

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2005 № 297

СОДЕРЖАНИЕ

- 759-764 Постювенальная линька синехвостки
Tarsiger cyanurus. В.Н.РЫЖАНОВСКИЙ
- 764-766 Гнездование белокрылой крачки *Chlidonias leucoptera* в Полистовском заповеднике (Псковская область). М.С.ЯБЛОКОВ
- 766-768 О массовых скоплениях сороки *Pica pica* на зимних ночёвках в Восточном Казахстане. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, Ф.Ф.КАРПОВ
- 769-791 К вопросу об элементарных популяциях у птиц. Ю.А.ИСАКОВ
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Volume XIV

Express-issue

2005 № 297

CONTENTS

- 759-764 The moult of juvenile red-flanked bluetails
Tarsiger cyanurus. V.N.RYZHANOVSKY
- 764-766 Breeding of the white-winged tern *Chlidonias*
leucopterus in the Polisto Reserve,
Pskov Province. M.S.YABLOKOV
- 766-768 Mass winter roostings of magpies *Pica pica* in
Eastern Kazakhstan. N.N.BEREZOVIKOV
- 769-791 The problem of elementary populations.
Yu.A.ISAKOV
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Постювенальная линька синехвостки *Tarsiger cyanurus* в Нижнем Приобье

В. Н. Рыжановский

Институт экологии растений и животных, Уральское отделение Российской Академии наук, ул. 8 марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия.
E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 5 сентября 2005

Синехвостка *Tarsiger cyanurus* редка в европейской, но достаточно обычна в сибирской тайге. Однако везде её биология изучена плохо. Гнёзд найдено совсем немного, сведения об экологии и поведении отрывочны, а о сезонных явлениях практически отсутствуют.

Как известно, синехвостки зимуют в Юго-Восточной Азии. При этом в период миграций их не встречали за пределами тайги. Вероятно, миграционный путь наиболее западных популяций идёт в меридиональном направлении до восточносибирской тайги, где эти птицы поворачивают на юг.

Среди воробьиных птиц Восточной Европы и Западной Сибири на зимовку в Юго-Восточную Азию улетают также таловка *Phylloscopus borealis*, дубровник *Emberiza aureola*, полярная овсянка *E. pallasi*, овсянка-ремез *E. rustica*, овсянка-крошка *E. pusilla*. При сходных протяжённости и направлении миграционного пути перечисленные виды отличаются сроками и полнотой линьки. У дубровника в Приладожье отсутствуют постювенальная и послебрачная линьки в гнездовой области (Рымкевич 1983). У таловки в Нижнем Приобье не проходит постювенальная линька, а послебрачная линька частичная (Рыжановский, Шутов 1980). У полярной овсянки на Ямале нет постювенальной линьки, но есть послебрачная линька, вероятно, полная. У овсянки-ремеза в Приладожье проходят полная послебрачная и частичная, значительной полноты, постювенальная линьки (Рымкевич 1976). То же самое характерно для овсянки-крошки в Нижнем Приобье (Рыжановский 1986). В то же время в восточной части своих ареалов дубровник и таловка осуществляют постювенальную линьку в гнездовой области, что можно рассматривать как доказательство связи характера линьки с длиной миграционного пути (Stresemann, Stresemann 1966; Дольник 1967; Блюменталь 1971; Рымкевич 1983).

Имеющиеся в моём распоряжении материалы о линьке синехвостки, несмотря на свою фрагментарность, позволяют обсудить особенности процесса смены оперения у нижеобских птиц и положения линьки в годовом цикле.

Материал и методика

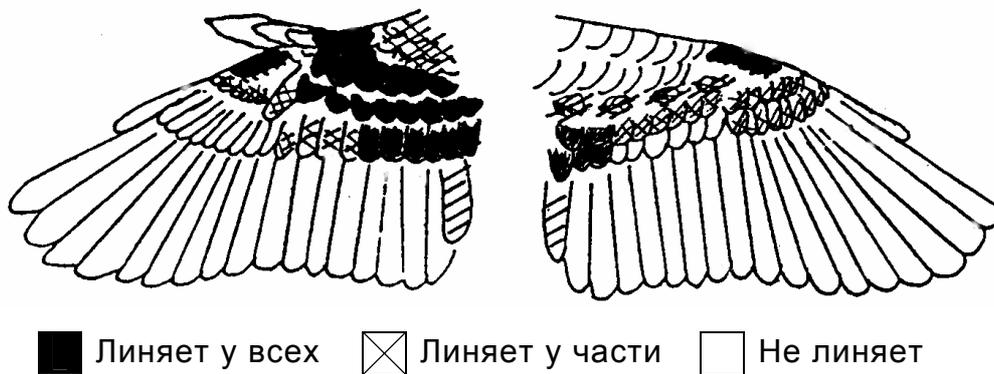
В 1976 и 1977 гг. 7 молодых синехвосток отловлены на Полярном Урале, в среднем течении р. Сось (66°50' с.ш., 66°30' в.д.) в разные дни июля и августа. В 1992 г. в прибрежной полосе смешанного леса в долине Оби в окрестностях Лабытнанги (66°40' с.ш., 66°40' в.д.) мы нашли 3 гнезда этого вида (Рыжановский 1995) Трёх птенцов (один выводок) вырастили в неволе при естественном для данного района фотопериоде, кормя их муравьиными коконами и личинками мучного хруща. В середине августа две молодые птицы, находившиеся на средних этапах линьки, были случайно выпущены, третья жила в неволе до завершения линьки. Состояние оперения подопытных птиц описывали по стандартной методике (Носков, Гагинская 1972). С 20-сут возраста до начала линьки их осматривали через день, затем — раз в 4-5 дней. Весь процесс линьки условно разделили на 6 этапов-стадий.

Результаты и обсуждение

К моменту оставления гнезда, т.е. в возрасте 12-13 сут, у птенцов растут рулевые и маховые, заканчивают рост перья центральных рядов головной, брюшной, спинной, плечевой, бедренной птерилий, кроющие рулевых, часть верхних кроющих маховых, часть кроющих кисти, часть (проксимальные) верхних кроющих пропатагиальной складки, средние нижние кроющие второстепенных и нижние кроющие третьестепенных маховых. К 20-сут возрасту рост рулевых и маховых близится к концу; начинается дорастание перьев, не сменяющихся в ходе постювенальной линьки: периферических рядов птерилий туловища, части кроющих кисти, больших нижних кроющих первостепенных и второстепенных маховых, средних нижних кроющих второстепенных маховых, нижних маргинальных кроющих и нижних кроющих плеча. Рулевые и маховые перья утрачивали остатки чехликов к 30-сут возрасту, рост периферических рядов контурных перьев заканчивался в возрасте 40-50 сут.

Постювенальную линьку молодые синехвостки начинают в относительно позднем возрасте. Вольерные птицы приступили к линьке в возрасте 36, 40 и 40 сут. Первые сменяющиеся перья появились в центре грудного отдела брюшной птерилии и дорсального отдела спинной (1-я стадия). Одновременно в линьку могут включиться и центральные ряды кроющих плеча. На 2-й стадии линька распространяется на голову, бедро, голень, хвостовую птерилию. На крыле начинается замена дистальных верхних кроющих пропатагиальной складки, верхних и нижних кроющих кисти, но верхние кроющие второстепенных маховых и кроющие крылышка в линьку ещё не вступают. Птиц, у которых начинается выпадение и последующий рост кроющих второстепенных маховых, мы относили к находящимся на 3-й стадии. К концу 3-й стадии заканчивается рост верхних и нижних кроющих кисти.

На 4-й стадии закачивается формирование новых перьев на крыле и наблюдается очень интенсивная линька кроющих туловища. В течение 3 и 4-й стадий зарастают пуховидным пером ювенальные аптерии. К находящимся на 5-й стадии линьки относили птиц, у которых закончилась смена кроющих крыла, заросли аптерии, но продолжается линька на птерилиях головы и туловища. На последней, 6-й стадии заканчивается рост периферических рядов перьев брюшной и спинной птерилий или только брюшной и на голове. Последовательность смены гнездового наряды на первый зимний наряд у синехвостки не имеет особых отличий от постювенальной линьки у варакушки *Luscinia svecica*, белобровика *Turdus iliacus*, рябинника *T. pilaris*.



Полнота постювенальной линьки крыла у синехвостки *Tarsiger cyanurus*. Слева — верх крыла, справа — низ крыла.

Небольшое число исследованных природных и клеточных птиц не позволило получить детальные сведения о полноте постювенальной линьки у синехвостки. В отношении участия в линьке разных участков оперения головы и туловища не обнаружено отличий от других северных дроздовых. Здесь заменяются перья, выросшие в период пребывания в гнезде: центральные ряды брюшной, спинной, плечевой, бедренной птерилий, все верхние и нижние кроющие рулевых, контурные перья головы (вероятно, все), часть перьев голени.

Примерная полнота линьки крыла, установленная на 4 отловленных в природе (на средних стадиях линьки) и 3 клеточных молодых птицах показана на рисунке. На верхней стороне крыла заменяются кроющие кисти и крылышка, средние верхние кроющие первостепенных маховых, малые, средние и большие верхние кроющие второстепенных маховых. Из последних могут заменяться либо все, либо только внутренние (14-20-е). У других северных дроздовых из больших верхних кроющих маховых обычно заменяются только внутренние, от одного до четырёх, или эти перья не линяют совсем (Рыжановский 1997).

На нижней стороне крыла в результате линьки новыми оказываются кроющие кисти, средние нижние кроющие второстепенных махо-

вых, нижние кроющие третьестепенных маховых. У одной содержавшейся в неволе молодой синехвостки заменились большие и средние нижние кроющие первостепенных маховых. У неё же заменилось самое внутреннее, 19-е маховое перо.

В связи с этим отметим, что линьку всех третьестепенных маховых (17, 18 и 19-го) мы наблюдали у 4 молодых белобровиков из одного выводка, выкормленных при естественном для Нижнего Приобья фотопериоде, а также у молодых каменок *Oenanthe oenanthe* со Среднего Ямала (70°30' с.ш., 68°40' в.д.), выкормленных в условиях полярного дня (Рыжановский 1997).

Основной период линьки синехвосток в Приобье — август. Двух начинающих линьку птиц (2-я стадия) мы поймали 28 июля 1980; птицу на 3-й стадии линьки — 4 августа 1980; на 4-й стадии — одну птицу 15 августа 1977; на 5-й стадии поймали двух птиц: 15 августа 1976 и 27 августа 1989. Заканчивающая линьку синехвостка, на 6-й стадии, поймана 28 августа 1977.

Птенцы синехвостки, выкормленные в неволе, вылупились 20 июня 1992 (полная кладка — 5 яиц, выводок — 3 птенца). Взятые из гнезда в возрасте 13 сут, они практически сразу стали клевать живой корм. Начало линьки зарегистрировано 24, 28 и 28 июля. Две случайно выпущенные птицы находились 1 августа на 2-й и 3-й стадиях линьки. Особь, жившая в неволе весь период линьки, при осмотре 7 сентября была в новом наряде (сохранялись лишь остатки чехликов по периферии вентрального отдела брюшной птерилии). Таким образом, она затратила на смену оперения 45 сут. В природе синехвостки линяют не дольше. По уравнению регрессии, составленному по датам отлова линяющих птиц ($y = 7.1x + 12.5$), продолжительность всего периода линьки — 42 сут. Сходную продолжительность постювенальной линьки имеют северные варакушки (Рыжановский 1988). В осеннюю миграцию синехвостки включаются, по-видимому, на последней стадии линьки, в конце августа-начале сентября.

Таким образом, постювенальная линька синехвостки принципиально не отличается от линьки других видов семейства Turdidae, гнездящихся на севере Западной Сибири. Полнота линьки не меньше, а возможно, даже больше в связи с распространением её на все верхние кроющие второстепенных маховых. Поскольку у дроздовых не обнаружено связи полноты линьки с длиной миграционного пути, можно ожидать, что синехвостки имеют примерно такую же полноту постювенальной линьки как в Восточной Европе, так и в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Поздний возраст начала линьки — 36-40 сут — свидетельствует о том, что начало постювенальной линьки регулируется фотопериодом: птицы из поздних выводков, развивающиеся в условиях сокращающегося дня, начнут линять в более раннем возрасте.

Из нижеобских птиц такой контроль постювенальной линьки мы обнаружили у белобровика (возраст начала линьки — 22-40 сут в зависимости от фотопериодических условий). Есть основания предполагать его наличие у черноголового чекана *Saxicola torquata* (возраст начала линьки — 31-37 сут). У варакушки, каменки и рябинника линька начинается относительно рано (в возрасте 20-25, 22-29 и 24-33 сут, соответственно) и не зависит от фотопериодических условий (Рыжановский 1997). Поскольку начало постювенальной линьки в раннем возрасте является адаптацией, направленной на преодоление дефицита времени у птиц в северной тайге (Зимин 1988), следует заключить, что синехвостки её не приобрели. В пределах основной части своего ареала, в тайге Восточной Сибири и Дальнего Востока, благодаря близости мест зимовок нет необходимости в очень раннем начале линьки при относительно высоких её темпах. Расширение ареала этого вида в западном направлении началось, по-видимому, недавно.

Послебрачная линька у синехвостки полная. 28 августа 1979 около Лабытнанги мы поймали самца, заканчивающий линьку (11-я стадия). Не сменившихся перьев в его наряде не было. Отлёт взрослых птиц начинается, видимо, во время 11-й стадии линьки, после отрастания маховых и рулевых перьев.

Литература

- Блюменталь Т.И. 1971. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных (биоэнергетический аспект) // *Экологические и физиологические аспекты перелётов птиц*. Л.: 111-182.
- Дольник В.Р. 1967. Географические различия в сроках и соотношении линьки и осенней миграции у зяблика // *Итоги орнитологических исследований в Прибалтике*. Таллин: 247-255.
- Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-184.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р. 1972. К методике описания состояния линьки у птиц // *Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц* 7: 154-163.
- Рыжановский В.Н. 1986. Линька овсянки-крошки (*Emberiza pusilla*) // *Зоол. журн.* 65: 1041-1050.
- Рыжановский В.Н. 1988. Послегнездовой период жизни варакушки (*Luscinia svecica*). Распадение выводков и постювенальная линька // *Зоол. журн.* 67: 68-78.
- Рыжановский В.Н. 1995. Синехвостка в Нижнем Приобье // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 64 [2-е изд.: Рыжановский В.Н. 2005. Синехвостка *Tarsiger cyanurus* в Нижнем Приобье // *Рус. орнитол. журн.* 14 (283): 287].
- Рыжановский В.Н. 1997. *Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики*. Екатеринбург: 1-282.
- Рыжановский В.Н., Шутов С.В. 1980. Особенности линьки пеночки-таловки в Нижнем Приобье // *Информ. материалы Ин-та экол. растений и животных*. Свердловск: 78-79.

- Рымкевич Т. А. 1976. Формирование юношеского наряда и постювенальная линька овсянки-ремеза (*Emberiza rustica*) в Ленинградской области // *Зоол. журн.* 55:1695-1703.
- Рымкевич Т. А. 1983. Сравнительная характеристика линьки овсянок (*Emberizidae*) Ленинградской области // *Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц* 14: 85-112.
- Stresemann E., Stresemann E. 1966. Die Mauser der Vögel // *J. Ornithol. Sonderheft*: 1-107.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 297: 764-766

Гнездование белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* в Полистовском заповеднике (Псковская область)

М.С.Яблоков

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский Университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия.
E-mail: ymike@mail.ru

Поступила в редакцию 7 сентября 2005

В России белокрылая крачка *Chlidonias leucopterus* (Temminck 1815) распространена от Балтийского моря до Уссурийского края, от Чёрного и Каспийского морей до средней полосы (Бёме и др. 1998; Томялойч, Винден 2003; Рябицев 2001). Достаточно регулярно она гнездится в Белоруссии и Литве (Никифоров и др. 1997; Зауэр 2002). Нерегулярное гнездование отмечено в Латвии и Эстонии (Виксне 1983; Polma, Leibak 1994). Северную границу ареала белокрылой крачки для нашей долготы проводят по белорусскому Полесью, т.е. примерно по 55° с.ш. Севернее она встречается на гнездовании спорадично (Томялойч, Винден 2003; Зауэр 2002; Никифоров и др. 1997).

Впервые в список птиц Полистово-Ловатского междуречья белокрылая крачка включена во время изыскательских работ по организации охраняемых природных территорий в 1989-1990 гг. (Мищенко и др. 1991). В 1998 г. при обследовании заповедника её не встретили (Фетисов и др. 1998). За последние три года исследований в Полистовском заповеднике белокрылая крачка отмечена нами впервые.

Две смешанные гнездовые колонии белокрылых *Ch. leucoptera* и чёрных *Ch. nigra* крачек обнаружены 17 июня 2005 на реке Цевла около урочища Озерявка и в устье Цевлы, в месте впадения её в озеро

Полисто. В первой колонии отмечено 20 белокрылых крачек, во второй — 12. В обоих случаях чёрных крачек было несколько меньше, чем белокрылых, что, по наблюдениям большинства авторов, обычно не характерно (Зарудный 1910; Николаев 1998; Виксне 1983; Фетисов и др. 2002; Ильинский и др. 1991). Гнёзда белокрылых крачек размещались на затопленных берегах реки среди невысокой водной растительности, представленной в основном зарослями двукисточника тростникового *Phalaroides arundinacea*. Пары гнездились на небольшом удалении друг от друга: в части колонии, которую удалось осмотреть, расстояния между гнёздами обоих видов не превышали 2 м.

Гнёзда белокрылых крачек очень похожи на гнёзда чёрных. Осмотренное мною гнездо представляло полуплавающую постройку, размещённую в околородной растительности. Оно было построено из зелёной травы, плавающих водорослей и полусгнившей растительной ветоши, имело диаметр 13 см и возвышалось над водой на 3 см. Диаметр лотка 8 см, глубина его 1.5 см. Материал гнезда мокрый. В кладке было 3 яйца, отличающихся от яиц чёрной крачки ярко-зелёным цветом фона, с крупными бурыми пятнами. Сроки размножения у белокрылой крачки более поздние, чем у чёрной. Яйцо чёрной крачки из соседнего гнезда, погружённое в воду, всплывало тупым концом вверх, а в другом гнезде уже вылупился птенец. У белокрылой же крачки яйцо тонуло, разворачиваясь тупым концом вверх, что свидетельствует о слабой насиженности кладки.

Размеры яиц белокрылой крачки, мм: 35.5×25.4, 37.2×25.4, 37.8×25.7, в среднем 36.83 × 25.50, что несколько больше среднего размера яиц чёрной крачки — 32.83×25.17 ($n = 3$).

Таким образом, в Псковской области белокрылая крачка является нерегулярно гнездящимся видом и за последние сто лет не изменила своего статуса. В начале XX века она гнездилась в устье реки Великой «не ежегодно и поистине в ничтожном количестве» (Зарудный 1910, с. 18). В последнее время встречи этого вида были приурочены к Себежскому национальному парку, где ведутся систематические наблюдения. Белокрылая крачка довольно регулярно встречается на озёрах Себежского Поозерья и, возможно, отдельные пары гнездятся в колониях чёрной крачки (Фетисов и др. 2002; Ильинский и др. 1991).

Автор благодарен работнику Полистовского заповедника Сергею Владимировичу Быстрову за помощь в проведении исследований.

Литература

- Бёме Р.Л., Динец В.Л., Флинт В.Е., Черенков А.Е. 1998. *Энциклопедия природы России: Птицы*. М.: 219.
- Виксне Я. 1983. Белокрылая крачка // *Птицы Латвии: территориальное размещение и численность*. Рига: 107-108.

- Зарудный Н. А. 1910. Птицы Псковской губернии // *Зап. Импер. Акад. наук по физ.-мат. отд. Сер. 8.* **25**, 2: 1-181.
- Зауэр Ф. 2002. *Птицы — обитатели озёр, болот и рек.* М.: 252-253.
- Ильинский И.В., Фетисов С.А., Головань В.И. и др. 1991. Летняя орнитофауна Себежского Поозерья // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, **2**, 1: 245-246.
- Мищенко А.Л., Суханова О.В., Николаев В.И., Авданин В.О. 1991. К оценке орнитологического значения Полистово-Ловатской болотной системы // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, **2**, 2: 84-85.
- Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К. 1997. *Птицы Беларуси на рубеже XXI века: Статус, численность, распространение.* Минск: 1-188.
- Николаев В.И. 1998. *Птицы болотных ландшафтов национального парка «Завидово» и Верхневолжья.* Тверь: 125-126.
- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель.* Екатеринбург: 1-608.
- Томялойч Л., Ян ван дер Винден. 2003. Белокрылая крачка // *Атлас гнездящихся птиц Европы Европейского совета по учётам птиц.* Сокр. версия текст. части на рус. языке под ред. Э.В.Рогачёвой и Е.Е.Сыроечковского. М.: 163-164.
- Фетисов С.А., Головань В.И., Остроумов И.Н., Леоке Д.Ю. 1998. Дополнительные материалы к орнитофауне Полистовского заповедника (Псковская область) // *Рус. орнитол. журн.* **7** (45): 3-17.
- Фетисов С.А., Ильинский И.В., Головань В.И., Фёдоров В.А. 2002. *Птицы Себежского Поозерья и национального парка «Себежский».* СПб., **1**: 1-152.
- Polma G., Leibak E. 1994. White-winged Black Tern // *Birds of Estonia: Status, Distribution and Numbers* / E.Leibak, V.Lilleleht, H.Veromann (eds.). Tallinn: 136.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 297: 766-768

О массовых скоплениях сороки *Pica pica* на зимних ночёвках в Восточном Казахстане

Н.Н.Березовиков, Ф.Ф.Карпов

*Второе издание. Первая публикация в 1999**

Материалы собраны в 1972-1995 годах в Юго-Западном Алтае и прилежащих территориях востока Казахстана (Калба, Зайсанская и Алакольская котловины). В этом регионе сорока *Pica pica* широко распространена от степных предгорий до среднегорий (400-1500 м н.у.м)

* Березовиков Н.Н., Карпов Ф.Ф. 1999. О массовых скоплениях сороки на зимних ночёвках // *Актуальные вопросы биоразнообразия животных в антропогенном ландшафте: Материалы 1-й научно-практ. конф.* Львов; Киев: 58.

и отсутствует только в сплошных массивах горной тайги (Алтай), высокогорьях и совершенно безлесных районах Зайсана.

В окрестностях городов Усть-Каменогорска, Зырянска, Лениногорска (ныне Риддер), Шемонаихи и крупных посёлков городского типа (Белоусовка, Первомайский и др.) сорока стала одной из фоновых, местами многочисленных гнездящихся птиц. В искусственных лесонасаждениях её гнёзда нередко встречаются через каждые 50-100 м. В 1975-1980 гг. в казахстанской части Алтая сорока стала гнездиться в сельских и городских садах, парках и древесно-кустарниковых насаждениях вдоль улиц и между домами. Уже в 1980-е она стала одной из характернейших птиц селитебного ландшафта. С развитием синантропности численность сороки за два последних десятилетия возросла в несколько раз, особенно в степных предгорьях Алтая. С наступлением зимы сороки подкочёвывают к посёлкам и городам, где их численность может достигать 150-450 особей на 1 км², а на крупных свинофермах и животноводческих комплексах — до 1000 особей. Одновременно формируются ночёвки, наиболее массовые в районе городов.

Места ночёвок сорок располагаются на расстоянии до 3-5 км от населённых пунктов, как правило, в лощинах соседних гор или в густых тальниковых зарослях в поймах рек. В полупустынных местностях, где ощущается недостаток древесно-кустарниковой растительности, сороки ночуют на окраинах посёлков или в непосредственной близости от них в заброшенных садах, парках или лесопосадках вдоль дорог. В окрестностях Усть-Каменогорска в 1983-1988 гг. существовало 5 мест ночёвок, на каждом из которых собиралось от 1 до 4 тыс. сорок. Находились ночёвки в 2-3 км от окраин города в логах предгорий Калбинского нагорья, густо заросших черёмухой, крушиной, боярышником и жимолостью татарской, а также в густых тальниках по ручьям среди подгорной равнины и в тополево-кленовых насаждениях. Эти ночёвки постоянны в течение всей зимы и на протяжении многих лет.

Первые крупные скопления сорок на ночёвках под Усть-Каменогорском можно наблюдать уже во второй декаде октября, но окончательно они формируются с установлением зимних условий, обычно в первой декаде ноября. Число птиц на них продолжает увеличиваться до декабря, что, вероятно, связано с постепенной подкочёвкой сорок из дальних окрестностей. В течение декабря-января колебаний численности не зафиксировано. С февраля, когда уже начинают проявляться элементы брачного поведения, количество птиц на ночёвках уменьшается. Большая их часть откочёвывает к местам гнездования. Однако перелёты на ночёвки сорок, гнездящихся неподалеку, наблюдаются до первой декады апреля.

Вечерний перелёт сорок к местам ночёвки начинается за 1.5-2 ч до наступления темноты, но наиболее интенсивно птицы летят в момент

заката солнца. В это время над городом можно наблюдать потоки птиц, летящих в направлениях к местам ночёвок, нередко удалённых до 10 км от мест дневной кормёжки птиц. В безветренную погоду сороки из ближних мест кормления перелетают на места ночёвок на высоте 10-15 м, часто присаживаясь для отдыха на деревья, столбы линий электропередач и на возвышения почвы (бугры, кочки и т.п.). Из отдалённых мест сороки летят на высотах 30-50 м, без промежуточных посадок. При сильных ветрах передвижение к ночёвкам идёт короткими перелётами низко над землей. Снегопады, даже очень сильные, влияния на перелёты не оказывают. Летят сороки как поодиночке или парами, так и рыхлыми стаями, собираясь перед этим в каком-то определённом месте. В местах ночлега и вблизи него сороки ведут себя тихо и неприметно. В сумерках, даже при нападениях филина *Bubo bubo*, криков сорок не слышно. Вся ночёвочная стая дружно снимается с кустов в полном молчании и, сделав один-два круга, снова рассаживается по местам. Вместе с сороками на ночёвках держатся обыкновенные *Emberiza citrinella* и красноухие *E. cioides* овсянки, полевые воробьи *Passer montanus*, урагусы *Uragus sibiricus*, реже — обыкновенные снегири *Pyrrhula pyrrhula*. Места ночёвок привлекают некоторых хищников: филина, степного хоря *Mustela evermanni*, солонгоя *M. altaica* и лисицу *Vulpes vulpes*. Другие виды врановых (*Corvus corone* и *C. cornix*) на ночёвках сорок мы наблюдали лишь в Алакольской котловине, в полупустынной местности у с. Маканчи, но и там сороки образовывали обособленную стаю, размещавшуюся среди кустарников и низкорослых деревьев заброшенного сада. Ночёвок сорок в городских садах и парках не отмечено. Отлёт с ночёвок происходит ранним утром, ещё в глубоких сумерках. Зимой сороки в населённых пунктах обычно появляются уже в 7 ч 30 мин — 8 ч.

Вероятно, стайный образ жизни сороки зимой связан с усиливающейся синантропизацией вида. В результате в окрестностях крупных посёлков и городов сороки гнездятся с чрезвычайно высокой плотностью, а зимой в массе концентрируются в населённых пунктах, что свидетельствует о высоких адаптивных возможностях вида. Явление массовых ночёвок сорок в непосредственной близости от городов, несомненно, является результатом резкого скачка численности в течение двух последних десятилетий, так как ещё в середине 1970-х на местах ночлега собиралось не более 200-500 особей. Однако выбор мест ночёвки за пределами населённых пунктов до сих пор является консервативным моментом этологии этого вида.



К вопросу об элементарных популяциях у птиц

Ю.А.Исаков

Второе издание. Первая публикация в 1949*

О постоянстве мест гнездования и гнездовых популяций

В настоящее время уже накопились обширные материалы, которые с несомненностью доказывают строгую привязанность птиц к определённым гнездовым территориям. На основании данных кольцевания твёрдо установлено, что птицы, окольцованные на местах их гнездования, как правило, возвращаются из года в год на одни и те же места. В значительной мере это относится и к молодым птицам, которые в основной массе начинают гнездиться на местах своего рождения или в непосредственной близости к ним. Эта закономерность установлена теперь уже для многих видов птиц. В качестве примеров можно указать на чаек — обыкновенную *Larus ridibundus*, сизую *L. canus* и др., на куликов — чибиса *Vanellus vanellus*, веретенника *Limosa limosa*, красноножку *Tringa totanus*, вальдшнепа *Scolopax rusticola*, галстужника *Charadrius hiaticula*. Такое же постоянство мест гнездования установлено для цапель, например рыжей *Ardea purpurea* или кваквы *Nycticorax nycticorax*, некоторых хищников и многих воробьиных: скворца *Sturnus vulgaris*, чечевички *Carpodacus erythrinus*, серой мухоловки *Muscicapa striata*, обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, горихвостки-чернушки *Ph. ochruros*, городской *Delichon urbica* и деревенской *Hirundo rustica* ласточек, берегового стрижа *Riparia riparia* и ряда других.

Бывают случаи, когда отдельных особей из приведённых в качестве примера видов обнаруживают гнездящимися в новых местах, однако случаи эти следует рассматривать как исключение, так как основная часть популяции ежегодно возвращается на свою родину. Так, из 34 мухоловок-пеструшек *Ficedula hypoleuca*, окольцованных птенцами в Москве (в парке ТСХА и Зоопарке) и найденных затем на гнёздах, 33 были встречены на местах кольцевания и только одна в Смоленской области (Карпов, Паровщиков 1941). Из 11 серых мухоловок, обнаруженных после кольцевания (в летнее время), 10 встречены на прежнем месте и одна в непосредственной близости, причём в двух случаях птицы ловились в одном и том же месте в течение трёх лет. У сизых

* Исаков Ю.А. 1949. К вопросу об элементарных популяциях у птиц // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1: 54-70.

чаек, помеченных птенцами на нижней Эльбе, годовалые птицы не вернулись в колонию. На 2-й год одна чайка была добыта в Голландии и две на месте кольцевания. Зато на 3-й год, ко времени наступления половозрелости у окольцованных птиц, все 11 встреченных за лето особей были обнаружены в своей гнездовой колонии (Schulz 1940).

Не у всех видов птиц географическая локализация мест гнездования выражена одинаково чётко. Особенно ясно проявляется она у воробьиных, крупных хищников и некоторых птиц, гнездящихся колониями, как, например, чаек и цапель. Наименее постоянными в этом отношении формами считаются утки. Однако некоторые наблюдения говорят о том, что и у уток основная часть популяции возвращается на места своего рождения. Так, например, из 62 крякв *Anas platyrhynchos*, окольцованных птенцами в северо-западной части Ладожского озера, около Пюхьярви, 34-36 особей, т.е. 55-58%, на следующий же год вернулись на место своего вывода и гнездились там. Такая привязанность к месту, по-видимому, сохраняется у птиц в течение всей их жизни. Отмечено, например, что пара журавлей *Grus grus* в течение 6 лет возвращалась на одно и то же болото (Kobylnski 1932), а рыжая цапля обнаружена в той же гнездовой колонии, где она была окольцована 13 лет назад (Schenk 1923-1924).

Необходимо отметить, что привязанность птиц к определённому месту бывает зачастую локализована необычайно чётко. Как непосредственные наблюдения, так и данные кольцевания говорят о том, что одни и те же особи птиц в течение ряда лет гнездятся не только в одном и том же географическом пункте, но часто в одном саду, участке леса, поля или болота. Хорошо известно, что некоторые крупные хищники долгие годы занимают одно и то же гнездо. Много лет подряд сохраняются гнёзда у лебедей-кликунов *Cygnus cygnus* в тех местах, где этих птиц не беспокоят. Гнездо глухаря *Tetrao urogallus* в заповеднике «Красные столбы» было найдено два года подряд под одной и той же берёзой. Спангенберг наблюдал в пустыне среднего течения Сырдарьи пару пустынных воронов *Corvus ruficollis*, которые в течение 4 лет занимали один и тот же охотничий участок. Первые три года они меняли гнёзда, но поселялись не далее чем в 100-200 м от прошлогоднего гнезда. На четвёртый же год они вернулись в то гнездо, в котором были встречены впервые. Окольцованные мухоловки-пеструшки отлавливались в дальнейшем в том же скворечнике или в нескольких стах метрах от него. Возвращаются к своим гнёздам стрижи *Apus apus* и ласточки. По наблюдениям Динесмана, окольцованная им на окраине Москвы городская ласточка 6 лет возвращалась в своё гнездо, построенное на колпаке электрического фонаря. Первые два года она гнездилась с одним и тем же партнёром. На третий год одна из птиц этой пары (самец) не вернулась, вместо неё появилась новая ласточка,

которая также была закольцована и прилетала ещё три года после этого. Гнездование этой пары прервалось тогда, когда гнездо было разрушено электромонтёрами. Наши наблюдения над обыкновенными чайками показали, что некоторые особи в течение нескольких лет занимали для гнезда среди многотысячной колонии одно и то же, совершенно определённое место (Исаков, Крумина, Распопов 1947).

Привязанность к гнездовой территории хорошо иллюстрируется многочисленными опытами перевозки птиц на дальние расстояния и их последующим возвращением к месту кольцевания. В этих опытах скворцы возвращались к своим гнёздам за 1800 км (из Мадрида и Рима в Берлин). Интересно, что возвращение с дальних расстояний свойственно также и птицам, ещё не приступившим к гнездованию. Так, например, селезень подсадной утки, перевезённый ранней весной 1933 г. из окрестностей Берлина в Ульм на Дунае (900 км), уже через 14 дней был снова у себя на родине.

К этой же категории фактов относится следующее наблюдение. Соловей *Luscinia luscinia*, пойманный в 8 км от Костромы, два года содержался в клетке в этом городе. Он был замечен тем, что у него недоставало пальца на одной ноге. На третий год соловей стал хворать и был выпущен на волю. Следующей весной этот соловей был пойман в том же овраге, что и три года назад (Васьков 1858). Последний факт говорит о том, что птицы могут возвращаться на свои гнездовые территории даже после нескольких лет отсутствия.

Возвращаются птицы даже в тех случаях, когда самих мест, в которых они гнездились, больше не существует. Так, после заполнения Рыбинского водохранилища, когда сотни квадратных километров были залиты водой, перелётные птицы появились именно в тех местах, где они гнездились в прошлые годы. Жаворонки *Alauda arvensis* пели над открытым водным пространством в тех местах, под которыми они раньше помещали свои гнёзда, варакушки *Luscinia svecica* токовали на верхушках затопленных ольх, а грачи *Corvus frugilegus* пытались устраиваться в своих грачевниках, хотя гнёзда их возвышались над поверхностью воды не более чем на метр.

С тех пор прошло семь лет. Уровень водохранилища поднялся ещё выше, но птицы всё-таки не покидают своих гнездовых территорий. Зяблики *Fringilla coelebs* продолжают петь в затопленных сосновых лесах, и гнёзда их висят над водой. Деревенские ласточки гнездятся под крышами затопленных сараев, оставшихся на месте снесённых деревень. Городские ласточки, стрижи и скворцы продолжают селиться на церквах и колокольнях, возвышающихся из воды в нескольких километрах от берега.

Все изложенные выше факты с несомненностью говорят о том, что основное ядро популяции птиц населяет определённый, небольшой

участок территории постоянно. Оно состоит из года в год из одних и тех же особей. Популяция сокращается вследствие гибели её членов и восполняется главным образом за счёт возвращения молодых птиц на места своего рождения.

О постоянстве мест зимовки

До сих пор ещё остаётся совершенно неясным вопрос о том, как ведут себя особи такой мелкой популяции во внегнездовое время. Сразу же по окончании гнездового периода птицы переходят к кочевому образу жизни и скоро исчезают из тех мест, где они проводили лето. На этом наши сведения о дальнейшей судьбе микропопуляции обычно кончаются.

Резюмируя результаты многолетних работ по кольцеванию птиц, проводившихся Венгерским орнитологическим институтом, Шенк (Schenk 1924) высказывает следующие выводы. Области пролёта и зимовок птиц, гнездящихся в Венгрии, остаются из года в год почти одними и теми же. Это заключение касается отдельных видов птиц, но из него не следует, что одни и те же особи в течение ряда лет совершают перелёт по одной и той же дороге и проводят зиму в определённых местах зимовки. Шенк считает, что постоянны только области пролёта и зимовки вида, а пролётные дороги и места зимовки отдельных особей довольно изменчивы в разные годы. Такой взгляд на этот вопрос разделяется в настоящее время многими исследователями. Утверждению этого мнения во многом способствуют чисто методические трудности разрешения вопроса. Дело в том, что массовое кольцевание птиц до сих пор проводилось главным образом на местах гнездовья. Поэтому даже однократная находка окольцованной птицы у гнезда говорит с несомненностью о возвращении её на родину или о перемещении в новую область. В противоположность этому встреча окольцованных птиц во время миграций и на зимовке говорит лишь об однократно совершённом птицей перелёте и никак не позволяет судить о повторных путях пролёта, совершаемых одной и той же особью. Намечающийся же в результате осенне-зимних находок широкий веер разлёта у птиц, населяющих летом небольшую территорию, наталкивает на мысль о непостоянстве пролётных дорог.

Однако, несмотря на указанные трудности, в настоящее время уже накопились некоторые данные, ещё совсем не систематизированные в литературе, но позволяющие осветить этот вопрос несколько по-иному. Наблюдения эти позволяют высказать мысль о том, что места зимовки у птиц бывают иногда столь же постоянными, как и места их гнездовья. Остановлюсь на этих фактах более подробно. Известны случаи, когда окольцованный зяблик ловился повторно в разные зимы в одном и том же пункте колонии Кения (экваториальная Африка), при этом в одном

и том же саду (Grote 1937); зорянка *Erithacus rubecula* провела подряд две зимы в одном из пунктов средней Германии. Белоголовый воробей *Zonotrichia albicollis*, окольцованный в 1926 г. на зимовке в окрестностях Саммервиля, в течение 4 последующих зим отлавливался в том же самом месте. Результаты кольцевания вьюрков *Fringilla montifringilla* в Германии показали постоянство мест зимовки для определённых особей этого вида. О том же говорят повторные зимние находки древесных воробьёв *Spizella arborea* в окрестностях Итаки (штат Нью-Йорк). Канюк *Buteo buteo*, имевший резкие индивидуальные отличия в окраске (на полёте он был очень светлым, почти белым), каждый год появлялся в первых числах ноября на одном и том же месте зимовки, расположенном к югу от Берлина. Там он проводил всю зиму, придерживаясь определённого, очень ограниченного охотничьего района, около южного конца Рансдорфского озера. Канюк этот наблюдался регулярно в течение 12 зим, с 1924/1925 по 1935/1936 г. (Schuster 1940).

Очень интересны следующие наблюдения над красным коршуном *Milvus milvus*. Одна птица этого вида была ранена стрелой в 1935 г. на месте зимовки, в местности Уелле в Бельгийском Конго. Стрела не причинила серьёзных повреждений птице, но крепко застряла у неё в шее. Коршун этот держался в том же месте весь сезон зимовки с декабря по март. В 1936 г. он не появлялся, а в начале зимы 1937 г. он появился вновь и продержался в прежнем месте до весеннего отлёта. Стрела была уже обломана, но остаток её всё ещё торчал в шее коршуна (Gillieaux, Dupond 1940).

По-видимому, одна и та же группа ушастых сов *Asio otus*, состоящая из 20-25 птиц, принадлежащих к северным, перелётным особям, собиралась две зимы подряд в лесу около Люгенедера (в округе Варбург), в средней Германии. Имеются обстоятельные данные о том, что окольцованные лысухи *Fulica atra* в течение нескольких зим посещают одни и те же озёра Швейцарии (Schifferli 1937). 102 чирка-свистунка *Anas crecca* из числа отловленных в зимнее время ловушкой Ориэльтон декой в графстве Пемброкшир, в Англии, были добыты вторично следующей зимой или в дальнейшие зимы той же ловушкой или в её непосредственных окрестностях (Praed 1941).

Наиболее полно в этом отношении изучены обыкновенные чайки. Птицы, закольцованные зимой на Фирвальдштетском озере, около Люцерна в Швейцарии, отлавливались после этого там же в течение трёх последующих зим. Одна птица, имевшая дефектный, перекрещивающийся клюв, в течение 6 зим прилетала зимовать в окрестности Женевы. Из 73 чаек, окольцованных в Женеве зимой 1934 г., на следующую зиму там же было выловлено 15, причём некоторые из них ловились по несколько раз. Только две окольцованные чайки из этой партии были встречены зимой в Люцерне. Чайки, проводящие зиму на

Швейцарских озёрах, не местные птицы; места их гнездовья располагаются от Риги до Голландии. В результате кольцевания птиц этого вида, зимующих на реке Шпрее в пределах Берлина, удалось установить, что на следующую зиму не менее чем 22-24% от общего числа окольцованных чаек вернулись на те же самые места зимовки (Rüppell, Schifferli 1939).

Очень интересные опыты были поставлены Рюппелем и Шиферли (Rüppell, Schifferli 1939). Несколько партий обыкновенных чаек и лысух были отловлены зимой в Берлине и на Швейцарских озёрах, перевезены и выпущены на другие водоёмы за 600-700 км. Дальнейшие наблюдения показали, что многие из помеченных птиц через некоторое время возвратились вновь на места их поимки. Количество возвратившихся особей в разных партиях было неравномерно. В большинстве случаев оно было невелико, но в одной партии (у лысух) достигало 31% от общего числа перевезённых и выпущенных птиц. Аналогичными опытами констатированы случаи возвращения на места кольцевания в течение той же зимы чёрных дроздов *Turdus merula*, перевезённых за 420 км, зеленушек *Chloris chloris* за 250 км, скворца и горихвостки-чернушки за 19 км. Зеленушки, пойманные зимой в окрестностях Бирмингема и выпущенные на расстоянии 8-17 км, уже через несколько дней возвращались на места их поимки даже в тех случаях, когда дорогу им преграждали горы высотой до 600 футов. Возвращались на свои места зимовки и большая синица *Parus major*, лазоревка *P. caeruleus*, поползень *Sitta europaea* и средний пёстрый дятел *Dendrocopos medius*, перевозившиеся за 4-6 км. Анализируя приведённые выше сведения о повторных находках зимующих птиц и учитывая трудности их получения, я считаю возможным высказать мнение, что у птиц в высокой степени развита индивидуальная привязанность к совершенно определённым местам зимовки.

О постоянстве путей пролёта у одних и тех же особей

До настоящего времени наименее освещённым остаётся вопрос о степени постоянства путей пролёта у одних и тех же особей в разные годы. Опубликованные сведения по этому вопросу ограничиваются упоминаниями о случаях повторных поимок пролётных птиц на Гельголандской станции, окольцованных там же в предыдущие годы (Weigold 1913).

В приморской части дельты Волги силами Астраханского заповедника ежегодно (начиная с 1927 г.) производится кольцевание уток. Утки скапливаются здесь в огромном количестве во время линьки, т.е. на путях миграции их с мест гнездовья в низовьях рек Оби и Печоры на места зимовки у берегов Каспийского и Средиземного морей. Каждый год при проведении отлова линных уток для целей кольцевания

вылавливают некоторое количество птиц, окольцованных здесь же в предыдущие годы. Эти находки далеко не случайны, так как в некоторые годы удавалось встретить до 30 экземпляров окольцованных ранее уток. Всего, по весьма неполным материалам, мне удалось получить сведения о 138 случаях таких повторных поимок. По видам эти

Таблица 1. Места повторных поимок окольцованных уток в дельте Волги

Окольцованы		Отловлены вторично			Участок заповедника	Расстояние между местами отлова, км
Год	Место (култук)	Год	Число экз.	Место (култук)		
<i>Anas platyrhynchos</i>						
1933	Судочий	1934	2	Судочий	Обжоровский	0
1933	Судочий	1935	2	Судочий	Обжоровский	0
1934	Судочий	1935	5	Судочий	Обжоровский	0
1934	Карайский	1935	1	Карайский	Обжоровский	0
1934	Карайский	1935	1	Судочий	Обжоровский	0.9
1934	Судочий	1936	3	Судочий	Обжоровский	0
1934	Судочий	1936	2	Жеребьячий	Обжоровский	4.7
1935	Карайский	1936	1	Судочий	Обжоровский	0.9
1935	Судочий	1936	12	Судочий	Обжоровский	0
1935	Судочий	1936	1	Жеребьячий	Обжоровский	4.7
1935	Судочий	1936	1	Лебязий	Обжоровский	1.0
1935	Судочий	1936	3	Трошкин	Обжоровский	1.2
1935	Каменистый	1936	3	Каменистый	Обжоровский	0
1935	Карайский	1936	2	Трошкин	Обжоровский	2.1
1938	Жеребьячий	1941	1	Жеребьячий	Обжоровский	0
1939	Уфимцев	1940	1	Жеребьячий	Обжоровский	7.1
1940	Кутум	1941	1	Полдней	Обжоровский	0.7
1940	Кутум	1941	2	Жеребьячий	Обжоровский	3.8
<i>Anas acuta</i>						
1930	Трёхизбенский участок	1935	1	Карайский	Трёхизбенский— Обжоровский	43.0
1944	Блиновский	1946	4	Блиновский	Обжоровский	0
1945	Блиновский	1946	2	Блиновский	Обжоровский	0
<i>Anas strepera</i>						
1929	Бабинская коса	1930	5	Бабинская коса	Дамчикский	0
1935	Карайский	1936	1	Каменистый	Обжоровский	1.0
1939	Карайский	1941	1	Жеребьячий	Обжоровский	5.2
<i>Anas crecca</i>						
1935	Карайский	1936	1	Лебязий	Обжоровский	0.3
1937	Кутум	1938	8	Кутум	Обжоровский	0
1939	Прорань	1941	1	Полдней	Трёхизбенский— Обжоровский	42.6
1940	Кутум	1941	1	Полдней	Обжоровский	0.7
<i>Anas querquedula</i>						
1939	Уфимцев	1940	1	Жеребьячий	Обжоровский	7.1

находки распределяются так: *Anas platyrhynchos* — 101, *A. acuta* — 13, *A. strepera* — 9, *A. crecca* — 14, *A. querquedula* — 1.

Отловы уток для кольцевания проводились во всех трёх участках заповедника, один из которых расположен в восточной, другой в центральной и третий в западной части дельты. Чрезвычайно интересен тот факт, что в 136 случаях из 138 окольцованные птицы были встречены только на тех же самых участках заповедника, в которых им было надето кольцо в предыдущие годы. Несмотря на весьма значительный материал*, были обнаружены всего лишь 2 случая, когда птицы линяли в разные годы на разных участках. Факты эти, говорящие о весьма чёткой локализации и о значительном постоянстве мест линьки у одних и тех же особей уток, заставили меня с возможной тщательностью проанализировать эти данные. К сожалению, далеко не во всех случаях удалось установить, в каких именно култуках были окольцованы и затем вторично обнаружены одни и те же птицы. В тех случаях, когда эти данные удалось найти, они показали, что даже в пределах одного участка заповедника одни и те же особи уток выбирали на время линьки в разные годы, как правило, одни и те же определённые култуки. Иллюстрирую это следующими фактами (табл. 1).

Эти наблюдения, вопреки мнению Шенка и других, показывают, что одни и те же особи птиц (по крайней мере, у некоторых видов) совершают свои сезонные миграции из года в год по одним и тем же дорогам. Некоторые определённые пункты на них фиксированы очень строго, как это видно на примере дельты Волги.

Групповое поведение у птиц

При отлове линных уток нередко случалось так, что в один день и даже в одном загоне удавалось обнаружить двух, а иногда и больше (до 8) уток, окольцованных в предыдущие годы также вместе, т.е. в один день и в одном и том же загоне. Факты эти, как видно из их распространённости, далеко не случайны (табл. 2), что говорит о том, что у птиц (в данном случае уток) существуют определённые группы, которые держатся совместно в течение ряда лет. Насколько постоянны должны быть эти группировки, если птицы, пойманные вместе на линьке, совершают затем перелёт на зимовку, возвращаются на места гнездования и той же стаей вновь линяют в дельте Волги, затем опять проводят зиму у берегов южных морей, а лето где-нибудь в низовьях Оби и, прилетевши в третий раз на линьку, бывают встречены в том же самом обществе, что и два года назад.

* Всего Астраханским заповедником с 1927 по 1946 г. отловлено и окольцовано свыше 37000 уток. Многие данные о повторных отловах окольцованных уток любезно сообщены мне А.В.Михеевым.

Таблица 2. Сохранение постоянства групп у уток, отловленных в разные годы на местах линьки в дельте Волги

Число экз. в группе	Утки, окольцованные одновременно (в одном загоне) и пойманные вторично той же группой	
	Дата кольцевания	Дата вторичной поимки
<i>Anas platyrhynchos</i>		
4	24 июля 1934	22 июля 1935
8	(21 июля 1935)	(20 июля 1936)
2	21 июля 1935	(21 июля 1936)
3	(21 июля 1935)	22 июля 1936
2	22 июля 1935	22 июля 1937
4	(22 июля 1936)	22 июля 1937
3	22 июля 1936	(25 июля 1937)
2	(22 июля 1936)	(26 июля 1937)
2	27 июля 1936	27 июля 1937
2	(21 июля 1937)	(24 июля 1938)
5	21 июля 1937	26 июля 1938
2	(22 июля 1937)	(26 июля 1938)
2	14 августа 1940	26 августа 1941
<i>Anas acuta</i>		
2	26 июля 1945	10 августа 1946
3	7 августа 1944	11 августа 1946
<i>Anas crecca</i>		
5	(27 июля 1937)	26 июля 1938
3	27 июля 1937	4 августа 1938
2	(27 июля 1937)	7 августа 1938

П р и м е ч а н и е : в скобки заключены результаты отловов, проведённых в одном култуке.

Непосредственные наблюдения над птицами в природе дают очень много существенного к познанию этого вопроса. Они говорят о том, что стая птиц во время их пролёта и зимовки есть не случайное скопление особей, а стойко сохраняющаяся группировка. Птицы, составляющие стаю, держатся всё время совместно. Они одновременно вылетают на кормёжку и возвращаются на отдых, вся стая сразу поднимается в воздух в случае грозящей опасности, и если что-либо заставило птиц разъединиться, то они стремятся возможно скорее объединиться вновь. На зимовку птицы прибывают уже сформированными стаями, которые сохраняются в течение всей зимы, и в том же составе отлетают весной на родину. Наблюдая птиц на зимовках в каком-нибудь определённом месте, можно скоро научиться узнавать определённые стаи и отличать их от других стай того же вида по числу и составу особей. Места кормёжки стай и пути их кормовых перелётов остаются обычно одними и теми же в течение большей части зимы. Такие хорошо оформленные зимние сообщества я наблюдал у лебедей, фламинго *Phoenicopterus roseus*, многих нырковых уток, гусей, дроф *Otis tarda*, некоторых хищ-

ников и многих воробьиных птиц. Иногда внезапно наступившие холода и снегопады принуждали многих птиц покинуть азербайджанские зимовки и улететь к югу, в Иран. Это наблюдалось мной дважды, в 1932 и 1940 гг. Казарки, гуси, чибисы *Vanellus vanellus*, некоторые виды уток и множество воробьиных птиц большими стаями улетали к югу. На зимовках становилось пусто. Однако, как только растаивал снеговой покров и температура приближалась к обычной зимней норме, отлетевшие к югу птицы начинали возвращаться обратно. Возвращались чибисы и скворцы, появлялись казарки и гуси. Сотенными стаями шёл обратный пролёт дроф и стрепетов *Tetrax tetrax*. Тысячными стаями летели на свои дагестанские зимовки гоголи *Viscepala clangula*, хотя это было в середине января и до начала весеннего перелёта оставалось ещё около полутора месяцев (Исаков, Сазонова 1947). Это явление можно рассматривать как массовый эксперимент с перевозкой птиц на дальние расстояния, поставленный самой природой. Он показывает, насколько сильно привязаны стаи птиц к их местам зимовки.

Я могу высказать предположение, что некоторые стаи птиц, в течение нескольких лет прибывая на места зимовки, занимают там одни и те же места — в том случае, если экологические условия этих мест остаются неизменными. Так, зимой 1931 г. одна стая больших белолобых казарок *Anser albifrons*, состоявшая из 35-40 птиц, ежедневно кормилась на пашнях и солончаках вдоль правого берега реки Виляж-чай (Кизилагачский залив), около небольшой азербайджанской кочёвки. Вспугнутые выстрелами охотников, птицы перемещались примерно на 1 км в сторону аула Кизил-агач, но вскоре возвращались на свои обычные места кормёжки. Несколько раз в день стая совершала перелёт к устью р. Виляж-чай, где птицы пили воду, глотали песок и отдыхали на отмелях. В том же месте держались стаи краснозобых казарок *Rufibrenta ruficollis* и серых гусей *Anser anser*. Во время кормёжки птицы разных видов часто смешивались между собой, но всё же каждая из этих стай вела свой самостоятельный образ жизни. Среди белолобых казарок было две особи, у которых несколько маховых перьев имели белую окраску, благодаря чему их было легко узнавать на полёте. Очень интересно то, что зимой 1932 г. в том же месте снова держалась стая белолобых казарок, на этот раз около 45 особей. Среди них были две, имевшие белые маховые перья на крыльях. Стая вела такой же порядок жизни, что и в прошлом году, только места их кормёжки сместились несколько ближе к тростникам, так как в кочёвке, пустовавшей в прошлом году, поселились люди. В 1934 г., когда я вновь посетил ленкоранские зимовки, стая белолобых казарок держалась в тех же местах, но особей с белыми маховыми перьями среди них уже не было. Однако, по сообщению местных охотников, одного из

этих гусей видели здесь в предыдущем 1933 г. Охотник-натуралист М.Е.Лебедев наблюдал в течение двух зим подряд совершенно белую казарку в стае птиц этого вида, державшуюся на лиманах около аула Кизил-агач.

Сотни лебедей-кликунов *Cygnus cygnus* тысячные стаи фламинго я встречал в каждое из трёх моих посещений Кизилагачского залива на одних и тех же определённых местах. Столь же постоянны места расположения некоторых крупных стай хохлатых чернетей *Aythya fuligula*, гоголей и дроф. Болдуин (Baldwin 1921) наблюдал группу *Zonotrichia albicollis*, которая в течение ряда зим прилетала и обосновывалась в окрестностях Томасвиля (штат Джорджия). Для характеристики такой обособленной группы птиц он ввёл специальный термин «групповое поведение».

Существование постоянных сообществ птиц, посещающих из года в год определённые, чётко локализованные зимние территории, подтверждается данными кольцевания. Об этом убедительно говорят приведённые выше результаты кольцевания чаек в Берлине и лысух на озёрах Швейцарии.

Кольцеванием *Junco hyemalis*, *Melospiza melodia*, *Spizella passerina* и некоторых других американских птиц установлено, что у ряда видов существуют группы особей, составляющие довольно постоянные сообщества, сохраняющиеся от сезона к сезону. Таким образом, мои наблюдения над существованием мелких популяций у птиц, сохраняющихся из года в год, согласуются с результатами исследований европейских и американских орнитологов. Поэтому к выводам, высказанным выше, можно присоединить ещё один, а именно, что среди популяции птиц, населяющих в период размножения определённый географический район, существует ряд более мелких группировок, которые сохраняются в течение нескольких лет и во все сезоны. Они имеют определённые, строго фиксированные пролётные дороги и проводят зиму в определённых, каждый год в одних и тех же местах.

Как же сочетаются между собой такие внешне противоречивые факты, как существование широкого веера пролётных направлений, по которым рассеиваются особи, окольцованные в одном географическом пункте (что допускает постоянство лишь для широких областей пролёта и зимовки), и установленное выше постоянство локальных мест зимовки и фиксированных пролётных дорог для микропопуляций? Исходя из рассмотренных выше фактов, это сочетание может быть представлено лишь следующим образом. Птицы, населяющие какую-нибудь определённую географическую точку, совершают свой перелёт по многим дорогам, всё более и более расходящимся по мере приближения к местам зимовки. Однако каждая из множества этих дорог достаточно постоянна в течение ряда лет, равно как и места

зимовки, которых достигают определённые группировки птиц. Птицы, населяющие смежные географические точки, разлетаются также по широкому вееру пролётных дорог, бóльшая часть которых совпадает с путями птиц соседних географических популяций. Однако каждая микропопуляция (стая) держится вполне самостоятельно, она из года в год следует по одной и той же дороге, зимует в определённом месте и возвращается на одни и те же места гнездования.

В свете этих представлений встаёт на очередь решение трёх основных вопросов: 1) что представляют эти длительно сохраняющиеся мелкие группировки птиц, из которых состоит популяция, населяющая данную местность? 2) как они создаются и в силу чего сохраняются от сезона к сезону и год от года? 3) что это за постоянные пролётные дороги, характерные для определённых микропопуляций птиц?

Элементарные популяции у птиц

Обратимся к рассмотрению некоторых особенностей сезонной жизни птиц, населяющих какую-либо местность. Легче всего их осветить на примере колониально гнездящихся видов, у которых сравнительное изучение жизни популяции более доступно, чем у разбросанно и скрытно гнездящихся. Весенний прилёт птиц в колонию проходит весьма постепенно. Первые единичные чайки *Larus ridibundus* на подмосковном озере Кийёво появляются в последних числах марта, но количество их продолжает возрастать до середины апреля. Первые гнёзда устраиваются в центральном, наиболее плотном участке плавней, и яйца в них появляются уже около 20 апреля. Остальная территория заселяется весьма постепенно, по мере обнажения её из-под воды. Откладка яиц в этих вновь возникающих гнёздах продолжается ещё в начале июня, т.е. более чем полтора месяца (Исаков, Крумина, Распопов 1947).

Наблюдения за австралийским пеликаном *Pelecanus conspicillatus*, гнездившемся на островке, постепенно освобождающемся из-под воды, показали, что колония в центре острова возникла 29 января, ближе к периферии — 12 февраля и на периферии — 4 марта. Далее, в то время как молодые из центральной части колонии уже покидали гнёзда, на окраинах её ещё только начиналась кладка*. Такую же постепенность в заселении колонии и растянутость в сроках кладки наблюдал Спангенберг в колониях цапель, караваек *Plegadis falcinellus* и пеликанов на озёрах средней Сырдарьи. Птицы эти прилетают не сразу, а отдельными партиями, в течение длительного срока. Сначала заселяются центральные части колоний, затем их окраина и, наконец, возникают новые, дополнительные колонии, которые организуются наиболее поздно прилетевшими птицами. То же явление отчётливо

* Цитирую по работе Дементьева (1940), содержащей ряд аналогичных примеров.

видно на примере огромных колоний цаплевых птиц Астраханского заповедника. Как это отмечено в работе Ромашовой (1940) и известно мне по личным наблюдениям, колонии заселяются каждый год весьма постепенно, и часто после заселения старых колоний возникают новые, дочерние, в новых местах. Растянутасть кладки здесь необычайно велика, и буквально у всех видов птиц в соседних гнёздах можно встретить одновременно и яйца, и вполне оперившихся птенцов.

Обычно принято считать, что растянутость гнездового периода есть результат гибели первых кладок у многих птиц. Однако можно предполагать, что в основе этого явления лежат более общие и закономерные причины. Основной из них является асинхронность биологических ритмов у птиц, населяющих одну колонию*. Птицы постепенно, отдельными партиями возвращаются весной в свою колонию и так же постепенно, определёнными этапами приступают к гнездованию в ней. Эта асинхронность, как будет показано ниже, зависит от ряда причин. Особое значение среди них имеет разновозрастность состава популяции. Взрослые птицы возвращаются на родину и приступают к размножению раньше, чем молодёжь, гнездящаяся в первый раз. Я наблюдал это (в Барабинской степи) у красноголовых нырков *Aythya ferina*, самцы которых хорошо различаются по возрасту в течение первых 2-3 лет жизни. То же самое мною отмечено у обыкновенных чаек под Москвой. Двухлетние особи их легко отличаются от более взрослых по окраске ног, клюва и отдельным бурым пёрышкам в оперении.

Следствием растянутости сроков прилёта является неодновременное созревание птенцов в одной и той же популяции птиц. Изучая водоплавающих птиц в Молого-Шекснинском междуречье, я наблюдал, как выводки гоголей и других уток, перешедшие к самостоятельному питанию и уже брошенные родителями, начинали совершать регулярные перелёты на наиболее кормные соседние водоёмы. Там они встречались с другими одновозрастными выводками того же вида и через некоторое время объединялись с ними в общие стайки. Стайки переходили к кочевому образу жизни, соединялись между собой и вскоре исчезали из районов гнездования. Более молодые выводки позднее начинали совершать кормовые перелёты и объединяться в самостоятельные стаи и позже покидали места гнездовья. Аналогично проходил отлёт и у взрослых птиц. Первыми закончили период размножения самцы. Они собирались в крупные стаи на озёрах с большими плёсами и постепенно стая за стаей улетали куда-то на линьку. Вслед за ними на больших озёрах стали появляться взрослые самки, которые объединялись в стайки и через некоторое

* Пользуюсь случаем высказать искреннюю благодарность Е.П.Спангенбергу, который поделился со мной многими интересными соображениями по этому поводу.

время отлетали прочь. Первыми отлетали самки, имевшие наиболее ранние выводки, последними же те, у которых цикл размножения закончился поздно.

Особенно отчётливо процесс формирования стаяк и постепенность осеннего отлёта можно наблюдать на примере колониальных птиц. Так, у обыкновенных чаек птенцы, достигшие 18-20-дневного возраста, уже собираются в небольшие группы и бродят по плавням в поисках корма. Дней через десять стайки молодых, уже покинутых родителями, начинают вылетать на кормёжку в ближайшие окрестности озера, а ещё через две недели они отлетают с озера и переходят к кочевой жизни. Птенцы более позднего вывода объединяются в самостоятельные стайки и покидают озеро позже. Разновозрастность в этих стайках невозможна, так как более крупные птенцы беспощадно бьют и отгоняют от себя более мелких. То же наблюдается и у колониальных цаплевых птиц. Покинувшие гнёзда птенцы караваек, колпиков *Platalea leucorodia* и всех видов цапель некоторое время группируются у берегов водоёма в пределах гнездовой колонии, а затем, брошенные своими родителями, стайка за стайкой покидают родную колонию. Такой последовательный вылет молодых иногда растягивается на очень длительные сроки, исчисляющиеся месяцами. Так, по моим наблюдениям в 1946 г. в Астраханском заповеднике, первые стайки молодых караваек появились на море 16 июля, а вылет из колоний последних партий затянулся до 25 августа. Первые группы молодых квакв были замечены 2 июля, а некоторые птенцы оставались в гнёздах ещё до 4 сентября. На очень длительный период растягивается у птиц этих видов и отлёт их на зимовку. Особенно же резко бывает выражен перерыв между отдельными этапами вылета и отлёта молодых у птиц, имеющих две кладки яиц в год. Поневоле напрашивается предположение, не принадлежат ли наиболее поздние гнёзда птицам из наиболее поздних выводков предыдущих лет?

Стаи птиц, сложившиеся в основном ещё перед отлётом, сохраняются во всё время миграций и зимовки, вплоть до нового возвращения их к местам гнездования. Основной состав их остаётся неизменным до весны, если не считать естественной гибели птиц и случайного примыкания к стае одиночных особей того же вида. Формозов обратил внимание на порядок и чёткую сформированность утиных стай, которые прибывали на линьку в Наурзумский заповедник (Кустанайская область) или же следовали дальше к устью Волги. То же наблюдал и я на Волжском взморье. Утки начинают собираться там с конца июня, они прибывают отдельными хорошо оформленными стаями, в составе которых и залегают на линьку. К сожалению, методы отлова уток там таковы, что в один загон по большей части попадают утки из нескольких стай, принадлежащих к разным популяциям. Однако однород-

ность основного ядра линных стай удавалось установить даже при этих обстоятельствах. Прямым доказательством её служат факты групповых повторных поимок окольцованных там же ранее птиц, косвенным — данные анализов содержимого желудков уток. Состав механических примесей, содержавшихся в желудках, был, как правило, однородным у уток, отловленных в один загон, и различным у птиц из разных линных стай. Приморская зона дельты Волги чрезвычайно бедна «механическими» компонентами корма (необходимыми птицам для нормального пищеварения); в ней совершенно отсутствуют гравий и галька. Поэтому состав механических примесей говорит о сроках пребывания данной стаи в дельте Волги, а в некоторых случаях и о тех путях, по которым она следовала на линьку.

По окончании линьки стаи уток вскоре покидают дельту Волги и отлетают далее к югу, на места зимовки*. В течение всей зимы они сохраняют свою индивидуальность (как это описано выше) и весной в том же составе возвращаются к себе на родину.

Что же объединяет между собой птиц, составляющих одну стойкую группировку, которая большую часть года живёт общей стаей и сохраняет своё основное ядро в течение ряда лет? Первым условием её долговременного существования должны быть полная синхронность и значительное постоянство биологических ритмов у всех особей данной микропопуляции. Стаи молодых, как об этом уже говорилось, формируются из строго одновозрастных птиц, по мере перехода к самостоятельной жизни. Стайки взрослых состояются из особей, одновременно закончивших цикл размножения. Столь же общими для всей группировки могут быть сроки и других биологических явлений. Это видно из того, насколько дружно проходит линька у особей одной и той же стаи и как одновременно происходит у них развитие половых желёз. Однако на сроки биологических явлений очень влияет общее физиологическое состояние птицы и в первую очередь её упитанность. Поэтому для того, чтобы общность биологических ритмов сохранялась в стае от сезона к сезону, необходимо, чтобы все составляющие её особи обладали равной кондицией. Явление это действительно имеет место; зимующие и перелётные стаи нырковых уток, лысух и куликов, которые я наблюдал (1940) у берегов южного Каспия, состояли из особей примерно одинакового веса и равной упитанности. То же я могу констатировать на примере пролётных и линных уток в дельте Волги. Более слабые особи отделяются от своей стаи. Иногда они примыкают к другим стаям, но чаще объединяются с такими же отставшими птицами в небольшие группы, в составе которых и ведут свою дальнейшую

* Анализ сведений о зимних находках уток, окольцованных одновременно, дал весьма пёструю картину. Причина заключается в том, что в один день и даже в одном загоне ловятся утки из многих стай.

жизнь. Я предполагаю, что именно эти особи дают основное число случаев «абмиграции», нередко отмечаемых в литературе.

Для того чтобы такая микропопуляция могла сохраняться в течение ряда лет, необходимо, чтобы ритмы биологических явлений у составляющих её особей были строго постоянны из года в год или же изменялись у всех совершенно одинаково. Как известно из птицеводческой практики, индивидуальные ритмы размножения у птиц в условиях нормального содержания последних обладают значительным постоянством. Однако у молодых птиц, размножающихся первый раз, половой цикл начинается несколько позднее, чем у взрослых. Многолетние наблюдения Московского зоопарка показали, что индивидуальные сроки начала откладки яиц отдельными самками страуса эму *Dromi- celus novae-hollandiae* падают каждый год примерно на одни и те же числа. Также хорошо сохраняются год от года индивидуальные сроки других биологических явлений у птиц в природе. Об этом говорят мои наблюдения над линькой уток в дельте Волги. Период полной потери способности к полёту у утки невелик, он продолжается в среднем 10-15 дней. Только за этот срок она может быть поймана в сети. Весь же период, в течение которого Астраханский заповедник производил отлов линных уток, продолжался иногда более полутора месяцев. Поэтому степень совпадения сроков первичной поимки птиц при их кольцевании со сроками их вторичного отлова в следующие годы может иллюстрировать постоянство сроков линьки у одних и тех же особей. Данные эти приведены в таблице 3.

Таблица 3. Степень постоянства сроков отлова во время линьки в разные годы у одних и тех же особей кряквы *Anas platyrhynchos*

Через сколько лет пойманы	Разница в днях															Среднее	Число экз.
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	20	21		
1	12	19	11	8	8	10	3	—	1	—	—	1	3	—	—	2.9	76
2 и больше	1	3	6	—	4	—	—	—	3	1	—	—	—	1	1	5.2	20
Из групповых поимок	11	10	8	4	6	4	5	—	—	—	—	—	—	—	—	2.8	40

Как видно из данных таблицы 3, индивидуальные сроки линьки фиксированы очень точно. У крякв в случае их поимки через год после кольцевания разница в датах равняется в среднем 2.9 дня, при модальной цифре 1 день. В случае поимки через 2 года и более (до 7 лет) средняя разница в датах становится несколько больше, а именно 5.2 дня, в силу значительно бóльших крайних отклонений. Наиболее близкие даты мы имеем для крякв из групповых повторных поимок. У

них средняя разница в датах равняется 2.8 дня при наибольшем числе поимок, приходящихся на тот же день.

Хорошо известно, что влияние внешней среды, как, например, сильно уклоняющиеся от нормы условия погоды, необычайное обилие или, наоборот, острый недостаток основных кормов, вызывает заметные отклонения в сроках размножения, миграций и линьки птиц. Однако влияние это сказывается не на отдельных особях, а на всей микропопуляции, а потому и не должно нарушать её целостности. Описанные здесь стойкие группировки птиц имеют очень много общего с элементарными популяциями, установленными Н.В.Лебедевым (1946) для рыб, почему я считаю возможным употребление этого термина по отношению к птицам.

Существование элементарных популяций, кроме синхронности биологических ритмов, должно контролироваться также общностью других биологических явлений. Особи, составляющие элементарную популяцию, в течение всего года используют одно и то же жизненное пространство. Они гнездятся на ограниченной территории, в составе одной стаи совершают миграцию по одной пролётной дороге и проводят зиму в одном и том же месте. Несомненно, это должно повести к выработке у них некоторых навыков, общих для всей группы, но не свойственных другим группам данной популяции. Это может выражаться в некоторых мелких отличиях методов устройства гнезда, в специфических требованиях к гнездовому участку, в выборе определённых объектов питания, различных для разных сезонов, что обуславливает приуроченность их к кормовым условиям строго определённого характера и приводит к выработке специфических методов добычи корма. Иными словами, у каждой элементарной популяции, несомненно, должен выработаться свой стереотип поведения*, в некоторых деталях уклоняющийся от стереотипов других популяций. Иллюстрируем это несколькими яркими примерами.

Серые вороны *Corvus cornix*, населяющие небольшой по площади Дамчикский участок Астраханского заповедника, несколько различаются по своему образу жизни. Одни из них занимают узкую приморскую зону, в которой отсутствуют настоящие деревья. Гнездящиеся там вороны устраивают гнёзда на кустарниках или в «заломках» тростника, выстилая их метёлками тростника и шерстью енотовидных собак *Nyctereutes procyonoides*, обычных в этой зоне. Остальные три группы ворон строят гнёзда на деревьях, на высоте около 3 м от земли. Выстилкой обычно служат тонкие кусочки ивовой коры и луба. В непосредственной близости от кордона заповедника гнёзда ворон располагаются значительно выше, а в качестве подстилки в них встречаются

* По терминологии А.Н.Промптова.

тряпки, куски сетей и другие отбросы жилья. Столь же различно и питание ворон в разных зонах участка. На взморье они кормятся главным образом рыбой, а также разоряют гнёзда гусей и лысух. В центре участка вороны живут всё лето за счёт гнездовых колоний бакланов *Phalacrocorax carbo* и цапель. Они подбирают принесённую бакланами рыбу, таскают из гнёзд яйца и птенцов. Вороны из окрестностей кордона существуют главным образом за счёт кухонных отбросов. Наконец, вороны из верхней части участка вылетают на кормёжку в степь и на бахчи, где ловят жуков и вредят бахчевым культурам. Некоторые повадки ворон, населяющих Астраханский заповедник, настолько специфичны, что они могли выработаться только у птиц, в течение ряда лет живущих на этой территории. К числу таких навыков относятся методы их охоты на крупных птенцов бакланов и цапель, а также выклёвывание глаз у крупных сазанов, оставленных рыбаками в воде на кукане.

Смолин проследил чёткую дифференциацию методов добывания пищи у больших синиц *Parus major*, населяющих Москву. В условиях пригорода эти птицы добывают себе пищу как в посёлках, так и в саду и в лесах. Синички, живущие на окраинах города, кормятся почти исключительно на помойках и мусорных кучах. Наиболее специализированы методы добывания корма у птиц, обитающих в центральных районах Москвы, в которых асфальтированы не только улицы, но и дворы, а для отбросов служат закрытые железные ящики. Эта группа больших синиц приспособилась находить себе пищу на окнах и в форточках, где в зимнее время нередко хранятся продукты.

Условия, в которых проводят зиму птицы одного и того же вида, даже на смежных территориях бывают весьма различны. Так, например, кряквы в Муганской степи живут на солончаковых озёрах и лужах, где они питаются главным образом семенами солянок и имеют возможность кормиться круглые сутки. Кряквы, проводящие зиму на 50-100 км южнее, кормятся чаще всего на затопленных рисовых полях Ленкоранской низменности. Корм их здесь составляют семена и зелень водяных растений, а также нередко и водяные насекомые. Здесь утки кормятся только по ночам, а день для большей безопасности должны проводить на море.

Огромные стаи хохлатых чернетей, зимующие в заповеднике Кизил-агач, живут на тихих водах залива. Корм их составляют моллюски *Cardium edule*, которых птицы достают с небольшой глубины 1.5-2.0 м, собирая на песчаном или илистом дне. Утки того же вида, проводящие зиму у берегов северного Азербайджана и Дагестана, находятся в совершенно иных условиях. Стаи их держатся в море у каменистых кос, где зачастую бывает большое волнение. Питаются они исключительно моллюсками *Mytilaster lineatus*, которых им приходится доставать,

ныряя на глубину от 2 до 4 м и склёвывая с камней, к которым моллюски прикрепляются биссусом.

Столь же различны бывают экологические условия существования птиц на смежных участках пролётных путей. На первый взгляд трудно найти какую-нибудь существенную разницу между условиями линьки уток на разных участках Астраханского заповедника. Поэтому кажется несколько непонятным то постоянство, с которым стаи уток из года в год собираются на линьку в одни и те же участки и даже определённые култуки. На самом же деле эти различия есть, и они весьма существенны. Взморье Обжоровского (восточного) участка очень богато большими островами рогоза, в которых и скрываются стаи линных уток. На Дамчикском (западном) участке таких зарослей рогоза нет и не было, почему утки и линяют там только в тростниках. Различны и условия питания линных стай. В одних култуках утки кормятся почти исключительно листьями и корневищами валлиснерии *Vallisneria spiralis*, в других основным кормовым растением служит резуха, в третьих пронзённолиственный рдест *Potamogeton perfoliatus*, сусак *Butomus umbellatus* и т.д. Примеры эти показывают, насколько различны условия существования птиц во все периоды их жизни даже в пределах весьма ограниченных территорий. Аналогичных примеров можно было бы привести сколько угодно, но достаточно уже и этих, для того чтобы понять биологический смысл постоянства мест гнездования, зимовки и линьки для отдельных элементарных популяций. Строгая локализация этих территорий и постоянство пролётных дорог позволяют птицам вырабатывать ряд адаптивных навыков к условиям существования в определённом жизненном пространстве. С другой стороны, накопление этих навыков, общих для определённой элементарной популяции, способствует сохранению единства между её членами и строгому соблюдению ими уже освоенных мест гнездования, зимовки и постоянных пролётных дорог.

Об экологических руслах пролёта у птиц

Последний вопрос, поставленный мною, касается сущности пролётных дорог, постоянных для определённых элементарных популяций. Здесь я излагаю лишь некоторые основные положения, которые необходимы для правильного понимания сущности элементарных популяций.

В средней полосе нашего Союза стайки перелётных птиц во время весенних и осенних миграций можно встретить повсюду. Однако, вопреки существующему у некоторых орнитологов мнению, «диффузного», беспорядочного движения птиц так называемым широким фронтом не существует. Наоборот, существуют достаточно чётко локализованные дороги, довольно далеко отстоящие одна от другой. Тща-

тельные и многолетние исследования Птушенко (1937) в окрестностях Переяславского озера показали, что даже такие птицы, как, например, зяблик, для которых местная экологическая обстановка, казалось бы, представляет возможность движения сплошным, широким фронтом, и весной и осенью двигаются узкими струйками, отстоящими одна от другой на много километров.

Чем же объясняется существование таких локальных и строго соблюдаемых птицами пролётных дорог? Ведущая роль в формировании их принадлежит трофическому фактору. Пролётные дороги проходят по экологически наиболее благоприятным местам, в которых перелётные птицы во время остановок в пути могут находить себе достаточно корма и хорошие укрытия от хищников и непогоды. В некоторых случаях перелёт совершается по экологическому пунктиру (Промптов 1941), т.е. от одной остановки для кормёжки и отдыха до другой, пересекая по пути между ними без различия и кормные, и не кормные места. Так как требования, предъявляемые различными видами птиц к трофическим и защитным условиям местности, весьма различны, то и экологические русла их пролёта пролегают также различно. Необходимо отметить, что в некоторых случаях хорошо оформленные русла пролёта определяются и другими причинами. Среди них особенно важную роль играют воздушные течения, которые создают чётко локализованные воздушные трассы, например, вдоль гор Коннектикут (Северная Америка) и через Босфор (Гладков 1947).

У слабых летунов пролётные дороги весьма извилисты, т.к. они особенно строго следуют экологическим условиям ландшафта. Наоборот, у хороших летунов они более прямые, т.к. эти птицы нередко летят напрямик от одного благоприятного места к другому.

Особенно чётко бывают выражены русла пролёта у птиц, приспособленных к определённым, специфическим условиям существования, как, например, у водоплавающих птиц и куликов. В местностях с неблагоприятным ландшафтом, пересечение которых сопряжено со значительным риском, пролётные дороги концентрируются в немногих подходящих для жизни птиц местах. В результате на побережьях морей, в долинах рек, прорезающих пустынную местность, и тому подобных местах возникают мощные пролётные пути.

Таким образом, веер пролётных путей, постоянных для элементарных популяций, населяющих какую-либо местность, обуславливается наличием и расположением «экологических русел», которыми эти пути и определяются. Можно предполагать, что, совершая свой первый перелёт, стаи молодых птиц выбирают то или иное русло в значительной мере случайно. Однако случайность эта до некоторой степени ограничена теми сроками, в которые происходит отлёт и пролёт данной стаи. Отлёт у многих видов птиц растягивается на долгий срок, до месяца и

более. В силу чисто фенологических причин сами русла пролёта за это время сильно изменяют свою экологическую ценность. Поэтому для рано отлетающих популяций могут оказаться наиболее подходящими одни русла, а для отлетающих поздно — другие. Так, например, пролёт серых журавлей через Молого-Шекснинское междуречье в августе и сентябре проходил по совершенно различным путям. Изменяются по сезонам и пути пролёта утиных и гусиных стай в дельте Волги. Летом в период линьки наибольшее количество уток скапливается в култуках у самых берегов. Осенью места отдыха и кормёжки уток отодвигаются всё далее и далее в море, так что в октябре основная масса стай пролетает над авандельтой с востока на запад в расстоянии 15-25 км от берегов. Причиной этого смещения пролётного русла является постепенное выедание утками всей кормовой растительности в близких к берегу зонах взморья. Последующие сезонные миграции происходят по избранной раньше дороге. Можно предполагать, что в данном случае не малую роль играют навыки, приобретённые птицами при совершении ими первого перелёта. Биологическое значение их было подчёркнуто выше.

В заключение необходимо остановиться на вопросе о постоянстве путей перелёта у элементарных популяций, о котором много сказано выше. Причину этого постоянства я вижу в приобретении птицами ряда адаптивных навыков, облегчающих им существование в условиях привычной экологической обстановки. Навыки эти позволяют птицам оптимально использовать условия среды, предоставляемые им определённым, из года в год одним и тем же жизненным пространством. Таким образом, перелётные птицы жизненно связаны не с пролётным путём как с абстрактным географическим направлением, а с определённым комплексом экологических условий, которые определяют собой существование данного пути. Поэтому когда экологические условия становятся неблагоприятными для жизни птиц, то и направление их пролёта смещается от прежней дороги. То же относится и к местам зимовки, которые являются последними этапами пролётных путей. Изменение привычной экологической обстановки в неблагоприятную сторону вызывает перемещение зимующих птиц с их обычных зимних мест на новые, более подходящие для жизни.

В итоге постоянство мест зимовки и пролётных путей для элементарных популяций птиц обуславливается определённой внешней экологической обстановкой, которая способствует закреплению адаптивных навыков к определённым условиям существования.

Выводы

1. Основное ядро популяции птиц, населяющей определённый участок территории, постоянно. Популяция сокращается вследствие

гибели её членов и пополняется главным образом за счёт возвращения молодых птиц на места своего рождения.

2. У птиц в высокой степени развита индивидуальная привязанность к определённым местам зимовки.

3. Одни и те же особи птиц (по крайней мере, у некоторых видов) совершают свои сезонные миграции из года в год по одним и тем же путям. Некоторые определённые пункты на них фиксированы очень строго.

4. Среди популяции птиц, населяющих определённую географическую местность, существует ряд более мелких группировок, которые сохраняются во все сезоны в течение нескольких лет.

5. Каждая микропопуляция имеет определённые пролётные дороги и проводит зиму каждый год в одних и тех же местах.

6. Описанные здесь стойкие группировки птиц имеют много общего с элементарными популяциями, описанными Н.В.Лебедевым для рыб, почему возможно применение этого термина по отношению к птицам.

7. Особи, входящие в состав элементарной популяции, имеют синхронные биологические ритмы и сходны по своему физиологическому состоянию (вес и упитанность).

8. Существование элементарных популяций приводит к выработке специфического для каждой из них стереотипа поведения.

9. Постоянство мест зимовок и пролётных путей у элементарных популяций обуславливается определённой внешней экологической обстановкой, которая способствует закреплению адаптивных навыков к определённым условиям существования.

Литература

- Васьков А. 1858. Об уменьшении дичи: Мнение охотника Костромской губернии // *Журн. охоты* 1.
- Гладков Н.А. 1947. Влияние воздушных течений на направление пролётного пути птиц // *Природа* 3.
- Дементьев Г.П. 1940. *Руководство по зоологии: Птицы*. М.
- Исаков Ю.А. 1940. Экология зимовки водоплавающих птиц на южном Каспии // *Тр. Заповедника Гассан-Кули* 1.
- Исаков Ю.А., Крумина М.К., Распопов М.П. 1947. Материалы по экологии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus* L.) на озере Киево Московской области // *Очерки природы Подмосковья и Московской области*. М.: 104-187.
- Исаков Ю.А., Сазонова О.Н. 1947. Холода на птичьих зимовках Каспийского моря в 1940 г. // *Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам* 9.
- Карпов В.В., Паровщиков В.Я. 1941. Пеструшка или пёстрая мухоловка // *Природа и соц. хоз-во* 8, 2.
- Лебедев Н.В. 1946. Элементарные популяции у рыб // *Зоол. журн.* 25, 2.
- Промштов А.Н. 1941. *Сезонные миграции птиц*. М.
- Птушенко Е.С. 1937. Наблюдения над миграциями птиц в окрестностях Плещеева озера в 1931-1935 гг. // *Учён. зап. Моск. ун-та* 11.

- Ромашова А.Т. 1940. Биоценотические взаимоотношения в гнездовых колониях цаплевых Астраханского заповедника // *Тр. Астраханского заповедника* **3**.
- Baldwin S.P. 1921. Recent return from trapping and banding birds // *Auk* **38**.
- Gillieaux E., Dupond Ch. 1940. Stabilité des oiseaux migrateurs paléarctiques dans leur quartiers d'hiver // *Gerfaut* **29**, 3.
- Grote H. 1937. Neue Beiträge zur Kenntnis des Paläarktischen Zugvögel in Africa // *Mitt. Zool. Mus. Berlin*.
- Kobylnski von. 1932. Kehrt der Kranich zu seiner alten Brutstätte zurück? // *Deutsche Jäger-Zeitung* **99**, 54.
- Praed M., Thomson L. 1941. Ringing of duck at British decoys for the Wildfowl Inquiry Committee // *Factors Affect. the Gen. Status of Wild Geese and Wild Duck* **1**.
- Rüppell W., Schifferli A. 1939. Versuche über Winter-Ortstreue an *Larus ridibundus* und *Fulica atra* im 1935 // *J. Ornithol.* **2**.
- Schenk J. 1923-1924. Bericht über die Ungarischen Vogelberingungen im Jahre 1923 // *Aquila* **30/31**.
- Schifferli A. 1937. Ergebnisse der schweizerischer Bläshuhnberingung // *Ornithol. Beob.* **34**.
- Schulz H. 1940. Die Sturmmöve (*Larus c. canus* L.) // *Niederelbe Mitt.* **5**.
- Schuster L. 1940. Langjährige Wiederkehr eines Mäusebussards (*Buteo b. buteo*) an denselben Ueberwinterungsplatz // *Vogelzug* **2**, 2.
- Weigold 1913. IV Jahresberichte der Vogelwarte Helgoland. 1912 // *J. Ornithol.* **1**.

