY OF THE LARKS (ALAUDIDAE)
FROM TWO LATE PLIOCENE SITES IN CENTRAL
ASIA (BEREGOVAYA AND SHAAMAR)**

E.S. Palastrova¹, N.V. Zelenkov²

¹ Ural Federal University named after the First President of Russia
B. N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia

² Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

E-mail: ¹ EkaterinaPalastrova@yandex.ru,

² nikita.zelenkov@gmail.com

Изучение позднеплиоценовых авифаун имеет большое значение для понимания истории формирования современного таксономического разнообразия птиц, поскольку на этом временном отрезке происходило становление множества современных таксонов видового уровня. Изучение воробьеобразных из местонахождений позднего плиоцена представляет особый интерес, поскольку ископаемая летопись этих птиц очень скудна.

Данная работа представляет собой изучение новых и ревизию ранее описанных (Zelenkov, Kurochkin, 2012) костных остатков жаворонков из двух местонахождений позднего плиоцена Центральной Азии — Береговая (Забайкалье) и Шамар (Северная Монголия). Жаворонки занимают особое место в этих фаунах, так как являются наиболее многочисленной группой и показывают высокое видовое разнообразие.

Определено 58 костей жаворонковых, из которых для 45 установлена видовая и для 2 — родовая принадлежность. Остальные костные остатки, ввиду плохой сохранности, определены только до семейства. Видовое разнообразие жаворонков представлено следующими таксонами: *Eremophila* aff. *E. alpestris* (L., 1758), чьи костные остатки численно доминируют (25 шт.), *Alaudala* aff. *A. rufescens* (Vieillot, 1820; 9 шт.), *Calandrella* aff. *C. cinerea* (Gmelin, 1789; 7 шт.) и *Calandrella* sp. (4 шт.). Причем *Eremophila* aff. *E. alpestris* и *Calandrella* aff. *C. cinerea* присут-

ствую в обоих местонахождениях, тогда как *Alaudala* aff. *A. rufescens* и *Calandrella* sp. найдены только в местонахождении Береговая.

Рогатый жаворонок *Eremophila* aff. *E. alpestris* может быть отнесен к отдельному виду на основании меньших абсолютных размеров, наличии более плавной вырезки на карпометакарпусе между передним пястным бугорком и отростком крылышка, а также по ряду отличий в тибиятарсусе. Серый жаворонок *Alaudala* aff. *A. rufescens* отличается от современного *A. rufescens* более массивным акрокоракоидным отростком коракоида, большим размером пневматической впадины плечевой кости и более массивным дистальным концом тарсометатарсуса и также может представлять отдельный вид. Малый жаворонок, *Calandrella* aff. *C. cinerea*, может быть отнесен к отдельному ископаемому виду на основании отличающейся формы блока метатарсалии IV и увеличенного расстояния между блоками метатарсалий IV и III тарсометатарсуса при виде с дистальной стороны, а также из-за иной морфологии акрокоракоидного отростка коракоида. *Calandrella* sp. также может быть отнесен к отдельному виду, так как отличается морфологически от *C. cinerea*, и от вышеописанного *Calandrella* aff. *C. cinerea* массивностью и своеобразным строением коракоида и тарсометатарсуса. Тарсометатарсус отличается формой блоков метатарсалий II и IV при виде с дистальной стороны и менее выраженным бугром в месте перехода стержня тарсометатарсуса в блок метатарсалии IV. *Calandrella* sp., по-видимому, представляет собой форму более примитивную, чем *Calandrella* aff. *C. cinerea*.

Все рассмотренные жаворонки имеют сходные ландшафтно-биотопические характеристики и приурочены к открытым местообитаниям (Коблик, 2001), что согласуется с представлениями о природной среде Центральной Азии позднего плиоцена.

Таким образом, разнообразие жаворонковых в позднем плиоцене Центральной Азии было представлено 4 видами, предварительно определенными как *Eremophila* aff. *E. alpestris*, *Alaudala* aff. *A. rufescens*, *Calandrella* aff. *C. cinerea* и *Calandrella* sp. Найденные жаворонки, несомненно, близки к современным видам, но все же отличаются от них морфологией элементов скелета и, по-видимому, относятся к родственным вымершим формам.

Исследование поддержано грантом РФФИ 18-34-00680

Список литературы

- Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц. Часть 4 (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. 384 с.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N. 2012. The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // Geobios. Vol. 45. P. 323–334.

ТРЕНДЫ ЧИСЛЕННОСТИ ЗИМУЮЩИХ ПТИЦ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ: АНАЛИЗ В ПРОГРАММЕ TRIM

Е.С. Преображенская¹, А.А. Морковин²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.С. Северцова РАН;*

² *Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова*

POPULATION TRENDS OF WINTERING BIRDS IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA: AN ANALYSIS WITH TRIM SOFTWARE

E.S. Preobrazhenskaya¹, A.A. Morkovin²

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*

² *Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University*

E-mail: a-morkovin@yandex.ru

Динамика численности птиц — широко используемый показатель для задач биологического мониторинга. Высокая численность, экологическое разнообразие и сравнительная простота учетов делают население птиц удобным индикатором состояния экосистем (Koskimies, 1989). В Европейском Союзе, США, Австралии и других странах действуют региональные программы по мониторингу гнездовой численности птиц. Однако состояние популяций в другие периоды годового цикла представляет не меньший интерес — как с точки зрения биологии видов, так и для контроля за состоянием окружающей среды. Обилие птиц в начале зимы может служить косвенным показателем успеха размножения, а выживаемость на зимовках влияет на гнездовую численность в следующем сезоне. Изменения зимних условий, обусловленные климатическими и антропогенными факторами, зачастую имеют решающее значение для многолетней динамики популяций (Бурский, 1993).

В России крупномасштабный мониторинг зимующих птиц ведется с 1987 г. в рамках программы «Parus» (с 1990 г // «Евроазиатский Рождественский учёт»). Ежегодно более 200 участников — преимущественно юннаты и орнитологи-любители — ведут учеты на нескольких десятках маршрутов, большинство из которых расположены в Европейской части страны (Боголюбов, Преображенская, 2017). На этой территории, занимающей площадь свыше 3,3 млн. км², произрастает основная часть лесов Европы (примерно 1 млн. км²) и обитает основная часть мировой популяции многих птиц, зимующих в умеренных и холодных широтах. До настоящего времени анализ данных, полученных в рамках программы, основывался на сопоставлении результатов по отдельным пунктам

наблюдений (Преображенская, 2011; Боголюбов, Преображенская, 2017). Цель настоящей работы — рассчитать общие тренды численности видов для всей территории мониторинга, выявить тенденции многолетней динамики зимующих птиц.

Участники программы «Parus» проводят маршрутные учеты в постоянных пунктах мониторинга, распределенных по 5 подзонам лесного пояса (северная, средняя и южная тайга; широколиственные леса; островные леса лесостепи и степи) и 3–4 меридиональным секторам в пределах каждой подзоны (за исключением востока северной тайги; Преображенская, 2017). В каждом из пунктов общая длина учетных маршрутов за зимний сезон составляет не менее 20 км для одного биотопа. Расчет плотности населения основан на формуле Ю.С. Равкина (Равкин, Лукьянова, 1967).

Для расчетов мы использовали программу TRIM 3.54 (Pannekoeck, Strien, 2001), разработанную для Общеввропейской программы мониторинга обычных видов птиц (PECBMS, <https://www.ebcc.info/pecbm.html>). Программа позволяет оценить показатели многолетней динамики по результатам учетов из нескольких пунктов наблюдений, которые могут обследоваться не ежегодно. Расчет начинается с восполнения пропусков в многолетних рядах. Обилие птиц в необследованном в тот или иной год пункте наблюдений рассчитывается из обилия в обследованных пунктах, исходя из отмеченного в другие годы соотношения показателей.

При объединении многолетних рядов мы придавали им весовые коэффициенты (W), которые отражают вклад каждого ряда в динамику суммарной численности вида. С помощью процедуры, описанной выше, мы провели интерполяцию и получили значения плотности популяции для всех пунктов наблюдений в каждый год. Для каждого пункта вычислили среднюю плотность за весь период мониторинга; эти показатели усреднили для каждого сектора. Итоговый показатель использовали в расчете весовых коэффициентов для секторов лесной зоны:

$$W = D \cdot F / O,$$

где D — средняя плотность населения вида в секторе; S — площадь лесов, регулярно используемых видом во время зимовки; O — число пунктов наблюдений в секторе. Чтобы учесть изменения площади лесов, использовали среднее значение для крайних лет периода мониторинга (1988 и 2017 г.; Лесной фонд России..., 2003).

На следующем этапе полученные весовые коэффициенты применили при расчете популяционных индексов и трендов. Данные по отдельным регионам показывают, что тенденции динамики многих видов изменились на рубеже 1990-х и 2000-х гг. (Преображенская, 2011, 2017) Поэтому дополнительно мы рассчитали тренды для двух периодов — до и после 2000 г., и сравнили их наклон.

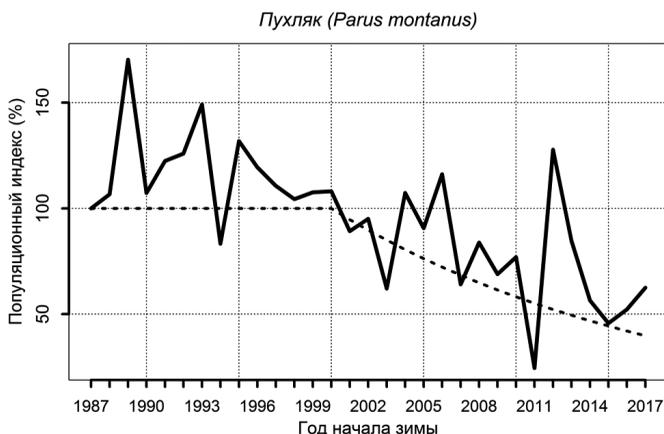


Рис. 1. Многолетняя динамика численности пухляка в лесной зоне Европейской части России. Сплошная линия — расчетный популяционный индекс (основан на данных наблюдений и предсказаниях модели для пропущенных данных). Пунктирная линия — модельный популяционный индекс (основан только на предсказаниях модели, включающей точку изменения наклона тренда в 2000 г.; различия в наклоне тренда до и после 2000 г. статистически значимы ($p < 0,01$)).

Результаты расчётов подтверждают существенное снижение численности у многих зимующих птиц, которое началось в конце 1990-х – начале 2000-х гг. Среди них — несколько представителей «видов синичьих стай»: пухляк (рис. 1), хохлатая синица, желтоголовый королёк. В меньшей степени спад выражен у видов, которые в зимнее время питаются преимущественно семенами хвойных — клеста-еловика, большого пестрого дятла. Возможные причины негативных тенденций — неблагоприятное состояние еловых древостоев и вырубка лесов в таёжной зоне, а также изменения климата.

Список литературы

- Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. 2017. 30 лет программам мониторинга численности зимующих птиц России и сопредельных регионов // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов. Матер. Всеросс. науч. конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 54–64.
- Бурский О.В. 1993. Опыт анализа годовых изменений численности птиц // Экология. Т. 24. Вып. 3. С. 164–176.
- Лесной фонд России (по данным государственного учета лесного фонда по состоянию на 1 января 2003 г.). Справочник. 2003. М.: ВНИИЛМ. 640 с.

- Преображенская Е.С.* 2011. Птицы, зимующие в лесах Восточно-Европейской равнины и Урала: небывалая депрессия численности в сезоне 2010/11 г. // Мир птиц. № 39. С. 13–17.
- 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. Матер. Всеросс. науч. конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017 г. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 54–64.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.* 1967. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 183 с.
- Koskimies P.* 1989. Birds as a tool in environmental monitoring // Ann. Zool. Fenn. Vol. 26. No. 3. P. 153–166.
- Pannekoek J., Strien A.J.* 2001. TRIM 3 manual. Trends & Indices for Monitoring Data. Research paper no. 0102. The Netherlands: Statistics Netherlands. 57 p.

ВЫЯВЛЕНИЕ СПЕЦИФИКИ ПОЛЕТА ПОПУГАЕВ НА ОСНОВЕ СООТНОШЕНИЯ МАСС МЫШЦ КРЫЛА

Д.Т. Размадзе¹, Н.В. Зеленков¹, А.А. Панютина²

¹ Палеонтологический институт имени А.А. Борисьяка РАН,
Москва, Россия;

² Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия

FEATURES OF THE PARROTS FLIGHT BASED ON THE MASS RATIO OF DIFFERENT MUSCLES IN THE WING

D.T. Razmadze¹, N.V. Zelenkov¹, A.A. Panyutina²

¹ Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia;

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of
Sciences, Moscow, Russia
E-mail: elldazu@mail.ru

Попугаи (отряд Psittaciformes) — морфологически однородная группа, включающая порядка 400 видов, которые хорошо отличаются от остальных птиц рядом специализированных анатомических черт (Sibley, Ahlquist, 1990; Del Holyo, 1997; Forshaw, 2010). Удивительно, но костно-мышечная система крыла попугаев прежде не получала должного внимания исследователей, и данные о ее специфике практически не отражены в литературе. Между тем, крыло попугаев представляет собой интересный объект исследования, который может быть важным источником данных для понимания морфологической эволюции филогенетической линии Eufalconimorphae, в состав которой входит и наиболее многочисленная и разнообразная группа современных птиц — отряд Passeriformes (Suh et al., 2011).

В рамках данного исследования был проведен весовой анализ мускулатуры 5 видов попугаев (по 1 экземпляру *Psittacus erithacus* и *Psittacula krameri*; по 2 экземпляра *Psittacus timneh*, *Poicephalus senegalensis* и *Cacatua ducorpsii*), а также 7 видов из внешних групп (по 2 экземпляра *Treron calva* (Columbiformes) и *Lybius dubius* (Piciformes); по одному экземпляру *Garrulus glandarius* (Passeriformes), *Falco tinnunculus* и *F. vespertinus* (Falconiformes), *Dryocopus martius* и *Dendrocopos major* (Piciformes)). Исследованные экземпляры были получены из коллекций

Института проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН (свежие экземпляры) и Зоологического музея МГУ (фиксированные экземпляры).

Основу исследования составили данные по *Psittacus timneh*, *Poicephalus senegalensis*, *Cacatua ducorpsii*, *Lybius dubius*, *Treron calva*. Мускулатура этих птиц была послойно отпрепарирована и описана; по мере препарирования с объекта по одной удаляли выделенные мышцы, после чего производили их взвешивание и измерение длин волокон по методике, описанной Янгом с соавторами (Yang et al., 2015). Мышцы взвешивали без какой-либо предварительной фиксации.

Данные по *Psittacus erithacus*, *Psittacula krameri*, *Garrulus glandarius*, *Falco tinnunculus*, *F. vespertinus*, *Dryocopus martius* и *Dendrocopos major* были получены на основании взвешивания фиксированных в спирту или формалине мускулов. В этом случае мускулы после измерения длин их волокон высушивали в термостате при температуре 37 °С до того момента, как их масса не переставала меняться. Для пересчета значений сухой массы в «свежую» был рассчитан коэффициент усыхания, вычисленный на основании последовательного взвешивания нескольких свежих, зафиксированных и высушенных мышц, не включенных в дальнейший анализ.

На основании полученных данных (массы и длины волокон) были рассчитаны объем и физиологический поперечник каждого мускула. Объем рассчитывался путем деления массы мускулов на их плотность (1,06 г/см³; Mendez, Keys, 1960). Путем дальнейшего деления объема на длину волокон получали площадь поперечного сечения, измеряемую в квадратных сантиметрах (см²) — физиологический поперечник мышцы (Panyutina et al., 2015; Yang et al., 2015).

Для оценки функциональной роли мускулов в полете мы отнесли значения их физиологических поперечников к физиологическому поперечнику *m. pectoralis* — основного летательного мускула.

Чтобы проанализировать распределение сил в крыле мы выстроили все мускулы в порядке убывания их силы у бородастика и оставили для анализа 18 самых сильных мышц крыла (рис. 1). Ранжирование по представителю внешней группы обусловлено тем, что позволяет лучше оценить специфику попугаев. И действительно, самые сильные мышцы у бородастика не являются таковыми у попугаев (рис. 1). Попугаи четко отличаются от других исследованных птиц по значениям физиологических поперечников следующих мускулов: *m. supracoracoideus*, *m. scapulohumeralis caudalis*, *m. pronator superficialis*, *m. pronator profundus*, *m. subcoracoscapularis caput scapularis medialis* и *coracoideus dorsalis*, *m. rhomboideus profundus*, *m. rhomboideus superficialis*, *m. latissimus dorsi pars caudalis*, *m. deltoideus pars major*, *m. deltoideus pars propatagialis brevis* и *longus*, а также *m. serratus superficialis metapatagialis*. При этом в преде-

лах попугаев наблюдается высокое сходство показателей физиологических поперечников этих мышц.

Так, наиболее ярким отличием попугаев является соотношение физиологических поперечников поднимателей крыла (*m. supracoracoideus*, *m. deltoideus pars major*, *m. deltoideus proptagialis*). По относительным физиологическим поперечникам этих мышц попугаи схожи с голубем и отличаются от всех остальных исследованных птиц, в том числе бородастика: у попугаев и голубя *m. supracoracoideus* — самый сильный мускул крыла после грудного мускула и намного сильнее, чем у всех остальных птиц; при этом *m. deltoideus major* у попугаев и голубя самый слабый, в то время, как у представителей соколообразных, воробьеобразных и дятлообразных он очень сильный.

Характерное для попугаев соотношение сил поднимателей крыла отражается и в массовых показателях. Масса *m. supracoracoideus* у попугаев составляет от 16% у *Cacatua ducorpsii* и 20% у *Nestor notabilis* (Livezey, 1992; рассчитано из данных по сухой массе, представленных в статье) до 25% у *Psittacula krameri* от массы *m. pectoralis*, тогда как у других птиц доля *m. supracoracoideus* варьирует от 5 до 10% относительно массы *m. pectoralis* (*Dryocopus martius*, *Dendrocopos major*, *Falco vespertinus*, *F. tinnunculus*, *Garrulus glandarius*). У представителей Anseriformes, Rallidae и Charadriiformes доля *m. supracoracoideus* колеблется от 10 до 15% (Сыч, 1999).

Расчетная сила *m. supracoracoideus* составляет от силы *m. pectoralis* у изученных нами попугаев от 35% у *Cacatua ducorpsii* до 48% у *Psittacus timneh*, в то время, как у *Garrulus glandarius* сила *m. supracoracoideus* составляет 13% от силы *m. pectoralis*, у *Falco vespertinus* — 8%, у *F. naumanni* — 12%, у изученных нами дятлообразных — 18–23%. Среди изученных нами птиц только у *Treron calva* процент силы *m. supracoracoideus* относительно силы *m. pectoralis* оказался сопоставим с таковым у попугаев (41%).

Выявленные особенности мускулатуры крыла попугаев заслуживают функциональной интерпретации. Примечательно, что у попугаев имеет место значительное увеличение силы *m. supracoracoideus*, а это однозначно указывает на то, что *m. supracoracoideus* у попугаев выполняет механическую работу, сравнимую (хотя и меньшую) с работой, выполняемой *m. pectoralis* (Панютина, Размадзе, 2018). Такая работа в полете возможна только тогда, когда создается значительная аэродинамическая сила (подъем плюс тяга крыла). Наиболее полезной тягой в устойчивом полете является та, которая направлена вверх (против силы тяжести) и слегка вперед (против сопротивления тела). Такая аэродинамическая сила может быть произведена только во время взмаха вниз. Во время взмаха вверх

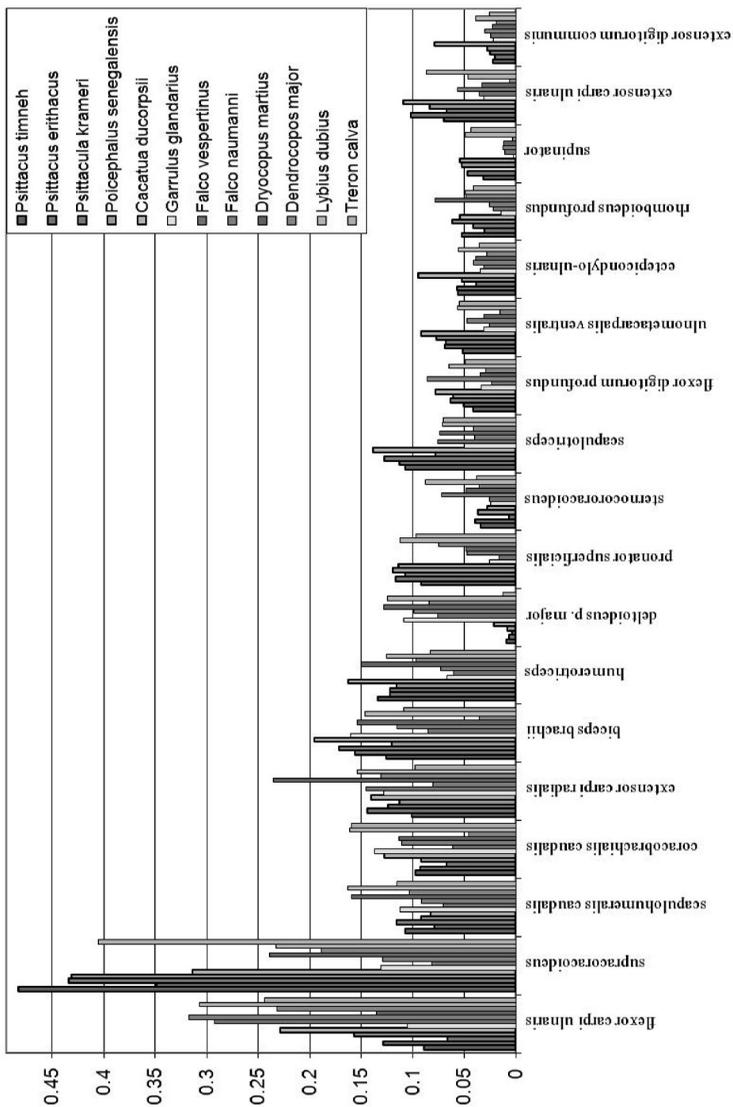


Рис. 1. Отношение физиологических поперечников 18 летательных мускулов к физиологическому поперечнику *m. pectoralis*. Мышцы выстроены в порядке убывания их силы у *Lybius dubius*.

в самом оптимальном случае она будет направлена вверх и назад (Панютина, Размадзе, 2018). Но поскольку именно сила тяжести является основной проблемой при полете в воздухе, то любая направленная вверх сила будет полезной, даже если она тормозит движение вперед (ведь сопротивление воздуха на скоростях полета птиц невелико).

Показано, что многие птицы используют активный взмах вверх (т.е. крыло активно взаимодействует с воздухом с созданием аэродинамической силы) (Hedenström, 2002). Однако, чтобы перенести полезную компоненту аэродинамической силы при таком взмахе на тело, должна быть мышца, которая тянет тело вверх и, следовательно, крыло вниз (согласно третьему закону Ньютона). Но ни один подниматель крыла не может тянуть крыло вниз и тело вверх, когда тело ориентировано горизонтально.

Однако мышцы-подниматели крыла могут передавать на тело аэродинамическую силу во время взмаха вверх, когда тело ориентировано вертикально. Одним из наиболее ярких примеров создания подъемной силы во время маха вверх при вертикально ориентированном теле является зависающий полет колибри. Надкоракоидный мускул этих птиц чрезвычайно гипертрофирован, его масса варьирует от 40 до 70% от массы *m. pectoralis* (Altshuler et al., 2010). Способность создавать значительную аэродинамическую силу во время взмаха вверх с вертикально ориентированным телом (во время маневров) также экспериментально показана для голубей: их аэродинамическая сила, генерируемая во время взмаха вверх, достигает 50% от аэродинамической силы, создаваемой во время взмаха вниз (Ros и др., 2011). *M. supracoracoideus* у голубей тоже очень крупный и сильный (рис. 1): 14% от массы *m. pectoralis* у *Columba livia* (Сыч, 1999) и 19% у *Treron calva*; 41% от силы *m. pectoralis* у *Treron calva*.

Во время взмаха вверх при вертикально ориентированном теле, вентральная поверхность крыла обращена вверх и встречает воздух с отрицательным углом атаки. Получающаяся аэродинамическая сила при этом направлена вперед и вверх (краниоventрально в координатах тела). *M. supracoracoideus* в основном создает супинирующий крутящий момент по отношению к плечевой кости и тянет крыло дорсально и каудально, а тело, соответственно, краниоventрально (Панютина, Размадзе, 2018). Таким образом, сокращение *m. supracoracoideus* во время взмаха вверх при полете с вертикально ориентированным телом может способствовать созданию крылом полезной аэродинамической силы и осуществлять передачу ее на корпус (туловище).

Другим примером вертикального полета является вертикальный взлет, характерный для куриных. Примечательно, что соотношение поднимателей крыла у куриных довольно схоже с таковым у попугаев. У различных куриных доля массы *m. supracoracoideus* от массы *m. pectoralis* варь-

ирует от 22 до 34%, а доля массы *m. deltoideus pars major* от массы *m. pectoralis* варьирует от 0,5 до 2% (Сыч, 1999; Yang et al., 2015).

Гипертрофия *m. supracoracoideus* у попугаев приводит нас к выводу, что попугаи также могут активно использовать полет с вертикально ориентированным телом (Razmadze et al., 2018). Эта гипотеза хорошо согласуется с редукцией *m. deltoideus pars major*, который бесполезен и даже вреден при таком полете. Эта мышца тянет плечевую кость дорсально и, соответственно, тело — вентрально, тем самым увеличивая ненужные горизонтальные (анатомически вентральные при вертикально ориентированном теле) колебания тела. Он также протрагирует плечевую кость и, соответственно, тянет тело каудально, что в случае полета с вертикально ориентированным телом означает вниз. При полете с горизонтально ориентированным телом *m. deltoideus pars major* для взмаха вверх также не требуется, ведь гипертрофированный *m. supracoracoideus* легко может справиться с подъемом крыла. Совокупная масса *m. supracoracoideus* и *m. deltoideus pars major* изученных птиц (за исключением попугаев и голубей) варьирует от 10 до 16% от массы *m. pectoralis* и лишь у *D. martius* она чуть превышает порог в 20%. Но у попугаев и голубей масса одного лишь *m. supracoracoideus* превосходит эти значения и, следовательно, редукция *m. deltoideus pars major* в их эволюции представляется наиболее вероятной перспективой.

Данные весового анализа указывают на то, что попугаи активно используют в своей локомоции полет с вертикально ориентированным телом. Такой полет может быть использован преимущественно в лесу при перемещении с нижнего яруса в кроны, при зависании во время сбора корма, либо для вертикального взлета с земли по аналогии с куриными. Представляется наиболее перспективным начать исследования полета в естественных условиях для видов, относящихся к настоящим попугаям (Joseph et al., 2012), у изученных представителей которых наиболее сильно гипертрофирован *m. supracoracoideus*.

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00954-а.

Список литературы

- Панютина А.А., Размадзе Д.Т. 2018. Два механизма активного взмаха вверх у птиц // Первый Всеросс. орнитол. конгр. (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февр. 2018 г.). Тез. докл. Тверь. С. 256.
- Сыч В.Ф. 1999. Морфология локомоторного аппарата птиц. СПб.: Изд-во Средневожского науч. центра. 520 с.
- Altshuler D.L., Dudley R., Heredia S.M., McGuire J.A. 2010. Allometry of hummingbird lifting performance // J. Exp. Biol. Vol. 213. No. 5. P. 725–734.

- Biewener A.N., Ros I.G., Bassman L.C., Badger M.A., Pierson A.A.* 2011. Pigeons steer like helicopters and generate down-and upstroke lift during low speed turns // *Proc Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 108. No. 50. P. 19990–19995.
- Del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J.* 1997. Handbook of the birds of the world. Vol. 4. Barcelona: Lynx Edicions. 679 p.
- Forshaw J.M.* 2010. Parrots of the world. Princeton: Princeton University Press. 328 p.
- Hedenström A.* 2002. Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 17. No. 9. P. 415–422.
- Joseph L., Toon A., Schirtzinger E.E., Wright T.F., Schodde R.* 2012. A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes) // *Zootaxa*. Vol. 3205. No. 2. P. 40.
- Livezey B.C.* 1992. Morphological corollaries and ecological implications of flightlessness in the kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*) // *J. Morphol.* Vol. 213. No. 1. P. 105–145.
- Mendez J., Keys A., Anderson J.T., Grande F.* 1960. Density of fat and bone mineral of the mammalian body // *Metabolism*. Vol. 9. P. 472–477.
- Panyutina A.A., Korzun L.P., Kuznetsov A.N.* 2015. Flight of mammals: from terrestrial limbs to wings. Springer. 332 p.
- Razmadze D., Panyutina A.A., Zelenkov N.V.* 2018. Anatomy of the forelimb musculature and ligaments of *Psittacus erithacus* (Aves: Psittaciformes) // *J. Anat.* (in press) DOI: 10.1111/joa.12861
- Sibley C.G., Ahlquist J.E.* 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, Connecticut: Yale University Press. 976 p.
- Suh A., Paus M., Kieffmann M., Churakjov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O., Schmitz J.* 2011. Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds // *Nat. Commun.* Vol. 2. P. 443.
- Yang Y., Wang H., Zhang Z.* 2015. Muscle architecture of the forelimb of the Golden Pheasant (*Chrysolophus pictus*) (Aves: Phasianidae) and its implications for functional capacity in flight // *Avian Res.* Vol. 6. No. 1. P. 3.

**СОВРЕМЕННОЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ И
ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БАЛОБАНА
(*FALCO CHERRUG*) В АЛТАЕ-САЯНСКОМ РЕГИОНЕ**

**Д.Н. Рожкова¹, Л.С. Зиневич¹, Д.М. Щепетов¹,
Э.Г. Николенко², И.В. Карякин²**

¹ ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН;

² ООО «Сибэкоцентр»

**CURRENT GENETIC AND PHENOTYPIC DIVERSITY
OF THE SAKER FALCON (*FALCO CHERRUG*)
IN THE ALTAY-SAYAN REGION**

**D.N. Rozhkova¹, L.S. Zinevich¹, D.M. Schepetov¹,
E.G. Nikolenko², I.V. Karyakin²**

¹ Koltzov Institute of Developmental Biology RAS;

² Sibecocenter LLC

E-mail: darroznature@gmail.com

Введение

Сокол балобан (*Falco cherrug*, Gray, 1834), один из видов крупных соколов подрода *Hierofalco*, был повсеместно распространён на гнездовании в степной и лесостепной зоне Евразии от Центральной Европы до Дальнего Востока (Карякин и др., 2015), однако его численность в XX веке существенно сократилась в результате влияния различных негативных факторов, включая отлов для нужд соколиной охоты на Ближнем Востоке, гибель на линиях электропередачи, отравление и общее сокращение гнездопригодных местообитаний (Ковач и др., 2014; Николенко и др., 2014). В настоящее время балобан считается угрожаемым видом в Красном листе МСОП (BirdLife International, 2018), внесён в Красную книгу России и список особо ценных видов Российской Федерации (Галушин, 2001; Николенко, 2013). Несмотря на высокую актуальность исследований данного угрожаемого вида, его фенотипическое и генетическое разнообразие остаются изученными недостаточно.

Различными специалистами выделяется до 11 подвидов балобана на основании морфологических характеристик птиц (Дементьев, 1951; Степанян, 1990; Пфедфер, 2009). Западные ученые основываются на результатах молекулярного анализа D-петли митохондриального генома в работах Ниттингер и соавт. 2005–2007 гг. (Nittinger et al., 2007), которые показали наличие у балобана двух удаленных гаплогрупп. Однако выделение по молекулярным данным всего двух подвидов — западного (*F. ch.*

cherrug) и восточного (*F. ch. milvipes*) — не согласуется с результатами морфологического анализа, позволяющего разделить восточных балобанов, как минимум, на четыре подвида: *F. ch. korelovi [aralocaspius]*, *F. ch. milvipes*, *F. ch. progressus* и *F. ch. hendersoni*, отличающихся размером и наличием или отсутствием пятен и/или поперечных полос в окраске спины. При этом в Алтае-Саянском регионе зарегистрирована зона интерградации западных балобанов и двух подвигов восточных балобанов (Карякин, 2011). Кроме того, в этом регионе встречается уникальная темная разновидность балобана — т.н. «алтайский сокол», описанный первоначально как самостоятельный вид (Мензбир, 1916; Сушкин, 1938), затем подвид кречета (*Falco rusticolus altaicus*) (Дементьев, 1951), затем алтайский подвид балобана (*Falco cherrug altaicus*), а позже морфа, возникающая в популяциях центральноазиатского (*Falco cherrug milvipes*), либо монгольского (*Falco cherrug progressus*) подвигов балобана (Дементьев, Шагдарсурен, 1964; Степанян, 1990; Пфедфер, 2009). Последние данные генетического анализа, полученные в ходе пилотного проекта по реинтродукции «алтайского» балобана в Алтае-Саянском регионе, подтвердили ранее предложенный для него статус морфы, возникающей в зоне интерградации подвигов западных и восточных балобанов (Карякин, 2011; Зиневич и др., 2018). Мониторинг балобана в Алтае-Саянском регионе с 1999 г. показал, что численность вида снизилась с 2003 по 2014 г. местами больше, чем вполосину (Карякин и др., 2014; Николенко, Карякин, 2016). Таким образом, балобан нуждается в комплексных мероприятиях по восстановлению численности популяции и сохранению ее разнообразия с особым вниманием к Алтае-Саянскому региону как ключевой территории в ареале вида (Карякин и др., 2017).

Целью настоящей работы является подробное исследование популяционно-генетической структуры балобана в Алтае-Саянском регионе для сохранения морфологического и генетического разнообразия угрожаемого вида и планирования мероприятий по восстановлению его численности путем реинтродукции.

Материалы и методы

Фенотипы балобана описывались по признакам окраски темени, верха тела, груди, «штанов» и выраженности «уса» согласно методике, предложенной И.В. Карякиным (2011). Основой для описаний явился фотобанк данных Центра полевых исследований, а также раздел «Пернатые хищники Мира» веб-ГИС «Фаунистика» (GBIF, 2017; RRRCN, 2017), в которых представлены фотографии взрослых птиц.

Для генетического анализа современной популяции были использованы образцы линных перьев с природных гнезд, информация о которых

внесена в раздел «Пернатые хищники Мира» веб-ГИС «Фаунистика» (GBIF, 2017; RRRCN, 2017). ДНК была выделена из мезенхимной пульпы линных перьев, как было описано ранее (Horvath et al., 2005). ДНК экстрагировали с помощью коммерческого набора реактивов Diatome DNA Prep 100 (Россия) согласно протоколу производителя. Кроме того, были использованы ранее полученные образцы ДНК из трубок растущих перьев с кровью от птенцов из природных гнезд и из питомника, а также от одной взрослой самки на гнезде в Туве, ранее описанных фенотипически (Карякин и др., 2017). Полимеразную цепную реакцию проводили с помощью набора ScreenMix-HS (Евроген, Россия) и амплификатора VeritiFast (Applied Biosystems, США) с использованием разработанной нами библиотеки специфических праймеров для фрагмента контрольного региона (D-петли) митохондриального генома (прямые 5'-3': АСТА ААСССАТGCCCTGTAT, GCCCTTCTCCGAGCCATCTG, CGGTTTGCG TATTTGGAGTCA; обратные 5'-3': GAACCAACCGCCCCAAAAG, GGGTAGGGGGTTTTAAGTTTTTGT, TCGGGCGGTTTAGGTTTAT TGG). Секвенирование по Сэнгеру проводили с помощью реактивов BigDye 3.1 на приборе ABI 3500 (Applied Biosystems, США). Подбор праймеров и обработку результатов секвенирования проводили с помощью программного пакета Lasergene (DNASTAR, США). Поиск полиморфных сайтов и расчет генетических расстояний осуществляли с помощью программного пакета Mega 7 (MEGA, США), построение сети гаплотипов методом TCS проводили с помощью программного пакета PopArt 1.7 (Leigh, Bryant, 2015).

Для анализа генетического разнообразия современной популяции балобана в Алтае-Саянском регионе были использованы образцы ДНК 85 природных образцов с независимых гнезд, 78 из которых были собраны на территории Алтае-Саянского региона (Алтай, Республика Тыва, Республика Хакасия, Западная Монголия) за период с 2003 по 2017 г. Кроме того, были проанализированы 10 реинтродуцированных птенцов алтайского фенотипа, происходящих от нескольких самок, отловленных на Алтае в 90-х годах по разрешениям Госкомэкологии. Для сравнения в анализ включили также образцы ДНК из линных перьев кречета (*Falco rusticolus*), а также 5 особей нативного обыкновенного балобана (*F. ch. cherrug*) из крымского изолята и 2 птиц из Даурии.

Результаты и обсуждение

Использованные нами специфические праймеры позволяют получить фрагменты D-петли митохондриального генома суммарной длиной 1004 пары нуклеотидов (п.н.), включая фрагмент 415 п.н., использованный в работах Ф. Ниттингер с соавторами (Nittinger et al., 2007). Ранее нами

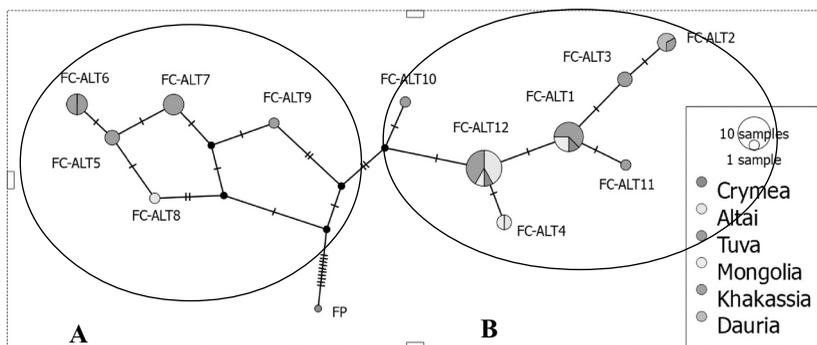


Рис. 1. Сеть гаплотипов фрагмента ALT D-петли митохондриального генома, построенная методом TCS. *FC-ALT1-12* — гаплотипы, *FP* — фрагмент D-петли сапсана (номер по ГенБанку JX029991.1). *A* и *B* — «восточная» и «западная» группы гаплотипов соответственно.

было показано, что дендрограммы, построенные методом максимального правдоподобия по всем полиморфным сайтам данного фрагмента, подтверждают наличие двух ранее показанных гаплогрупп D-петли мт-генома у балобана и совпадение гаплотипов восточной группы с гаплотипами кречета (Зиневич и др., 2018). Для оценки парсимониальной значимости новых и ранее использованных сайтов полиморфизма мы выбрали фрагмент 671 п.н. (419–1089), частично перекрывающийся с участком, использованным Ф. Ниттингер с соавторами (757–1171), и включающим суммарно 10 полиморфных сайтов.

В проанализированных образцах нами было выявлено 12 различных гаплотипов по данному участку, разделяющихся на 2 гаплогруппы с бутстреп-поддержкой не менее 60% методом максимального правдоподобия (модель Хасегава-Кишино-Яно с гамма-распределением, значение бутстрепа 1000, дендрограмма не приведена). Нуклеотидное разнообразие (ρ) по фрагменту составляет 0,00656828.

Сеть выявленных гаплотипов, построенная методом TCS (Clement et al., 2002), и встречаемость гаплотипов в популяциях показаны на рис. 1.

Следует отметить, что, несмотря на сходство наших данных с данными Ф. Ниттингер в подразделенности вида на две предковые материнские линии по митохондриальному геному, использование набора полиморфных сайтов альтернативного фрагмента D-петли приводит к отнесению отдельных образцов к иной гаплогруппе. Например, один из образцов из Алтае-Саянского региона имел гаплотип FC-ALT9 «восточной» группы по исследуемому фрагменту и H-1 «западной» группы по фраг-

менту Ф. Ниттингер с соавторами (данные не приведены). Кроме того, использование альтернативного фрагмента D-петли очевидно приводит к выявлению структуры гаплотипического разнообразия балобана, отличной от «топологии звезды» и указывающей на прохождение каждой из линий через несколько «бутылочных горлышек» (гаплотипы FC-ALT6 и 7 и FC-ALT1 и 12 являются распространенными).

Таким образом, характер изменчивости D-петли балобана требует использования максимально возможного количества полиморфных сайтов для установления принадлежности особи к «восточной» или «западной» гаплогруппе, а также для определения истинного генетического расстояния между предковыми линиями и времени их обособления.

Что касается современной популяции Алтае-Саянского региона (Алтай, Тува, Хакасия, Западная Монголия), в ней представлены обе предковые материнские линии: из проанализированных образцов из независимых нативных гнезд 27 особей имели гаплотипы D-петли «восточной» гаплогруппы, 47 — «западной». Принадлежность к той или иной гаплогруппе не была прямо связана с фенотипической принадлежностью взрослых птиц в парах, имевших, в основном, признаки смешанного фенотипа «*saceroides*» и «монгольского» фенотипа *F. ch. progressus* различной степени выраженности (см. Карякин, 2011).

Ранее нами было показано, что среди птиц «алтайского» фенотипа присутствуют особи, принадлежащие к обоим гаплогруппам, показанным в работе Ф. Ниттингер с соавторами (Nittinger et al., 2007). В результате данного исследования было показано, что эти результаты подтверждаются для любого набора использованных полиморфных сайтов. Очевидно, проявление «алтайского» фенотипа происходит в результате скрещивания удаленных друг от друга предковых линий в зоне их интерградации в Алтае-Саянском регионе и может быть связано с эффектом гетерозиса.

Заключение

«Алтайский балобан» является удобной моделью для исследования механизмов реализации генотипа в фенотип у пернатых хищников, а также моделирования роли генетической изоляции в формировании адаптивно значимых признаков. В то же время, требуется более детальный анализ распространения предковых материнских линий в ареале вида для описания генетической структуры балобана и особенностей его филогеографии. Поскольку современные популяции балобана в той или иной степени пострадали от негативных факторов, в первую очередь от целенаправленного изъятия самок из природных популяций для нужд соколиной охоты, для количественных оценок генетического и фенотипичес-

кого разнообразия требуется дальнейший поиск специфических маркеров, в первую очередь, из числа функциональных ядерных генов.

Список литературы

- Галушин В.М. 2001. Балобан // Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: Астрель. С. 456–457.
- Дементьев Г.П. 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Сов. наука. С. 70–341.
- Дементьев Г.П., Шагдарсурен А. 1964. О монгольских балобанах и таксономическом положении алтайского кречета // Исследования по фауне Советского Союза (птицы). М. С. 3–37.
- Зиневич Л.С. и др. 2018. Молекулярно-генетические методы для поддержки проектов по реинтродукции на примере проекта по восстановлению алтайского балобана в Алтае-Саянском регионе // А.В. Салтыков (отв. ред.). Актуальные проблемы охраны птиц. Матер. Всеросс. научно-практ. конф., посвящ. 25-летию Союза охраны птиц России (Москва, 10–11 февр. 2018 г.). М. – Махачкала. С. 34–38.
- Карякин И.В. 2011. Популяционно-подвидовая структура ареала балобана // Пернатые хищники и их охрана. № 21. С. 116–171.
- Карякин И.В. и др. 2017. Первые результаты проекта по восстановлению генетического разнообразия популяций балобана в Алтае-Саянском регионе, Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 35. С. 176–192.
- Карякин И.В. и др. 2015. Балобан в России и Казахстане // А.Ф. Ковшарь (отв. ред.). XIV Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 473–530.
- Карякин И.В. и др. 2014. Результаты мониторинга популяции балобана в Алтае-Саянском регионе в 2014 году, Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 29. С. 58–76.
- Ковач А. и др. 2014. Международный План Действий по балобану *Falco cherrug* (SakerGAP), включая систему менеджмента и мониторинга для сохранения вида // МоВ по Хищным Птицам Технический Документ Номер 2. КМВ Техническая Серия Номер 31. Координационный Центр – КМВ Хищные Птицы МоВ, Абу-Даби, Объединенные Арабские Эмираты. 160 с.
- Мензбир М.А. 1916. Птицы (Aves). Т. 6. Вып. 1. Falconiformes (Дневные хищные птицы). Пг. 344 с.
- Николенко Э.Г. 2013. Ужесточение российского законодательства в области добычи и оборота редких видов в 2013 году: комментарии к закону № 150-ФЗ от 02.07.2013 и постановлению Правительства РФ № 978 от 31.10.2013 // Пернатые хищники и их охрана. № 27. С. 261–263.
- Николенко Э.Г., Карякин И.В. 2016. Распространение, численность и статус балобана (*Falco cherrug*) в Республике Тыва // У.В. Ондар (отв. ред.). Современное состояние редких видов растений и животных Республики Тыва: матер. Всеросс. научно-практ. конф. (28–29 апр. 2016 г.). Кызыл: Изд-во ТувГУ. С. 99–105.
- Николенко Э.Г. и др. 2014. Корни проблемы сокращения численности балобана и пути её решения в рамках Глобального плана действий по балобану на при-

- мере России и Казахстана // ПERNАТЫЕ хищники и их охрана. № 29. С. 18–38.
- Пфедфер Р. 2009. К вопросу о географической изменчивости балобанов // ПЕРНАТЫЕ хищники и их охрана. 2009. № 16. С. 68–95.
- Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. М. – Л., 1938. Т. 1. 316 с.; Т. 2. 434 с.
- Степанян Л.С. 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- BirdLife International. 2018. *Falco cherrug* (amended version of 2016 assessment) [Электронный ресурс] The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22696495A110525916. Режим доступа: <http://www.iucnredlist.org/details/22696495/0>. Дата обращения: 14.05.2018.
- Clement M. et al. 2002. TCS: estimating gene genealogies // Proc. 16th Int. Parallel Distrib. Process Symp. Vol. 2. P. 184.
- GBIF. *Falco cherrug* J.E. Gray, 1834. [Электронный ресурс] GBIF Occurrence Download. Режим доступа: GBIF.org URL: <http://doi.org/10.15468/dl.kh51zd>. Дата обращения: 14.12.2017.
- Horvath M.B. et al. 2005. An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds // J. Avian Biol. Vol. 36. No. 1. P. 84–88.
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol Evol. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116.
- Nittinger F. et al. 2007. Phylogeography and population structure of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data // Molecular Ecology. Vol. 16. P. 1497–1517.
- RRRCN. Raptors of the World. Version 1.3. Sibecocenter LLC. Occurrence Dataset [Электронный ресурс] GBIF.org. 2017. Режим доступа: <https://doi.org/10.15468/fggsfn>. Дата обращения: 14.12.2017.

О РОЛИ Г.П. ДЕМЕНТЬЕВА В РАЗВИТИИ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ В ТУРКМЕНИСТАНЕ

Э.А. Рустамов

Мензбировское орнитологическое общество

THE ROLE OF G.P. DEMENT'EV IN DEVELOPING OF ZOOLOGICAL SCIENCE IN TURKMENISTAN

E.A. Rustamov

Menzbier Ornithological Society

E-mail: elldaru@mail.ru

С именем профессора Георгия Петровича Дементьева (1898–1969) — выдающегося зоолога и деятеля охраны природы XX века, связано значительное число теоретических и прикладных работ, осуществлённых в России и в современных странах ближнего зарубежья. В этом отношении особо выделяется Туркменистан — страна, развитие зоологической науки в которой, по сравнению с другими регионами бывшего Советского Союза, имело очень тесную и глубокую связь с Г.П. Дементьевым. Такая связь возникла в конце 1941 г., когда Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова был эвакуирован в столицу Туркменской ССР — г. Ашхабад. Это историческое событие дало большой толчок к дальнейшему развитию в Туркменистане образования и всей науки, в том числе и зоологической.

Вклад Г.П. Дементьева в развитие орнитологии и зоологии в целом для Туркменистана очень велик. Изучение всех доступных коллекций по птицам этой страны, экспедиции, десятки его работ по фауне Средней Азии, включая Туркменистан, целая плеяда учеников и продолжателей его дела — всё это создало серьёзный фундамент для стремительного развития зоологической науки в этой республике.

Судя по архивным материалам Летописи Московского государственного университета, Решение СНК СССР (№14322сэ) об эвакуации в Ашхабад было принято 15 октября 1941 г. К концу этого месяца было эвакуировано уже 90% сотрудников и преподавателей и основное оборудование. Университету выделили всего три эшелона, все, кто был помоложе, прежде всего студенты, шли пешком, вначале до Муром, далее на перекладных, а в конце — уже после Бухары, опять пешком до Ашхабада. 29 октября 1941 г. из Москвы уходил эшелон, в одном из вагонов которого, битком набитом людьми, книгами и оборудованием, был Г.П. Дементьев вместе с супругой Марией Григорьевной Голубевой (1900–1973) и дочерью-второклассницей Машей, которая впоследствии стала извест-

ным специалистом по эволюционной биологии — Марией Георгиевной Вахрамеевой, и проработала более 40 лет на кафедре геоботаники Московского университета, исследуя проблемы популяционной биологии. Она вспоминает, что уже на вокзале их эшелон был разбомблен фашистской авиацией и им пришлось долго ждать пока со всех вокзалов соберут другой.

Размещали университетских москвичей, как и всех эвакуированных из других городов, где могли: студентов — в ещё недостроенном здании Ашхабадского государственного педагогического института (АГПИ им. А.М. Горького), в его клубе и общежитии, и двух школах, а профессорско-преподавательский состав — в разных квартирах и даже в отдельном жилом доме-общежитии с 28 комнатами. В ноябре 1941 г. прибыли почти все кафедры университета, что дало возможность приступить к занятиям с 1 декабря. До завершения строительства учебного корпуса АГПИ занятия частично проводились на базе старого здания, а также в лабораториях сельскохозяйственного и медицинского институтов. Семью Г.П. Дементьева поселили вместе с семьёй В.Г. Гептнера — коллеги по зоомузею, в доме 26 по ул. Жуковского, почти в центре города, в небольшом особнячке, в котором жил зоолог А.И. Гизенко. В этом отношении им всем, можно сказать, очень повезло.

Война, конечно, помешала осуществлению планов учёного, но никак не могла остановить его набирающую силу научную деятельность. По прибытии в Ашхабад, он продолжает интенсивную работу как сотрудник Института зоологии и Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова.¹ Судьба занесла Г.П. Дементьева, по сути, в новую для него страну, и он не упустил возможности изучить её природу и историю. Георгий Петрович в Ашхабаде с присущей ему целеустремлённостью и способностью располагать к себе разных людей налаживает деловые отношения с учёными и специалистами в научных и административных организациях Туркменистана. Среди них А.И. Гизенко, уже упомянутый нами, и И.В. Старостин из Зоолого-зоотехнического института Туркменского филиала АН СССР, А.А. Аширова из Государственного музея краеведения, Н.А. Иванов — начальник Управления по заповедникам при СНК ТССР, М.К. Лаптев — заведующий кафедрой зоологии АГПИ и Туркмен-

¹ Уместно напомнить, что среди университетских зоологов, находящихся в эвакуации, работы по изучению фауны проводили В.Г. Гептнер, Л.А. Зенкевич, Г.В. Никольский, Е.С. Птушенко, В.А. Раков, С.Н. Скадовский, Н.А. Формозов, В.И. Цалкин, Н.В. Шибанов и др. Результаты исследований были опубликованы уже во время войны в книгах: «Сырьевые ресурсы Туркмении и их промышленное использование» (1943) и «Учёные записки Московского университета — Материалы по фауне Туркмении» (1945), а впоследствии в многочисленных трудах названных учёных.

ской научно-исследовательской зоологической станцией, основанной им в 1934 г., наконец, С.Я. Тишкин и С.А. Александров — местные натуралисты и охотники. В декабре 1941 г. на кафедре зоологии профессор Михаил Константинович Лаптев (1885–1948) знакомит Г.П. Дементьева со своим, только что вернувшимся с фронта после ранения аспирантом — А.К. Рустамовым, который впоследствии станет первым докторантом самого Г.П. Дементьева, его последователем и ближайшим соратником. Но менее чем через год, в сентябре 1942 г., Г.П. Дементьев вынужден будет покинуть Туркменистан и переехать с университетом на Урал, в Свердловск (ныне Екатеринбург). Поэтому настоящие близкие отношения между ними завяжутся лишь по окончании войны, а точнее после совместной поездки в Репетекский заповедник в январе 1945 г.

В Ашхабаде Г.П. Дементьев приступил к изучению коллекций местных зоологических фондов, прежде всего сборов по птицам. За короткий срок с декабря 1941 г. по август 1942 г., исключая время, которое ушло на полевые экскурсии и экспедиции (см. ниже), он изучает, просматривает, обмеряет в общей сложности около 3 тыс. экземпляров более 250 видов птиц² в запасниках названных выше организаций, а позже и из Бадхызского и Гасанкулийского (ныне Хазарского) заповедников. Ведёт дневники, объем которых к моменту отъезда в Свердловск составил 224 рукописных страниц (написанных мелким Дементьевским почерком) в трёх общих тетрадах.³ Собранные материалы по птицам вошли в фундаментальную сводку «Птицы Туркменистана» (1952). Эта книга до сих пор не потеряла своей актуальности как классический образец регионального зоологического исследования. На ней выросло не одно поколение орнитологов. Уже одного этого достаточно, чтобы сделать однозначный вывод о большом вкладе Г.П. Дементьева в развитие зоологической науки Туркменистана. Несмотря на трудности, нехватку продуктов питания и оборудования, особенно экспедиционного, учёный, помимо работы в музейных хранилищах, организует две экспедиции — одну в Юго-Западный Туркменистан, другую в предгорья Восточного Копетдага, проводит регулярные пешие экскурсии в пустыне и горах под Ашхабадом. Чуть позже приступает к написанию указанной монографии, которую закончит уже в Москве в 1945 г. (Дементьев, 1952).

Г.П. Дементьев не прекращает заниматься книгой по птицам Туркменистана и в Свердловске, где его преследует полоса бедствий и неудач. Георгий Петрович очень тяжело перенёс брюшной тиф, которым, как и

² Детали его работы с коллекциями мы здесь умышленно опускаем, что составит предмет особого исследования.

³ Переданы Г.П. Дементьевым А.К. Рустамову в 1959 г. и хранятся в его архиве.

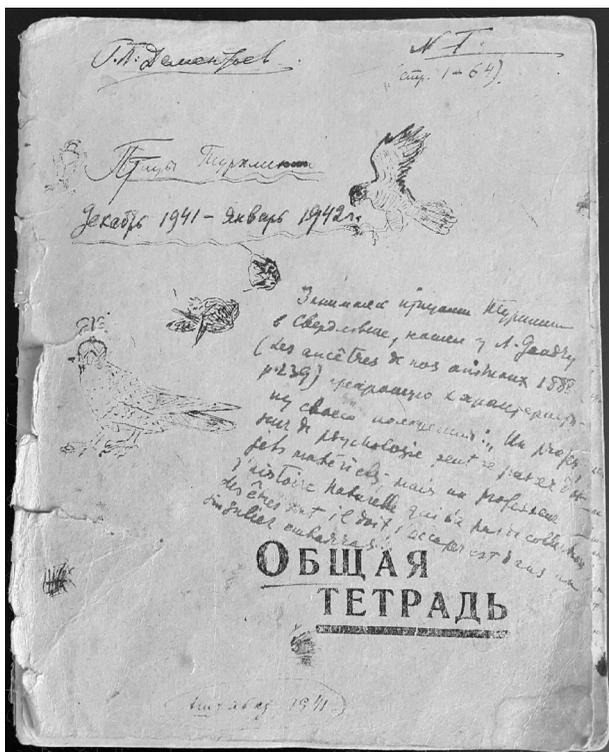


Рис. 1. Обложка дневника №1 Г.П. Дементьева по птицам Туркмении (Ашхабад, 1941).

многие университетские сотрудники, заболел по пути из Средней Азии на Урал. Страшная болезнь чуть было не унесла его в мир иной.

Судя по материалам летописи МГУ, в Ашхабаде университет не смог в полной мере развернуть свою работу из-за отсутствия электричества и воды в учебном здании, проблем с очень жарким климатом и необходимостью сотрудникам ежедневно ходить пешком за 4–5 км от мест проживания на занятия и обратно, и т.п. Но в Свердловске условия, особенно бытовые, оказались ещё хуже для большинства преподавателей и студентов: не было жилья, всех расселяли по городу в порядке уплотнения. Семья Дементьевых ютилась в общежитии индустриального института. Приходилось и мёрзнуть. Помещения, предоставленные под лаборатории и аудитории, были слишком малы, библиотека и лабораторное оборудование находились большей частью в законсервированном состоянии, а из-за плохих условий хранения подвергались быстрой порче. Тяготы

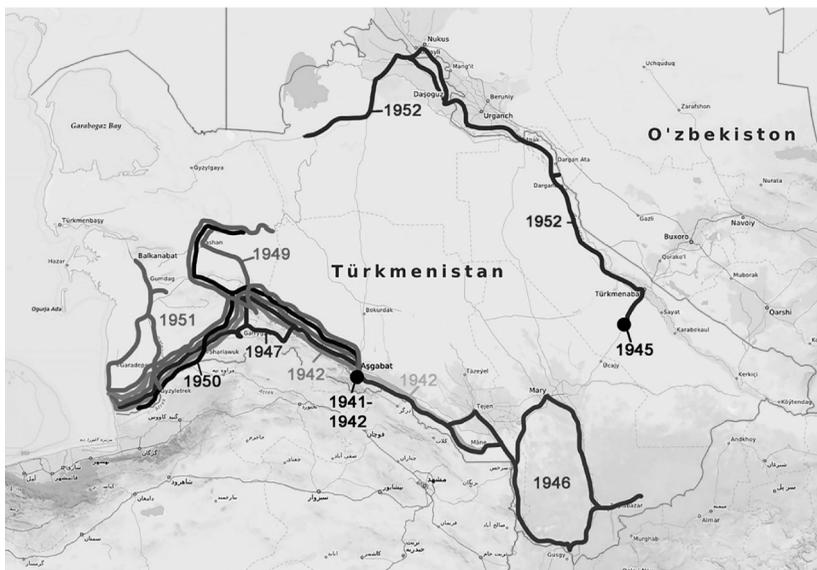


Рис. 2. Маршруты экспедиций Г.П. Дементьева по Туркменистану.

- 1. Декабрь 1941 г. – май 1942 г.** наблюдения и экскурсии в Ашхабаде и его окрестностях: совместно с Г.П. Дементьевым часто участвовали А.И. Гизенко, Д.И. Гофман, Л.А. Зенкевич, Е.С. Птушенко, А.Н. Формозов, или В.Н. Цалкин.
- 2. Март 1942 г.** Ашхабад – Кызыларват (ныне Сердар) – Ходжакала – Дузлыюлум – Шарлаук (Кызылбаир) – Кызылатрек (Этрек) – оз. Делили – Гасанкули (Эсенгулы) – Чикишлер – Куйджук – оз. Беумбаш – Кызылатрек (Этрек) – Машат-Месерианская р-на – Кызылатрек (Этрек) – Шарлаук (Кызылбаир) – Ходжакала – Кызыларват (Сердар) – Ашхабад: совместно с А.И. Гизенко, Н.А. Ивановым, С.Я. Тишкиным и др.
- 3. Май 1942 г.** Ашхабад – Душак – Меана – Чача и обратно: совместно с С.Я. Тишкиным.
- 4. Январь 1945 г.** Ашхабад – Репетекский заповедник и обратно: совместно с А.К. Рустамовым.
- 5. Апрель–май 1946 г.** Ашхабад – Душак – Меана – Чаача – Тедженстрой (Ганналы) – Новрузабад – хребет Гязьгедык – Кушка (Серхетабад) – Тахтабазар – кол. Экимбай в Карабале – Тахтабазар – Мары – Серахс – Теджен – Ашхабад: совместно с А.К. Рустамовым и Е.П. Спангенбергом.
- 6. Декабрь 1947 г.** Ашхабад – Арчман – Нохур – Каракала (Махтумкули) – Шарлаук (Кызылбаир) – Кызылатрек (Этрек) – оз. Делили – Эсенгулы (Гасанкули) – Чикишлер – Кызылатрек (Этрек) – Шарлаук (Кызылбаир) – Ходжакала – Кызыларват (Сердар) – Ашхабад: совместно с Н.А. Ивановым и С.С. Туровым.
- 7. Ноябрь–декабрь 1949 г.** Ашхабад – Кызыларват (Сердар) – Ясха – Каратегелек и обратно до Кызыларват (Сердар) – Ходжакала – Шарлаук (Кызылбаир) – Кызылатрек (Этрек) – оз. Малое делили – Карадегиш – Гасанкули (Эсенгулы) – обратно в Кызыларват (Сердар) – Ашхабад: совместно с М.К. Караевым и др.

жизни в Свердловске усугубляли сожаление об оставленных в Ашхабаде коллекциях и отсутствие натуральных исследований. Видимо не случайно, на обложке одного из ашхабадских дневников, к которым учёный не раз обращался, работая над рукописью будущей книги, мы находим запись (рис. 1), сделанную Георгием Петровичем: «Занимаясь птицами Туркменинии в Свердловске, нашёл у А. Geadry (*Les ancêtres de nos animaux dans les temps géologiques*, 1888, p. 239) прекрасную характеристику своего положения: «Профессор психологии может пенять только на себя при отсутствии объекта наблюдения, но профессор естествознания в отсутствии коллекций занимается странными вещами и не знает, куда себя деть». Действительно, на Урале у Г.П. Дементьева не было ни сил, ни возможности проводить даже элементарные экскурсии и наблюдения. Очевидно, оставалась одна отдушина — продолжение работы над «Птицами Туркменистана», осмысление всего того, что удалось сделать за предыдущие месяцы в Ашхабаде, в лабораториях и поле.

Экспедиционная деятельность Г.П. Дементьева началась именно в Туркменистане и продолжалась в течение 10 лет (рис. 2). О фауне и природе Туркменистана, можно сказать, Средней Азии в целом, Г.П. Дементьев написал более полусотни различных работ, опубликованных в Москве, Берлине, Париже, Ашхабаде и т.д.⁴ Труды по Туркменистану основаны на собственных наблюдениях и материалах, собранных во время экспедиций.

⁴ Библиография Г.П. Дементьева составлена и опубликована М.Г. Голубевой и Е.Л. Крушинской в книге «Исследования по фауне Советского Союза (птицы)». М.: МГУ. 1973. С.16–30.

8. Октябрь–ноябрь 1950 г. Ашхабад – Кызыларват (Сердар) – Ходжакала – Шарлаук (Кызылбаир) – Кызылатрек (Этрек) – Акъяйла – Гудриолум – обратно в Кызыларват (Сердар) – Казанджик (Берекет) – Ясха – Дикче – обратно в Казанджик (Берекет) – Ашхабад: совместно с М.К. Караевым и др.

9. Март–апрель 1951 г. Ашхабад – Кызыларват (Сердар) – Ясхан – Джамал – Игды – обратно в Ясхан – Казанджик (Берекет) – Кызыларват (Сердар) – Пурнуар – долина Терсакана – Шарлаук (Кызылбаир) – Кызылатрек (Этрек) – Гасанкули (Эсенгулы) – Чикишлер – Кеймир – Бугдайлы – высота Боедаг – Кумдаг – Небитдаг (Балканабад) – обратно Боедаг – Бугдайлы – Машат-Мессерианская равнина – Мадау – Кызылатрек (Этрек) – Шарлаук (Кызылбаир) – долина Терсакана – Ходжакала – Пурнуар – Кызыларват (Сердар) – Ашхабад: совместно с Н.Н. Каргашевым, М.К. Караевым и др.

10. Апрель–май 1952 г. Репетек – Чарджоу (Туркменабат) – Дарганата – тугай Буруни – Питняк – Хазарасп – Хива – Тахта (Огузхан) – Ташауз (Дашогуз) – Калининск (Болдумсаз) – Тахиаташ – Кунеургенч – Ярбеккир – кол. Чырышлы – Ташауз (Дашогуз) – Шават – Хазарасп – Дарганата – Чарджоу (Туркменабат): совместно с Н.Н. Каргашевым и др.

Наиболее значимым трудом является, как отмечено выше, монография «Птицы Туркменистана», изданная АН ТССР в 1952 г. Автору удалось проанализировать весь объём данных, который был накоплен по птицам страны к середине прошлого столетия. Это громадный фактический материал. Ведь в основе книги, помимо 3 тыс. коллекционных экземпляров, которые он обработал в Ашхабаде, прибавилось ещё более 7 тыс. из других фондов. Почти для каждого отряда в отдельности автор привёл критически взвешенные зоогеографические сведения и замечания, а для гусеобразных и соколообразных подробно описал их практическое значение. Кроме того, в отдельной главе впервые представлен обстоятельный и современный на тот момент зоогеографический анализ всей орнитофауны. Такое подробное освещение всех современных взглядов на систематику, биологию, экологию, зоогеографию орнитофауны страны определило на долгие годы направления работ для дальнейших исследователей.⁵

Помимо этого, опубликован ряд статей по позвоночным животным отдельных районов Туркменистана: Бадхыза (1946, 1947) и Карабиля (1947, 1951), низовьев Амударьи (1956) и Присарыкамьшья (1952, 1953), Западного Узбоя (1952) и Юго-Восточного Прикаспия (1947, 1948), и по практическому значению тех или иных представителей фауны (1943, 1953). В этом отношении особенно отличаются фаунистические обзоры по Юго-Западному Туркменистану, куда Г.П. Дементьев совершил почти половину своих туркменских экспедиций, а также по южной и северо-восточной частям страны (1945, 1951, 1955, 1956). Эти труды, как образцы классических фаунистических работ, содержат большой фактический материал по составу, территориальному размещению, биологии и, нередко, замечания по систематике позвоночных животных. Немало работ исследователь посвятил отдельным группам туркменской фауны и отдельным видам, например, из хищных птиц — балобану (1945), лаггару (1947, 1957) и шахину (1948), среди куриных — кеклику (1945) и турачу (1948), а также ворону (1949), кольчатой горлице (1950), майне (1953), афганскому земляному воробью (1951); среди млекопитающих — кошачьим в целом (1956) и гепарду, в частности (1956), а из грызунов — тонкопалому суслику (1953).

⁵ На книгу написана рецензия учеником Георгия Петровича — А.К. Рустамовым (Зоол. журн. 1953. Т.32. Вып. 5. С.1035–1036). Важно, и это не часто встречалось в рецензиях на зоологические работы 1970–1980-х гг., что в ней были указаны неточности и опечатки. Сам Г.П. Дементьев не раз подчёркивал важность критических замечаний, которые вовсе не умаляют достоинств той или иной работы, а, наоборот, указывая на досадные недочёты или опечатки, предупреждают последующих исследователей от ошибок подобного рода.

Г.П. Дементьев считается признанным знатоком хищных птиц, особенно соколов. Ещё до приезда в Туркменистан он писал о соколиной охоте, в 1935 г. вышла его книга «Охота с ловчими птицами», в предисловии к которой подчёркнуто, что такая охота сохранилась в полном объёме в Средней Азии. Оказавшись в Туркменистане, Георгий Петрович с особым интересом собирает все доступные сведения по этому вопросу, а затем пишет специальный раздел о соколиной охоте в «Птицах Туркменистана» (Дементьев, 1952, с. 283–289). Исторические исследования и современные описания охоты с ловчими птицами в Туркменистане, которые собраны в трудах Г.П. Дементьева (1952, 1953, 1961, 1962, 1967), остаются и поныне своеобразной классикой. Все это востребовано туркменскими учёными и практиками, например, Национальное общество сокольников Туркменистана, основанное в 1998 г., использует тот багаж знаний, который собран в трудах Г.П. Дементьева.

Неоценимую работу учёный вёл в Туркменистане по подготовке специалистов-зоологов. Георгий Петрович обладал поистине магнетическим даром привлекать к себе молодёжь и уделял своим ученикам самое пристальное внимание, поэтому в их воспоминаниях так много тёплых искренних слов благодарности. Георгий Петрович спешил передать свои энциклопедические знания ученикам и коллегам, щедро делясь идеями по основополагающим проблемам науки и частным вопросам практического характера. Ученики Г.П. Дементьева из Туркмении, реализуя его идеи и планы, под его руководством осуществляли полномасштабные исследования: докторскую диссертацию по птицам пустыни Каракумы выполнил А.К. Рустамов (защита в Москве, МГУ, 1950 г.), кандидатские — М.К. Караев по птицам Западного Узбоя (там же, в 1952 г.), А.О. Ташлиев — по орнитофауне долины Мургаба (защита прошла в Баку, 1956 г.), Г.С. Бельская — по экологии и биоценологическим связям норových птиц Туркменистана (в Ашхабаде, 1965 г.), А.Э. Эминов — по рыбоядным птицам внутренних водоёмов Туркменистана (там же, 1968 г.). Для многих учёных Туркменистана он был путеводной звездой. Среди всех учеников и соратников выделялся Анвер Кеюшевич Рустамов (1917–2005), с которым Г.П. Дементьев был связан дружбой почти три десятилетия, и который стал его достойным преемником в продолжении и расширении зоологических исследований в Туркменистане.

Своим наставником его считали не только его аспиранты и докторанты, но и многие из его современников, и не только зоологи — все, кто так или иначе соприкасались с Георгием Петровичем в Ашхабаде или в Москве, в Зоологическом музее и Лаборатории орнитологии на кафедре позвоночных животных Московского университета. Среди них туркменские учёные О.С. Сопьев, М.Б. Аманова, Г.Ш. Шукуров, А.Ф. Кекилова,

Э.Ч. Аннаева, О.Н. Нургельдыев, Ч.А. Атаев, Е.А. Ключкин, А.Н. Сухинин. К его ученикам можно отнести и немало российских коллег, кто не раз приезжал в экспедиции и работал в Туркменистане: Е.С. Птушенко, Н.А. Гладков, Н.Н. Карташов, А.Г. Банников, В.С. Залетаев, Е.Н. Панов и многие другие.

Наиболее тесные связи Г.П. Дементьев поддерживал с кафедрой зоологии Туркменского сельскохозяйственного института и Лабораторией орнитологии Института зоологии АН ТССР, которыми заведовали его ученики А.К. Рустамов и А.Э. Эминов, соответственно. К тому же, А.К. Рустамов являлся ректором сельхозинститута, а директором института зоологии был другой ученик Г.П. Дементьева — А.О. Ташлиев. Благодаря этому, Георгий Петрович получал широкие возможности направлять развитие орнитологических исследований в учебных и академических учреждениях. Он всегда был желанным гостем в Ашхабаде, до самой своей кончины оказывал консультации и помощь. За большой вклад в изучение животного мира Туркменистана и подготовку национальных кадров — зоологов Георгий Петрович был награждён в 1968 г. Почётной грамотой Президиума Верховного Совета Туркменской ССР.⁶ Но лучшим доказательством заслуг Г.П. Дементьева являются успехи зоологической науки в Туркменистане, расцвет которой пришёлся на 1950–1970-е гг.

Роль Г.П. Дементьева по консолидации орнитологических сил и координации исследований не только внутри бывшего Советского Союза, но и дальнего зарубежья бесспорна. Благодаря Георгию Петровичу заметно расширились международные научные связи, в том числе и Туркменистана, на мировой уровень вышел ряд учёных республики, повысился и уровень совместных научных исследований. Этому способствовали Всесоюзные орнитологические конференции, Г.П. Дементьев был одним из их инициаторов и организаторов и привлекал к участию учёных, аспирантов и студентов из Туркменистана. При жизни Г.П. Дементьеву удалось провести 4 таких общесоюзных форума, 5-я конференция, Ашхабадская, прошедшая в сентябре–октябре 1969 г., была посвящена уже его светлой памяти. Другая Всесоюзная конференция по проблемам охраны птиц, посвящённая Г.П. Дементьеву, была организована его учениками (А.К. Рустамов, В.Д. Ильичёв) также в Ашхабаде, в 1979 г. Наконец, в Ашхабаде научные чтения в память о Георгии Петровиче проводились в 1998 и 2008 гг., очередные состоятся в конце 2018 г.

⁶ Такая грамота считалась высшей правительственной наградой в республике.

ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВОК ГУСЕЙ В ТУРКМЕНИСТАНЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 100 ЛЕТ

Э.А. Рустамов¹, А.В. Белоусова²

¹ *Мензбировское орнитологическое общество,*

² *ФГБУ «ВНИИ Экология»*

CHANGES IN GEESE WINTERING PLACES IN TURKMENISTAN DURING THE LATEST 100 YEARS

E.A. Rustamov¹, A.V. Belousova²

¹ *Menzbier Ornithological Society,*

² *FGBU "VNI Ecology"*

E-mail: elldaru@mail.ru

Средняя Азия, в том числе и равнинный Туркменистан, является одним из устойчивых зимовочных регионов водоплавающих птиц, включая гусей. В первой половине XX в. территория Туркменистана была бедна поверхностными водами, поэтому зимовки водно-болотных птиц сосредотачивались лишь у берегов Каспийского моря в низовьях Этрака, а также местами по долинам Амударьи, Мургаба и Теджена. Начиная с середины прошлого века широкомасштабное строительство с охватом почти всей территории Туркменистана привело к перераспределению огромных объемов воды и возникновению, наряду с естественной, также искусственной гидросети, состоящей из каналов разных типов, а также водохранилищ. Сети каналов как система комплексных гидросооружений с многочисленными разветвлениями образуют зоны подтопления на обширных, обычно пониженных площадях в разных районах Каракумов, особенно в придельтовых участках рек. При этом обводнению и освоению подверглись не только пустынные территории, но и внутриазиатские, ранее не возделываемые, в концевых частях дельт Мургаба, Теджена, на предгорных равнинах Копетдага, а также вновь осваиваемые (целинные) земли, в том числе, на юге — Хаузханский массив в Теджено-Мургабском междуречье, на севере Туркменистана к западу от дельты Амударьи — Шасанемский массив, и Кызыларбатский массив в северных предгорьях Западного Копетдага, а также массивы Таллымерджен и Ватан на крайнем юго-востоке Туркменистана. Процессы ирригационного строительства на равнинах страны и соответствующие им трансформации экосистем, продолжают и в настоящее время.

В результате образования большого числа водоёмов (водохранилищ больших и малых озёр, разливов) в Каракумах возникли водно-болотные угодья, которые служат местами концентрации водоплавающих птиц как

на пролете и зимовках, так и в период гнездования. Помимо появления новых водно-болотных угодий происходило изменение кормовых биотопов и кормовой базы птиц. Так, до 1990-х гг. растениеводство в Туркменистане было направлено на выращивание монокультуры — хлопчатника. Под хлопчатник ежегодно отводилось более половины посевных площадей, третья их часть засеивалась кормовыми культурами, а зерновые, в основном пшеница, выращивались на 15% посевных площадей, но после 1991 г. ситуация изменилась (Растениеводство [Туркменистан], 2012). Если в 1990 г. пшеница размещалась на площади 60 тыс. га и составляла в структуре орошаемых земель 4,4%, то за 1991–2013 гг. её площади увеличились в 14 раз, достигнув 860 тыс. га (46,7%). Приоритет развития производства зерновых позволил увеличить площади возделываемых земель, поскольку на их полив расходуется на 40% меньше воды, чем на выращивание хлопка (Растениеводство [Туркменистан], 2012). Таким образом, в Туркменистане, в 1990-х гг. резко увеличились площади угодий с кормовой базой не только для зерноядных (рябков, голубей, журавлей) и травоядных (гусей и тех же журавлей), но и других птиц, например, скворцов и грачей. В период, когда происходит зимний полив, поля заливаются поливной, или талой водой, на них, кроме гусей, кормятся и отдыхают речные утки.

Вслед за указанными изменениями характера культур, их размещения и площадей, произошло перераспределение гусей и других водоплавающих птиц на пролёте и зимовках. Основными районами разведения зерновых в настоящее время являются земли предгорий Копетдага, в меньшей степени массивы Таллымерджен и Ватан на юге Лебапского велаята (административная область) на востоке страны, и массив Шасенем на севере и Хаузхан на юге страны. В результате возникли новые места зимовок белолобых и серых гусей, а огарей, а также серых журавлей, в зоне средней Амударьи на крайнем юго-востоке, в Теджено-Мургабском междуречье и в предгорьях Копетдага на юге Туркменистана (рис. 1).

Область средней Амударьи — один из важных районов для зимующих гусей. На правобережной стороне — это сельскохозяйственный массив Таллымерджен и туркменские озера Кызылбурун и Солтандаг, и водохранилище Денгизкуль на туркмено-узбекской границе. Наличие большого Талимарджанского водохранилища (также у туркменско-узбекской границы) и Таллымерджанских полей (в Туркменистане, на с/х угодьях этрапа Довлетли) обуславливает суточные перелеты зимующих гусей между местами ночлега на водохранилище и кормежек на полях, т.е. в направлении север-юг. Меньшее число птиц ночуют на островах в пойме Амударьи, а кормиться летать на те же Таллымерджанские поля, в направлении восток-запад.

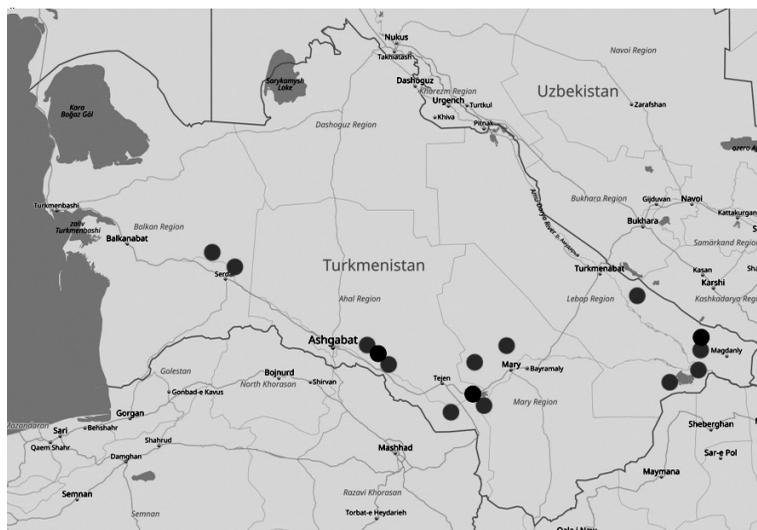


Рис. 1. Места современных зимовок белолобого и серого гусей в Туркменистане (серые кружки) и единичных встреч пискульек (черные кружки).

Значительная часть массива Таллымерджен находится в границах одноименной ИВА (Рустамов и др., 2009). На этом с/х массиве, а также на Зеитском вдхр. в декабре 2016 г. и в декабре 2017 г. проведены учеты птиц (кроме авторов в декабре 2016 г. принимали участие Дж. Уэлч (RSPB) и Е.И. Ильяшенко (Рабочая группа по журавлям Евразии), в декабре 2017 г. — Томас Аарвак, Тони Экселин и Петри Лампила (Международная группа по пискульке)). Были отмечены 4 вида — серый гусь *Anser anser*, белолобый гусь *Anser albifrons*, пискулька *Anser erythropus* и краснозобая казарка *Branta ruficollis*. Численность белолобого гуся была наибольшей и достигала на территории Таллымерджена 10 000–15 000 ос. Численность серого гуся в смешанных стаях была гораздо ниже и составляла от 1 до 10%. Только на Зеитском вдхр. в декабре 2017 г. численность серого гуся достигла 40% от численности белолобого — 1352 ос. и 3417 ос. соответственно. Численность белолобого гуся увеличилась за последние 10 лет очень сильно, поскольку, по наблюдениям зимой 2006/07 гг. на Таллымердженских полях насчитывалось более 5 тыс. серых гусей и ни одного белолобого (Рустамов и др., 2009). По данным учетов в декабре 2016 г. численность серого гуся была ниже 2000 ос., а в декабре 2017 г., вероятно, ниже 1000 ос. Такое сильное сокращение численности серого гуся требует обратить на его мониторинг во всех местах зимовки особое внимание.

В южном Туркменистане на полях в зоне Каракумдарьи, в предгорьях Восточного Копетдага существует еще одна зимовка гусей, в основном, также белолобых. Суточные перелёты они совершают с этих полей к месту ночевки — на Хаузханское водохранилище. Стаи гусей зимуют и на севере самого Хаузханского массива (севернее железной дороги Теджен-Мары), и они также летают на ночевку на Хаузханское водохранилище, соответственно.

На Хаузханском водохранилище и в предгорьях Копетдага, по данным Туркменоохотрыболовсоюза, среди белолобых и серых гусей единично, не каждый год, попадаются пискульки (рис. 1). На территории Таллымердженских полей (2017 г.) в одной смешанной стае были отмечены 2 пискульки и 6 краснозобых казарок, виды, которые внесены в Красный список МСОП со статусом «Уязвимые (VU)».

В Юго-Западном Туркменистане (низовья р. Этрек) до конца 1950-х гг. при весенних паводках в дельте Этрека ежегодно образовывались обширные разливы. В паводковый период, сроки которого непостоянны, происходило заполнение низин и озёр, но в июне разливы высыхали. Здесь в 1937–1938 гг. встречались на зимовке серый гусь и пискулька, краснозобая казарка — на пролете (Исаков, Воробьев, 1940). Для аккумуляции вод наиболее крупные озера были частично перестроены в водохранилища, во время пролёта и зимовки на них останавливались гуси, утки и другие водно-болотные птицы, в период наблюдений 1977–1991 гг. — серый гусь, пискулька (Карваев, 1991) и на пролете — белолобый гусь (Морозов, перс. сообщ.). Но с 1970-х гг., вследствие интенсивного забора воды на орошение, особенно с иранской стороны, Этрек стал достигать моря только в полноводные годы при обильных паводках. Постепенно и такая связь с морем прекратилась, а водохранилища перестали выполнять свои функции. Сейчас водохранилища сухие, а вся дельта реки представляет собой низменность с рассеянными останцовыми холмами, изрезанную ложами искусственных каналов и арыков, естественные русла и небольшие протоки сохранились лишь на коротких участках. В настоящее время местообитания для зимовки гусей здесь исчезли. Когда случится приход в этот район амударьинских вод с севера по Каракумдарье неизвестно. Планируемое сооружение Мадавского вдхр. должно будет создать условия для восстановления водности низовий Этрека и соответствующих водно-болотных местообитаний.

Список литературы

Исаков Ю.А., Воробьев К.А. 1940. Обзор зимовок и пролета птиц на Южном Каспии // Зимовка птиц на Южном Каспии. Тр. Всес. орнитолог. Запов. Гасан-Кули. Вып. 1. М. С. 5–156.

- Караваев А.А.* 1991. Численность и размещение водно-болотных птиц в Юго-Восточном Прикаспии (поганки, веслоногие, голенастые, пластинчатоклювые) // Природная среда и животный мир Юго-Восточного Прикаспия. М.: ВНИПИЭИлеспром. С. 4–36.
- Растениеводство. 2012. Туркменистан. Обзор агропродовольственного сектора // Инвестиционный центр ФАО. I3202E/1/02.13. С. 21–28.
- Рустамов Э.А., Уэли Д.Р., Бромбахер М.* 2009. Ключевые орнитологические территории Туркменистана. Ашхабад: Мин-во охраны природы Туркменистана. 197 с.

**ОБУЧЕНИЕ ИДЕНТИФИКАЦИИ ПТИЦ BIRDID:
РЕЗУЛЬТАТЫ ДВУХ СЕЗОНОВ**
**В.В. Самоцкая^{1,2}, Ю.И. Михневич², В.И. Москаленко^{2,3},
Е.С. Правдолюбова², А.Д. Мироненко-Маренков²,
Л.Г. Хлудова²**

¹ *Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова;*

² *Университет Норд;*

³ *Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова*

**BIRD IDENTIFICATION TEACHING:
RESULTS OF TWO SEASONS**
**V.V. Samotskaya^{1,2}, J.I. Mihnevich², V.I. Moskalenko^{2,3},
E.S. Pravdolubova², A.D. Mironenko-Marenkov²,
L.G. Khludova²**

¹ *Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University;*

² *Nord University;*

³ *Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University*

E-mail: unicornus@yandex.ru

В последние годы так называемая «гражданская наука» (citizen science) в России переживает небывалый взлёт, который особенно хорошо заметен на примере наблюдений за птицами. Вклад любителей-бёрдвотчеров в базы данных наблюдений становится всё больше. Однако пока что уровень знания птиц среди населения довольно низок, а специализированных программ, посвященных обучению идентификации птиц в России, практически нет.

В 2017 г. при поддержке Университета Норд (Норвегия) мы запустили первый курс BirdID, который имел огромную популярность среди любителей птиц с разным уровнем знаний. Курс оказался успешным и с научной точки зрения: удалось зарегистрировать немало интересных видов и новых находок для регионов. Вместе со студентами мы посетили многие ключевые орнитологические территории Москвы и Московской области.

В 2018 г. состоялся второй сезон курса, и при его проведении мы постарались учесть все ошибки, которые допустили во время первого запуска. Второй сезон принёс новый опыт, новых студентов, новые локация для наблюдений и новые контакты дружелюбных ООПТ, готовых принять нашу группу.

Однако новых сложностей избежать всё равно не удалось. Группа получилась очень разнородной по опыту: одни студенты пришли на курс

уже с немалым опытом, в то время как другие были новичками, и обучение им давалось сложнее. По мере продвижения становилось всё сложнее не превращать курс в погоню за новыми видами, а углублять знания о уже изученных, что тоже немаловажно. Благодаря более жёсткому отбору, чем в прошлом году, новая группа студентов оказалась более активной, чем прошлогодняя, и удивила нас небывалой самоорганизацией: студенты сами собирались вместе во внеурочное время, чтобы отправиться наблюдать за птицами или устроить прослушивание и повторение голосов.

Мы продолжаем следить за деятельностью выпускников прошлого года и помогать им в поиске способов реализации полученных знаний. Трое отличников прошлого года остались на курсе в качестве ассистирующих преподавателей, кто-то отправился волонтером в заповедник, кто-то стал проводить познавательные экскурсии для всех желающих в парках и лесопарках Москвы.

В целом, мы считаем, что востребованность и успех курса сильно выросли за два сезона и, вероятно, продолжат расти в будущем.

НЕОБЫЧНЫЙ СПОСОБ РЕГУЛЯЦИИ РАЗМЕРА КЛАДКИ У НАЗЕМНО-ГНЕЗДЯЩИХСЯ ВОРОБЬИНЫХ

С.В. Самсонов, Д.А. Шитиков, Т.В. Макарова
*Московский педагогический государственный университет,
кафедра зоологии и экологии*

AN UNUSUAL WAY OF CLUTCH SIZE REGULATION IN GROUND-NESTING PASSERINES

S.V. Samsonov, D.A. Shitikov, T.V. Makarova
*Zoology and ecology department, Moscow Pedagogical State University
E-mail: s.v.samsonov95@gmail.com*

Погодные условия относятся к числу ключевых факторов, влияющих на продуктивность размножения птиц (Visser et al., 2009; Elkins, 2010). Ответом на неблагоприятные погодные условия может быть сдвиг сроков размножения (Dyrcz, Halupka, 2009; Visser et al., 2009) или уменьшение величины кладки (Eeva et al., 2002; Martin, Wiebe, 2004). В случае ухудшения погодных условий во время периода насиживания птицы могут прерывать насиживание или бросать гнезда (Hilden et al., 1982; Wiggins et al., 1994; Garcna-Navas, Sanz, 2011; Bordjan, Tome, 2014). У мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* было описано выбрасывание части собственных яиц в ответ на похолодание в течение периода инкубации (Lobato et al., 2006). Такая реакция на неблагоприятные погодные условия не известна у других видов воробьиных птиц, хотя выбрасывание конспецифичных (своих собственных или чужих) яиц встречается у них сравнительно часто и обычно связывается с внутривидовым гнездовым паразитизмом (Petrie, Moller, 1991; Poláček et al., 2013; Manna et al., 2017), ошибкой в распознавании паразитических яиц (Stokke et al., 2002, 2016) или выбрасыванием яиц с погибшими эмбрионами (Guigueno, Sealy, 2012; Luro, Hauber, 2017).

В настоящем сообщении мы анализируем случаи выбрасывания яиц из гнезд у трех видов воробьиных птиц (северная бормотушка *Iduna caligata*, луговой чекан *Saxicola rubetra* и желтая трясогузка *Motacilla flava*). Исследование было проведено в южной части Национального Парка «Русский Север» (Вологодская область) в течение 2005–2017 гг. Всего контролировали 762 гнезда с кладками (319 северной бормотушки, 326 лугового чекана и 117 желтой трясогузки). Проверки гнезд проводили не реже 1 раза в 3 дня. С 2016 г. для наблюдения за судьбой гнезд использовались автоматические фотоловушки, под контролем которых

находилось 35 гнезд трех модельных видов. Регистрировали все случаи, в которых неповрежденное яйцо было обнаружено за пределами гнезда, и при этом не было явных свидетельств посещения гнезда хищниками. Предполагали, что каждый из таких случаев мог быть проявлением одной из трех различных поведенческих реакций (Petric, Moller, 1991; Lobato et al., 2006; Guigueno, Sealy, 2012): выбрасывание яиц конспецифического гнездового паразита (был нарушен порядок откладки яиц), чистка гнезда (выброшены яйца, оставшиеся после вылупления птенцов) или преднамеренное уменьшение кладки (порядок откладки яиц не был нарушен, одно или несколько яиц были выброшены в течение периода насиживания). Сведения о погодных условиях получены с метеорологической станции Белозерск, расположенной в 40 км от нашего стационара. В качестве показателя погодных условий года использовали суммы тепла (суммы максимальных суточных температур) и суммарное количество осадков за период с 15 мая по 15 июля (Gladalski et al., 2014). Для характеристики динамики погодных условий в течение 2017 года были рассчитаны средние температуры и суммы осадков для трехдневных периодов начиная с 15 мая.

Всего за 13 лет было зафиксировано 25 случаев выбрасывания яиц из гнезд модельных видов, среди которых 4 (1 у северной бормотушки и 3 у лугового чекана) были связаны с внутривидовым гнездовым паразитизмом и в 6 случаях (3 у северной бормотушки, 2 у лугового чекана и 1 у желтой трясогузки) взрослые выбрасывали неоплодотворенные яйца или яйца с погибшими эмбрионами через несколько дней после вылупления птенцов. Из 5 гнезд яйца были выброшены еще до их обнаружения, поэтому причины выбрасывания нам установить не удалось. В оставшихся 10 случаях (8 у северной бормотушки и 2 у желтой трясогузки) яйца были выброшены в течение процесса насиживания, при этом никаких свидетельств внутривидового гнездового паразитизма (нарушение порядка откладки яиц, аномальная величина кладки и т.п.) обнаружить не удалось. В одном из таких гнезд северной бормотушки в 2017 г. процесс выбрасывания яиц был зафиксирован фотоловушкой. Взрослая птица, насиживающая кладку из 6 яиц, ночью в течение 2 ч последовательно выбросила 2 яйца за край гнезда, после чего продолжила насиживание оставшихся яиц.

Из 10 описанных случаев преднамеренного выбрасывания собственных яиц 7 были зафиксированы в 2017 г. Кроме того, в 2017 г. было найдено 4 (2 — луговой чекан, 2 — желтая трясогузка) из 5 гнезд с яйцами, выброшенными до обнаружения гнезда. Лето 2017 г. было чрезвычайно холодным и дождливым. Сумма тепла в 2017 г. (730,1 °C) была существенно ниже средней за предыдущие 12 лет ($928,2 \pm 24,9$ °C). Количество осадков в мае–июле 2017 г. (240 мм) было больше, чем во все предыду-

щие годы, кроме 2012 г. Таким образом, гнездовой сезон 2017 г. был самым холодным и одним из наиболее дождливых за 13 лет наблюдений. Все известные нам случаи выбрасывания яиц в 2017 г. произошли в 3-дневные периоды с минимальными суточными температурами и максимальным количеством осадков. Это позволяет нам предположить, что выбрасывание яиц было поведенческим ответом насиживающих птиц на аномальные погодные условия, как это было описано ранее для мухоловки-пеструшки (Lobato et al., 2006). Наши результаты представляют собой второй описанный случай подобного поведения у воробьиных птиц. Выбрасывание части яиц не дало никаких преимуществ в успешности размножения — значительная часть таких гнезд в последующем была разорена хищниками. Однако, удаление одного или более яиц из кладки в холодные дни может значительно сократить энергетические затраты насиживающей взрослой птицы (Moreno, Sanz, 1994; Lobato et al., 2006). Полученные нами результаты показывают, что регуляция размера кладки путем выбрасывания части яиц может быть шире распространена у воробьиных птиц, чем это полагали ранее. Тем не менее, это очень редкая поведенческая реакция, проявляющаяся у небольшой части популяции как ответ на экстремальные погодные условия в отдельные аномально холодные годы.

Исследование было проведено при поддержке РФФИ (гранты 13-04-00745 и 16-04-01383).

Список литературы

- Bordjan D., Tome D. 2014. Rain may have more influence than temperature on nest abandonment in the Great Tit *Parus major* // *Ardea*. Vol. 102. P. 79–86.
- Dyrce A., Halupka L. 2009. The response of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* to climate change // *J. Ornithol.* Vol. 150. P. 39–44.
- Eeva T., Lehikoinen E., Ronka M., Lummaa V., Currie D. 2002. Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations // *Ecography (Cop.)*. Vol. 25. P. 705–713.
- Elkins N. 2010. *Weather and bird behaviour*. Bloomsbury Publishing.
- García-Navas V., Sanz J.J. 2011. Short-Term Alterations in Songbird Breeding Schedule Lead to Better Synchronization With Food Availability // *Auk*. Vol. 128. P. 146–155.
- Gładalski M., Bańbura M., Kaliński A., Markowski M., Skwarska J., Wawrzyniak J., Zieliński P., Bańbura J. 2014. Extreme weather event in spring 2013 delayed breeding time of Great Tit and Blue Tit // *Int. J. Biometeorol.* Vol. 58. P. 2169–2173.
- Guigueno M.F., Sealy S.G. 2012. Nest sanitation in passerine birds: implications for egg rejection in hosts of brood parasites // *J. Ornithol.* Vol. 153. P. 35–52.
- Haftorn S., Reinertsen R.E. 1985. The Effect of Temperature and Clutch Size on the Energetic Cost of Incubation in a Free-Living Blue Tit (*Parus caeruleus*) // *Auk*. Vol. 102. P. 470–478.

- Hilden O., Jaervinen L., Lehtonen L., Soikkeli M. 1982. Breeding success of Finnish birds in the bad summer of 1981 // *Ornis Fenn.* Vol. 59. P. 20–31.
- Lobato E., Moreno J., Merino S., Sanz J., Arriero E., Morales J., Tomás G., Martínez-de la Puente J. 2006. Maternal clutch reduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: an undescribed clutch size adjustment mechanism // *J. Avian Biol.* Vol. 37. P. 637–641.
- Luro A.B., Hauber M.E. 2017. A test of the nest sanitation hypothesis for the evolution of foreign egg rejection in an avian brood parasite rejecter host species // *Sci. Nat.* Vol. 104. P. 14.
- Manna T., Cooper C., Baylis S., Shawkey M.D., Waterhouse G.I.N., Grim T., Hauber M.E. 2017. Does the house sparrow *Passer domesticus* represent a global model species for egg rejection behavior? // *J. Avian Biol.* Vol. 48. P. 346–352.
- Martin K., Wiebe K.L. 2004. Coping Mechanisms of Alpine and Arctic Breeding Birds: Extreme Weather and Limitations to Reproductive Resilience // *Integr. Comp. Biol.* Vol. 44. P. 177–185.
- Moreno J., Sanz J.J. 1994. The Relationship between the Energy Expenditure during Incubation and Clutch Size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *J. Avian Biol.* Vol. 25. P. 125.
- Petrie M., Moller A.P. 1991. Laying eggs in others' nests: Intraspecific brood parasitism in birds // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 6. P. 315–320.
- Poláček M., Griggio M., Bartíková M., Hoi H. 2013. Nest Sanitation as the Evolutionary Background for Egg Ejection Behaviour and the Role of Motivation for Object Removal // *PLoS One* 8: e78771.
- Stokke B.G., Honza M., Moksnes A., Røskft E., Rudolfsen G. 2002. Costs Associated with Recognition and Rejection of Parasitic Eggs in Two European Passerines // *Behaviour.* Vol. 139. P. 629–644.
- Stokke B.G., Røskft E., Moksnes A., Møller A.P., Antonov A., Fossøy F., Liang W., López-Iborra G., Moskát C., Shykoff J.A., Soler M., Vikan J.R., Yang C., Takasu F. 2016. Disappearance of eggs from nonparasitized nests of brood parasite hosts: the evolutionary equilibrium hypothesis revisited // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 118. P. 215–225.
- Visser M.E., Holleman L.J.M., Caro S.P. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction // *Proc. Biol. Sci.* Vol. 276. P. 2323–2331.
- Wiggins D. A., Part T., Gustafsson L. 1994. Correlates of Clutch Desertion by Female Collared Flycatchers *Ficedula albicollis* // *J. Avian Biol.* Vol. 25. P. 93.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЧУКОТСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ КРЕЧЕТА (*FALCO RUSTICOLUS*)

Е.И. Сарычев¹, И.Р. Бёме², А.А. Марченко²

¹ *Питомник редких видов птиц «ВИТАСФЕА»*

² *Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова*

CURRENT STATE OF THE CHUKOTKA POPULATION OF GYRFALCON (*FALCO RUSTICOLUS*)

Е.И. Sarychev¹, I.R. Beme², A.A. Marchenko²

¹ *VITASFERA Rare Birds Species Breeding Center*

² *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*
E-mail: vitasfera@mail.ru

Кречет (*Falco rusticolus*) принадлежит к числу полиморфных видов с циркумполярным гнездовым ареалом (Дементьев, 1951). Кречет относится к наиболее редким птицам России и занесен в Красную книгу Российской Федерации, а также в Красные книги 40 субъектов Российской Федерации.

В последние два десятилетия негативное воздействие на численность этих птиц резко возросло в связи с незаконным изъятием и поставкой на арабские рынки кречетов для использования их в соколиной охоте. Особенно высоким спросом пользуются кречеты белой морфы, характерные для популяций Камчатки и Чукотки. Последний подсчет численности кречета в этих регионах проводился более 10 лет назад, на тот момент численность составляла 1500 пар (Potapov, Sale, 2005). Имеющиеся конкретные данные о ее динамике и тенденциях изменения относятся только к Камчатскому краю (Лобков и др., 2007, 2008), а для территории Чукотского автономного округа практически отсутствуют. Однако популяция ежегодно уменьшается из-за активных действий браконьеров, отлавливающих несколько сот птиц.

Учеты численности кречета проводили в гнездовой период (май-июль) с 2000 г. по 2017 г. в бассейне р. Белая ее притоков (Чукотский автономный округ). За 13 сезонов было описано 66 гнезд кречета (табл. 1).

В ходе исследований были описаны все известные и потенциально возможные места гнездования кречета. Проведена оценка продуктивности популяции кречетов и успеха гнездования в этом регионе. А также дана оценка трофических связей кречетов, выявлены виды млекопитающих и птиц, наиболее значимых для выкармливания птенцов в рационе родителей. Так, например, присутствие белой куропатки (*Lagopus lagopus*)

Таблица 1.

Результаты полевых исследований гнездования кречета в бассейне р. Белая с 2000 по 2017 г.

Год	2000	2002	2003	2004	2007	2010
Число слётков*	1,8	2,7	2,0	2,0	2,0	3,7
Число гнезд	8	7	4	5	4	6
Год	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Число слётков*	3,8	3,4	3,6	2,5	0,0	0,0
Число гнезд	4	9	12	2	0	1

* среднее количество слётков в выводке.

в рационе кречета в осенне-зимний период является ключевым фактором для гнездования кречета. В 2016 г., когда численность куропатки была близка к нулю, не было отмечено ни одного случая гнездования кречета.

Для более эффективной охраны кречета в бассейне р. Белая, являющимся местом наиболее высокой известной плотности гнездования вида на Чукотке, следует создать особо охраняемую территорию. Очевидно, также, что назрела необходимость в создании устойчиво размножающейся группировки кречета в питомниках России. Работа в этом направлении ведется с 2012 г. в рамках программы по созданию искусственной популяции кречета, проводимой Биологическим факультетом МГУ им. Ломоносова и Питомником редких видов птиц «ВИТАСФЕРА». Уже в 2016 г. было отмечено гнездовое поведение кречетов в питомнике, в 2017 г. несколько пар отложили яйца, но все они оказались неоплодотворенными. В 2018 г. появились первые птенцы.

Список литературы

- Дементьев Г.П. 1951. Отряд хищные птицы Accipitres или Falconiformes // Птицы Советского Союза. Т. 1. М. С. 70–341.
- Лобков Е.Г., Герасимов Ю.Н., Горovenko A.B. 2007. Материалы по состоянию популяции кречета на Камчатке // Орнитология. Вып. 34 (1). М. С. 5–35.
- Лобков Е.Г., Герасимов Ю.Н., Горovenko A.B. 2008. Кречет на Камчатке: новые материалы по состоянию популяции // Матер. V межд. конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново. С. 11–113.
- Potapov E., Sale R. 2005. The Gyrfalcon. Yale University Press, New Haven and London: 288 p.
- Potapov E.R. 2011. The Gyrfalcon in Russia: current status and conservation problems // Conference “Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World” Boise, Idaho, Abstract # 218.

МУРАВЬЁВСКИЙ ПАРК ПТИЦАМ И ЛЮДЯМ

С.М. Смиренский¹, Е.М. Смиренская²

¹ *Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,*

² *Международный фонд охраны журавлей*

MURAVIOVKA PARK FOR BIRDS AND PEOPLE

S.M. Smirenski¹, E.M. Smirenski²

¹ *Lomonosov Moscow State University, Biology Faculty*

² *International Crane Foundation, Baraboo, WI, USA*

E-mail: ¹sms08mp@gmail.com

²elena@savingcranes.org

Система особо охраняемых природных территорий (ООПТ) — заповедников, заказников, национальных парков — играет важнейшую роль в сохранении природных сообществ и отдельных видов животных и растений, а также в мониторинге состояния окружающей среды. Она требует дальнейшего расширения и совершенствования, но даже при реализации всех намеченных планов ООПТ будут оставаться сеть островов среди обширных территорий хозяйственного назначения, с условиями обитания — в большинстве случаев — неблагоприятными для птиц.

Поэтому ООПТ не в состоянии решить всех задач охраны окружающей среды и биологического разнообразия. Только изменение подхода к «работающим» землям, находящимся в собственности или аренде государственных организаций, частных компаний и отдельных лиц, сможет гарантировать сохранение биологического разнообразия, восстановление «возобновляемых» природных ресурсов и приемлемое для людей качество природной среды.

В 1980-е гг. экспедиция Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова обнаружила в Тамбовском районе Амурской области критически важный участок обитания японских и даурских журавлей, дальневосточных аистов и других видов птиц, включенных в Красную книгу РФ и Международную Красную книгу. Но более удивительно было то, что плотность гнездования редких видов птиц на «работающих» землях оказалась выше, чем на территориях ООПТ в том же регионе, полностью исключенных из хозяйственного использования. Исследования позволили выяснить, что именно мозаика водно-болотных угодий (ВБУ), являющихся безопасными местами гнездования, и полей, сенокосов и выпасов, являющихся важными участками кормежки, обуславливают высокое биологическое разнообразие. При этом определенные формы хозяй-

ственной деятельности (неконтролируемые отжиги соломы и прошлогодней травы, ядохимикаты, использование собак при выпасе скота, беспокойство) являлись причинами низкого успеха гнездования птиц.

Здесь на 5206 га земель (ныне 6500 га), арендованных в 1994 г. Международным Социально-экономическим Союзом (Россия) в целях апробирования и внедрения в практику принципов природопользования, учитывающих интересы местного населения, сохранения биологического разнообразия и экологического просвещения был создан Муравьёвский парк — первая особо используемая природная территория (ОИПТ) России.

Парк, несмотря на небольшие размеры и однообразие рельефа — пойма Амура и первая надпойменная терраса, отсутствие крупных лесных участков, — отличается удивительным разнообразием растений (677 видов) и птиц (303 вида). Численность гнездящихся в парке дубровников резко сократилась за последние десятилетия из-за отлова сотен тысяч птиц на зимовках, но пока остаётся на порядок выше, чем на острове Сахалин или Хоккайдо. Обычен в парке белокрылый погоньш и ряд других редких и малоизученных видов птиц. Этого удалось достичь благодаря защите территории от пожаров и другим биотехническим мероприятиям.

Сотрудники парка весной и осенью принимают участие в тушении пожаров, организуют школы по обучению практике проведения контролируемых отжигов и школьные конкурсы плакатов «Останови пожар», ведут разъяснение причин и последствий пожаров, передали оборудование пожарным области. Основным источником возгорания за последние 30 лет являлись поля, на которых после уборки урожая сжигали копны соломы. Оборудование зерноуборочных комбайнов парка мельчителями соломы и запашка пожнивных остатков превратили поля парка из очагов возгорания в непроходимые для огня участки.

В последние три года парк получает большую поддержку в предотвращении и тушении пожаров от Министерства лесного хозяйства, Министерства чрезвычайных ситуаций и пожарных Амурской области. Сотни амурчан помогают парку в лесовосстановлении. Из-за пожаров в парке крайне редки крупные деревья. Подрезка крон деревьев и установка опор для искусственных гнезд, начатые в 1995 г., позволили компенсировать нехватку мест гнездования дальневосточных аистов. Платформы с гнёздами продолжают устанавливать сотрудники Управления ООПТ Амурской области.

Благодаря этим мерам число успешно гнездящихся в парке даурских журавлей возросло с момента создания парка с 3–5 до 10–16, а число гнездящихся пар дальневосточных аистов — с одной до 11–16. Это мак-

симальные для данных видов показатели плотности гнездования на всем протяжении их ареалов.

Парк ежегодно создает кормовые поля площадью от 30 до 70 га зерновых культур, сои и кукурузы. Такие поля крайне важны для восстановления сил мигрирующих видов птиц, а весной — и для формирования яиц. В парке на осеннем пролете на протяжении месяца концентрируется до 20% мировых популяций чёрного и даурского журавлей. В годы с неблагоприятными природными условиями парк организует также подкормку птиц, рассыпая десятки тонн кукурузы, пшеницы, ячменя и центнеры рыбы.

Река Гильчин в верхнем и среднем своем течении представляет угрозу для здоровья населения из-за сбросов неочищенных бытовых и промышленных стоков сел Козмодемьяновка и Тамбовка и поверхностных стоков с полей. Создание парка позволило предотвратить уничтожение значительного участка водно-болотных угодий (ВБУ), которые служат важнейшим природным фильтром. Вода, вытекающая из ВБУ парка, значительно снижает концентрацию загрязняющих веществ в реке Гильчин ниже по течению.

Измельчение и запашка пожнивных остатков способствовали повышению плодородия почвы, снижению затрат на приобретение минеральных удобрений и снижению уровня загрязнений почвы, водной и воздушной среды. Кормовые поля удерживают значительные по размерам стаи гусей внутри парка, что не только снижает гибель и беспокойство птиц на местах кормежки, но и уменьшает потери урожая на полях соседних с парком хозяйств.

Тысячи школьников, студентов, учителей, специалистов Дальнего Востока, Венгрии, Германии, Индии, КНР, Республики Корея, США, Швейцарии, Японии приняли участие в профильных сменах и школах-семинарах парка. Фестивали и другие специальные дни, посадки деревьев, выступления в школах, издание фильмов и книг позволили изменить восприятие местными жителями важности ВБУ не только для редких птиц, но и для них самих.

Благодаря растущей поддержке и участию в деятельности парка государственных агентств Амурской области, фондов, групп поддержки и жителей Амурской области, других регионов России и из-за рубежа значительно улучшилась экологическая ситуация; возросли не только численность, но и успех гнездования редких видов птиц; парк стал одним из важнейших мест отдыха мигрирующих птиц; сотни туристов ежегодно приезжают в парк знакомиться с природой и участвовать в фестивалях, защите парка от пожаров, восстановлении лесной растительности и других специальных мероприятиях.

Парку удалось немало добиться и на пути к самофинансированию. Далеко не все планы удалось реализовать, но результаты 24 лет деятельности показывают жизнеспособность и реалистичность подхода, учитывающего баланс интересов экономического развития, уровня жизни и просвещения местного населения и охраны природы.

Даже относительно небольшие изменения в практике природопользования могут значительно улучшить экологическую ситуацию в нашей стране, а также снизить государственные расходы на охрану природы и восстановление ущерба природе и здоровью местного населения, причиняемого в результате игнорирования землепользователями последствий их деятельности для биологического разнообразия и качества окружающей среды.

Туризм, народные промыслы и ряд сопряженных форм деятельности в национальных парках по сути являются одним из примеров ОИПТ, в которых каждая из сторон (хозяйственная деятельность и состояние природного объекта) выигрывает от успеха партнёра. Чем привлекательней для посетителей объект, тем больше туристов, тем больше рабочих мест, тем выше уровень жизни и заинтересованности населения в сохранении природного объекта, тем меньше бремя государственных затрат.

Созданный в 2016 г. в Приморском крае национальный парк «Бикин» является одним из примеров комплексного подхода, гарантирующего сохранение уникального биологического комплекса бассейна реки и дающего шанс существования коренных малочисленных народностей и традиционных для них форм природопользования.

Однако на многих относительно небольших по площади участках, имеющих критически важное значение для редких видов животных и растений и одновременно вовлечённых в хозяйственную деятельность, находящихся в собственности или арендуемых компаниями и в индивидуальной собственности, создание национальных парков нереалистично и во многих случаях неоправданно. Для таких участков требуется не прекращение, а адаптация основных форм деятельности к требованиям обеспечения благоприятных условий существования для животных, растений и местного населения.

Только через сотрудничество «преобразователей и охранителей» природы на «работающих землях» можно будет гарантировать будущее как для природы, так и для людей. Для каждой из ОИПТ требуется определить специфические цели и задачи, формы контроля, оценки успеха и неудач, мер поддержки и стимулирования землепользователей, деятельность которых способствует улучшению качества среды и состояния ключевых видов.

Разработанная система ключевых орнитологических территорий (КОТР), которая на данный момент не имеет правового природоохран-

ного статуса, может стать основой создания ОИПТ. Придание им статуса сервитута позволит продолжить хозяйственное использование территорий, но с учетом требований, обеспечивающих поддержание благоприятных для птиц условий обитания. Землепользователь должен компенсировать ущерб, причиненный нарушениями сервитута, и восстановить исходные условия.

Список литературы

- Смиренский С.М. (ред).* 2016. Бассейн реки Гильчин. История. Водно-болотные угодья. Водные ресурсы. Владивосток. Дальнаука. 203 с.
- Harris J.* 1993. A Thousand Ways to save a wetland // *The ICF Bugle*. Vol. 19. No. 3. P. 1, 4–5.
- Pride P.R.* 1999. The Privatization of Nature Conservation in Russia // *Post-Soviet Geography and Economics*. Vol. 40. No. 5, July–August. P. 383–393.
- Smirenski S.M.* 1994. Wetlands and their conservation in the South of Russian Far East // *Proceedings of Northeast Asia Wetland Symposium*, October. No. 1–2. P. 38–49.
- Smirenski S.M.* 2012. Conservation and management of crane breeding sites in Russia // *Proc. of Int. Workshop “Conservation and Restoration of Endangered Species Habitats in North East Asia”*. Jeju, South Korea, 9–11 Sept. 2012.
- Smirenski S.M., Smirenski E.M.* 2018. The Year of Ecology. Zhuravl // *Newsletter Friends of Muraviovka Park*. P. 1–12.
- Smirenski S.M., Thompson B., Smirenski E.M.* 2011. Lingvo-environmental Schools – the Way Students Begin to Speak English and Become Aware of Nature // “Экологическое образование — теория и педагогическая реальность” *Proc. XI Int. Scientific & Practical Conference*. Нижний Новгород (Nizhniy Novgorod). P. 207–209.

**ДВАДЦАТЬ ЛЕТ ДРУЗЬЯМ
МУРАВЬЁВСКОГО ПАРКА
С.М. Смиренский¹, Е.М. Смиренская²**

¹ *Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,*

² *Международный фонд охраны журавлей*

**FRIENDS OF MURAVIOVKA PARK
ARE TWENTY YEARS OLD**

S.M. Smirenski¹, E.M.Smirenski²

¹ *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*

² *International Crane Foundation, Baraboo, WI*

E-mail: ¹sms08mp@gmail.com

²elena@savingcranes.org

Муравьевский парк устойчивого природопользования был основан в 1994 году в Тамбовском районе Амурской области в целях сохранения важных водно-болотных угодий — гнездовых и мест пролётных остановок редких и исчезающих видов журавлей Азии (японского, даурского, черного, стерха), дальневосточного аиста и ряда других птиц. Разнообразные программы парка включают научные исследования, мероприятия по охране природы и устойчивому землепользованию, экологическое просвещение, природный туризм, социальную помощь, международное сотрудничество. Результаты деятельности парка многократно превосходят его скромный бюджет и возможности ограниченного штата сотрудников. Это противоречие объясняется просто. С первых шагов парк привлекал к участию в своих проектах широкий круг людей и организаций и получал от них разнообразную помощь. Само создание парка стало возможным благодаря поддержке Дж. Арчиальда и Дж. Харриса, лидеров Международного фонда охраны журавлей (МФОЖ); Н. Ичиды, директора Общества Диких Птиц Японии; Т. Танаки, президента текстильной компании PoP Co, Ltd; А. Суروهгина, тогдашнего главы Тамбовского района; З. Крыжанковой, главы сельсовета с. Муравьевка С. Забелина, сопредседателя МСоЭС; и А. Яблокова, советника Президента РФ. Многие из тех, кто помогал парку на этапе становления, остаются его помощниками и по сей день.

В 1994 г. благодаря Дж. Харрису, учителям из американского штата Нью Джерси и учителям местных школ Тамбовского района, студенту Питеру Хоффману из Чикаго мы смогли за считанные месяцы отобрать и подготовить группу преподавателей, превратить заросший бурьяном пу-

стырь в палаточный лагерь и начать проведение международных экологических школ на английском языке, которые до сих пор не имеют в России аналогов. С тех пор сотни амурчан помогают парку в работах по восстановлению леса, подготовке усадьбы и стационарного лагеря для детей к весенне-летне-осеннему сезону, проведению фестивалей, противопожарных и других специальных мероприятий, реконструкции зданий.

В 1998 г. американские преподаватели экологической школы в Муравьевском парке вернулись домой неудовлетворенными. За десятидневную смену они не успели поделиться и половиной того, что подготовили для занятий. К тому же они смогли разобраться в обстановке и понять, что парк нуждается в поддержке не только летних школ. В августе того же года на встрече участников школы эти преподаватели предложили создать международную группу «Друзья Муравьевского парка» (ДМП). Предложение поддержали и те, кто побывал в парке ранее, и те, кто никогда не был на Амуре, но переживал за судьбу журавлей и разделял миссию парка. Так была создана первая международная группа поддержки природной территории в России.

Исходя из ограниченных финансовых возможностей и стремясь к максимальной эффективности группы, учредители не стали оформлять организацию в правительственных органах, но приняли Устав, избрали Совет директоров, определили обязанности членов Совета, отчетность перед членами группы, выборность и ротацию членов Совета, цели и задачи ДМП.

Цель ДМП — поддержка существования парка и участие в развитии и реализации его задач. При этом ДМП — неформальная, самостоятельная и независимая в своей деятельности организация, в том числе и от администрации парка. ДМП оказывает поддержку только тем нашим запросам, которые одобрены решением Совета директоров парка. Деятельность группы прозрачна. Совет директоров проводит регулярные встречи, отчитывается о своей деятельности на ежегодном собрании ДМП, ежегодно издает бюллетень «Журавль»; членам ДМП регулярно рассылается информация о текущей деятельности парка.

ДМП насчитывает от 80 до 180 постоянных членов разного возраста и профессий. Деятельность группы весьма разнообразна: подбор преподавателей летних школ и оказание финансовой поддержки для их поездки в парк; подготовка программ летних школ; обеспечение оборудованием и материалами для проведения этих программ; пополнение библиотеки парка; организация в парке международных встреч специалистов по охране природы, туризму, просвещению, социальным вопросам; организация стажировки учителей, школьников и социальных работников Дальнего Востока в других регионах России, США и странах Восточной Азии;

налаживание сотрудничества в охране перелётных птиц в Тихоокеанском регионе; организация выступлений сотрудников парка и его помощников в школах, университетах, экологических обществах и на конференциях в России и других странах; помощь в издании детских книг и видеофильмов о природе; выпуск сувенирной продукции с символикой парка. Во время фестивалей и других мероприятиях в Международном фонде охраны журавлей, ДМП знакомят участников с целями и результатами деятельности Муравьёвского парка, вовлекают в проект новых участников.

Состав группы ДМП с момента ее основания менялся. Многие основатели группы остаются в строю; другие, главным образом по причине жизненных обстоятельств, вышли из ее активных членов, но им на смену пришли новые участники. Остаются незыблемыми только принципы и эффективность деятельности, которые были заложены при основании группы.

В 1998 г. в парке прошла школа-семинар по экологическому образованию с участием выпускников национального педагогического университета Республики Корея. Группу возглавлял профессор Ким Суил, с которым парк сотрудничал в проектах по охране перелётных птиц и восстановлению дальневосточного аиста. После его преждевременной кончины выпускники школы поддерживали связь с парком, учредили в 2002 г. корейское отделение ДМП, оказали поддержку в строительстве домика Ким Суила и приобретении автомашины, поддержали участие школьников Амурской области в зимней «журавлиной школе» в Корее. Правда, участие корейского отделения в делах парка несколько затруднено из-за языкового барьера.

В 2004 г., после встречи представителей международного отделения ДМП с амурчанами, которые на протяжении многих лет лично помогали парку, было объявлено о создании амурского отделения ДМП, принят за основу аналог Устава и структура Совета директоров, сформулированы задачи. Участники помогали парку оформить экспозиции во время ежегодных ярмарок, рассказывали посетителям о парке, продавали сувениры для поддержки парка. Однако амурскому отделению ДМП еще предстоит стать самостоятельной и инициативной организацией.

И это далеко не все, что позволяет парку успешно развиваться. В последние годы в парк стали приезжать волонтеры из Москвы, Европейской части России, других регионов Сибири. Они не ограничивают себя помощью только во время пребывания в парке, но продолжают выполнять разнообразные поручения, уже вернувшись домой. В последние годы сотни жителей области принимают участие в жизни парка. Они не только откликаются на наши обращения, но и сами предлагают помощь, приво-

зят корм для вольерных и диких птиц, создают цветники и парники и оказывают другую помощь.

Значительно изменилось отношение к парку и в Тамбовском районе. Жители Тамбовки, других сел района берут на себя организацию и проведение фестивалей, работ по лесовосстановлению, которые из-за многочисленности участников сотрудникам парка проводить не по силам. Эти группы самостоятельно организуют сбор корма для вольерных птиц, помогают с семенами для создания кормовых полей.

В 2013–2014 гг., когда парку были предъявлены ничем не обоснованные предупреждения о ведении политической деятельности, в защиту парка выступили граждане ближних и дальних уголков России, благодаря чему были отменены незаконные решения суда.

В 2017 г. началась новая, долгожданная форма участия амурчан в реализации целей и задач парка. После того, как они познакомились с современным состоянием популяции дальневосточного аиста, а также значением Амурской области и, в первую очередь, Муравьевского парка для сохранения этого редкого вида, ряд групп Тамбовского района выступил с инициативой по охране вида, организовал и провел творческий конкурс среди школьников Амурской области и выставку лучших работ, а также научную конференцию школьников, посвященную дальневосточному аисту. Учителя и школьники Тамбовки, ознакомившись с результатами научных исследований бассейна реки Гильчин, не только выступили с докладами на районной научно-практической конференции, но и обратились с запросом к администрации района о мерах, которые планируется выполнить для спасения реки и ее обитателей. Школьники с Муравьевки выступили с предложением и самостоятельно разработали проект оформления природной тропы для развития природного туризма в Муравьевском парке.

Многолетние лесопосадки, которые ведутся в парке для защиты от бесконтрольных палов, наконец-то нашли отклик в районе. В 2018 г. в администрацию района вошли бывшие участники экологических смен и многих других мероприятий парка. Впервые за последние 30 лет по всему району были организованы посадки деревьев, очистка водоемов, а в районном центре начато создание дендропарка. Из-за этого «пострадал» сам Муравьевский парк, так как многие его помощники оказались заняты в природоохранных мероприятиях вне его территории. Но это как раз одна из главных задач парка — своим примером вовлечь жителей области в мероприятия по улучшению качества окружающей среды в местах их проживания и трудовой деятельности.

Среди организаций и групп, которые готовят и проводят все эти мероприятия, — Ассоциация жертв политических репрессий, Женский со-

вет, Центр детского творчества, танцевальный коллектив «Танцуйте с нами» и школы района. Администрация и хозяйства района выделяют транспорт и оказывают иную помощь этим группам. Эти независимые друг от друга организации, которым присущи самостоятельность и инициативность, по сути составляют основу для создания активной группы ДМП в Амурской области. Их лидеры и участники не дожидаются наших просьб, но сами предлагают помощь и организуют участие волонтеров в проектах парка. Ежегодный вклад ДМП исчисляется тысячами человеко-дней и неизмеримым объемом помощи. Стоит заметить, что парк получает не только помощь, но и благодарности от армии добровольных помощников за возможность поучаствовать в делах, которые всем по душе. Широкое участие и заинтересованность населения района и области в жизни парка побудили администрацию и хозяйства Тамбовского и Константиновского районов восстановить и улучшить грунтовую дорогу к усадьбе парка.

Мы надеемся, что в ближайшее время из наших многочисленных помощников и волонтеров вырастут будущие лидеры, которые станут залогом сохранения как Муравьевского парка, так и других прекрасных уголков природы Приамурья, уникальной флоры и фауны этих мест.

Список литературы

Zhuravl. A Newsletter of Friends of Muraviovka park. 2018. February. 34 p.

ГЕОРГИЙ ПЕТРОВИЧ ДЕМЕНТЬЕВ: ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ, ИХ ОХРАНА И СОКОЛИНАЯ ОХОТА

А.Г. Сорокин

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды» (ФГБУ «ВНИИ Экология»)

GEORGY PETROVICH DEMENTYEV: BIRDS OF PREY, THEIR PROTECTION AND FALCONRY

A.G. Sorokin

*All-Russian Research Institute of Environmental Protection
(FSBI “VNI Ecology”)*

E-mail: a.sorokin@vniiecolgy.ru, agsorokin@mail.ru

Очень интересно разобраться, как Георгий Петрович пришел к теме, обозначенной в заголовке этой статьи.

С раннего возраста профессор Дементьев вместе с братьями Дмитрием и Петром коллекционировал жуков и бабочек, интересовался птицами и другой живностью, вскоре увлекся и охотой. В 1915 г. он блестяще окончил классическую гимназию, затем был Петербургский университет, а после переезда в 1921 г. в Москву — работа в лаборатории М.А. Мензбира, большая дружба и сотрудничество с С.А. Бутурлиным, что по собственному признанию стало для молодого исследователя вторым университетом. В 1926 г. (в 28 лет) произошло событие, до конца жизни определившее его научное предназначение — он пришел в Зоологический музей Московского университета, когда остро ощущалась нужда в консолидирующем начале — ученом, который, находясь в центре, был бы в курсе всех орнитологических исследований, мог бы квалифицированно оценить старые и вновь собранные, подчас разрозненные сведения, помочь советом и руководством. На фоне самозабвенно собирающих факты орнитологов-фаунистов Георгий Петрович стал сугубо кабинетным работником. Практически единственные полевые исследования он провел в Туркменистане во время эвакуации туда университета в 1941–1947 гг. В результате, в 1952 г. вышел написанный им первый том «Птиц Туркменистана», в который вошел прекрасный очерк об охоте с ловчими птицами в республике.

Главным предметом деятельности ученого было исследование авифауны страны в целом, ее инвентаризация. При этом он обладал необычайно широким кругом интересов и предпочитал квалифицировать себя не орнитологом, а зоологом.

В фундаментальном шеститомнике «Птицы Советского Союза», за который авторский коллектив получил Сталинскую премию, невозможно было отразить все накопленные к тому времени сведения. Особенно много материала было собрано в регионах, где ученики Георгия Петровича интенсивно трудились над подготовкой региональных сводок. Почти все орнитологические нити из разных частей Советского Союза тянулись к нему. Он занял соответствующее положение и в мировой орнитологии, чему, несомненно, помогало свободное владение французским, немецким и английским и пользование несколькими другими языками.

Почему хищные птицы и их охрана?

Имея большую склонность к теоретическим обобщениям, при разработке различных общебиологических аспектов Георгий Петрович считал птиц наилучшей модельной группой, а среди птиц наибольшей симпатией пользовались пернатые хищники, своего рода — «модель из моделей». Явно приоритетная группа, в свою очередь, выделялась и среди хищных птиц. Это — крупные сокола, которым ученый посвятил, пожалуй, самые интересные страницы своих трудов. Любовь к соколам выражалась не только в его исследовательской деятельности, но также и в накоплении собственной «домашней» коллекции чучел и тушек этих птиц, атрибутов соколиной охоты, соответствующей литературы, предметов искусства. Очень характерно, что Георгий Петрович нашел время на перевод книги Дж. Корбета «Кумаонские людоеды», поскольку искренне полагал, что самое прекрасное в мире — это хищные птицы и кошачьи, а если конкретнее — сокола и тигры. Не знаю, как насчет тигра, но выбор в фавориты сокола, который во все времена почитался как символ доблести и благородства, очень показателен. Все знавшие Георгия Петровича, описывая черты его неповторимого своеобразия, отмечали изысканный вкус, элегантность и благородство облика, что несомненно, роднило его с излюбленным объектом исследований.

К середине прошлого века интересы Г.П. Дементьева сместились в область охраны птиц. Обладая феноменальным научным кругозором, глубоко вникая в общебиологические проблемы и тонко чувствуя мировые тенденции он выступил инициатором природоохранного направления. Под его руководством была создана Комиссия по охране природы Академии наук СССР, которая стала единственной природоохранной союзной организацией. При активном участии Георгия Петровича орнитологи составили первый прототип будущей Красной книги СССР — список редких и исчезающих видов птиц. Георгий Петрович энергично включился в защиту заповедников СССР от разгромов в 1951 и 1961 гг. Действия эти требовали особого мужества, ибо приходилось идти против

первых лиц страны. Чрезмерно активная деятельность дементьевской природоохранной комиссии не понравилась Хрущеву, и комиссия была закрыта по его личному указанию 2 октября 1963 г. Со временем комиссия трансформировалась во «ВНИИ природы» — теперешний «ВНИИ Экология».

Конечно, и в сфере охраны птиц в приоритете оказались пернатые хищники. В 1948 г. в журнале «Охрана природы» вышла знаковая статья «Практическое значение хищных птиц», где был дан экспресс-анализ изменений отношения человека к хищным птицам. С эпохи великого переселения народов и раннего средневековья — в период расцвета соколиной охоты — хищные птицы высоко ценились, почитались и охранялись во многих странах, а с конца XVIII до начала XX веков им была объявлена война под предлогом «вреда» для человека. Со ссылкой на накопленные научные знания автор показал, что огульное преследование хищных птиц есть лишь отражение примитивно-невежественных взглядов. Очень интересен тезис о том, что изменение подхода к пернатым хищникам вкупе с усилением интереса к соколиной охоте стимулировало лучшее изучение этих птиц, что, в свою очередь, позволило объективно оценить их роль и значение для природы.

Основываясь на природоохранных тенденциях середины прошлого века профессор Дементьев целенаправленно проводил линию на то, что соколиная охота «имеет спортивный, иногда экономический и всегда научный интерес». Ему было очевидно, что тесное общение с крылатым помощником помогает познать недоступные прежде интимные стороны биологии птиц. Во второй половине XX века это нашло практический выход при реализации программ реинтродукции редких видов хищных птиц, в частности, сапсана, когда именно сокольники (профессор Т. Кейд с коллегами из Корнелльского университета, США) добились «промышленного» разведения этого вида.

Развитие идей охраны хищных птиц через серию научных и научно-популярных публикаций привело к полной реабилитации пернатых хищников. Последний гвоздь был забит статьей «Нужно ли истреблять хищных птиц?», опубликованной в октябрьском номере журнала «Охота и охотничье хозяйство» за 1962 год. Начавшуюся дискуссию завершил приказ по Главному управлению охотничьего хозяйства и заповедников от 1 июня 1964 г. № 173, где было прописано: «Учитывая новые данные о биологии хищных птиц и приносимую ими значительную пользу в сельском, охотничьем, лесном хозяйствах и здравоохранении, приказываю: запретить отстрел, отлов и разорение гнезд всех видов хищных птиц и сов в охотничьих угодьях общего пользования на всей территории РСФСР».

Почему соколиная охота?

Будучи глубоко образованным не только в научном плане, но и в области истории, литературы, изобразительного искусства, музыки, обществоведения и досконально разбираясь в хищных птицах Георгий Петрович просто не мог обойти пристальным вниманием использования человеком пернатых хищников для охоты. Зародившаяся тысячелетия назад соколиная охота или охота с ловчими птицами (эти два термина Г.П. обоснованно считал полными синонимами) превратилась в своеобразную субкультуру с ее расцветами, падением и ренессансом. Георгий Петрович в полной мере оценил привлекательность этого явления, лежащего в таких разных сферах, как биологическая наука и охрана природы, этнография и изобразительное искусство, экономика и эмоциональность.

Со свойственной большому ученому тщательностью и системностью была изучена вся доступная разноязыкая литература, получены сведения «из первых рук» от немногих практикующих сокольников, опросные данные через специально настроенных на это своих учеников, работающих в сокольниковых регионах страны, а также от зарубежных коллег. Упомянутые туркменские экспедиции позволили своими глазами увидеть и прочувствовать самобытность местных охотников с балобаном и борзыми тазы.

Мировая литература по охоте с ловчими птицами к тому времени была достаточно обширной. Она включала ряд интереснейших старых источников, среди которых, конечно, выделялся выдающийся трактат императора Великой Римской Империи Фридриха II Гогенштауфена «Искусство соколиной охоты» — по сути — первое истинно орнитологическое исследование. В 1920-х гг. в Западной Европе и Америке наметился процесс, который Георгий Петрович верно охарактеризовал, как возрождение интереса к соколиной охоте на фоне формирования положительного отношения к хищным птицам. Этот процесс был поддержан серией статей и даже книгами, в том числе, методического характера из которых западные сокольники могли черпать необходимые знания.

Иное дело в нашей стране, где охота с ловчими птицами в это время сохранилась только в немногих традиционных очагах Казахстанско-Среднеазиатского региона и Кавказа. После укрепления советской власти соколиная охота была признана там «бай-манапским пережитком» и с ней велась планомерная борьба. В результате эта особая форма национальной культуры оказалась на грани гибели. Лишь немногие старики оставались носителями традиций, передавая их детям и внукам.

Специальная литература на русском языке была представлена интересными, но немногочисленными работами, написанными в XIX веке В. Левшиным, Н. Кутеповым, К. Галлером, Н. Даниловым и некоторыми

другими авторами. Эти публикации по выражению Г.П. Дементьева: «не могут удовлетворить современного читателя» в силу узости охвата проблемы и библиографической редкости самих источников. Все это сподвигло Георгия Петровича взяться за написание первой на русском языке книги, системно освещающей все основные аспекты соколиной охоты. Эта скромно изданная книга — «Охота с ловчими птицами» вышла в 1935 г. и на долгие десятилетия оставалась единственной публикацией подобного рода. Автор систематизировал ловчих птиц по особенностям охоты и возрасту, дал биологические очерки основных видов соколов, ястребов и беркута, привел способы отлова пернатых хищников, методов их содержания, вынашивания и использования в охоте. Объем книги диктовал сжатый стиль изложения и не позволил детально коснуться ряда технических вопросов, а интереснейшие аспекты истории соколиной охоты и вовсе остались за бортом, о чем автор искренне сожалел. Тем не менее, значение этого замечательного труда нельзя переоценить. Методические основы такого консервативного явления, как соколиная охота остаются неизменными в течение многих столетий, а приведенные автором биологические сведения о ловчих птицах, также, не утратили актуальности.

Поистине выдающимся произведением Георгия Петровича стала монография «Сокола-кречеть», выполненная, по меткому выражению С.М. Успенского, «с ювелирной тщательностью». Эта книга, вышедшая в 1951 г. подвела итог 30-летнему изучению вида. На основе материалов всех основных музейных собраний страны, бывших доступными живых птиц, результатов последних экспедиций и анализа громадной литературы представлены разделы об эволюции и систематике, распространении и биологии вида. Особо нужно отметить раздел об исторической роли кречетов в качестве наиболее ценной ловчей птицы и орудия дипломатических отношений, представляющий самостоятельную ценность и существенно расширяющий круг заинтересованных читателей. Здесь, в отличие от «Охоты с ловчими птицами» Георгий Петрович не был особенно связан объемом и раздел вышел абсолютно блестящим. Книга включила в себя практически все, что было известно о кречете на тот период, хотя сам автор сетовал на недостаточность материалов по некоторым вопросам биологии (они на тот момент просто отсутствовали).

Большое внимание автор уделил подбору иллюстраций. Это и оригиналы для атласа таблиц, выполненные по музейным экземплярам крупнейшим анималистом В.А. Ватагиным, и штриховые рисунки Н.Н. Кондакова и А.Н. Формозова, и фотографии С.С. Турова, Л.А. Портенко, Н.Н. Карташева, О.И. Семенова-Тянь-Шанского и других ученых. Таких видовых монографий на русском языке еще не было!

Не будучи сам сокольником в прямом смысле этого слова Георгий Петрович не только любил все связанное с соколиной охотой, но и удивительно тонко понимал ее. Он прекрасно осознавал «экологичность» этой охоты и неустанно старался вернуть к жизни последние тлеющие ее очаги на территории СССР.

Прошло полвека, как не стало выдающегося зоолога и деятеля охраны природы, но его наследие и сегодня питает, как маститых ученых, так и аспирантов, студентов, представителей широкой природоохранной общественности. В полной мере это относится и к нашей теме. Не проходит ни одного более-менее значимого орнитологического собрания или публикации посвященных хищным птицам, где бы он незримо не присутствовал. С особым пиететом и благодарностью к Георгию Петровичу относится новая волна российских сокольников, чьи ряды в последние годы значительно окрепли.

Список литературы

- Дементьев Г.П.* 1935. Охота с ловчими птицами. М.: КОИЗ. 98 с.
- Дементьев Г.П.* 1948. Практическое значение хищных птиц // Охрана природы. № 2.
- Дементьев Г.П.* 1951. Соколы-кречеты. М. 187 с.
- Дементьев Г.П.* 1952. Птицы Туркменистана. Ашхабад: Из-во АН ТССР. 546 с.
- Дементьев Г.П.* 1961. Охота с ловчими птицами // Охота и охотничье хоз-во № 1. С. 23–25.
- Дементьев Г.П.* 1962. Нужно ли уничтожать хищных птиц // Охота и охотничье хоз-во № 10. С. 25–26.
- Ильичев В.Д., Курочкин Е.Н., Рустамов А.К.* 1999. Дементьев Георгий Петрович. Воспоминания (Л.С. Степанян) // Московские орнитологи. М.: МГУ. С. 116–137.

САПСАН В МОСКВЕ:

ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ

А.Г. Сорокин, А.П. Шилина, А.И. Бородин

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды» (ФГБУ «ВНИИ Экология»)

PEREGRINE FALCON IN MOSCOW:

PAST, PRESENT, FUTURE

A.G. Sorokin, A.P. Shilina, A.I. Borodin

*All-Russian Research Institute of Environmental Protection
(FSBI “VNI Ecology”)*

E-mail: a.sorokin@vniiecolology.ru, agsorokin@mail.ru

Сапсан занесен в Красную книгу Российской Федерации, Красные книги 76 субъектов Российской Федерации, Красный список МСОП, Приложение 1 Конвенции СИТЕС и приложения к ряду других международных конвенций и соглашений. В особо угрожаемом состоянии находится центрально-европейская популяция номинативного подвида сапсана *Falco peregrinus peregrinus*.

Во второй половине XIX века сапсан гнезвился в непосредственной близости от Москвы: в Хорошевском и Царицынском борах, в Измайлове, Сокольниках, в лесах по берегам реки Сетунь, Лосином острове, Серебряном Бору. Также — и в самом городе на церковных колокольнях и башнях (в частности, на Троицкой башне Кремля). С возведением в начале 1950-х гг. «сталинских высоток» сапсаны быстро их освоили, оценив прекрасный обзор, безопасность и многообразие малых архитектурных форм в виде удобных для гнездования и присад ниш, башенок и карнизов. До начала 1960-х гг. пары соколов держались на высотных зданиях Московского университета, на Смоленской площади, площади Восстания (ныне — Кудринская площадь), Котельнической набережной. Не смотря на скудность конкретных данных успешное гнездование в этот период на высотках сомнений не вызывает. Один из авторов этой публикации, проживавший в то время рядом с площадью Восстания, был свидетелем потерь, которые несли от сапсанов местные голубеводы. Пик потерь приходился на середину лета — время интенсивного выкармливания гнездарей и охоты неразлетевшихся еще слетков. Последнее наблюдение выводка сапсана в Москве было сделано в 1963 г. на высотном здании на Котельнической набережной (личное сообщение Е.В. Естафьева).

Сапсаны регулярно гнездились на территории современного национального парка «Лосиный остров». Последний из известных случаев ус-

пешного гнездования, по личному сообщению Б.Л. Самойлова, был зафиксирован в 1968 г., когда пара использовала гнездо ворона на вершине мачтовой 200-летней сосны близ массива Яузских болот. В следующем году пара несколько переместилась, имела птенцов, но выводок был уничтожен местными голубятниками, спилившими для этого гнездовую сосну.

В середине 1960-х гг. в европейской части России, как и в большинстве европейских стран, произошел коллапс популяции сапсана. К середине 1970-х гг. вид полностью исчез в прибалтийских республиках, Белоруссии и центральной России. Среди причин главное место занимает отравление пестицидами группы ДДТ, которое приводит к гибели птиц или отрицательно воздействует на репродуктивный потенциал. В настоящее время широкомасштабное применение особо токсичных пестицидов запрещено как у нас в стране, так и в большинстве стран, где птицы проводят зимовку, что положительно сказалось на состоянии сапсана в ряде регионов. Однако в центральных областях европейской части страны, в том числе в Московской городской агломерации, положительные изменения происходят очень медленно.

Стратегические основы восстановления популяции сапсана

При разработке конкретной региональной программы необходимо выделить приоритетные направления на основе оценки актуальности их применения и эффективности.

С правовой позиции сапсан обладает наивысшим из возможных в стране статусом охраны. По федеральному закону от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» сапсан как вид, занесенный в Красную книгу РФ, подлежат изъятию из хозяйственного использования. В соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 31 октября 2013 г. № 978, сапсан занесен в Перечень особо ценных диких животных и водных биологических ресурсов, принадлежащих к видам, занесенным в Красную книгу Российской Федерации, и (или) охраняемым международными договорами Российской Федерации, для целей статей 226.1 и 258.1 Уголовного кодекса Российской Федерации. За его незаконную добычу, содержание, приобретение, хранение, перевозку, пересылку и продажу, а также за незаконный вывоз с территории Российской Федерации (Таможенного союза) предусмотрено уголовное наказание. В соответствии с Методикой исчисления размера вреда, причиненного объектам животного мира, занесенным в Красную книгу Российской Федерации, а также иным объектам животного мира, не относящимся к объектам охоты и рыболовства и среде их обитания, утвержденной приказом МПР России от 28 апреля 2008 г. № 107 с изменениями от

12.12.2012 г., размер иска за уничтожение или незаконное добывание сапсана установлен в размере 600 тысяч руб. на 1 особь, а за уничтожение или незаконное изъятие кладки яиц — в пятикратном размере от суммы иска за 1 особь. Таким образом, в правовом поле задача заключается не столько в его совершенствовании, сколько в укреплении контрольного-надзорно механизма.

Такое традиционное направление сохранения редких видов животных, как создание и совершенствование сети ООПТ также не может пока доминировать в иерархии мер охраны сапсана в силу практически полной деградации в регионе популяций вида. Однако, в случае появления сапсана на гнездовании система охраняемых территорий может стать достаточно эффективным фактором оптимизации условий его существования.

Практически единственной реальной возможностью восстановления вида, некогда гнездившегося в регионе, остается реинтродукция на основе выпуска в природу птенцов, разведенных в питомниках. Принципиальную выполнимость такой программы обеспечивает ряд условий:

- основной фактор, лимитирующий численность популяции сапсана - воздействие пестицидов — в настоящее время снят в связи с запретом применения препаратов группы ДДТ как в гнездовом ареале, так и в районах зимовки;

- экологическая ниша сапсана в регионе пустует. Таким образом, в процессе его репатриации можно не опасаться начального конкурентного воздействия со стороны других видов;

- вид имеет большие адаптивные возможности: способен гнездиться как в естественных местообитаниях, так и в антропогенном ландшафте, включая высоко урбанизированный;

- накоплен значительный опыт успешной реализации программ реинтродукции сапсана. К настоящему моменту крупномасштабные работы, начатые в 1970-х гг. в США и продолженные в Западной Европе, в целом завершены. На громадной территории численность вида достигла оптимального уровня. Продолжаются работы по осуществлению локальных проектов.

Опыт реинтродукции сапсана в Москве

В СССР к разработке программы по реинтродукции сапсана приступили специалисты «ВНИИ Природы» (в настоящее время ФГБУ «ВНИИ Экология») в конце 1980-х гг. на волне развития работ по созданию сети питомников редких видов животных. Признанным лидером этого направления был профессор В.Е. Флинт.

В качестве первого этапа восстановления исчезнувшей популяции

Центра Европейской части страны рассматривался проект возвращения сапсана в Москву. В связи с полным отсутствием к тому времени сапсана в регионе программа столкнулась с проблемой приобретения племенного поголовья номинативного подвида для вольерного разведения и выпуска в природу. В российских зоопарках и питомниках таких птиц не было, отловить их в природе также не представлялось возможным.

Для решения этой задачи «ВНИИ Природы» провел серию переговоров с соколиными питомниками Западной Европы, располагавшими необходимым генетическим материалом. В результате, в рамках подписанных договоров о сотрудничестве, созданный во «ВНИИ Природы» питомник «Русский соколиный центр» (РСЦ) получил в 1995–1999 гг. на безвозмездной основе 26 сапсанов из трех питомников: «Хельвесик» (Германия), «Ландскрон» и «Розенбург» (Австрия). Половая и возрастная структура группы полученных сапсанов позволила в короткие сроки добиться их размножения, как естественным путем в парах, так и с использованием методов искусственного осеменения и инкубирования.

Таблица 1.

Количество сапсанов, выпущенных в Москве

Год	Место выпуска	Количество особей
1995	«ВНИИприроды»	3
1996	МГУ	6
1997	МГУ	6
1998	«ВНИИприроды»	6
2002	«ВНИИприроды»	6
2003	«ВНИИприроды»	10
2004	«ВНИИприроды»	6
2005	«ВНИИприроды»	6
2005	МГУ	4
2012	Московский Кремль	5
2013	Московский Кремль	5
2017	Московский Кремль	5
2017	«ВНИИ Экология»	5
2017	ТСЖ «Леонардо», ЮЗАО г. Москвы	5
	Всего:	78

С 1995 г. по 2017 г. «ВНИИ Природы»/«ВНИИ Экология» осуществлял выпуски птенцов сапсана в Москве в результате которых в городе сформировалось несколько гнездящихся пар.

К сожалению, как видно из таблицы 1, в связи с отсутствием финансирования выпуски сапсанов производились нерегулярно. Наиболее масштабным и системным (15 птенцов) оказался выпуск 2017 г., профинансированный в рамках Года Экологии Департаментом природопользования и охраны окружающей среды города Москвы.

Результаты

Оценивая результаты, следует учесть, что гибель птенцов сапсана в природе в течение первого года жизни может быть оценена в 50–75%, а для интродуцированных молодых соколов, не патронируемых родителями, она должна быть еще выше. Таким образом, из всего количества выпущенного молодняка шанс закрепиться в природе имеют не более 20 птиц. К этому следует добавить возраст начала размножения (обычно не менее 2–3 лет), проблему формирования пар, а также достаточно широкий разброс гнездовых территорий молодых птиц от места их вылета (радиус около 50 км). Все это определяет темпы заполнения арены выпуска интродуцированными птицами и сложность контроля этого процесса.

На сегодняшний день в Москве известны 3 гнездящиеся пары сапсанов и еще о нескольких территориях имеются предположительные сведения, требующие подтверждения.

Главное здание МГУ (ГЗ МГУ)

Впервые пара сапсанов была нами отмечена 8 апреля 2005 г. Птицы демонстрировали гнездовое поведение: совершали характерные одиночные и парные демонстрационные полеты, спаривались на элементах герба СССР, расположенного на северо-восточном фасаде здания. Самец передавал самке корм, в том числе и в воздухе. Обе птицы залетали в одно из вентиляционных окон на 30-м (техническом) этаже. Осмотр показал, что это окно (круглый иллюминатор) ведет в камеру, занимающую всю толщину стены и имеющую размеры 80x60 x 60 см, ограниченную с внутренней стороны застекленной дверцей. Доступ к камере изнутри здания сильно ограничен режимом технического этажа. На цементном полу камеры находился мусор, птичьи перья и другие останки соколиной добычи. Часть стен на высоту 15–20 см от пола была покрыта потеками помета, вероятно оставленного птенцами в предыдущий год.

У самца на левой цевке было неразъемное кольцо, подтверждающее его разведение в РСЦ (этот самец живет на ГЗ МГУ до настоящего времени), самка кольца не имела.

Наблюдения за университетскими сапсанами проводились регулярно в течение 13 лет в зимне-весенне-осенний период (чему планируем посвятить специальную публикацию). По причине летних полевых работ за пределами Москвы данных об успехе гнездования нам не удавалось получить до 2017 г., когда 7 июля в описанной выше вентиляционной камере были обнаружены 3 пуховых птенца (самец и 2 самки) в возрасте около трех недель. К 1 августа они вылетели из гнезда и держались на башнях ГЗ МГУ, постепенно вовлекаясь в самостоятельную охоту. 15 августа одна из самок была подобрана сотрудниками МГУ возле здания и передана в Орнитарий парка «Сокольники», где у нее была диагностирована тяжелая стадия трихомониоза, от которого птица вскоре погибла. Вторая самка 19 августа получила легкую травму, ударившись во время охоты в остекление Ломоносовского корпуса МГУ, была реабилитирована в РСЦ и 20 сентября выпущена с ГЗ МГУ в поле зрения ее родителей и третьего птенца. В результате агрессивных атак обоих родителей молодая самка вынуждена была улететь в западном направлении. 5 октября в травмированном виде ее подобрали на Рублевском шоссе и доставили в РСЦ, где реабилитировали и оставили на размножение. До описанного эпизода жесткая территориальная агрессивность университетской пары была отмечена 6 сентября, когда местная самка сбила на землю дикую взрослую самку сапсана (без колец). Травмы оказались не серьезными и после реабилитации в РСЦ 21 ноября она была выпущена в природу.

Последний из выводка птенцов длительное время оставался на ГЗ МГУ, где его в последний раз отметили парящим с родителями 22 октября.

Высотное здание МИД России (ВЗ МИД)

Наблюдение за сапсанами на ВЗ МИД ведутся нами с апреля 2009 г., когда там была отмечена пара птиц, демонстрировавших элементы брачного поведения. Размножение этой пары подтверждено в июле 2010 г. одновременным наблюдением в полете пары взрослых птиц и одного птенца. По всей видимости, молодые птицы были здесь отмечены орнитологами в июле и августе 2012 г. в рамках программы Птицы Москвы и Подмосковья (Калякин и др., 2012).

Руководство МИД России, проинформированное о факте гнездования сапсана, содействовало осмотру верхнего сектора здания и сбору данных о пребывании птиц. Установлено, что самка от пары на левой цевке имеет неразъемное кольцо РСЦ, самец колец не имеет.

Не смотря на работы по замене шпиля на ВЗ МИД, проходившие с сентября 2016 по август 2017 г. сапсаны продолжали держаться в окрестностях и после окончания реконструкции вернулись на здание. Весной 2018 г. на уровне основания шпиля мы установили для них стандартный

гнездовой бокс с подсыпкой из мелкого гравия, где в перспективе пара могла бы гнездиться.

Высотное здание на Котельнической набережной (ВЗ КН)

Первые наблюдения за сапсанами в «постпестицидное» время, в том числе указание на встречу предположительно молодой птицы, было сделано орнитологами в 2012 г (Калякин и др., 2012), но по опросам местных жителей птицы появились там ранее. В начале августа 2016 г. птенец сапсана (самец), только что вылетевший из гнезда, залетел в квартиру высотки через окно, был отловлен и доставлен в РСЦ. Двумя днями позже нам поступил звонок о птенце сапсана, сидящем под стеной дома за Москва-рекой напротив ВЗКН. Судя по присланному фото это была самка. По информации сообщившего, за ней прибыл представитель некоего «реабилитационного центра», который ее увез. Попытки выяснить судьбу птицы были тщетны. В это время на верхнем секторе высотки был начат ремонт, в ходе которого два описанных птенца вероятно покинули гнездо недостаточно подготовленными к полету. Через две недели над зданием наблюдали третьего птенца, который с криками летал за обоими родителями.

Продолжающийся в 2017 г. ремонт фасада с использованием промышленных альпинистов, также, привел к негативным последствиям. 30 мая мы были вынуждены изъять и доставить в РСЦ трех птенцов (2 самца и самка) в трехнедельном возрасте. Птенцы были опасно истощены в связи с недополучением корма от родителей из-за прерывания ремонтных работ. Интенсивный лечебно-профилактический курс позволил предотвратить летальные последствия.

В октябре 2017 г. на ВЗ КН, как и на ВЗ МИД, был установлен для сапсанов гнездовой бокс, который пара пока не занимала. Наблюдения 2018 г. показывают, что пара сменила гнездовую локализацию на здании и по состоянию на 10 июня партнеры активно взаимодействуют в выкармливании птенцов.

Заключение

1. Результаты проводимых впервые в стране работ по реинтродукции сапсана позволяют констатировать успешное начало возвращения его в места бывшего гнездования. Из трех подконтрольных пар в двух присутствуют, разведенные в РСЦ птицы. Их партнеры, не имеющие колец, могут быть как привлеченными дикими птицами, так и потомками соколов, ранее реинтродуцированных в рамках проекта.

2. Для достижения устойчивого восстановления московской группировки сапсана, которая стала бы основой восстановительного процесса

вида в Центре Европейской части России необходимо продолжать выпуск птенцов, расширяя арену работ за счет новых точек в Москве. По расчетам, выпуски до 20–30 птенцов в год в течение пяти лет позволили бы заполнить экологическую нишу сапсана в городе.

3. Особое внимание целесообразно уделить восстановлению утраченного древесно гнездящегося экотипа сапсана. Оптимальные места для начала таких работ — национальный парк «Лосиный остров» и территория ФГБУ «ВНИИ Экология».

Список литературы

Калякин М.В., Калякин В.Н., Волцит О.В., Виноградов Г.М., Калякина Н.М. 2012. Сапсаны над Москвой // *Московка*. № 16, сентябрь. С. 45–46.

**ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЫБОР ГНЕЗДОВЫХ
МЕСТООБИТАНИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫМ
КРОНШНЕПОМ (*NUMENIUS MADAGASCARIENSIS*)
НА ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКЕ**

**М.А. Сухова¹, А.Б. Поповкина¹, Д.В. Добрынин²,
Ф.В. Казанский³**

¹ *Биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова;*

² *Рабочая группа по гусеобразным Северной Евразии;*

³ *Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник*

**FACTORS AFFECTING THE CHOICE OF NESTING
HABITATS BY THE FAR EASTERN CURLEW
(*NUMENIUS MADAGASCARIENSIS*) ON EASTERN
КАМЧАТКА PENINSULA**

**M.A. Sukhova¹, A.B. Popovkina¹, D.V. Dobrynin²,
F.V. Kazanskiy³**

¹ *Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University;*

² *Goose, Swan, and Duck Study Group of Northern Eurasia;*

³ *Kronotsky State Natural Biosphere Reserve*

e-mail: zubrenok@bk.ru

Изучение факторов, влияющих на выбор местообитаний, на протяжении многих лет продолжает оставаться одним из наиболее актуальных направлений в исследованиях пространственно-временной структуры популяций животных (Jones, 2001). При анализе этих факторов необходимо учитывать как пространственную, так и временную гетерогенность местообитаний (Southwood, 1977). Более 30 лет назад была предложена иерархическая модель их выбора, подразумевающая то, что птицы выбирают местообитания на разных пространственных масштабах, от более общего (например, облик ландшафта) до наиболее детальных уровней (структура растительности и т.д.) (Johnson, 1980). Однако при изучении использования птицами гнездовых местообитаний комплекс этих подходов до сих пор используется крайне редко.

Мы изучали пространственное распределение гнёзд дальневосточного кроншнепа в годы с разными погодно-климатическими условиями и попытались выявить факторы, определяющие ландшафтно-биотопическую приуроченность гнездовых станций.

Дальневосточный кроншнеп — вид со стремительно сокращающейся численностью (статус «угрожаемый» (EN) в Красном Списке МСОП). Результаты зимних учётов в Австралии свидетельствуют о том, что за последние 30 лет их популяция сократилась катастрофически — на 81,4% (Australian Government, 2017). В местах гнездования биология этого вида изучена значительно хуже, чем на местах зимовок в Австралии и миграционных остановок в странах Юго-Восточной Азии. Его гнездовой ареал охватывает Дальний Восток России и имеет ярко выраженный «очаговый» характер (Антонов, 2016). На Камчатке известно несколько мест значительных концентраций территориальных пар (Герасимов и др., 2012; Лаппо, Сыроечковский, 2012), однако, более или менее детально описаны лишь несколько десятков найденных в разное время гнёзд (Artukhin, 2016; Ю.Б. Артюхин, личн. сообщ.). Один из «очагов» гнездования дальневосточного кроншнепа расположен на территории Кроноцкого заповедника, в приморской части которого (координаты полевого лагеря: 54°32' с.ш., 160°34' в.д.) мы проводили исследования в 2013–2017 гг.

В районе работ (около 25 км²) ежегодно держалось до 40 пар дальневосточных кроншнепов, поведение которых позволяло считать их территориальными. Всего было найдено 23 жилых гнезда, значительная их часть — в 2013 и 2017 гг. (11 и 8 гнёзд, соответственно), поэтому для сравнения мы выбрали эти два года.

Для оценки предпочтений дальневосточных кроншнепов при выборе гнездовых стадий мы описывали состав растительности и визуально оценивали процентное соотношение разных травянистых растений, мха, лишайника и участков открытой воды на площадках радиусом 0,5 и 5 м, в центре которых находилось гнездо. Для анализа ландшафтно-биотопической приуроченности гнёзд использованы мультиспектральные космические снимки Landsat 8 (<https://landsat.gsfc.nasa.gov/landsat-data-continuity-mission/>). Для оценки общего уровня увлажнённости местообитаний использовали индексы влажности, оцененные методом автоматизированного сэмплирования в случайных точках космических снимков 2013 и 2017 гг. Уровень значений этого индекса связан с поглощением отражённого земной поверхностью света в ближнем инфракрасном диапазоне (0,87–0,92 мкм) увлажнёнными участками и открытыми водными поверхностями. Межгодовая динамика пространственного распределения гнёзд дальневосточного кроншнепа в зависимости от уровня общего увлажнения проанализирована с помощью нейросетевого моделирования структуры биотопов на результатах классификации мультиспектральных космических данных в программе ScanEx Image Processor (Добрынин и др., 2017). Динамику схода снега в районе исследований в разные годы оценивали по спутниковым снимкам MODIS; межгодовые разли-

чия в ходе среднесуточных температур и количестве осадков — по данным метеостанции «Семячик». Геоинформационную обработку и картографический анализ результатов проводили в ГИС MapInfo 11.0.

Погодные условия в 2013 и 2017 гг. различались очень сильно. Среднемесячные температуры воздуха двух весенних и двух летних месяцев, на которые приходится время прилёта дальневосточных кроншнепов на места гнездования, период откладывания яиц, насиживания кладок и выращивания птенцов, в 2017 г. были примерно на 2 °С ниже, чем в 2013 г. По такому фенологическому показателю, как динамика схода снежного покрова, весна в 2013 г. была более поздней, чем в 2017 г.: снег лежал вплоть до середины июня, тогда как в 2017 г. нигде в районе исследований снега не осталось к 7 июня. На 50% площади снег сошёл в 2017 г. на две недели раньше, чем в 2013 г. Именно ранее снеготаяние, а также сравнительно небольшая толщина снежного покрова к началу весны в 2017 г. определили относительно малую увлажнённость водно-болотных угодий — местообитаний дальневосточного кроншнепа в районе исследований. Начало лета было экстремально засушливым. Индексы влажности местообитаний в 2013 и 2017 гг. достоверно различались: 2017 г. был значительно более сухим (Т-критерий Вилкоксона, $p < 0,005$).

Большинство найденных во все годы гнёзд располагалось на мохово-осоковых буграх разного диаметра (100–400 см) и высоты (30–50 см) в сильно увлажнённом зеленомошном болоте. В 2013 и 2017 гг. гнёзда были распределены не равномерно, а образовывали небольшие агрегации (по 3–6). Минимальное расстояние между гнёздами в них составляло 251 и 231 м, среднее расстояние между ближайшими гнёздами — 574 и 515 м, соответственно. В 2013 г., когда в районе исследований было больше переувлажнённых микростадий (из-за большого количества снега и его стремительного таяния весной), дальневосточные кроншнепы на гнездовании распределялись более дисперсно. Вероятно, выбор гнездовых стадий определялся наиболее оптимальным сочетанием факторов влажности, «травянистости» и открытости. В более сухом 2017 г. птицы гнездились компактно на участках с резким градиентом «от сухого – к мокрому».

Растительное окружение гнёзд значительно различалось, как и площади в их окрестностях, залитые водой. Однако и для каждого гнезда, и, особенно, при усреднении данных по всем гнёздам (рис. 1), чётко выявилось, что в радиусе 0,5 м от гнёзд практически не было открытой воды и больше половины площади занимала сухая осока. На площадке радиусом 5 м примерно половина площади приходилась на участки открытой воды.

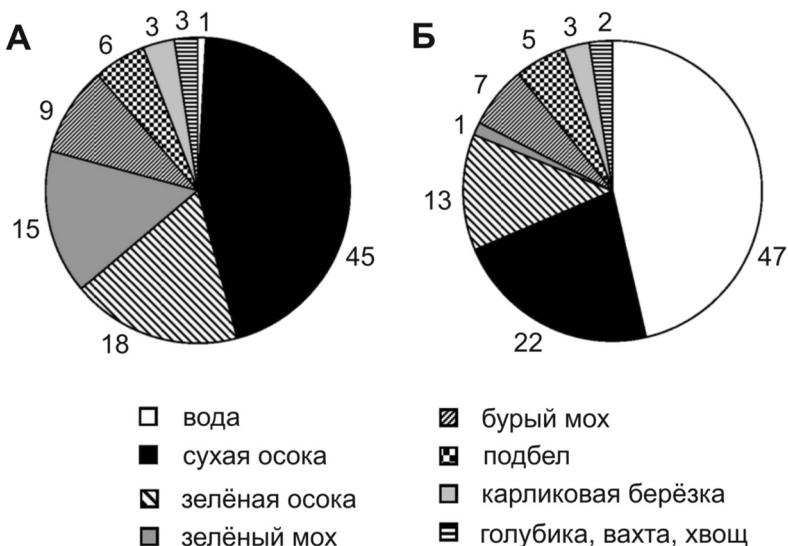


Рис. 1. Среднее соотношение разных типов растительности и обводнённых участков (%) в радиусах 0,5 м (А) и 5 м (Б) от гнёзд дальневосточных кроншнепов ($n = 8$; Кроноцкий заповедник, июнь 2017 г.)

На основе визуальной оценки распределения гнёзд мы предположили, что одним из важных критериев «благоприятности» местообитаний может быть степень их увлажнённости, и перераспределение гнёзд при изменениях этого показателя будет соответствовать стремлению птиц в любые годы выбирать места со сходными характеристиками по этому параметру.

В целом наше предположение подтвердилось, поскольку сравнительный анализ индексов увлажнённости в точках расположения гнёзд в 2013 и 2017 гг. продемонстрировал, что в оба года гнёзда находились в местах, достоверно не различавшихся по уровню влажности (критерий Манна-Уитни, $p = 0,069$). Однако всё же заметна определённая тенденция к изменению в сторону условий сезона, то есть в более влажный год увлажнённость ближайшего окружения гнезда оказалась выше, чем в сухой. Это свидетельствует о том, что птицы при выборе местообитания не могут полностью избежать последствий крайне засушливого сезона. Однако детальное описание микростаций в сухой 2017 год показало, что вокруг гнёзд всё равно сохраняется много участков с открытой водой. Вполне вероятно, что именно такие переувлажнённые участки кроншнепы выбирают для устройства гнёзд в засушливые годы.

Таким образом, степень увлажнённости, вероятно, следует считать одним из ключевых критериев благоприятности местообитаний для гнездования дальневосточного кроншнепа. И в сухие, и во влажные годы птицы стараются выбирать оптимальные по уровню влажности станции, что влияет на характер пространственного распределения гнёзд и, как следствие, успех гнездования. Сочетание наблюдений в природе и анализа космических снимков продемонстрировало, что гнёзда приурочены к границам обводнённых территорий и участков суши, покрытых мхом или аренофильной растительностью песчаных тундр. Чётко проявляется тяготение дальневосточного кроншнепа к мохово-осоковым грядам. Ключевыми факторами в выборе местообитаний нам представляются наличие открытой, но не глубокой, воды и высота растительности. Кроншнепы избегают низкотравных сухих кустарничковых тундр и участков с густыми кустами и высокотравьем, лишаяющими обзора населяющих птиц. По нашей предварительной оценке, соответствующих таким предпочтениям мест на Камчатке довольно мало, и использование космических снимков позволит выявить потенциальные места гнездования этого редкого вида на полуострове. Именно в таких местах должны быть сфокусированы усилия по сохранению гнездовых местообитаний этого редкого вида.

Авторы благодарны Е.И. Беккер, А. Елисеевой и И. Кудряшову за помощь при проведении полевых работ; Ю.Б. Артюхину, А.И. Антонову, Е.Г. Лаппо, Ю.Н. Герасимову и С.В. Винтеру за предоставленную литературу и консультации, М.Ю. Соловьёву за помощь при анализе данных, а также дирекции Кроноцкого заповедника за предоставленную возможность сбора материала.

Список литературы

- Антонов А.И. 2016. Анализ структуры гнездового ареала и популяции дальневосточного кроншнепа (*Numenius madagascariensis*) в России // Вопр. экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: матер. 10-й юбил. конф. Рабочей группы по куликам Северной Евразии (Иваново, 3–6 февр. 2016 г.). Иваново. С. 17–22.
- Герасимов Ю.Н., Сыроечковский Е.Е., Лаппо Е.Г., Цоклер К., Маккалум Д.Р., Бухалова Р.В. 2012. К познанию орнитофауны устья реки Камчатки // Орнитология. Вып. 37. С. 5–26.
- Добрынин Д.В., Рожнов В.В., Савельев А.А., Сухова О.В., Ячменникова А.А. 2017. Комплексование данных мечения животных GPS-передатчиками и материалов мультиспектральной космической съемки для детальной характеристики местообитаний // Исследование Земли из космоса. № 3. С. 40–52.
- Лаппо Е.Г., Сыроечковский Е.Е. 2012. Наиболее северный очаг гнездования дальневосточного кроншнепа // Инф. матер. Рабочей группы по куликам. № 25. С. 62.

- Artukhin Y.* 2006. Der Vogel mit dem “falschen“ Namen: Isabellbrachvigel auf Kamtschatka // *Der Falke*. Bd. 53. H. 9. S. 306–311.
- Australian Government. 2017. Action Plan for Far Eastern Curlew [Электронный ресурс. URL: http://www.cms.int/sites/default/files/document/cms_cop12_doc.24.1.7_eastern-curlew-ssap_e.pdf (дата доступа 25.03.2018)].
- Johnson D.H.* 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference // *Ecology*. Vol. 61. No. 1. P. 65–71.
- Jones J.* 2001. Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review // *The Auk*. V. 118. N 2. P. 557–562.
- Southwood T.R.E.* 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* Vol. 46. P. 337–365.

СОВРЕМЕННЫЕ НАЗВАНИЯ ХИЩНЫХ ПТИЦ КАК СВИДЕТЕЛЬСТВА И РЕЗУЛЬТАТ МЕЖНА- ЦИОНАЛЬНЫХ И МЕЖЦИВИЛИЗАЦИОННЫХ КОНТАКТОВ И ВЛИЯНИЙ

Т.Б. Танирбергенов

*ФГБУ «Всероссийский государственный центр качества и
стандартизации лекарственных средств для животных и кормов»*

CURRENT VERNACULAR NAMES OF DIURNAL BIRDS OF PREY AS EVIDENCE AND RESULT OF CONTACTS AND INTERFERENCE BETWEEN NATIONS AND CIVILIZATIONS

T.B. Tanirbergenov

*All-Russian Centre of Quality and Standardization of Veterinary
Pharmaceuticals and Feeds
E-mail: ttanirbergenov@vgnki.ru*

Введение

С самого начала истории человечества птицы играли важную роль в духовной жизни и производственной деятельности человека. В мифологии многих народов птицы, в частности водоплавающие, участвовали в сотворении мира. По библейской легенде ворон принес Ною доказательство прекращения всемирного потопа.

Несомненно, что хищные птицы своим внешним видом и поведением привлекали внимание древних людей. На разных этапах они обожествлялись в своем зооморфном виде или почитались как олицетворение или вестники богов. Сокол Гор древних египтян, орел — посланник Зевса (Юпитера), сова (сыч домовый) Афины Паллады — лишь некоторые примеры.

Слово-категория «птица», означающее живое существо определенного облика и способное к полету, входит в 100-словный список М. Сводеша¹ для определения степени родства разных языков. Оно, таким образом, является частью базового словаря любого языка.

¹ Список Сводеша (Swadesh list) — предложенный американским лингвистом Моррисом Сводешем инструмент для оценки степени родства между различными языками по такому признаку, как схожесть наиболее устойчивого базового словаря. Представляет собой стандартизированный перечень базовых лексем данного языка, приблизительно, но не точно, упорядоченный по убыванию их «базовости» или исторической устойчивости. *Прим.ред.*

Названия конкретных видов птиц имеют более позднее происхождение, они отражают определенные исторические и культурные реалии, а также природные особенности самих птиц или окружающего их ландшафта.

Следы взаимного влияния и контактов между цивилизациями на протяжении столетий можно проследить по фиксации терминов соколиной охоты и названий ловчих птиц в литературных источниках, а также по современным названиям хищных птиц в различных языках.

Названия хищных птиц в средневековых литературных памятниках

Наиболее ранними литературными памятниками, в которых приводятся названия конкретных хищных птиц, являются составленные в XI в. наставление по соколиной охоте «Баз-наме» Насави (A'lam, 1989) и словарь тюркских наречий Махмуда ал-Кашгари (2005).

В «Баз-наме» Насави перечислены следующие виды ловчих птиц: *baz* — общее название для разных соколов и ястребов, тетеревятник (*Accipiter gentilis*); *basa* — самка ястреба (кроме тетеревины); *'asfi* (араб.) — самец ястреба (кроме тетеревины); *çarg* — балобан (*Falco cherrug*), разновидность, добываемая на побережье (т.е. во время миграции) называется *bahro* (морская, араб.); *sâhîn* — сапсан (*F. peregrinus*, *F. pelegrinoides*), разновидность, добываемая на побережье (т.е. во время миграции) также называется *bahro*; *sonqor* (тюрк.) — кречет (*F. rusticolus*); *togrol* (чагатайский тюрк.) — балобан или кречет (A'lam, 1989).

Махмуд ал-Кашгари в словаре «Диван Лугат ат-Турк» (1074) приводит названия птиц из разных тюркских наречий: *кара куш* — орел; *урун куш* — белый сокол; *лачин* — кречет, хищная птица; *чагры* — сокол; *чавлы* — сокол; *тугрил* — хищная птица, которая убивает тысячу уток, а съедает лишь одну; *сункур* — хищная птица, меньше чем *тугрил*; *киргуй* (*киркуй*) — ястреб; *чибак каргуй* (*киргуй*) — кобчик; *турумтай* — хищная птица, используемая для охоты. Большинство этих названий встречается в современных тюркских языках.

Упомянутое Насави название балобана *çarg/чарк* наряду с *тогролом* и *сонкором* имеет тюркское происхождение и является ошибочным написанием или видоизменением слова *чагры*. В пользу этого предположение говорит то, что т.н. «звериное» имя одного из двух основателей Сельджукской державы² — *Чагры-бека* (989–1060) в переводе значит сокол.

² Сельджукское Государство или Сельджукская империя — государство, образованное в ходе завоеваний огузов — сельджуков стран Ближнего и Среднего Востока, просуществовавшее с 1037 по 1194 год (*прим. ред.*)

Имя его родного брата Тогрул-бека (ок. 990–1063) также означает мифическую ловчую птицу.

В «Словаре древнетюркского языка» (1969) зафиксирован еще один синоним слова сокол — тоган. От него происходят: туйгын (каз.) — белый ястреб-тетеревятник; туйгун (кирг.) — белый ястреб-тетеревятник; доран (тур.) — сокол.

Предположительно в 40-е годы XIII в. написана книга императора Фридриха II Гогенштауфена «De Arte Venandi cum Avibus» — настоящая энциклопедия соколиной охоты. Фридрих II (1194–1250) был знаком с арабскими сочинениями по данной теме, собрал при своем дворе не только ученых и переводчиков, но и сокольников из разных стран. Приведенное им название балобана *sacri* несомненно восходит к тюркскому чагры либо напрямую, либо через персидский язык.

В словаре кыпчакского языка «Codex Cumanicus» (1292 или 1295) приводятся следующие названия хищных птиц: *qaraqus* — орел, *balaban* — сокол, *qarciga* — ястреб, *qirqiy* — ястреб-перепелятник (*A. nisus*) (Golden, 1992).

Названия ловчих птиц, применявшиеся в XIX в.

В новое время были зафиксированы названия хищных ловчих птиц, используемых в традиционной соколиной охоте трех регионов мира: Российской империи (Pallas, 1831; Мензбир, 1916), Персии (Теумыг Морзв, 1869) и Британской Индии (Delme-Radcliffe, 1871).

Паллас (1831) приводит местные названия для следующих видов птиц: кречета — *Schonkar* (самец, башк., тат.) и *Itelgoe* (самка, башк., тат.), *Urungkirg* (белый сокол, якут.), *Sagalmai* (калм.); сапсана — *Laatschen* (башк., тат.), *Tugan* (хивинское), *Vas* (бухарское), *Basi* (перс.), *Tschakug* (араб.), *Natschin* и *Ssapsan* (калм., монг.); балобана — *Itelgoe* (калм.), *Torbala* (крымско-тат., ног.); чеглока (*F. subbuteo*) — *Köegar* (башк., тат.), *Turuntai* (калм.); дербника (*F. columbarius*) — *Tüwik* (астраханское), *Kirgû* (калм.); тетеревятника — *Chartzigan* или *Kartscheja*, белая морфа *Tuigun* (тат.), *Itelgoe* (калм., монг.); перепелятника — *Kirghai* (тат.), *Kirgû* (калм.); беркута (*Aquila chrysalotos*) — *Bjürkut* (тат.), *Kara-tschägyl* (якут.), *Tarbodschi* (калм., монг., тунг.), *Chalsan* (рус., сиб.), *Sulgash* (башк., тат.), *Tschin* (Кучтсчи)-*Karagusch* (настоящий или могучий орел, сиб.-тат.), *Kurartschar* (монг.).

Сам автор отмечает, что одни и те же названия информаторы применяют для обозначения разных видов птиц, например, киргы для дербника и перепелятника, ителгое для балобана и тетеревятника. Обращает на себя внимание также то, что многие тюркские названия (например, турунтай, киргы, ителгое) маркированы как калмыцкие. По Палласу назва-

ние сапсан является калмыцким. Альтернативная версия о происхождении этого слова представлена Насеровым (1992).

У Мензбира (1916) в дополнение к названиям, отмеченных Палласом (1831) находим следующие: для кречета — *Chog-Charadsaga* (глухаринный сокол, бурят., по Радде); для сапсана — бэгрэ (кавк. тат.), байри (перс.), шахен (арм.), мимино (груз.); для балобана — бас и харк (перс.). Термином кизил-гуш (красная птица, тат.) охотники называли не только самку тетеревятника, но также сапсана и балобана. Другими словами, это название связано с самыми ценными ловчими птицами. В русском языке есть выражение красный сокол со сходной положительной окраской.

Теймур Мирза (1869), живший во времена правления в Персии тюркской династии Каджаров³, отметил расширение использования в практике соколиной охоты тюркских терминов и названий птиц. В лексикон сокольников вошли тюркские по происхождению названия *bâlâbân*, *toromtâ(y)*, *tîqûn*, *qezel*, *qergo* и *aytalgo* (разновидность балобана, гнездящаяся в Персии). Персидское слово *bvz* для обозначения тетеревятника сменилось тюркским *tarlân* (табл. 1). В казахском языке тарлан — мифическая ловчая птица (Симаков, 1998).

Из арабского языка помимо названия разновидности сапсана персидские сокольники заимствовали также название чеглока.

Таблица 1.

Названия ловчих птиц, использовавшиеся персидскими охотниками в XIX в. (Теймур Мирза *hosâm-al-Dawla*, 1869; цит. по: А'lam, 1989)

Русский	Латинский	Персидский
Кречет	<i>F. rusticolus</i>	šonqar, sonqor
Сапсан	<i>F. peregrinus</i>	šahin (перс.), bahri (араб.)
Балобан	<i>F. cherrug</i>	balaban (тюрк.), cark
Дербник	<i>F. columbarius</i>	toromta(y) (тюрк.)
Чеглок	<i>F. subbuteo</i>	leyl (араб.)
Тетеревятник	<i>A. gentilis</i>	tarlan (тюрк.), tiqun (тюрк.), qezel (тюрк.)
Перепелятник	<i>A. nisus</i>	basa (перс.), qergî (тюрк.)
Европейский тювик	<i>A. brevipes</i>	piqu / pigu
Шикра, туркестанский тювик	<i>A. badius</i>	šekara (хинди, с перс.)

³ Каджары (в России — принцы Персидские) — династия, основанная предводителем тюркского племени каджаров Ага-Мухаммед-хан-Каджаром и правившая Ираном (Персией) с 1795 по 1925 г. (*прим.ред.*).

Таблица 2.
 Названия ловчих птиц, использовавшиеся местными индийскими охотниками в XIX в. (Delme-Radcliffe, 1871)

Русский	Лагиноский	Английский	Хинди	
			Самка	Самец
Сапсан	<i>F. peregrinus</i>	The Peregrine falcon	Bhyree	Bhyree Buija
Сапсан	<i>F. peregrinus</i> var. <i>peregrinator</i>	The Black Shaheen	Kala Shaheen, Kala Kohee	Kohee, Kohela
Шахин	<i>F. pelegrinooides</i>	The Red-naped Shaheen	Sufaid (Lalsir) Shaheen, Kohee	Sufaid (Lalsir) Kohela
Балобан	<i>F. cherrug</i>	The Saker	Cherkh, Cherrug	Chergela
Лаггар	<i>F. juggur</i>	The Luggur	Luggur, Laghar	Juggur
Красношейный сокол	<i>F. chiquera</i>	The Red-headed Merlin	Toorumtee, Turmuty	Chetwa
Дербник	<i>F. columbarius</i>	The European Merlin	Douraye	Dourhela
Чеглок	<i>F. subbuteo</i>	The European Hobby	Morosani	Morosanah
Индийский чеглок	<i>F. severus</i>	The Indian Hobby	Lal. (Nukkul) Morosani	Lal. (Nukkul) Morosanah
Тетеревятник	<i>A. gentilis</i>	The Goshawk	Baz	Jourrah
Хохлатый тетеревятник	<i>A. trivirgatus</i>	The Crested Goshawk	Manuk Bestra	Manuk Dhuti
Перепелятник	<i>A. nisus</i>	The European Sparrowhawk	Basha	Basheen
Бесра	<i>A. virgatus</i>	The Besra Sparrowhawk	Bestra	Dhuti
Туркестанский туюик, шикра	<i>A. badius</i>	The Shikra	Shikra	Chipak

В названиях ловчих птиц, используемых в традиционной индийской соколиной охоте (Delme-Radcliffe, 1871) заметны арабские (Bhytee), персидские (Shaheen, Baz, Basha) и тюркские (Cherkh, Cherrug, Toorumtee, Turmuty) элементы, что можно объяснить влиянием арабо-мусульманской культуры во времена правления тюркских династий Делийского султаната⁴ и империи Великих Моголов.

Современные названия хищных птиц

Для названий птиц в неродственных языках (табл. 3) можно выделить 2 типа заимствований:

буквальное или книжное (касается названий, экзотических для носителей конкретного языка видов птиц; например, шахин, ланнер или лагар); обусловленное историческими причинами. Неким исключением представляется французское название кобчика (кобец, рус.).

Направленность некоторых заимствований второго типа следующая.

1) из тюркских языков напрямую или через арабский в германские и романские (чагры, чекир > шарг, чарг > сакер, сакре);

2) из тюркских в персидский (шонкар/сонкор, тикун, керги, кезел, тарлан, торомта/торомтай, балабан, чарг, айталги, лачин, далийе);

3) из тюркских в русский (беркут, балобан, возможно кречет (Дементьев, 1951), челиг, чеглок и сапан);

4) из персидского в русский, германские, романские, арабский, турецкий и хинди (шахин), в хинди (шахин, баз, баша);

5) из арабского в персидский (бахри, лейл), в хинди (бхирее);

6) из тюркских в хинди (турмути, черх, черруг);

7) из хинди через английский в германские и романские языки (шикра).

Исконное название орла в тюркских языках кара куш — черная или великая птица. Слово беркут более позднего происхождения, оно отмечается в языках народов Средней Азии и Поволжья (каз. буркiт, кирг. буркут, туркм. bürgüt, узб. бургут, башк. боркот, тат. боркет), но отсутствует в давно отделившемся и географически изолированном якутском языке. По-якутски орел — хотой или нойон котор (княжеская птица). В самых западных языках тюркской группы современное название орла — картал (тур. kartal, азерб. qartal).

⁴ Делийский султанат — первое крупное мусульманское государство на территории современной Индии, существовавшее в северной части страны в 1206–1526 и 1539–1555 гг. Официальным языком Делийского султаната был персидский. Империя Великих Моголов — государство, существовавшее на территории современных Индии, Пакистана, Бангладеш и юго-восточного Афганистана в 1526–1540 и 1555–1858 гг. Члены династии говорили на тюркских и персидском языках (*прим.ред.*).

Таблица 3.

Современные названия некоторых хищных птиц в разных языках (персидские названия по Firouz, 2005, английские и французские по Бёме, Флинт, 1994)

Русский	Казахский	Турецкий	Персидский	Английский	Французский
Орел	Буркіт, қарақус	Kartal	'Oqab	Eagle	Aigle
Беркут	Буркіт	Altın kartal, kaya kartalı	'Oqab-e tela'i	Golden eagle	Aigle royal
Кречет	Ак сункар	Ak dogan	–	Gyrfalcon (Gyr)	Faucon gerfaut
Сапсан	Лашын	Bayaqı (Gök) dogan, şahin	Bahri	Peregrine falcon	Faucon pèlerin
Балобан	Ителгі	Ulu dogan	Balaban	Saker	Faucon sacre
Шахин	Бидайык	Kızıl enseli dogan	Shahin	Barbary falcon	Faucon shaheen
Ланнер (Средиземно- морский сокол)	–	Вүлкһ dogan	Lachin-e ma'muli	Lanner	Faucon lanier
Лаггар	Лаггар	–	Lachin-e hendi	Laggar falcon	Faucon laggar

Таблица 3 (продолжение).

Чеглок	Жагалтай	Delice dogan	Leyl	Hobby	Faucon hobereau
Дербник	Турьмтай	Boz dogan	Toromta-ye ma'muli	Merlin	Faucon émerillon
Кобчик	Бокгергі	Ala dogan	Toromta-ye pasorkh	Red-footed falcon	Faucon kobez
Обыкновенная пустельга	Клдімгі куйкентай	Bayagi kerkenez	Dalijeh-ye ma'muli	Kestrel	Faucon Crécerelle
Степная пустельга	Дала куйкентай	Kucuk kerkenez	Dalijeh-ye kushek	Lesser kestrel	Faucon Crécerellette
Тетеревятник	Каршыга	Cekir kuşu	Tarlan	Goshawk	Autour des Palombes
Перепелятник	Кырги	Atmaca (Bayagi atmaca)	Qerqi	Sparrow hawk	Epervier d'Europe
Европейский ловик	Улкен мыки	Yoz atmaca (Yaz atmacası)	Pighu	Levant sparrow hawk	Epervier à pieds courts
Туркестанский ловик	Мыки	–	Pighu-e kushek	Shikra	Epervier shikra

Использование беркута в качестве ловчей птицы ограничено Центрально-Азиатским регионом. Именно поэтому, на наш взгляд, заимствование его названия ограничено ближайшими соседями — славянскими и монгольским (бургэд) языками.

Заключение

1. Некоторые названия дневных хищных птиц и, особенно, птиц, в разное время использовавшихся в соколиной охоте в неродственных языках являются сходными.

2. Сходство названий в историческом плане связано с заимствованиями терминологии соколиной охоты.

3. На определенных временных отрезках степень и направление заимствований объясняются миграциями народов, образованием и/или разрушением государств.

Список литературы

- Бёме Р.Л., Флинт В.Е. 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский-русский-английский-немецкий-французский. М.: Рус яз., РУССО. 845 с.
- Дементьев Г.П. 1951. Соколы-кречеты. Систематика, распространение, образ жизни и практическое значение. М.: Изд. МОИП. 176 с.
- Древнетюркский словарь. 1969. / Ред. В.М. Наделяев, Д.М. Насилов, Э.Р. Тенишев, А.М. Щербак. Л.: Наука. 715 с.
- Махмуд ал-Кашгару. 2005. Диван Лугат ат-Турк / Ауэзова З.-А. М, пер., пред., коммент.; Эрмерс Р., индексы. Алматы: Дайк-Пресс. 1288 с. + 2 с. вкл.
- Мензбир М.А. 1916. Птицы (Aves). Т. 6. Falconiformes. Вып. 1. Пг.: Изд. Тип. Имп. Акад. Наук. 378 с.
- Сетаров Д.С. 1992. Именованье животных: принципы и типы мотивации в славянских и тюркских языках. Автореф. дис. ... докт. филол. н. М.: МГУ.
- Симаков Г.Н. 1998. Соколиная охота и культ хищных птиц в Средней Азии (ритуальный и практический аспекты). СПб.: Петербургское Востоковедение. 320 с.
- A'lam H. 1989. Вvzdvro Encyclopdia Iranica, IV/1, p. 53–58, available online at <http://www.iranicaonline.org/articles/bazdari-or-bazyari-lit>.
- Delme-Radcliffe E. 1871. Notes on the Falconidae used in India in Falconry / Ed. by J.E. Borch, available online at <http://users.cybercity.dk/~ccc12787/misc/radcliffe02.html>.
- Firouz E. 2005. The Complete Fauna of Iran. London, N.Y.: I.B. Tauris. 322 p.
- Golden P.B. 1992. The Codex Cumanicus, available online at http://old.unesco.kz/qypchaq/The Codex Cumanicus - By Peter B_ Golden.htm.
- Abu'l-Hasan 'Alī b. Ahmad Nasavī. 1975. Вvz-Nvma. Ed. 'AloP arawo Tehran. 1354 s. (цит. по: A'lam, 1989).
- Pallas P.S. 1831. Zoographia Rosso-Asiatica, Sistens Omnium Animalium in Extensio Imperio Rossico et Adjacentibus Maribus Observatorum. Vol. 1. Petropoli. 660 p.
- Teymur Mirzā Hosām-al-Dawla. 1869. Вvz-nvma-ye nvsero Tehran, 1285 Š. (цит. по: A'lam, 1989).

ИНТЕРЕСНЫЕ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ НАХОДКИ ВО ВРЕМЯ СТУДЕНЧЕСКОЙ ПРАКТИКИ BIRDID

**А.В. Тевкина¹, А.С. Педенко¹, И.В. Озеров¹,
В.В. Самоцкая^{1,2}**

¹ Университет Норд;

² Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова

NOTEWORTHY ORNITHOLOGICAL OBSERVATIONS DURING BIRDID STUDENT COURSE

**A.V. Tevkina¹, A.S. Pedenko¹, I.V. Ozerov¹,
V.V. Samotskaya^{1,2}**

¹ Nord University;

² Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University

E-mail: birdwatching@mail.ru

В 2018 г. прошел второй сезон полевого курса BirdID. Цель этого курса состоит в обучении студентов навыкам идентификации птиц в природе, что позволяет подготовить специалистов для участия в программах по учету и мониторингу. Занятия проходили в основном в выходные дни с апреля по конец июля на территории Москвы и Подмосковья, а также в заповедниках Псковской и Рязанской областей. На занятиях мы познакомились с обитателями различных биотопов: парков, лесопарков и разных типов лесов, искусственных и естественных водно-болотных угодий, суходольных и низинных лугов, полей и антропогенного ландшафта. Полевые занятия курса позволили студентам совершить интересные орнитологические находки и уже во время учебы внести свой вклад в исследования птиц в виде публикации наблюдений в базах данных.

Так, на территории Полистовского заповедника студенты зафиксировали малого подорлика (*Aquila pomarina*), которого ранее здесь не отмечали. Эта птица занесена в Красную Книгу России. Другими интересными орнитологическими находками в Полистовье стали встречи с дербником (*Falco columbarius*), стайей турухтанов (*Philomachus pugnax*) и обыкновенным ремезом (*Remiz pendulinus*). Все эти виды занесены в Красную Книгу Псковской области. К интересным орнитологическим наблюдениям Московской области можно отнести белых лазоревок (*Cyanistes cyanus*), скопу (*Pandion haliaetus*), большего подорлика (*Aquila clanga*), большого кроншнепа (*Numenius arquata*), эти четыре вида занесены в Красную Книгу России. Также удалось зафиксировать немало видов, занесенных в Красную Книгу Московской области. К ним относятся чер-

ный коршун (*Milvus migrans*), лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*), обыкновенный ремез, белый аист (*Ciconia ciconia*), серая утка (*Anas strepera*), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*), полевой лунь (*Circus cyaneus*), травник (*Tringa totanus*), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). Кроме того, в Лотошинском рыбхозе были встречены лутки (*Mergellus albellus*), остановившиеся там во время полета.

**СОЦИАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ
ТРАЕКТОРИИ РАЗВИТИЯ ПЕРСОНАЛЬНЫХ
ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК У ПТЕНЦОВ
ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ (*LARUS RIDIBUNDUS*)**

**Я.Р. Телегина¹, М.А. Минина², А.В. Друзяка^{2,3},
А.Ю. Зотов⁴**

¹ *Новосибирский государственный педагогический университет,
Новосибирск 630126*

² *Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск 630091*

³ *Новосибирский государственный университет, Новосибирск 630090*

⁴ *Межрегиональная благотворительная общественная организация
«Сибирский экологический центр», Новосибирск 630090*

**SOCIAL FACTORS DETERMINING DEVELOPMENT
TRAJECTORY OF PERSONALITY IN BLACK-
HEADED GULL CHICKS (*LARUS RIDIBUNDUS*)**

**Ya.R. Telegina¹, M.A. Minina², A.V. Druzyaka^{2,3},
A.Yu. Zotov⁴**

¹ *Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk 630126*

² *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Novosibirsk 630091*

³ *Novosibirsk State University, Novosibirsk 630090*

⁴ *Interregional charity organization Siberian Environmental center,
Novosibirsk 630090*

E-mail: fluffy0612@mail.ru

Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времён Дарвина или даже ранее (Будаев и др., 2015). В последние два десятилетия эта проблема активно разрабатывается и привлекает все больше внимания специалистов в области этологии и эволюционной экологии (Gosling, 2001; Sih et al., 2004; Groothuis, Trillmich, 2011; Oers et al., 2015). Один из популярных подходов к изучению индивидуальных поведенческих различий основан на концепции *поведенческого синдрома* (behavioral syndrome). Поведенческий синдром представляет собой набор взаимно коррелирующих характеристик поведения, измеренных в разное время или даже в разных контекстах (Sih et al., 2004) и является свойством популяции (Bell, 2007). В качестве примера можно привести корреляцию между скоростью исследования незнакомой среды, неофобией и агрессивностью в различ-

ных контекстах, обнаруженную у большой синицы (Verbeek et al., 1996; Groothuis, Carere, 2005). При наличии в популяции поведенческого синдрома, набор поведенческих характеристик одной особи называется *поведенческим типом* («behavioural type», Bell, 2007). Крайние варианты поведенческих типов можно описать как «*активный*» (active) — агрессивный, смелый в любых ситуациях и «*пассивный*» (passive) — робкий, осторожный (Ebner et al., 2005). Комплексы индивидуальных особенностей особей, включающие в себя физиологические характеристики (в частности, тип стрессовой реакции), которые в совокупности определяют поведенческие типы особей, получили в этологии название «*персоналии*» («personality», Groothuis, Trillmich, 2011).

До недавнего времени о поведенческом типе было принято говорить, как о наборе устойчивых индивидуальных характеристик, определяемых преимущественно генетически и сохраняющихся неизменными в течение всей жизни животного. Теории эволюционного происхождения поведенческого синдрома построены на том, что составляющие его поведенческие черты жёстко связаны между собой и устойчивы во времени. Многие работы посвящены потенциальным адаптивным последствиям именно ограниченной пластичности поведения (Dall et al., 2004; Wolf et al., 2007; Wolf, Weissing, 2010). Однако, на самом деле персоналии далеко не так устойчивы, как принято считать, особенно это касается ранних стадий онтогенеза животных (напр., Fucikova et al., 2009). Детёныши — это не просто неполноценные копии взрослых, а самостоятельные существа, вынужденные решать проблемы и выживать в своей среде, которая может не только сильно отличаться от среды взрослых, но и быть более изменчивой (Groothuis, Trillmich, 2011). Поэтому есть все основания предполагать, что прежде чем обрести «взрослую» устойчивость персоналии детёнышей многократно меняются под воздействием факторов среды, повышая шансы своих носителей на выживание. Однако, возможная пластичность развития персоналий в раннем онтогенезе недооценивалась, а зависимость выживаемости детёнышей от соотношения жесткости и пластичности поведения практически не рассматривалась (Groothuis, Trillmich, 2011). Это определяет актуальность исследований, посвященных онтогенезу персоналий у животных. Насколько нам известно, в последние годы проведено лишь несколько исследований пластичности персоналий в онтогенезе (Guenther et al., 2014; Kelley et al., 2015), вопрос в целом остается неизученным, что и определяет актуальность дальнейших работ в этой области.

Озёрная чайка является удачной моделью для исследований раннего онтогенеза персональных характеристик и их изменений под влиянием средовых факторов. Полувыводковый тип развития чаек (Виксне, 1988)

определяет высокую степень самостоятельности птенцов и разнообразие их поведенческих реакций, от частично самостоятельного питания (Минина, Друзяка, 2015) до взаимодействий с соседями и хищниками (Hunt, Melloon, 1975; Feterolf, 1983). Социальные условия, в которых растут птенцы колониальных видов, сложны и разнообразны, включая не только отношения птенцов с родителями и сибсами, но и контакты с соседями по колонии.

Цель нашей работы — исследовать пластичность персоналий птенцов озёрной чайки и выявить социальные факторы их развития.

На предыдущем этапе исследований, проведённом в 2011–2013 гг., у птенцов озёрной чайки был выявлен набор связанных между собой и устойчивых в онтогенезе поведенческих характеристик, составляющих основу поведенческого синдрома: уровень активности в стрессирующей ситуации, неофобия, исследовательская активность, территориальная агрессивность, интенсивность выпрашивания корма у родителей и склонность к клептопаразитизму. В качестве маркера поведенческого типа птенцов была выбрана реакция на стрессирующую ситуацию, оцениваемая в тесте «Закрытое Поле», специально разработанном для птенцов чайковых птиц. Стрессирующим фактором была изоляция птенцов от родного гнезда. Установка для проведения теста представляла собой квадратный огороженный участок гнездового водоёма, размером 2х2 м. В центре участка находились три острова, диаметром 0,5 м. Птенцов помещали на воду, в центр установки, целым выводком, и производили 20-минутную видеозапись их поведения. При анализе видеозаписей для каждого птенца учитывали продолжительность попыток выбраться из установки (время выхода на остров), как параметр реакции на стрессирующую ситуацию. Более продолжительные попытки расценивались как активная реакция, менее продолжительные — как пассивная. Подробно материалы данной работы представлены: Минина и др. (данный сборник).

Дальнейшее исследование факторов, определяющих траектории развития персоналий, проводили в 2017 г., в колонии озёрной чайки, в Карасукском районе Новосибирской области, в пойме реки Карасук. Из центральной части колонии, насчитывающей около 1000 гнездовых пар, был выбран участок, включающий 80 гнёзд. Реакцию птенцов на стрессирующую ситуацию определяли 4 раза для каждого птенца: в возрасте 8–12, 13–17, 19–22 и 25–28 дней. В качестве возможных факторов, ответственных за изменение траекторий развития персоналий во время жизни птенцов в колонии, рассмотрели частоту контактов с неродственными птенцами (оценивалось среднее расстояние до трёх ближайших гнёзд соседей, R_3), дату рождения птенцов, размер выводка в период активной конкуренции за корм, приносимый родителями, а также пол птенцов. Для

оценки частоты контактов птенцов с соседними выводками, для каждого гнезда рассчитывали среднее расстояние до трех ближайших гнёзд. Для каждого птенца фиксировали дату рождения и смерти или покидания колонии. Чтобы оценить качество питания птенцов, измеряли цевку и массу каждого птенца в 1-й, 8-й, 15-й, 21-й и 28-й дни жизни. Для каждого возраста рассчитывали индекс массы (ИМ) как остаток линейной регрессии массы по длине цевки (Kim et al., 2011). ДНК для определения пола птенцов получали из крови или ткани путём экстракции фенолом в соответствии с общепринятыми методиками (Maniatis et al., 1982). Пол определяли хромосомным методом с использованием консервативной пары праймеров: 2550F и 2718R (Fridolfsson, Ellegren, 1999).

К возрасту 13–17 дней активность птенцов оказалась отрицательно связанной с расстоянием до ближайших гнёзд соседей (R_3), а также с датой рождения птенцов (корреляция Спирмена, R_3 : $N=43$, $R_s = -0,561$, $p=0,000$; дата рождения: $R_s = -0,435$, $p=0,003$). Обе эти связи были слабее или не проявлялись ранее (возраст 8–12 дней, корреляции Спирмена, $N=57$, R_3 : $R_s = -0,253$, $p=0,058$; дата рождения: $R_s = -0,210$, $p=0,116$) и пропали к возрасту 25–28 дней (корреляция Спирмена, $N=37$, R_3 : $R_s = -0,252$, $p=0,133$; дата рождения: $R_s = -0,208$, $p=0,218$). Начиная с недельного возраста птенцы озёрной чайки начинают совершать прогулки в окрестностях своего гнезда, со временем заходя всё дальше и вступая в территориальные конфликты с хозяевами соседских территорий (Виксне, 1988; наши наблюдения). При этом, птенцы, появившиеся на свет позже соседей по колонии, неизбежно встречаются с более сильными соперниками (старшими птенцами), получая отрицательное подкрепление выходам за пределы гнезда, и начинают избегать контактов с другими выводками. Таким образом, наиболее высокую частоту встреч с соседями обеспечивает высокая гнездовая плотность в сочетании с ранним выклевом. Мы обнаружили, что к концу второй недели жизни птенцы, родившиеся раньше и живущие в более тесном соседстве с другими выводками, более активно ведут себя в стрессующей ситуации. Известно, что частые агрессивные контакты с неродственными особями способствуют раннему развитию агрессивного поведения (Groothuis, 1992) и, возможно, активного поведенческого типа в целом, что согласуется с нашим результатом.

Начиная с возраста 19–22 дня птенцы из полных выводков демонстрировали большую активность по сравнению с птенцами, имевшими только одного sibса. В отличие от птенцов из неполных выводков, активность птенцов из полных выводков возрастала в период с 13–17-й по 25–28-й день (рис. 1).

Для сравнений птенцов из выводков разного состава внутри одной возрастной группы: критерий Манна-Уитни, * $p<0,05$; ** $p<0,01$. Для

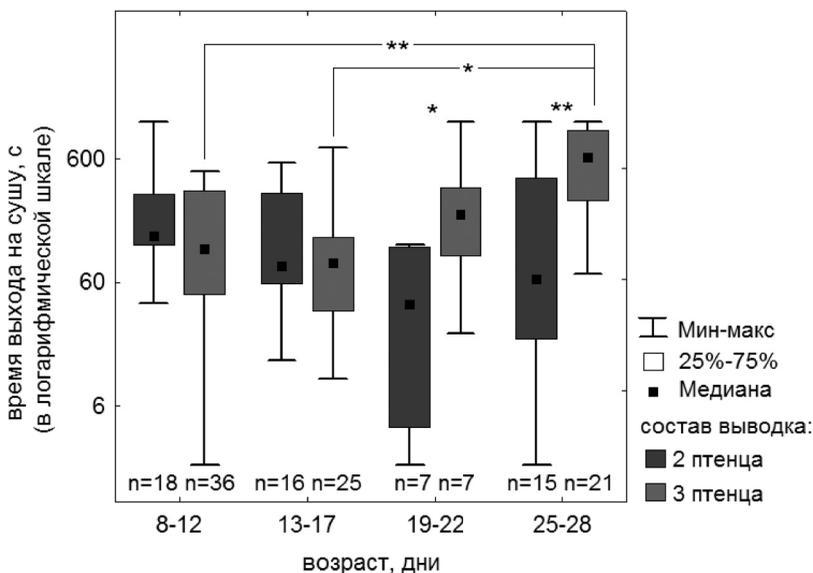


Рис. 1. Возрастная динамика реакции на стрессирующую ситуацию в зависимости от состава выводка.

межвозрастных сравнений: критерий Вилкоксона с поправкой Бонферрони, * $p < 0,0083$; ** $p < 0,0017$.

Состав выводка и конкуренция между sibсами при выпрашивании корма у родителей могут играть важную роль в формировании персоналий: так, у большой синицы, присутствие голодающих и интенсивно выпрашивающих sibсов может приводить к развитию у птенцов активного поведенческого типа через усиление их собственного выпрашивания (Cagere et al., 2005a). Можно предположить, что обнаруженные нами различия объясняются конкуренцией за еду, сильнее проявляющейся в больших выводках. Остаётся неясным, почему эти различия проявляются лишь в конце третьей недели жизни. Мы полагаем, что причина — в особенностях внутрисемейных отношений, характерных для нашего объекта. Поскольку взрослые озёрные чайки не участвуют в распределении корма между птенцами, sibсы склонны синхронизировать демонстрации выпрашивания, объединяясь для выпрашивания общей порции корма и взаимно сдерживая интенсификацию выпрашивания внутри выводка, по меньшей мере, в возрасте до 15 суток (Mathevon, Charrier, 2004). Однако, с возрастом пищевые потребности птенцов растут. Вероятно, к концу третьей недели жизни птенцов наступает «критический» момент, когда голодающие птенцы начинают активно конкурировать за еду, соревнуясь

в подбегании к родителю, опускающемуся на гнездо, и интенсифицируя выпрашивание.

Реакция птенцов на стрессирующую ситуацию была устойчивой в периоды 8–17 и 19–28 дней (корреляции Спирмена, время выхода на сушу: в 8–12 и 13–17 дней, $N=43$, $R_s=0,403$, $p=0,007$; в 19–22 и 25–28 дней, $N=14$, $R_s=0,727$, $p=0,003$), устойчивости в период 13–22 дня обнаружено не было (корреляция Спирмена, $N=14$, $R_s=0,244$, $p=0,401$). Очевидно, последнее связано с существенными различиями динамики развития поведенческого типа у птенцов из выводков разного размера (рис. 1).

В выводках, состоящих из двух птенцов, снижение активности, происходившее в период с 13–17 по 25–28 дней было сильнее выражено у самцов, чем у самок (критерий Манна-Уитни, $f: N=6$, $m: N=3$, $p=0,039$). В полных выводках у самцов было менее выражено повышение активности в тот же период, однако этот результат не был достоверным, вероятно, из-за малых размеров выборки (критерий Манна-Уитни, $f: N=2$, $m: N=7$, $p=0,079$). Исследования, проведённые на разных позвоночных животных, показывают существенные различия между поведенческими типами самцов и самок, в том числе и до наступления половой зрелости (Carere et al., 2005b; Harris et al., 2010), а также различия по силе связей между отдельными поведенческими характеристиками, включёнными в поведенческий синдром (Dingemanse et al., 2003). Судя по нашим данным, тенденция половых различий онтогенетических траекторий выполняется и в случае моногамного общественного вида птиц — озерной чайки.

Ни в одном из исследованных возрастов активность птенцов не показала достоверной связи с индексом массы в соответствующем возрасте (корреляции Спирмена: 13–17 дней, ИМ15, $N=43$, $R_s=-0,125$, $p=0,423$; 19–22 дня, ИМ21, $N=14$, $R_s=-0,068$, $p=0,817$; 25–28 дней, ИМ28, $N=30$, $R_s=-0,239$, $p=0,202$), лишь для возраста 8–12 дней отрицательная связь активности птенцов с их упитанностью была выявлена на уровне тенденции (корреляции Спирмена: 8–12 дней, ИМ8, $N=57$, $R_s=-0,242$, $p=0,070$).

Представленные результаты позволяют заключить, что основными социальными факторами, определяющими траектории развития персоналий птенцов во время их жизни в колонии, являются: (1) частота агрессивных контактов и относительный возраст контактёров, определяющие направление развития персоналий к концу второй недели жизни; (2) интенсивность конкуренции за еду, приносимую родителями, определяющая дальнейшее направление развития персоналий в возрасте 3–4 недель.

В целом, подтверждается предположение о том, что траектории развития персоналий могут неоднократно меняться, адаптируя поведение детёныша к специфическим проблемам каждого этапа онтогенеза.

Список литературы

- Будаев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С. 2015. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // Журн. общ. биол. Т. 76. № 1. С. 26–47.
- Виксне Я.А. 1988. Озерная чайка — *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С. 85–98.
- Минина М.А., Друзяка А.В. 2015. Использование метода “Открытое Поле” для выявления механизма формирования стратегий кормового поведения птенцов озёрной чайки в зависимости от ранней обеспеченности кормом // Соврем. проблемы науки и образования. № 5. <https://www.science-education.ru/article/view?id=22168>
- Bell A.M. 2007. Future directions in behavioral syndromes research // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 274. P. 755–761.
- Carere C., Drent P.J., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G. 2005a. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition // Behavior. Vol. 142. No. 9–10. P. 1329–1355.
- Carere C., Drent P.J., Privitera L., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G. 2005b. Personalities in great tits. Parus major: stability and consistency // Anim. Behav. Vol. 70. P. 795–805.
- Dall S.R.X., Houston A.I., McNamara J.M. 2004. The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective // Ecology Letters. Vol. 7. P. 734–739.
- Dingemanse N.J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A.L., Drent P.J. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 270. P. 741–747.
- Ebner K., Wotjak C.T., Landgraf R., Engelmann M. 2005. Neuroendocrine and behavioral response to social confrontation: residents versus intruders, active versus passive coping styles // Horm. Behav. Vol. 47. P. 14–21.
- Feterolf P.M. 1983. Infanticide and non-fatal attacks on chicks by ring-billed gulls // Animal Behavior. Vol. 31. P. 1018–1028.
- Fucikova E., Drent P.J., Smits N., van Oers K. 2009. Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*) // Ethology. Vol. 115. P. 366–374.
- Fridolfsson A.K., Ellegren H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds // Avian Biology Vol. 30. P. 16–121.
- Gosling S.D. 2001. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? // Psychological Bulletin. Vol. 127. P. 45–86.
- Groothuis T.G.G., Carere C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis // Neuroscience Biobehavioral Review. Vol. 29. No. 1. P. 137–150.
- Groothuis T.G.G., Trillmich F. 2011. Unfolding Personalities: The Importance of Studying Ontogeny // Developmental Psychobiology. Vol. 53. No. 6. P. 641–655
- Groothuis T. 1992. The influence of social experience on the development and fixation of the form of displays in the black-headed gull // Animal Behavior. Vol. 43. P. 1–14.

- Guenther A., Finkemeier M.A., Trillmich F.* 2014. The ontogeny of personality in the wild guinea pig // *Anim Behav.* Vol. 90. P. 131–139.
- Harris S., Ramnarine I.W., Smith H.G., Pettersson L.B.* 2010. Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata* // *Oikos.* Vol. 119. P. 1711–1718.
- Hunt G.L., Meehan S.C.* 1975. Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality // *Auk.* Vol. 92. P. 523–527.
- Kelley A.D., Humphries M.M., McAdam A.G., Boutin S.* 2015. Changes in wild red squirrel personality across ontogeny: activity and aggression regress towards the mean // *Behaviour.* Vol. 152. P. 1291–1306.
- Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J.* 1982. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual.* N.Y., Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory.
- Mathevon N.I., Charrier I.* 2004. Parent-offspring conflict and the coordination of siblings in gulls // *Biology letters.* Vol. 271. P. 145–147.
- van Oers É., Kohn G.M., Hinde C.A., Naguib M.* 2015. Parental food provisioning is related to nestling stress response in wild great tit nestlings: implications for the development of personality // *Frontiers in Zoology.* Vol. 12 (Suppl. 1): S10 DOI: 10.1186/1742-9994-12-S1-S10.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C.* 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview // *Trends in Ecology & Evolution.* Vol. 19. No. 7. P. 372–378.
- Verbeek M.E.M., Boon A., Drent P.J.* 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits // *Behaviour.* Vol. 133. P. 945–963.
- Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J.* 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities // *Nature.* Vol. 447. P. 581–584.
- Wolf M., Weissing F.J.* 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences // *Philos. Trans. Roy. Soc. Ser. B.* Vol. 365. P. 3959–3968.

**ВСТРЕЧИ РЕДКИХ И МАЛОИЗУЧЕННЫХ ПТИЦ
В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД В ОКРЕСТНОСТЯХ
ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «РЕКА РАГУША»
(ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ, БОКСИТОГОРСКИЙ
РАЙОН) В 2003–2017 ГОДАХ**

**Д.Ю. Травин^{1,2}, И.И. Горелов¹, А.П. Гребенькова¹,
А.В. Раппопорт³, М.Г. Басс¹**

¹ Санкт-Петербургский Городской Дворец Творчества Юных, Эколого-Биологический Центр «Крестовский остров», Лаборатория экологии и биомониторинга ЭФА

² Факультет Биоинженерии и Биоинформатики МГУ

³ Биологический факультет СПбГУ

**OBSERVATIONS OF RARE AND ENDANGERED
BIRDS DURING 2003–2017 BREEDING SEASONS
AROUND THE NATURAL MONUMENT “RAGUSHA
RIVER” (BOKSITOGORSKY DISTRICT, LENINGRAD
OBLAST, RUSSIA)**

**D. Travin^{1,2}, I. Gorelov¹, A. Grebenkova¹, A. Rappoport^{1,3},
M. Bass¹**

¹ Saint Petersburg City Palace of Youth Creativity, Biological center “Krestovsky ostrov”, Laboratory of ecology and biomonitoring “EFA”

² Faculty of Bioengineering and Bioinformatics, Lomonosov Moscow State University,

³ Biological Faculty, Saint Petersburg State University

E-mail: travin_birds@mail.ru

Введение

Орнитофауна крайнего юго-востока Ленинградской области (территория Бокситогорского района) до сегодняшнего момента остается сравнительно слабо изученной. Это связано с отдалённостью территории от региональных центров и отсутствием точек, где ведётся регулярное наблюдение за птицами (биостанции, стационары вузов и НИИ). Большинство сведений носит фрагментарный характер и состоит из непродолжительных полевых исследований (Толстенков, Очагов, 2008) и отдельных сообщений о наблюдениях (Пчелинцев, 1992). При этом Бокситогорский район является одним из наименее населённых (7,0 чел./км²) и затронутых хозяйственной деятельностью человека в Ленинградской области. В

районе сохранились крупные массивы верховых болот, представляющие собой ценные местообитания для целого ряда редких и охраняемых видов птиц.

Учащиеся и педагоги Лаборатории экологии и биомониторинга ЭФА ежегодно в период 2003–2018 гг. (за исключением 2012) проводили наблюдения птиц в гнездовой период в окрестностях памятника природы «Река Рагуша». Результаты многолетнего мониторинга орнитофауны за этот период уже были опубликованы (Травин и др., 2017). Настоящая работа призвана систематизировать наши данные по встречам редких, охраняемых и малоизученных видов, отмечавшихся в районе работ в указанный период.

Район сбора материала находится на юго-востоке Ленинградской области в Бокситогорском районе и граничит с юга с Любытинским районом Новгородской области. Базовый лагерь экспедиции ежегодно располагался на берегу реки Рагуши, в районе её пересечения с автодорогой д. Мозолёво – д. Струги (59°16'21"N 33°56'10"E). При помощи сетки маршрутных учётов обследовался участок левобережья реки Воложбы длиной около 18 и шириной около пяти километров от деревни Мозолёво до деревень Половное и Савино, полностью покрывая территорию комплексного памятника природы «Река Рагуша». Дополнительно обследовались отдельные объекты вне описанного района (болото Гладкое, район озера Нунгоша, Стругинские озёра), представляющие особенный интерес в плане поиска редких и охраняемых видов птиц. Обследованный район принадлежит к подзоне южной тайги. Преимущественными сообществами являются различные типы леса (ельники, сосняки на болотах, смешанные и мелколиственные леса в долинах р. Воложбы и её притоков), часты участки сплошных рубок различной степени зарастания, в окрестностях населённых пунктов располагаются участки лугов и полей, как используемых, так и заброшенных.

Материал по орнитофауне обозначенной территории собирался методом маршрутных учётов (Новиков, 1953). На большой доле маршрутов учетчики были оснащены наряду с обычной оптикой для наблюдений за птицами (бинокли) также и фототехникой с телеобъективом, что позволило в большинстве случаев встреч с редкими птицами произвести фотофиксацию и подтвердить правильность определения той или иной особи (фотографии, полученные в ходе сбора материала, доступны по ссылке: <https://drive.google.com/drive/folders/1yttGLIoj24FmpvWJtJKsZEu3tswONpf9?usp=sharing>).

Результаты

***Ciconia ciconia* L. Аист белый.** Редкий гнездящийся вид. Залёты взрослых птиц и отдельные находки гнёзд отмечались для Тихвинского и

Бокситогорского районов Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский, 1983; Толстенков, Очагов, 2008). В 2004 году на окраине д. Рудная Горка было отмечено жилое гнездо белого аиста с двумя птенцами. Также, одиночный белый аист отмечен нами 21 июня 2014 г. пролетающим в северном направлении над лугами близ деревни Мозолёво.

***Ciconia nigra* L. Аист чёрный.** Очень редкий гнездящийся вид. Известны сообщения о двух отдельных встречах чёрных аистов в Бокситогорском районе Ленинградской области вне области нашего исследования (Толстенков, Очагов 2008, Мальчевский, Пукинский, 1983), среди сравнительно недавних встреч для востока области в целом можно отметить два залёта в окрестности Нижнесвирского заповедника (Ковалев, Смирнов, 2014; Ковалев, Смирнов, 2015). Для северо-востока Новгородской области также известны лишь единичные наблюдения (Красная книга Новгородской области, 2015; Пантелеев, 2007). Нами были зарегистрированы две встречи — 24 июня 2007 г. — одна птица встречена близ д. Глина, и 21 июня 2014 над д. Мозолёво, птица двигалась в северо-восточном направлении.

***Cygnus cygnus* L. Лебедь-кликун.** Немногочисленный пролётный вид. Известны лишь отдельные случаи гнездования в Ленинградской области после 1980 г. (Головань, Кондратьев, 1999). Мы встретили пару кликунов на зарастающем кустарником лугу к северу от озера Нунгоша 22 июня 2015 г. Птицы взлетели с луга и скрылись в северном направлении. В связи с удалённостью участка от лагеря экспедиции повторное обследование района встречи не производилось.

***Branta leucopsis* Bechst. Казарка белошекая.** Редкий гнездящийся вид. В Ленинградской области регулярно отмечается в период сезонной миграции (Храбрый, 2011), известны случаи гнездования (Храбрый, Байбекова, 2016) и зимовки (Стасюк, 2017). Подавляющее большинство наблюдений казарок относится к западным районам области, сообщений для юго-востока практически нет. Нами отмечена пара белощёких казарок на распаханном поле к востоку от деревни Пустая Глина 12 июня 2017 г. Птицы отдыхали на поле по соседству с крупной стаей вяхирей.

***Circus pygargus* L. Лунь луговой.** Очень редкий, вероятно гнездящийся вид. Для Тихвинского района Ленинградской области известны лишь единичные встречи (Толстенков, Очагов, 2008), в Бокситогорском районе наблюдений лугового луня не известно (Красная книга природы Ленинградской области, 2002). Нами отмечен самец лугового луня, охотившийся над лугом около деревни Заполье 15 июня 2013 г.

***Circus cyaneus* (L.). Лунь полевой.** Редкий, возможно гнездящийся вид. В заметном количестве отмечен ранее для Тихвинского и Бокситогорского районов (Толстенков, Очагов, 2008). По нашим наблюдениям

также является наиболее многочисленным видом луней на исследованной территории: полевые луни отмечались над пойменными лугами и заброшенными полями в окрестностях деревень Мозолёво и Глина в 2003, 2005, 2009 гг., а также ежегодно с 2013 по 2016 г.

***Aquila pomarina* C.L. Brehm. Подорлик малый.** Очень редкий, возможно гнездящийся вид. В Ленинградской области преимущественно отмечается в юго-западных районах (Красная книга природы Ленинградской области, 2002). Один малый подорлик держался в районе д. Мозолёво в 20-х числах июня 2016 г., встречен нашими учёточками трижды.

***Aquila clanga* Pall. Подорлик большой.** Очень редкий, возможно гнездящийся вид. Есть отдельные сообщения о наблюдениях больших подорликов в Тихвинском и Бокситогорском районах (Толстенков, Очагов, 2008). Нами одиночный большой подорлик встречен на лугах западнее д. Рудная Горка 19 июня 2014 г. Птицу громкими криками сопровождала группа гнездящихся рядом чибисов.

***Numenius arquata* (L.). Кроншнеп большой.** Редкий гнездящийся вид. В Бокситогорском и Тихвинском районах неоднократно отмечался на верховых болотах и лугах (Храбрый, 2001; Толстенков, Очагов, 2008). В Любытинском районе Новгородской области в последние годы регистрируется общее снижение численности вида (Красная книга Новгородской области, 2015), хотя в некоторых частях района вид остается многочисленным (Пчелинцев, 2009). Нами отмечен в 2003, 2009, 2011 и ежегодно в 2013–2017 гг. В последние годы намечается заметное увеличение численности кроншнепов, встречи этих птиц на исследованной территории регулярны, отмечаются не только отдельные птицы или пары, но и группы вплоть до 11 особей одновременно. Птицы чаще всего видны кормящимися на лугах и возделанных полях у населённых пунктов, на отдалённых участках лугов кроншнепы неоднократно демонстрировали при приближении наблюдателя беспокойство, что может быть связано с наличием кладок. Кроме лугов птицы регулярно наблюдаются на верховых болотах — Гладком и безымянном болоте южнее д. Половное.

***Limosa limosa* (L.). Веретенник большой.** Очень редкий гнездящийся вид. Гнездящиеся пары отмечены на болоте в Бокситогорском районе в 2006 году (Толстенков, Очагов, 2008). Отмечен на гнездовании в Любытинском районе Новгородской области (Красная книга Новгородской области, 2015; Пчелинцев, 2009). Нами зарегистрированы две встречи с большими веретенниками на болоте Гладкое — 23 июня 2015 г. и 17 июня 2017 г. В обоих случаях отмечались пары птиц, проявлявшие беспокойство при приближении наблюдателя.

***Larus minutus* Pall. Чайка малая.** Немногочисленный в регионе, встречающийся преимущественно вдоль побережий крупных водоемов

и редкий в остальной части области гнездящийся вид (Мальчевский, Пукинский 1982). В Тихвинском районе малая чайка отмечена на озере Силос (Бардин, Фёдоров, 2013), в Бокситогорском районе вид ранее не отмечался. Нами малая чайка встречена единожды 22 июня 2015 г. на озере Нунгоша.

***Dendrocopos leucotos* Bechstein. Дятел белоспинный.** Немногочисленный, вероятно гнездящийся вид. Отмечался в Бокситогорском районе как редкий кочующий вид (Толстенков, Очагов, 2008). Белоспинных дятлов мы встречали в небольшом числе преимущественно в мелколиственных пойменных лесах в 2003, 2006, 2013–2015 и 2017 гг. При этом, наряду со взрослыми нами отмечены и молодые птицы, что указывает на успешное гнездование на исследованной территории.

***Picoides tridactylus* (L.). Дятел трёхпалый.** Редкий гнездящийся вид (Красная книга природы Ленинградской области, 2002). Распространен на юго-востоке области неравномерно, в Бокситогорском районе относительно редок (Толстенков, Очагов, 2008). Нами вид отмечался в 2004 г., когда пара трёхпалых дятлов гнездилась неподалеку от лагеря экспедиции, а также в 2009 г. в районе урочища Захожа. В мае 2016 г. трёхпалый дятел также был отмечен в исследуемом районе (А. Костромин, устное сообщение).

***Cinclus cinclus* (L.). Оляпка.** Очень редкий гнездящийся вид. Рагуша, в силу уникальных для рек нашего региона особенностей, является одним из всего нескольких мест в Ленинградской области, где оляпки отмечены в гнездовой период (Красная книга природы Ленинградской области, 2002). В то время как в осенний и зимний периоды встречи с ними в Ленинградской области в последние годы сравнительно регулярны (Стасюк, Бардин, 2014; Иванов, 2016). Первый случай гнездования оляпки в Ленинградской области также достоверно описан именно на Рагуше (Пчелинцев, 1992). Нами взрослые оляпки отмечены на Рагуше в гнездовой период в 2008, 2009, 2011 и 2017 гг. В июне 2017 г. также обнаружено гнездо, находившееся под корнями дерева на высоте 2,5 м в крутом берегу примерно в 1 км ниже по течению от автомобильного моста. Взрослые особи активно выкармливали птенцов, более подробное обследование гнезда не проводилось, чтобы не беспокоить птиц. Согласно сообщениям А. Костромин, он наблюдал взрослую птицу на Рагуше 14.05.2016 и сразу 4 оляпок (2 молодых и 2 взрослых) 22.05.2015. Приведённые данные позволяют полагать, что, несмотря на усиление беспокойства, связанное с участвовавшим в последние годы посещением русла Рагуши людьми, эта мелководная и быстрая в нижнем течении река до сих пор является привлекательным для оляпок местом, где они не только обитают в летний период, но и успешно размножаются.

***Iduna caligata* Licht. Бормотушка северная.** Редкий, гнездящийся вид. Отмечен для Бокситогорского и Тихвинского районов в 2005–2006 гг. (Толстенков, Очагов, 2008). Нами пара бормотушек отмечена на лугу в районе д. Глина 27 июня 2011 г.

***Luscinia svecica* (L.). Варакушка.** Неравномерно распространенный в регионе гнездящийся вид, отмечался в Бокситогорском районе (Толстенков, Очагов, 2008). Нами варакушки встречены 25 июня 2011 г. в лугах южнее д. Мозолево (одиночный самец) и 15 июня 2013 г. в д. Мозолево (поющий самец).

***Parus palustris* L. Гаичка черноголовая.** Редкий гнездящийся вид. В Ленинградской области находится на северной границе ареала. Ранее отмечался на Ладожской орнитологической станции (Мальчевский, Пукинский, 1983) и в Тихвинском районе (Бардин 2010). Нами три птицы встречены в перелеске на северо-восточном берегу озера Нунгоша 22 июня 2015 г. и стайка из четырёх птиц у д. Зубакино 30 июня 2016 г.

Заключение

Из 129 видов птиц, отмеченных нами в гнездовой период на указанной территории за 14 лет наблюдений, 16 занесены в Красную Ленинградскую области и 4 в Красную Книгу Российской Федерации. Большинство встреч с редкими птицами приурочено к верховым болотам и лугам в окрестностях населённых пунктов. Особенно ценной в орнитологическом плане исследуемую территорию следует считать в связи с гнездованием оляпок, белоспинного дятла и обитанием (предполагаемым гнездованием) сравнительно многочисленной локальной группировки больших кроншнепов.

Список литературы

- Бардин А.В. 2010. Болотная гаичка *Parus palustris* у озера Силос (восток Ленинградской области) // Рус. орнитол. ж. Т. 19. Экспресс-вып. 597. С. 1663.
- Бардин А.В., Фёдоров В.А. 2013. Птицы окрестностей озёр Силос, Глубокое и Койвуй (восток Ленинградской области) // Рус. орнитол. ж. Т. 22. Экспресс-вып. 865. С. 885–908.
- Головань В.И., Кондратьев А.В. 1999. Гнездование лебедя-кликуна *Cygnus cygnus* в Ленинградской области // Рус. орнитол. ж. Т. 86. С. 11–12.
- Иванов К.Е. 2016. Новая зимняя встреча оляпки *Cinclus cinclus* в Гатчинском парке в 2016 году // Рус. орнитол. ж. Т. 25. Экспресс-вып. 1272. С. 1298–1299.
- Ковалев В.А., Смирнов А.П. 2014. Залёт чёрного аиста *Ciconia nigra* в окрестности Нижне-Свирского заповедника // Рус. орнитол. ж. Т. 24. Экспресс-вып. 1199. С. 3635.
- Ковалев В.А., Смирнов А.П. 2015. Новый залёт чёрного аиста *Ciconia nigra* в окрестности Нижне-Свирского заповедника // Рус. орнитол. ж. Т. 23. Экспресс-вып. 1030. С. 2360–2361.

- Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. 2002. СПб. 480 с.
- Красная книга Новгородской области. 2015. СПб.: Дитон. 480 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л. Т. 1, 480 с., т. 2, 504 с.
- Новиков Г.А. 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Наука, 502 с.
- Пантелеев А.В. 2007. Распространение и численность чёрного аиста *Ciconia nigra* в Новгородской области // Рус. орнитол. ж. Т. 16. Экспресс-вып. 383. С. 1421–1425
- Пчелинцев В.Г. 1992. Первая находка гнезда оляпки *Cinclus cinclus* в Ленинградской области // Рус. орнитол. ж. Т. 1. Вып. 1. С. 114–115.
- Пчелинцев В.Г. 2009. Сведения о некоторых редких гнездящихся видах птиц Европейского центра России в Новгородской области // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. М. С. 276–277.
- Стасюк И.В., Бардин А.А. 2014. О зимних встречах оляпки *Cinclus cinclus* на западе Ленинградской области // Рус. орнитол. ж. Т. 23. Экспресс-вып. 1075. С. 3751–3759.
- Стасюк И.В., 2017. Зимовки белощёкой казарки *Branta leucopsis* в Ленинградской области в 2015/16 и 2016/17 годах // Рус. орнитол. ж. Т. 26. Экспресс-вып. 1402. С. 508–512.
- Толстенков О.О., Очагов Д.М. 2008. Новые данные о редких и малоизученных птицах юго-востока Ленинградской области // Орнитология. Т. 35. С. 97–104.
- Травин Д.Ю., Горелов И.И., Раннопорт А.В., Басс М.Г. 2017. Результаты многолетнего мониторинга орнитофауны в окрестностях памятника природы «Каньон реки Рагуша» (Бокситогорский район Ленинградской области) // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. (Матер. Всеросс. науч. й конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 142–149.
- Храбрый В.М. 2001. Заметки о редких, малочисленных и малоизученных птицах Ленинградской области // Рус. орнитол. ж. Вып. 131. С. 87–93.
- Храбрый В.М. 2011. О встречах редких и малоизученных птиц Ленинградской области и Санкт-Петербурга // Рус. орнитол. ж. Т. 20. Экспресс-вып. 669. С. 1313–1319.
- Храбрый В.М., Байбекова С.А. 2016. Гнездование белощёкой казарки *Branta leucopsis* в Выборгском заливе (Ленинградская область) // Рус. орнитол. ж. Т. 25. Экспресс-вып. 1235. С. 80–81.

ТЕОРИЯ ОПТИМАЛЬНОЙ ВЕЛИЧИНЫ КЛАДКИ Д. ЛЭКА (НА ПРИМЕРЕ ДРОЗДОВ Р. *TURDUS* В КАРЕЛИИ)

Т.Ю. Хохлова¹, М.В. Яковлева²

¹ Петрозаводский государственный университет

² ФГБУ «Государственный природный заповедник «Кивач»

LACK'S THEORY OF OPTIMAL CLUTCH SIZE (THE CASE OF *TURDUS* THRUSHES IN KARELIA)

T.Yu. Khokhlova¹, M.V. Yakovleva²

¹ Petrozavodsk State University;

² Nature State Reserve "Kivach"

E-mail: ¹ t.hokhlova@mail.ru;

² kivach-bird@rambler.ru

Репродукция — важнейшая фаза годового цикла птиц, от которой зависит дальнейшее благополучие как отдельных популяций, так и вида в целом. Для поддержания численности вида необходимо, чтобы продуктивность размножения была достаточной для покрытия ежегодной смертности, а для расширенного воспроизводства — превышало ее. Базовым параметром, с которым так или иначе связаны все демографические показатели птиц, служит величина полной кладки, диапазон которой различен в разных систематических группах.

В середине XX столетия английский ученый Дэвид Лэк (1957) выдвинул гипотезу, что естественный отбор, поддерживая баланс между деторождением и затратами на выращивание потомства, «подгоняет» величину кладки каждого вида так, чтобы довольно ограниченные ресурсы использовались максимально эффективно. Кладки оптимальной величины, становятся и наиболее многочисленными. Закрепляемая отбором величина, которая обычно меньше максимальной, позволяет птицам выкармливать достаточное число крепких птенцов без излишних физиологических и физических затрат.

Обсуждение разных аспектов теории «оптимальной величины кладки» и их проверка продолжается по сей день (Cody, 1965; Andersson, 1978; Godfray et al., 1991; Lerkelund et al., 1993; Mangel et al., 1994; Postma, Noordwijk, 2005; Докинз, 2013; Руденко, 2015; Davis, 2017; и др.). Основная дискуссия касается подходов к определению продуктивности: по числу слетков на 1 яйцо или числу птенцов, доживших до определенного возраста или первого размножения (Klomp, 1970; Паевский, 1985; и др.). Кроме того, анализ сведений, накопленных к настоящему времени, дает

довольно пеструю картину. Отчасти это обусловлено сложностью выявления подобных закономерностей, поскольку требует большого объема системно собранных данных и их анализа с учетом разнородных факторов, влияющих на величину кладки.

Данные, полученные в ходе эколого-популяционные исследований в Карелии в 1989–2007 гг. позволили проверить гипотезу Д. Лэка на трех видах дроздов с полициклическим размножением — белобровике *Turdus iliacus*, певчем *T. philomelos* и черном дрозде *T. merula*. Работы проводили в восточном Приладожье на стационаре КарНЦ РАН «Маячино» и в заповеднике «Кивач» с использованием отловов и индивидуального мечения гнездящихся птиц (Хохлова, 2009).

Величина полной кладки певчего и черного дроздов в Карелии варьирует от 2 до 6 яиц, у белобровика, кроме того, зарегистрировано 2 кладки по 7 яиц (табл. 2). Почти две трети гнезд белобровика и певчего дрозда содержат кладки по 5 яиц, тогда как у черного дрозда число таких кладок лишь немного превосходит количество кладок с 4 яйцами. Половина гнезд погибала из-за разорения хищниками (Яковлева, Хохлова, 2008).

Средняя величина выводка в успешных гнездах меньше средней величины кладки на 0,5–0,6 птенца (табл. 1). У белобровика убыль составила 10,7%; у певчего дрозда — 12,6%; у черного — 14,1% от числа отложенных яиц.

Основной отход в период насиживания связан с наличием неоплодотворенных яиц (до 4 в одном гнезде) или погибших эмбрионов (до 2). Случаи пропажи отдельных яиц (частичный отход) — единичны. В целом число птенцов, вылупившихся в успешных гнездах, меньше числа отложенных яиц соответственно на 4,8, 5,6; 5,5% яиц.

Смертность гнездовых птенцов вдвое выше отхода яиц. Гибель части потомства дроздов при выкармливании — обычное явление из-за значительной разницы в возрасте птенцов одного выводка, которая может достигать 4 дней. Она возникает из-за большой растянутости их вылуп-

Таблица 1.

Величина полной кладки и выводка у трех видов дроздов в Карелии

Вид	Среднее число яиц / птенцов							
	Полная кладка		Вылупилось птенцов			Вылетело птенцов		
			на гнездо		на 1 яйцо	на гнездо		на 1 яйцо
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>M</i>
<i>T. iliacus</i>	1319	5,03±0,02	1020	4,79±0,03	0,95	877	4,49±0,04	0,89
<i>T. philom.</i>	599	4,62±0,02	396	4,36±0,04	0,94	325	4,04±0,06	0,87
<i>T. merula</i>	197	4,40±0,05	171	4,16±0,06	0,95	143	3,78±0,08	0,86

Таблица 2.

Число слетков в гнездах, содержащих полные кладки разной величины, и увеличение выводка (Ув.) при увеличении кладки на 1 яйцо у трех видов дроздов в Карелии

Число яиц	<i>T. iliacus</i>				<i>T. philomelos</i>				<i>T. merula</i>			
	На 1 гнездо			на 1 яйцо	На 1 гнездо			на 1 яйцо	На 1 гнездо			на 1 яйцо
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	Ув.		<i>N</i>	<i>M±m</i>	Ув.		<i>n</i>	<i>M±m</i>	Ув.	
2	1	2,00	—	1	2,00	—	1	2,00	—	1	2,00	—
3	18	2,72±0,14	0,72	8	2,75±0,27	0,75	8	2,75±0,27	0,75	15	2,80±0,11	0,80
4	128	3,58±0,07	0,86	107	3,41±0,08	0,66	107	3,41±0,08	0,66	66	3,55±0,10	0,75
5	512	4,60±0,04	1,02	188	4,49±0,06	1,08	188	4,49±0,06	1,08	53	4,36±0,11	0,81
6	164	5,37±0,08	0,77	6	5,50±0,55	1,01	6	5,50±0,55	1,01	7	4,14±0,55	-0,17

ления, поскольку дрозды начинают насиживание до завершения кладки. Убыль птенцов минимальна у белобровика и наиболее высока у черного дрозда, который обычно начинает насиживание кладки с третьего, а иногда — даже со второго яйца. Как правило, при неблагоприятных условиях наиболее слабые птенцы (обычно — младшие) погибают в первые же дни жизни или при вылете выводка. Это явление рассматривают, как механизм, позволяющий птицам приводить величину выводка в соответствие с возможностями выкармливания при изменениях кормовой базы. В пользу этой гипотезы говорят и случаи скармливания черными дроздами слабых птенцов более жизнеспособным собратьям при резком ухудшении погоды (Ammerbach, 1951).

Результаты анализа продуктивности успешных кладок разной величины дроздов в Карелии не противоречили теории «оптимальной кладки». Эта закономерность особенно четко проявилась у белобровика и певчего дрозда, несмотря на то, что выход птенцов на 1 яйцо в кладках разной величины колебался в очень небольших пределах (табл. 2). У обоих резко преобладали кладки в 5 яиц (более 60%). Именно они дали наибольшее число слетков на 1 яйцо, и, что еще важнее, только

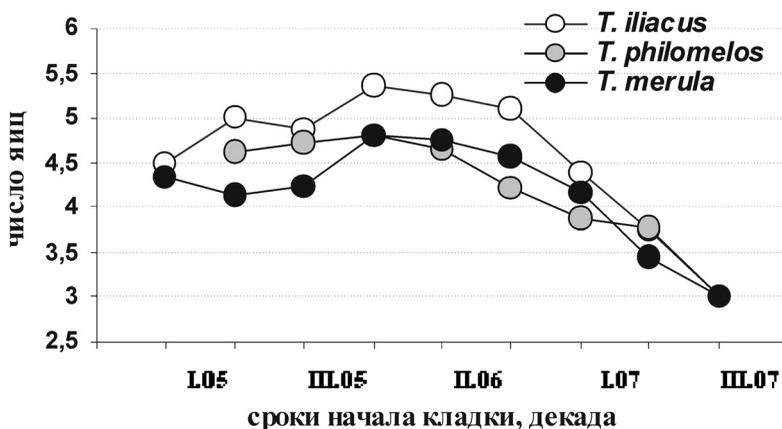


Рис. 1. Изменение средней величины кладки в зависимости от сроков ее начала у трех видов дроздов в Приладожье.

увеличение кладки с 4 до 5 яиц давало наибольшую прибавку, превышающую 1 птенца на гнездо.

Изменения средней величины кладки в течение сезона характерно для многих видов птиц, в том числе для дроздов в Карелии (Хохлова, Захарова, 1986; Зимин, 1988; и др.). Крупные кладки у трех модельных видов чаще встречались в середине сезона, небольшие из 2–3 яиц — в конце. Средние показатели их величины сначала росли, достигая максимума на рубеже мая и июня, затем закономерно убывали (рис. 1).

В Карелии дрозды имеют возможность выкормить 2 выводка за сезон. В 1990 г. с ранней весной одна четырехлетняя самка белобровика успела осуществить даже третий гнездовой цикл. Традиционно считают, что вторые кладки меньше первых (Паевский, 1985; Зимин, 1988; и др.), однако в Карелии у большинства дроздов независимо от номера цикла более крупными были кладки, начатые в конце мая – начале июня. При раннем начале размножения вторые гнезда обычно содержали такое же или большее число яиц, при позднем — меньшее (рис. 2). Это же справедливо в отношении повторных кладок и кладок одной особи при гнездовании в разные годы. Различия наиболее велики (4–2, 6–3, 5–3 яйца) при предельно поздних сроках последнего размножения из-за большого промежутка между известными циклами, включавшего неудачное промежуточное гнездование.

Для некоторых видов установлена связь сезонных изменений средней величины кладки с изменениями частичного отхода в кладках разной величины. Предполагают, что таким путем число яиц приводится в

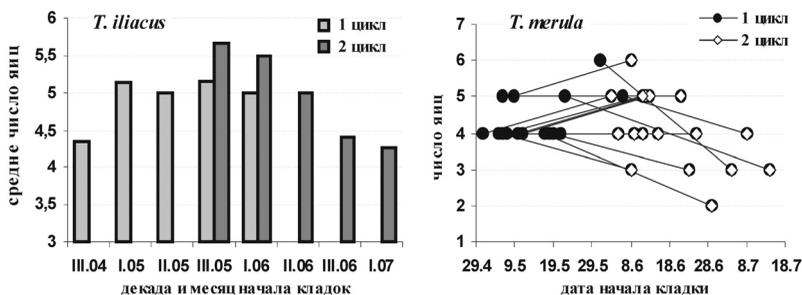


Рис. 2. Величина первых и вторых кладок 58 пар белобровиков *T. iliacus* L. и 16 пар черных дроздов *T. merula* L в Карелии (по данным кольцевания).

соответствие с возможностями выкармливания птенцов в конкретных условиях (Лэк, 1957; Snow, 1969; Arhaimer, 1979; Drent, Daan, 1980; Зимин, 1988; Рудс, Milonoff, 1997; и др.). Данная тенденция выявлена и у дроздов в Карелии. Так, у белобровика около 70% кладок преобладающей величины в 5 яиц начаты в первой половине гнездового сезона — тогда, когда они дают наибольшее число птенцов на яйцо, а увеличение кладки с 4 до 5 яиц — прибавку более 1 слетка (табл. 3). В поздние сроки выход слетков из таких кладок резко падает ($t=3,6$, $p < 0,001$), и преимущество теряется. Ситуация с кладками в 4 яйца была противоположной. Большинство их (56%) появилось в конце сезона размножения, в период, когда они наиболее «выгодны» для самок и дают наибольшее число слетков на 1 яйцо, а откладка еще одного яйца увеличивает выводок всего на 0,7 слетка. Кладки из 6 яиц, максимально продуктивные в середине сезона, уступали по этим показателям кладкам другой величины в ранние и поздние сроки.

Вместе с тем оказалось, что перераспределение в пользу небольших кладок не дает местной популяции даже частичной компенсации потерь, вызванных снижением выхода слетков из крупных кладок. Из 100 поздних не разоренных гнезд вылетело меньше молодых птиц, чем было бы при сохранении майской пропорции. Это подтверждает гипотезу Д. Лэка о том, что для видов с продолжительностью жизни, превышающей один год, важнее выращивать максимальное число птенцов не в данном сезоне, а на протяжении всей жизни и, следовательно, как можно дольше и стабильнее поддерживать высокую жизнеспособность взрослых птиц, не допуская неоправданных энергетических затрат.

Таким образом, результаты сопоставления продуктивности кладок разной величины трех видов дроздов р. *Turdus* и частоты их встречаемости в Карелии не противоречат теории «оптимальной кладки» Д.Лэка.

Таблица 3.

Число слетков и увеличение выводка у белобровика *T. iliacus* при увеличении кладки на 1 яйцо (ув.) при разных сроках начала кладок

Число яиц	Число кладок *	Число слетков в гнездах с кладками, начатыми в данные сроки												
		29.04–20.05				21.05–10.06				11.06–16.07				
		на гнездо	на яйцо	%**	на гнездо	на яйцо	%**	на гнездо	на яйцо	%**				
$M \pm m$ (N)	ув		$M \pm m$ (N)	ув		$M \pm m$ (N)	ув							
2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	11	$3,00 \pm$	–	–	$3,00 \pm$	–	–	–	–	–	$2,57 \pm$	–	–	–
		$0,49$ (2)	–	18,2	$0,49$ (2)	–	–	–	–	–	$0,20$ (7)	–	0,86	63,6
4	91	$3,55 \pm$	–	–	$3,65 \pm$	–	–	–	–	–	$3,65 \pm$	–	–	–
		$0,18$ (20)	0,55	22,0	$0,18$ (20)	0,65	0,91	22,0	0,11 (51)	1,08	0,91	22,0	1,08	56,0
5	365	$4,68 \pm$	–	–	$4,67 \pm$	–	–	–	–	–	$4,35 \pm$	–	–	–
		$0,06$ (149)	1,13	40,8	$0,07$ (108)	1,02	0,93	29,6	0,07 (108)	1,02	0,93	29,6	0,70	29,6
6	118	$5,18 \pm$	–	–	$5,39 \pm$	–	–	–	–	–	$5,21 \pm$	–	–	–
		$0,12$ (50)	0,50	42,4	$0,11$ (54)	0,72	0,90	45,8	0,11 (54)	0,72	0,90	45,8	0,86	11,9

* только кладки, прослеженные от откладки или насиживания до вылета птенцов

** % от общего числа кладок данной величины

Список литературы

- Докинз Р. 2013. Эгоистичный ген. М.: АСТ: CORPUS. 512 с.
- Зимин В.Б. 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Иностранная л.-ра. 404 .
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.
- Руденко. А.Г. 2015. Пространственно-временная динамика величины кладки чайковых птиц (Laridae) на островах Тендровского залива Черного моря // Беркут. Т. 24. № 1. С. 47–57.
- Хохлова Т.Ю. 2009. Результативность применения разных методов отлова для маркирования гнездового населения дендрофильных птиц (на примере дроздов р. *Turdus*) // Зоол. ж. Т. 88. № 8. С. 1001–1009.
- Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С. 1986. Плодовитость дрозда-белобровика *Turdus iliacus* L. в южной Карелии // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 35–48.
- Яковлева М.В., Хохлова Т.Ю. 2008. О влиянии хищников на продуктивность гнездования белобровика (*Turdus iliacus*) и певчего дрозда (*T. philomelos*) в южной Карелии // Тр. Гос. природн. запов. «Кивач». Вып. 4. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 135–144.
- Ammersbach R. 1951. Fröhbrut und Kannibalismus bei der Amsel // Ornith. Mitt. Jg. 3. H. 1/12. S. 67.
- Andersson M. 1978. Natural selection of offspring numbers: some possible intergenerational effects // Amer. Natur. Vol. 112. P. 762–766.
- Arhaimer O. 1979. Erg. Kldckningsresultat och ungarnas viktutveckling samt цverlevnad under boyiden hos rddvingetrast *Turdus iliacus* I subalpin dngsbjurrskog vid Ammannd I sveneka Lappland // Ver Fogelvdrd. Vol. 38. No. 1. P. 23–38.
- Cody M.L. 1966. A general theory of clutch size // Evolution. Vol. 20. P. 174–184.
- Davis J. 2017. Optimal Clutch Size // T. Shackelford, V. Weekes-Shackelford (eds.). Enciclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer, Cham. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_2749-1.
- Drent R.H., Daan S. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding // Ardea. Vol. 68. P. 225–252.
- Godfrey S.S., Laughery K.R., Young S.L., Vaubel K.P., Brelsford J.W., Laughery K.A., Horn E. 1991. The new alcohol warning labels: how noticeable are they? // Proceedings of Human Factors Society 35th Annual Meeting. Santa Monica, CA: Human Factors Society. P. 446–450.
- Klomp H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review // Ardea. Vol. 58. No. 1–2. P. 1–124.
- Lack D. 1966. Population studies of birds. Oxford: Clarendon Press. 341 p.
- Lerkelund H.E., Moksnes A., Røskoft E., Ringsby T.H. 1993. An experimental test of optimal clutch size of the Fieldfare; with a discussion on why brood parasites remove eggs when they parasitize a host species // Ornith. Scandinavica Vol. 24. P. 95–102.
- Mangel M., Rosenheim J.A., Adler F.R. 1994. Clutch size, offspring performance, and intergenerational fitness // Behav. Ecol. Vol. 5. P. 412–417.

- Postma E., van Noordwijk A.J.* 2005. Genetic variation for clutch size in natural populations of birds from a reaction norm perspective // *Ecology*. Vol. 86. No. 9. P. 2344–2357.
- Pöysä H., Milonoff M.* 1997. Optimizing clutch size in birds // *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 12. No. 11. P. 443.
- Snow D.W.* 1969. Some vital statistics of British Mistle Thrushes // *Bird study*. Vol. 16. P. 34–44.

ПОСЛЕДНЯЯ УЧЕНИЦА

М.В. Черкасова

THE LAST PUPIL

M.V. Cherkasova

Это имя — ГЕОРГИЙ ПЕТРОВИЧ ДЕМЕНТЬЕВ — мы узнавали очень рано: пережив детскую болезнь увлечения львами, слонами и человекообразными обезьянами, многие из нас, кубзовцев, становились орнитологами. Случилось так и со мной: годам к пятнадцати я поняла, что ничего прекраснее и интереснее птиц на свете не может быть, а раз так, то ничего важнее Орнитологических суббот в час дня в одиннадцатой аудитории Зоомузея на улице Герцена тоже быть не может. А главным лицом здесь был, конечно же, Георгий Петрович. Со всех концов страны, отринув все дела, в этот заветный день и час стекались сюда орнитологи, чтобы быть в курсе новых находок и открытий, обменяться впечатлениями, себя показать и, конечно же, — побеседовать с признанным главой орнитологического сообщества. Кроме тех случаев, когда Георгий Петрович отлучался, иной раз, отправляясь в недоступную для всех прочих Заграницу, он неизменно и естественно занимал председательское место, иногда присаживаясь за стол, но чаще расхаживая по проходу между стульями, и действие шло как бы само собой без видимого его вмешательства, но при неусыпном внимании. Были тут свои негласные правила, и главное: приезжому всегда представлялась возможность выступить, даже если это нарушало задуманную программу. А когда все доклады бывали заслушаны и на все вопросы отвечено, вокруг Георгия Петровича образовывался тесный кружок орнитологов, каждый со своей проблемой.

Среди коллег Георгий Петрович выделялся с первого взгляда: элегантный подтянутый человек с красивым породистым лицом и доброжелательным вниманием к окружающим. Особенно запомнился он мне после возвращения с какого-то заграничного симпозиума: костюм цвета бордо, розовый платочек в кармашке пиджака и светящееся каким-то нездешним светом лицо. Многие забыли, но Георгий Петрович был не только известнейшим орнитологом, но и специалистом в области охраны природы, в 1955 г. он возглавил Комиссию по охране природы АН СССР, недолго, правда, просуществовавшую. Это был человек блестяще образованный и эрудированный, что позволяло ему смотреть на мир с самых широких позиций и рождать нетривиальные идеи, так интересные для окружающих. Он был одним из немногих уцелевших до той поры пред-

ставителем ушедшей в прошлое русской интеллигенции. Мне и всем нам очень повезло в жизни, что довелось с таким человеком повстречаться.

Закончив Биофак МГУ, кафедру Зоологии позвоночных, я начала работать в Зоомузее экскурсоводом. Мне даже выделили персональную «клетку» на «хорах», где соседями были такие зубры, как Лео Суренович Степанян и Савва Михайлович Успенский. Здесь всегда было оживленно: из клетки Бориса Николаевича Вепринцева слышались птичьи голоса, кого-то нежно распекала Софочка Луцкая, заходили посмотреть птичек и пообщаться два Александра Александровича — Кузнецов и Кищинский, да кто только ни заходил. Частенько появлялся на хорах Евгений Павлович Спангенберг — их с Ангелиной Михайловной Судиловской кабинетки располагались по соседству, кабинет же Георгия Петровича был ниже, на втором этаже. Славное было время...

В перерывах между экскурсиями можно было поднаться на хоры, покопаться в огромных шкафах и достать нужную коробку с птицами. Но однажды я перепутала коробки, сняла крышку и увидела птиц дивной красоты: поверх черного пера на груди и брюшке светился серебряно-малиновый налёт, крылья были светлые, почти белые. Оказалось, *Leucosticte arctoa*, сибирский вьюрок. В соседней коробке обнаружился не менее замечательный *Leucosticte brandti* — жемчужный вьюрок, у него поверх серого пера налёт был перламутрово-розовый, а крылья и хвост черные. С того дня я решила непременно увидеть живыми этих чудесных птиц, водившихся, как оказалось, исключительно в высокогорьях, куда меня давно неудержимо тянуло.

Летом, когда заканчивались экскурсии, была возможность отправиться в экспедицию. Мой путь, так уж сложилось по жизни, лежал на Алтай и повыше в горы, где была надежда встретить горных вьюрков. От Александра Кузнецова, орнитолога и альпиниста в одном лице, я узнала, что вместе с типичными представителями альпийской авифауны сибирские вьюрки обычны у ледников Северо-Чуйского хребта, одного из высочайших на Алтае. Пути туда мне пока не было, путь был на гольцовый Башелакский хребет, где местами уцелели старые ледниковые цирки — небольшие островки альпики среди горных тундр. Там и обнаружился к моему восторгу сибирские вьюрки в обществе гималайских вьюрков и завирушек. Выходило, что связанная в основном с Центральным Алтаем альпийская авифауна заходит по таким циркам и на северные алтайские хребты. При движении на юг в сторону Монголии, как следовало из классического труда Петра Петровича Сушкина «Птицы Алтая», авифауна приобретает центрально-азиатский колорит, там водится уже жемчужный горный вьюрок.

Вернувшись с Алтая, я рассказала о своих наблюдениях Рюрику Львовичу Бёме — признанному специалисту по высокогорной авифауне. Под

руководством Георгия Петровича он готовил свой главный труд, посвященный птицам гор Южной Палеарктики. Представила ему и вымученное наконец название темы своей работы: Эколого-географический анализ авифауны Горного Алтая. «Чуть заумно, но ничего, сойдет, — заключил он. — А вы сходите к Георгию Петровичу».

И вот я впервые сижу рядом с Георгием Петровичем за огромным старинным столом в его кабинете. Он настроен благожелательно и для первого раза даже не интересуется, на каком языке мы с ним сегодня будем разговаривать. Впоследствии он прямо-таки изводил меня этим вопросом: «Может быть, поговорим сегодня по-французски? Не хотите? Ну так по-немецки? И немецкий не нравится? Но уж по-английски-то давайте поговорим!» В первый раз, как впрочем и в последующие встречи, говорили ввиду моей необразованности по-русски, с чем Георгий Петрович никак не хотел смириться. Моему увлечению высокогорьями он несколько удивился, но возражать не стал. Горные вьюрки его, правда, не особенно волновали, зато я выслушала целую лекцию про алтайского кречета, который на самом деле вовсе не кречет, а балобан. Здесь Георгий Петрович принципиально расходился с Петром Петровичем Сушкиным, выделявшим алтайского кречета в отдельный от балобана вид. Крупные сокола были любимыми птицами Георгия Петровича, и в его квартире, где я потом бывала, они в исполнении Ватагина красовались на стене в полный рост. В итоге нашей беседы он согласился стать моим руководителем. Ушла я от него окрылённой с напутствием обратить особое внимание на балобана.

Первый полевой сезон 1965 года уже в качестве аспирантки Георгия Петровича был едва ли не лучшим в моей жизни. При содействии А.А. Кузнецова мы со студенткой Татьяной Пономаревой обосновались в альплагере «Ак-Тру» у верхней границы леса на Северо-Чуйском хребте. Рядом на южном склоне водились большие чечевичцы, краснобрюхие горихвостки, альпийский скалолаз, гималайские вьюрки и завирушки — о таком «букете» можно только мечтать! Но сибирских вьюрков не было. За ними пришлось подняться почти на километр выше и поставить палатку по соседству с ледником Кара-Таша и снежной шапкой вершины Купол. Здесь вьюрки сами являлись к палатке и, что самое замечательное, наряду с черными сибирскими попадались, хоть и в меньшем числе, серые жемчужные, так что мы наблюдали их на кормежке рядом. Птицы ошипывали семена с низкорослых альпийских растений, набивая ими, подобно бурундукам, защитные мешки. Нагрузившись, они взвивались вверх и исчезали за скалами. Гнездо сибирского вьюрка было найдено лишь однажды на Верхоянском хребте в Якутии, и все усилия мы направили на его поиски. Нашлось оно в очень на наш взгляд неприглядном

месте: холодный северный склон крутого скального кулуара, и под плоской каменной плитой на каменной крошке, едва прикрытой сухой травой и шерстью козерога, парочка птенцов. Вскоре птенцы покинули гнездо, и родители увели их на богатые семенами лужайки возле тающих снежников, где семьи черных и серых вьюрков кормились бок о бок.

По поводу систематики горных вьюрков московские и ленинградские орнитологи разошлись во мнениях. Московские считали *Leucosticte arctoa* и *brandti* разными видами, тогда как ленинградцы объединяли и черных, и серых вьюрков в один вид *L. arctoa* с более чем десятком подвидов. Наблюдая их рядом, нельзя было усомниться в правоте москвичей: это были разные птицы, безошибочно различимые по окраске, с разными голосами, даже молодые, выпрашивая корм, орали каждый по-своему. Я очень не любила стрелять птиц, но небольшую партию вьюрков обоих видов, включая молодых, привезла в Москву и разложила перед Георгием Петровичем. Внимательно их рассмотрев и выслушав пояснения, он ещё раз не без удовольствия согласился с московскими орнитологами. А вот насчет соколов порадовать его я не смогла: видела несколько раз крупного сокола, охотившегося за вьюрками, которые, спасаясь, проваливались между камнями, но балобан это был или нет сказать трудно.

Через некоторое время я принесла Георгию Петровичу статью «К экологии сибирского и жемчужного вьюрков на Алтае». «Очень мило и очень по-дамски» — вынес он, обаятельно улыбнувшись, свой вердикт, но после доработки статья была всё-таки опубликована в альманахе «Орнитология» под тогдашней моей фамилией Шипунова. Ещё он посоветовал показать птичек в Ленинграде. Там я была представлена царственной Елизавете Владимировне Козловой, вокруг которой собрался цвет ленинградской орнитологии. Привезенных птиц с пристрастием изучили, меня внимательно выслушали и вроде бы согласились. Впрочем, горные вьюрки молодая, по-видимому, группа, где процесс формообразования ещё продолжается, и чуть ли не каждой горной системе свойствен свой особый подвид или вид — как посмотреть. Замечательные птицы, заслуживающие самого пристального изучения, но продолжить эту работу мне, к сожалению, не довелось.

После того удачного сезона 1965 года всё пошло наперекосяк. Воплотить задуманное не получалось. Главное, не удавалось как следует поработать в высокогорьях Юго-Восточного Алтая, а без этого цельная картина не складывалась. Много лет спустя, уже сотрудником отдела Красной книги Института охраны природы, я побывала там не раз и убедилась, что это совсем другая горная страна — не Сибирь, а Центральная Азия, нашла там горных гусей, балобанов, во множестве жемчужных вьюрков и даже гнездо большого чекана. Но всё это было потом. А тогда

мой аспирантский срок подходил к концу, о защите не могло быть и речи, и Георгия Петровича это совсем не радовало. Он привык к успешным ученикам. В довершение всего я попала в аварию и на несколько лет лишилась возможности ездить в горы. А весной 1969 года не стало Георгия Петровича. Умер он, можно сказать, под знаком его любимой птицы: окна больницы выходили на храм Мученика Трифона в Напрудном. Согласно легенде, церковь была построена сокольничьим Ивана Грозного Трифоном, который упустил на охоте любимого царского сокола. Опасаясь кары, он усердно молился своему святому, и тот указал ему место, где скрывалась птица. В благодарность сокольничий Трифон и возвёл этот храм.

Диссертацию я защитила много лет спустя под руководством Владимира Евгеньевича Флинта, и посвящена она была редким и исчезающим видам птиц Алтая. Недаром Юго-Восточный Алтай так меня манил: самое большое число таких видов оказалось именно там. Выступая на моей защите, Савва Михайлович Успенский сказал: «Черкасовой посчастливилось быть последней ученицей нашего крупнейшего зоолога и орнитолога Георгия Петровича Дементьева. Думаю, что некоторые идеи и мысли, заложенные ещё Георгием Петровичем, были развиты в этой работе.»

Да, мне очень посчастливилось.

ИЗУЧЕНИЕ МИГРАЦИЙ ПТИЦ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ: ДОСТИЖЕНИЯ И СЛОЖНОСТИ

Н.С. Чернецов^{1,2,3}

¹ Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН;

² Санкт-Петербургский государственный университет;

³ ИЭФБ им. И.М. Сеченова РАН

CURRENT BIRD MIGRATION RESEARCH: ADVANCES AND CHALLENGES

N.S. Chernetsov^{1,2,3}

¹ Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS;

² St. Petersburg State University;

³ Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS

E-mail: nikita.chernetsov@gmail.com

Изо всех миграционных перемещений животных миграции птиц изучены, возможно, лучше всего. Это касается как внешней стороны миграций (дальность, направление и скорость перемещений, суточный ритм, продолжительность миграционных бросков), так и их регуляции эндогенными и внешними факторами. В последние 15–20 лет в изучении миграций птиц достигнут впечатляющий прогресс, благодаря которому возможна постановка новых вопросов.

Два направления, в которых за последние годы получены новые результаты, сильно изменившие наше понимание миграционных перемещений птиц — это пространственно-временной ход миграции и ориентация и навигация птиц. Появление новых технологий прослеживания путей и сроков миграции, в первую очередь спутниковой телеметрии (Соколов, 2011) и логгеров уровня освещённости (т.н. геолокаторов, Bridge et al., 2013), привело к резкому изменению представлений о том, как проходят миграционные перемещения многих птиц и других животных (Kaas et al., 2015). Некоторые кулики совершают беспосадочные перелёты на тысячи километров как над Тихим океаном, пересекая его от Аляски до Новой Зеландии, как малые веретенники *Limosa lapponica* (Gill et al., 2009), так и над сушей Европы и Африки, как дупели *Gallinago media* (Lindström et al., 2016), когда, казалось бы, существует возможность посадки. Рутинное совершение таких беспосадочных бросков ставит множество вопросов о физиологии миграционного полёта птиц и, в частности, об его энергетической цене.

Стало ясно, что распространённые ещё недавно представления об относительно медленном и равномерном движении воробьиных птиц по

трассе миграции (за исключением пересечения экологических барьеров) и равномерно распределённых миграционных остановках продолжительностью несколько дней (Чернецов, 2010), для многих видов и популяций не соответствуют действительности. Интенсивная полётная активность на протяжении нескольких ночей подряд, в результате которой птицы перемещаются на многие сотни километров, сменяется продолжительными стационарными периодами, после которых снова происходит дальний бросок (Vedskman et al., 2017a, b). Возникает вопрос — как подобный ритм ночной локомоторной активности в природе соотносится с *Zugunruhe* содержащихся в неволе птиц, у которых ночная миграционная активность проявляется (почти) каждую ночь, без существенных перерывов.

В области изучения навигации птиц существенный прогресс достигнут в понимании механизмов позиционирования птиц на местности, т.е. того, как устроена навигационная карта. Есть веские основания полагать, что мигрирующие птицы могут использовать магнитную и/или ольфакторную (запаховую) карту (Чернецов, 2016). Использование магнитной карты для навигации по крайней мере некоторыми воробьиными птицами показано достаточно убедительно (Kishkinev et al., 2015; Cheretsov et al., 2017). С другой стороны, моделирование магнитной карты показано, что одна лишь геомагнитная информация не может обеспечить точность навигации, которая известна для мигрирующих птиц (Komolkin et al., 2017).

Делаются попытки изучать генетические основы миграции птиц на основе методов «-омики» (геномики, транскриптомики, протеомики). Пока такие попытки трудно назвать успешными (Ramos et al., 2017; Franchini et al., 2017; Toews et al., 2017). Поиски различий в экспрессии генов имеют шансы на успех в тех случаях, когда есть информация о молекулярных механизмах тех или иных процессов. Например, можно ожидать, что гены, работа которых обеспечивает повышенный энергетический обмен в мышечных клетках, будут преимущественно экспрессироваться в популяциях, члены которых совершают дальние миграции, т.е. выполняют повышенный объём мышечной работы. Если же неизвестно, каков молекулярный механизм кодирования направления миграции, определение сотен (или тысяч) генов-кандидатов, дифференциально экспрессированных в популяциях, мигрирующих на юго-запад или юго-восток, вряд ли приведёт к выделению «гена направления миграции».

В 1970-е – 1980-е гг. основное внимание уделяли изучению эндогенной основы явлений годового цикла птиц, что привело к созданию представлений о миграционном состоянии и его достаточно жёстко зафиксированном месте в годовом цикле (Дольник, 1975; Gwinner, 1996; Berthold, 1996). В дальнейшем на фоне данных о глобальном изменении климата и

его влиянии на сроки сезонных явлений годовой цикла стали обращать больше внимания на роль внешних факторов в регуляции миграции (Соколов, 2006). В настоящее время следует ожидать диалектического синтеза представлений о соотношении роли эндогенных миграционных программ и внешней среды в контроле миграционного поведения птиц. Важную роль в этом синтезе должно сыграть изучение механизмов гормонального контроля миграционного поведения.

Список литературы

- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 399 с.
- Соколов Л.В. 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграций и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. ж. Т. 86. № 3. С. 313–341.
- Соколов Л.В. 2011. Современная телеметрия: новые возможности в орнитологии // Зоол. ж. Т. 90. № 7. С. 861–882.
- Чернецов Н.С. 2010. Миграция воробьиных птиц: остановки и полёт. М.: Т-во науч. изданий КМК. 173 с.
- Чернецов Н.С. 2016. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоол. ж. Т. 95. № 2. С. 128–146.
- Bäckman J., Andersson A., Alerstam T., Pedersen L., Sjöberg S., Thorup K., Tottrup A. 2017a. Activity and migratory flights of individual free-flying songbirds throughout the annual cycle: method and first case study // *J. Avian Biol.* Vol. 48. No. 2. P. 309–319.
- Bäckman J., Andersson A., Pedersen L., Sjöberg S., Tottrup A., Alerstam T. 2017b. Actogram analysis of free-flying migratory birds: new perspectives based on acceleration logging // *J. Comp. Physiol. A.* Vol. 203. No. 6–7. P. 543–564.
- Berthold P. 1996. Control of bird migration. L.: Chapman and Hall. 355 p.
- Bridge E.S., Kelly J.F., Contina A., Gabrielson R.M., MacCurdy R.B., Winkler D.W. 2013. Advances in tracking small migratory birds: a technical review on light-level geolocation // *J. Field Ornithol.* Vol. 83. No. 2. P. 121–137.
- Chernetsov N., Pakhomov A., Kobylkov D., Kishkinev D., Holland R.A., Mouritsen H. 2017. Migratory Eurasian reed warblers can use magnetic declination to solve the longitude problem // *Curr. Biol.* Vol. 27. No. 17. P. 2647–2651.
- Franchini P., Irisarri I., Fudickar A., Schmidt A., Meyer A., Wikelski M., Partecke J. 2017. Animal tracking meets migration genomics: transcriptomic analysis of a partially migratory bird species // *Mol. Ecol.* Vol. 26. No. 12. P. 3204–3216.
- Gill R.E., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F., Piersma T. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? // *Proc. R. Soc. B.* Vol. 276. No. 1656. P. 447–457.
- Gwinner E. 1996. Circadian and circannual programmes in bird migration // *J. Exp. Biol.* Vol. 99. No. 1. P. 39–48.
- Kays R., Crofoot M.C., Jetz W., Wikelski M. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet // *Science.* Vol. 348. No. 6240. P. 2478.

- Kishkinev D., Chernetsov N., Pakhomov A., Heyers D., Mouritsen H.* 2015. Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement // *Curr. Biol.* Vol. 25. No. 19. P. R822–R824.
- Komolkin A.V., Kupriyanov P., Chudin A., Bojarinova J., Kavokin K., Chernetsov N.*, 2017. Theoretically possible spatial accuracy of geomagnetic maps used by migrating animals // *J. R. Soc. Interface.* Vol. 14. No. 128. P. 20161002.
- Lindström Å., Alerstam T., Bahlenberg P., Ekblom R., Fox J.W., Råghall J., Klaassen R.H.G.* 2016. The migration of the great snipe *Gallinago media*: intriguing variations on a grand theme // *J. Avian Biol.* Vol. 47. No. 3. P. 321–334.
- Ramos J.S.L., Delmore K.E., Liedvogel M.* 2017. Candidate genes for migration do not distinguish migratory and non-migratory birds // *J. Comp. Physiol. A.* Vol. 203. No. 6–7. P. 383–397.
- Toews D.P.L., Delmore K.E., Osmond M.M., Taylor P.D., Irwin D.E.* 2017. Migratory orientation in a narrow avian hybrid zone // *PeerJ.* Vol. 5. P. e3201.

**ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ НА ЗАБРОШЕННЫХ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ СЕВЕРА
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

**Д.А. Шитиков, Т.М. Вайтина, С.Е. Федотова,
Т.В. Макарова, С.В. Самсонов, В.А. Грудинская**

*Московский педагогический государственный университет, кафедра
зоологии и экологии*

**LIFE HISTORY TRAITS OF PASSERINES IN
ABANDONED FIELDS OF EUROPEAN NORTH OF
RUSSIA**

**D.A. Shitikov, T.M. Vaytina, S.E. Fedotova, T.V. Makarova,
S.V. Samsonov, V.A. Grudinskaya**

*Moscow Pedagogical State University, Zoology and Ecology Department
E-mail: dash.mpgu@gmail.com*

Стратегии жизненного цикла птиц определяются компромиссом (trade-off) между основными демографическими параметрами популяций — выживаемостью и продуктивностью размножения (Stearns, 1989). Эти параметры подвержены значительной внутри- и межвидовой изменчивости, связанной, прежде всего, с влиянием условий среды (Ricklefs, 2000; Martin, 2004). Имеющиеся эмпирические данные позволяют построить континуальный ряд («slow-fast continuum»), на одном конце которого будут виды с высокой продуктивностью размножения и высокой ролью иммиграции в поддержании численности локальных популяций (recruitment-driven demography), а на другом — долгоживущие виды с низкой плодовитостью и плотность-зависимым характером регуляции численности (Sjthner et al., 2002). Способность приспосабливаться к быстрой трансформации местообитаний во многом определяется положением вида в этом ряду (Reif et al., 2010).

Одним из примеров широкомасштабной трансформации местообитаний в лесной зоне Европейской России служит появление больших площадей заброшенных сельскохозяйственных земель в конце XX – начале XXI вв. Сукцессионные процессы, начавшиеся вслед за остановкой сельскохозяйственной деятельности, привели к резкому росту численности целого ряда видов луговых воробьиных птиц, среди которых серая славка *Sylvia communis*, болотная камышевка *Acrocephalus palustris*, серая бормотушка *Iduna caligata*, луговой чекан *Saxicola rubetra*, камы-

шковая овсянка *Emberiza schoeniclus*. У многих из них амплитуда изменения численности в первые годы зарастания полей может достигать порядковых величин (Мищенко, Суханова, 2006; Свиридова и др., 2006, 2016; Мельников, Хрулева, 2011), а у северной бормотушки рост численности был сопряжен с очередной волной расширения ареала в северо-западном направлении (Иовченко, 2010; Шитиков и др., 2014). Мы полагаем, что возможность резкого увеличения численности и расширения ареалов этих видов должна находить свое отражение в особенностях их жизненных циклов.

В настоящем сообщении представлены результаты исследования жизненных циклов двух видов луговых воробьинообразных (северная бормотушка и луговой чекан), проведенного на заброшенных сельскохозяйственных землях в национальном парке «Русский Север» (Вологодская область) в 2005–2017 гг. Работа выполнена на обширном (более 5 км²) массиве сельскохозяйственных земель, большей частью заброшенных к середине первого десятилетия текущего века. На участке залежей площадью 240 га проводили поиск и контроль судьбы гнезд, а также индивидуальное цветное мечение модельных видов. Взрослых птиц отлавливали на гнездах и метили индивидуальными сочетаниями цветных колец, птенцов кольцевали в гнездах в возрасте 6–8 дней. Контроль вернувшихся окольцованных птиц осуществляли на площади 450 га. Всего проследили судьбу более 1000 гнезд двух видов, индивидуально пометили 1135 взрослых птиц и более 3000 гнездовых птенцов. Для вычисления основных демографических параметров жизненного цикла использовали стохастическое моделирование в программе MARK (White, Burnham, 1999). Успешность размножения определяли через суточную сохраняемость гнезд (Dinsmore et al., 2002; Shitikov et al., 2012, 2015), влияние индивидуального успеха размножения на видимую выживаемость (сохраняемость) взрослых птиц оценивали с помощью мультистатусной модели повторных регистраций (Шитиков и др., 2017). Для оценки сохраняемости птиц, окольцованных гнездовыми птенцами, использовали стандартную модель Кормака-Джоли-Себера (Lebreton et al., 1992).

Величина полной кладки у обоих видов статистически значимо изменялась в течение 13 лет наблюдений, при этом межгодовые изменения величины кладки не были синхронными. И у северной бормотушки, и у лугового чекана средний за все годы размер кладки превышал показатели, известные из других частей ареала (Шитиков и др., 2014; Shitikov et al., 2015). У обоих видов в норме была лишь одна кладка в сезоне, для северной бормотушки известны единичные случаи второго цикла размножения (Федотова, Шитиков, 2007). Наибольшей вариабельностью отличалась успешность размножения модельных видов. Средняя за 13

лет успешность размножения северной бормотушки и лугового чекана практически не различалась и составляла около 40%, а ее межгодовые колебания были весьма значительными и во многом синхронными. В отдельные годы успешность размножения была катастрофически низкой и не превышала нескольких процентов. В такие годы продуктивность популяций обоих видов стремилась к нулевым значениям, то есть заброшенные поля были для них экологической ловушкой. В то же время, в оптимальные годы успешность размножения достигала 80% у северной бормотушки и 65% у лугового чекана, что определяло достаточно высокую продуктивность размножения.

Главной причиной гибели гнезд было хищничество. В разорении гнезд северной бормотушки и лугового чекана принимали участие не менее 15 видов наземных позвоночных, но наибольший ущерб наносили врановые (серая ворона *Corvus cornix* и обыкновенная сорока *Pica pica*) и обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Samsonov et al., 2018). После разорения гнезд оба вида делали компенсаторные кладки, но их доля оказалась сравнительно низкой: у северной бормотушки — 16%, у лугового чекана — 14%. Успешность размножения каждого из двух видов не зависела от видовой плотности населения, но была негативно связана с общей плотностью населения воробьинообразных (Shitikov et al., 2018). Такая зависимость может быть проявлением функционального ответа со стороны некоторых разорителей на локальное увеличение плотности гнезд жертв. Хищник, обнаруживший одно или несколько гнезд, начинает целенаправленно искать все сходным образом расположенные гнезда. Так как число возможных способов расположения гнезд на залежах невелико, от пресса таких хищников страдают все гнездящиеся на залежах виды воробьинообразных. Вероятно, это одна из причин, объясняющих высокий пресс хищничества на залежах.

Кроме прямого влияния на продуктивность, успешность размножения косвенно оказывала значимое влияние на видимую выживаемость взрослых птиц обоих видов (Шитиков и др., 2017). Доля вернувшихся в район размножения успешно гнездившихся северных бормотушек составила $0,33 \pm 0,17$, луговых чеканов — $0,32 \pm 0,05$, в то время как для неудачно гнездившихся птиц эти показатели составили $0,16 \pm 0,13$ и $0,10 \pm 0,05$ соответственно. Таким образом, подавляющее большинство неудачно гнездившихся луговых чеканов и северных бормотушек не возвращалось в район гнездования на следующий год. Считается, что у большинства воробьиобразных птиц все или почти все выжившие успешно гнездившиеся птицы на следующий год возвращаются к местам предыдущего размножения (Schaub, von Hirschheydt, 2009; Schaub et al., 2011). Однако видимая выживаемость успешно гнездившихся луговых чеканов на на-

шем стационаре оказалась существенно ниже, чем в Западной Европе (Miller et al., 2005; Border et al, 2017) и даже на местах зимовок в Нигерии (Blackburn, Cresswell, 2016). Низкие показатели верности месту гнездования позволяют предполагать наличие эмиграции не только для неудачно размножившихся, но и для части успешно размножившихся птиц обоих видов. Наконец, видимая выживаемость молодых птиц составила $0,13 \pm 0,04$ для северной бормотушки и $0,04 \pm 0,01$ для лугового чекана. Мы полагаем, что эти показатели определяются прежде всего низкой филопатрией: большинство выживших молодых птиц обоих видов не возвращалось в район рождения. Несмотря на выявленную существенную эмиграцию в обеих возрастных группах, численность локальных популяций была относительно стабильной и у северной бормотушки, и у лугового чекана. Следовательно, значительную долю в локальных популяциях обоих видов составляли иммигранты неизвестного происхождения.

Мы предполагаем, что ежегодное перераспределение особей между локальными популяциями компенсирует колебания продуктивности и позволяет северной бормотушке и луговому чекану поддерживать относительно стабильную численность на залежах. Высокая доля эмигрантов, безвозвратно покидающих район рождения или предыдущего гнездования, позволяет этим видам быстро осваивать новые территории, появляющиеся после забрасывания сельскохозяйственных земель. Исследования выполнены при поддержке РФФИ, гранты 13-04-00745 и 16-04-01383.

Список литературы

- Иовченко Н.П. 2010. Гнездование северной бормотушки *Hippolais caligata* в Ярославской области и некоторые проблемы изучения изменений ареалов // Рус. орнитол. ж. Т. 19. Экспресс-вып. 610. С. 1999–2009.
- Мельников В.Н., Хрулева О.Б. 2011. Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. II. Динамика населения птиц в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий // Поволж. экол. ж. Т. 4. С. 361–369.
- Мищенко А.Л., Суханова О.В. 2006. Современные тренды в населении птиц сельхозугодий лесной зоны Европейской России // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: изд-во СГУ. С. 365–366.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторщиков В.В., Коновалова Т.В., Кольцов Д.Б. 2006. Влияние интенсивности сельскохозяйственной деятельности на птиц в агроландшафтах северного Подмосковья // Развитие современной орнитологии в северной Евразии. Тр. XII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь: изд-во СГУ. С. 371–399.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Кольцов Д.Б. 2016. Мониторинг птиц и их местообитаний в сельскохозяйственных ландшафтах северного Подмосковья: итоги 20-летних наблюдений // Птицы и сельское хозяйство. Ма-

- тер. 1 межд. орнитол. конф. “Птицы и сельское хозяйство: современное состояние, проблемы и перспективы изучения”. Москва, 16–18 нояб. 2016 г. М.: Знак. С. 268–277.
- Федотова С.Е., Шитиков Д.А. 2007. О втором цикле размножения у северной бормотушки *Hippolais caligata* в Вологодской области. // Рус. орнитол. ж. Т. 16. Экспресс-вып. 356. С. 575–576.
- Шитиков Д.А., Вайтина Т.М., Макарова Т.В., Федотова С.Е., Красных Н.А., Юрченко Ю.А. 2017. Влияние успешности размножения на видимую выживаемость луговых воробьиных птиц // Зоол. ж. Т. 96. Вып. 7. С. 827–837.
- Шитиков Д.А., Федотова С.Е., Редькин Я.А., Бутьев В.Т. 2014. Птицы России и сопредельных стран: северная бормотушка *Iduna caligata* // Рус. орнитол. ж. Т. 23. Экспресс-вып. 1070. С. 3593–3623.
- Blackburn E., Cresswell W. 2016. High winter site fidelity in a long-distance migrant: implications for wintering ecology and survival estimates // J. Ornithol. Vol. 157. P. 93–108.
- Border J.A., Henderson I.G., Hartley I.R. 2017. Characterising demographic contributions to observed population change in a declining migrant bird // J. Avian Biol. Vol. 48. P. 1139–1149.
- Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival // Ecology. Vol. 83. P. 3476–3488.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies // Ecological Monograph. Vol. 62. P. 67–118.
- Martin T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? // Auk. Vol. 121. P. 289–301.
- Müller M., Spaar R., Schifferli L., Jenni L. 2005. Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the Whinchat (*Saxicola rubetra*) // J. Ornithol. Vol. 146. P. 14–23.
- Reif J., Vermouzek Z., Voříšek P., Štátný K., Bejček V., Floušek J. 2010. Population changes in Czech passerines are predicted by their life-history and ecological traits // Ibis. Vol. 152. P. 610–621.
- Ricklefs R.E. 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories // Condor. Vol. 102. P. 9–22.
- Saether B.-E., Engen S., Matthysen E. 2002. Demographic characteristics and population dynamical patterns of solitary birds // Science. Vol. 295. P. 2070–2073.
- Samsonov S.V., Makarova T.V., Shitikov D.A. 2018. Nest predator species of open nesting songbirds of abandoned fields in “Russky Sever” National Park (Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Vol. 3. No. 2. DOI: 10.24189/ncr.2018.025
- Schaub M., Jakober H., Stauber W. 2011. Demographic response to environmental variation in breeding, stopover and non-breeding areas in a migratory passerine // Oecologia. Vol. 167. P. 445–459.
- Schaub M., von Hirschheydt J. 2009. Effect of current reproduction on apparent survival, breeding dispersal, and future reproduction in barn swallows assessed by multistate capture-recapture models // J. Anim. Ecol. Vol. 78. P. 625–635.

- Shitikov D.A., Fedotova S.E., Gagieva V.A.*, 2012. Nest survival, predators and breeding performance of Booted Warblers *Iduna caligata* in the abandoned fields of the North of European Russia // *Acta Ornithol.* Vol. 47. P. 137–146.
- Shitikov D., Vaytina T., Gagieva V., Fedchuk D.* 2015. Breeding success affects site fidelity in a Whinchat *Saxicola rubetra* population in abandoned fields // *Bird Study.* Vol. 62. P. 96–105.
- Shitikov D., Vaytina T., Makarova T., Fedotova S., Volkova V., Samsonov S.* 2018. Species-specific nest predation depends on the total passerine nest density in open-nesting passerines // *J. Ornithol.* Vol. 159. P. 483–491.
- Stearns S.C.* 1989. Trade-offs in life-history evolution // *Functional Ecology.* Vol. 3. P. 259–268.
- White G.C., Burnham K.P.* 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study* Vol. 46. P. 120–139.

РАЗНООБРАЗИЕ ПИТАНИЯ УШАСТОЙ СОВЫ (*ASIO OTUS L.*) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕЁ ОХОТНИЧЬИХ УЧАСТКОВ

Е.М. Шишкина, А.В. Шариков

Московский педагогический государственный университет

DIVERSITY OF PREY IN THE DIET COMPOSITION OF LONG-EARED OWL (*ASIO OTUS L.*) DEPENDING ON THE PECULIARITIES OF HUNTING TERRITORIES

E.M. Shishkina, A.V. Sharikov

Moscow State Pedagogical University

E-mail: e.m.shishkina@yandex.ru

В европейской части России ушастая сова (*Asio otus L.*) — обычный, широко распространенный вид с ярко выраженной миофагией в питании. В ее рационе в роли доминантов выступают мелкие мышевидные грызуны, преимущественно — серые полевки рода *Microtus* (Mikkola, 1983; Cramp, 1985). Существует большое количество исследований по этой теме (Korpinmäki, 1992; Birrer, 2009; Демянчик и др., 2009; Шариков и др., 2009), однако практически нет работ, где были бы рассмотрены биотопические различия в питании в рамках локальной популяции этого вида (Екимов, 2010). В нашей работе мы установили различия в разнообразии питания сов в зависимости от особенностей охотничьих территорий разных пар и сравнили их с обилием основных жертв в этих местообитаниях.

Материалом для исследования послужили погадки ушастой совы, собранные на территории сети заказников «Журавлиная родина» (Московская область, 56,75732° с.ш., 37,79202° в.д.) с 1999 по 2017 г. Погадки собирали рядом с найденными гнездами ушастых сов в период с марта по июль (в пределах периода гнездования). Всего проанализировано 225 сборов, из которых было определено 3059 особей жертв.

Мы выделили 4 типа охотничьих участков, наиболее характерных для ушастых сов на нашей модельной площадке: значительно облесенная территория, внутренняя часть деревень и дачных участков, окраина деревни с примыкающими открытыми пространствами (лугами) и закустаренный луг, которые отражают постепенный переход от лесных местообитаний к открытым. Затем проанализировали состав питания сов в соответствии с типом участка, где были собраны погадки.

Также в ходе исследования мы использовали данные отловов грызунов с 2003 по 2017 г., которые проводились 2 раза в год — в начале весны и в начале лета. Мелких млекопитающих отлавливали в различных местообитаниях при помощи ловушек Геро по стандартной методике (Наумов, 1963). Всего отработано 31093 ловушко/суток.

Статистически достоверных различий в представленности жертв каждого вида в 4 выбранных местообитаниях выявлено не было. В то же время, в ходе анализа показателей биологического разнообразия питания сов на разных охотничьих участках, такие различия были обнаружены ($p < 0,05$). Разнообразие жертв (выраженное через индекс Шеннона) статистически достоверно отличалось в зависимости от характера биотопа, в котором были собраны погадки ушастой совы. Имел место достоверный отрицательный тренд: на облесенных участках разнообразие питания было максимальным, а на луговых — минимальным.

Кроме того, были выявлены статистически достоверные различия по показателям доминирования (индекс Симпсона), по видовому обилию (индекс Маргалефа) и по выравненности (индекс Пиелу). Несмотря на отличия последних трех показателей, достоверных трендов их изменений при уменьшении облесенности выявлено не было. Следует отметить, что подобная взаимосвязь наблюдается как при рассмотрении питания сов за весь период исследований, так и при рассмотрении каждого года в отдельности.

В целом (без разделения сборов по различным биотопам) показатели разнообразия питания сов отрицательно коррелировали с ежегодной численностью обыкновенной полевки (*M. arvalis*) на модельной территории и положительно — с общей численностью грызунов, а также мелких млекопитающих. Однако, при рассмотрении корреляции разнообразия питания и численности жертв в природе отдельно по 4 выбранным местообитаниям, характер этих взаимосвязей может несколько отличаться.

Список литературы

- Демяничик В.Т., Демяничик М.Г., Рабчук В.П. 2009. Численность и питание ушастой совы в западной Белоруссии // Совы Северной Евразии. С. 50–54.
- Екимов Е.В. 2010. Разнообразие трофических связей ушастой совы в зонально-экологическом градиенте среды обитания // Вестн. ИрГСХА. Вып. 41. С. 21–27.
- Наумов Р.Л. 1963. Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. 137 с.
- Шарииков А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В. 2009. Обзор питания сов в Москве и Подмосковье // Совы Северной Евразии. С. 188–204.
- Birrer S. 2009. Synthesis of 312 studies on the diet of the Long-eared Owl *Asio otus* // Ardea. Vol. 97. P. 615–624.

- Cramp S.* 1985. The Birds of the Western Palearctic. Oxford. Oxford University Press.
Vol. 4. 960 p.
- Korpimäki E.* 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of Long-eared Owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance // *Can. J. Zool.*
Vol. 70. P. 2373–2381.
- Mikkola H.* 1983. Owls of Europe. London. T & A D Poyster. 320 p.

Для заметок

Для заметок

Научное издание

Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева.

Москва: Т-во научных изданий КМК, 2018. 421 с., ил.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Главный редактор издательства К.Г. Михайлов
Верстка: К.Г. Михайлов

Для заявок:

123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
эл. почта: mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт» Москва, 5-я Кабельная ул., 2б.
Подписано в печать 12.09.2018. Формат 60х90/16. Объем 26,5 печ. л.
Бум. офсетная. Тираж 250 экз.