ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2008
XVII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

445

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 445

СОДЕРЖАНИЕ

1531-1533 Фаунистические находки в таёжной зоне Предуралья. В.В.МОРОЗОВ

1533-1534 Нахождение сибирской завирушки *Prunella montanella* в Тарбагатае. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, С.С.ШМЫГАЛЁВ

1534-1536 Новые материалы о белоножке *Enicurus scouleri*. Р.Р.БУДРИС

1537-1538 Новые данные по биологии белоножки *Enicurus scouleri*. В.Н.ГУРОВ, Е.Н.ПАНОВ

1538-1539 Первые случаи гнездования желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* в Калининграде и его окрестностях. Е.Л.ЛЫКОВ, Г.В.ГРИШАНОВ

1540-1554 Биоэнергетика тетеревиных птиц Tetraonidae в зимний период. Р.Л.ПОТАПОВ

1554-1555 Организация выводков у юрка *Fringilla montifringilla*. М.В.ГАВРИЛО

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

© Русский орнитологический журнал, 2008
Дата опубликования:24 ноября 2008

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XVII
Express-issue

2008 № 445

CONTENTS

1531-1533 Avifaunistical news from taiga of the Preduralie. V.V.MOROZOV

1533-1534 Sighting of the Siberian accentor *Prunella montanella* in Tarbagatai. N.N.BEREZOVIKOV, S.S.SHMYGALEV

1534-1536 New data on the little forktail *Enicurus scouleri*. R.R.BUDRIS

1537-1538 New data on biology of the little forktail *Enicurus scouleri*. V.N.GUROV, E.N.PANOV

1538-1539 First breeding records of the yellow-headed wagtail *Motacilla citreola* in Kaliningrad city and its suburb. E.L.LYKOV, G.V.GRISHANOV

1540-1554 Bioenergetics of the tetraonid birds in winter. R.L.POTAPOV

1554-1555 Brood organization in the brambling *Fringilla montifringilla*. M.V.GAVRILO

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2008

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1531-1533*

Фаунистические находки в таёжной зоне Предуралья

В.В.Морозов

Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы,
усадьба Знаменское-Садки, Москва, 117628, Россия. E-mail: piskulka@mtu-net.ru

Поступила в редакцию 12 октября 2008

По сравнению с орнитофауной тундры фауна птиц тайги Предуралья, в особенности подзон северной и крайнесеверной тайги, изучена значительно слабее, что отчётливо прослеживается при знакомстве с последними авифаунистическими сводками по птицам европейского Северо-Востока России (Естафьев 1995, 1999). Поэтому даже кратковременные работы в названных подзонах приносят новости о распространении птиц в данном регионе.

Porzana porzana. Считается, что северная граница ареала погоныша на северо-востоке европейской части России проходит по долинам рек Сысолы и Вычегды к верховьям Ижмы и Печоры и к Уралу под 61° с.ш. Залёт зарегистрирован в окрестностях Ухты (Кочанов 1995; Естафьев 1999). Однако оказалось, что погоныш обитает значительно севернее. Около города Печоры, к северу от железнодорожного вокзала, на большом переходном болоте с хорошо выраженным грядово-мочажинным комплексом ночью с 12 на 13 июля 2008 отмечены 3 токовавших самца. Птицы держались неподалёку друг от друга на сырых густотравных осоково-сфагновых участках с отдельными маленькими берёзками. При попытке вспугивания погоныши спасались бегством, но своих индивидуальных территорий не покидали. Место, где обнаружены погоныши, находится более чем на 4° севернее долины Вычегды по широте и на 350 км северо-восточнее Ухты.

Numenius arquata. Наиболее северные пункты гнездования этого вида на европейском Северо-Востоке – верховья Мезени, устье реки Цильмы, окрестности г. Печоры и устье Щугора (Естафьев 1995). Село Усть-Цильма и г. Печора находятся в подзоне крайнесеверной тайги. Залёты этих кроншнепов отмечены на реке Большой Сыне и в окрестностях Воркуты (Естафьев 1995, 1999). Мною гнездившиеся большие кроншнепы обнаружены несколько севернее Печоры и Усть-Цильмы – в окрестностях г. Усинска. Сильно беспокоившуюся пару я наблюдал 13 июля 2008 на переходном осоково-пушициевом (травяном) болоте возле города. Кроншнепы кружили с тревожными криками вокруг людей, проходивших по дороге, проложенной по кромке болота, и атако-

вали летавшего над болотом вóрона *Corvus corax*. Подобное поведение свидетельствовало о наличии у них птенцов.

Указание на встречи токовавших больших кроншнепов в окрестностях станции Хановей в 30 км южнее Воркуты сделано на основе опросных данных (Естафьев 1995). За более чем 25 лет работ в южных тундрах окрестностей Воркуты мною всего лишь дважды зарегистрированы залёты больших кроншнепов в пределы тундровой зоны – 21 мая 1988 и 11 июня 1993 (Морозов 1997). Я полагаю, что корреспондент А.А.Естафьева допустил ошибку в определении вида, приняв наблюдавшихся им средних кроншнепов *Numenius phaeopus*, обычных в районе Воркуты, за больших кроншнепов.

Limosa limosa. В тайге Предуралья северную границу распространения большого веретенника проводят по долине реки Вычегды на широте Сыктывкара и села Усть-Кулом (примерно 61°50´ с.ш.). Две встречи, вероятно, пролётных птиц известны чуть севернее, между Сыктывкаром и устьем реки Выми (Естафьев 1995, 1999).

Мною большие веретенники встречены 13 июля 2008 возле города Печоры на том же болоте, что и погоныши. Пара и одиночный самец активно беспокоились на участке болота с хорошо выраженным грядово-мочажинным комплексом и многочисленными окнами открытой воды. Птицы летали с беспокойными криками вокруг человека и даже периодически пикировали над его головой. При удалении от этого участка они успокаивались, присаживались на гряды или верхушки сухих сосен, а при повторных приближениях вновь начинали тревожиться и атаковать наблюдателя. Поведение веретенников говорило о том, что они, несомненно, гнездились там и имели нелётных птенцов. Данное место наблюдения больших веретенников находится севернее 65° с.ш. и отстоит от наиболее северных из ранее известных мест гнездования на 450-500 км.

Larus heuglini. На карте распространения этого вида на северо-востоке европейской части России южную границу его области гнездования проводят по югу лесотундры, для таёжной зоны указаны только летние встречи неразмножающихся птиц (Минеев 1999). Между тем, 13 июля 2008 в окрестностях г. Печоры на грядово-мочажинном переходном болоте среди многочисленных беспокоившихся возле крупных птенцов сизых чаек *Larus canus* было несколько (не менее 7 пар) халеев, которые, так же как и сизые чайки, демонстрировали поведение, свидетельствовавшее о наличии у них птенцов. Халеи с тревожными криками кружили вокруг наблюдателя в пределах определённого участка болота, где располагалась смешанная колония обоих видов чаек, прекращая тревожиться после удаления от этого места. Они, как и сизые чайки, рассаживались на топком пушициево-сфагновом участке с многочисленными мочажинами и окнами открытой воды, вероятно,

поблизости от прятавшихся в траве птенцов. Гнёзда, по всей видимости, располагались на грядах, поросших морошкой, ерником и кассандрой с отдельными низкими соснами. Несколько уже оставленных птенцами гнездовых построек сизых чаек удалось обнаружить, хотя гнёзда халеев не попались. Тем не менее, я полагаю, что имел дело с гнездившимися птицами. Окраска мантии крыльев этих чаек была темнее, чем у сизых и не отличалась от окраски мантии халеев, гнездящихся на Югорском полуострове, востоке Большеземельской тундры и Ямале. По данному признаку наблюдавшиеся чайки были типичными *Larus heuglini* Bree, 1876.

Литература

Естафьев А.А. 1995. Отряд Charadriiformes, ржанкообразные // *Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. I, ч. 1.* СПб.: 177-304.

Естафьев А.А. (ред.). 1999. *Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. I, ч. 2.* СПб.: 1- 290.

Кочанов С.К. 1995. Род *Porzana*, погоныши // *Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. I, ч. 1.* СПб.: 175.

Минеев Ю.Н. 1999. *Larus argentatus*, серебристая чайка // *Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. I, ч. 2.* СПб.: 17-24.

Морозов В.В. 1997. К фауне и распространению птиц в Большеземельской тундре и на Югорском полуострове // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург: 110-116.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1533-1534*

Нахождение сибирской завирушки *Prunella montanella* в Тарбагатае

Н.Н.Березовиков[1)], С.С.Шмыгалёв[2)]

[1)] Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: berezovikov_n@mail.ru
[2)] Питомник соколов «Сункар», Алматы, 050060, Казахстан

Поступила в редакцию 28 сентября 2008

Для Казахстана известны редкие встречи сибирской завирушки *Prunella montanella* во время осенних и весенних миграций, относящиеся в основном к северным (Брагин, Брагина 2002; Моисеев 2006), центральным (Ленхольд 2002; Хроков и др. 1977) и восточным (Гаврилов 1972; Березовиков и др. 2007) регионам. Большинство встреч приходится на март и октябрь-ноябрь, при этом в ноябре эти завирушки

летят уже в условиях ранней зимы. Известен случай добычи одной птицы зимой, а именно, 25 января 1970 в пойме реки Нуры около посёлка Кургальджино (Хроков и др. 1977). Для Тарбагатая и Алакольской котловины до последнего времени встреч *P. montanella* известно не было. В связи с этим представляет интерес факт нахождения сибирской завирушки в южных предгорьях Тарбагатая. 13 ноября 1999 в селе Карабута (46°53´ с.ш., 82°35´ в.д., 700 м н.у.м.) в паутинную сеть, установленную в бурьяннике среди огорода, отловлен взрослый самец (длина крыла 74 мм). Птица была в ярком осеннем наряде со светлым горлом и охристой окраской головы.

Литература

Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В., Егоров В.А. 2007. Воробьиные птицы поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 2 // *Рус. орнитол. журн.* **16** (372): 1063-1094.

Брагин Е.А., Брагина Т.М. 2002. *Фауна Наурзумского заповедника. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие (аннотированные списки).* Костанай: 1-56.

Гаврилов Э.И. 1972. Семейство Завирушковые – Prunellidae // *Птицы Казахстана.* Алма-Ата, **4**: 334-364.

Ленхольд В. 2002. Горная завирушка *Prunella montanella* в окрестностях Караганды // *Рус. орнитол. журн.* **11** (201): 977-978.

Моисеев А.П. 2006. Отлов сибирской чечевицы *Carpodacus roseus* и сибирской завирушки *Prunella montanella* в Северном Казахстане // *Рус. орнитол. журн.* **15** (328): 802-803.

Хроков В.В., Моисеев А.П., Москалёв А.Г. 1977. О новых и редких птицах Кургальджинского заповедника // *Миграции птиц в Азии.* Новосибирск: 212-215.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1534-1536*

Новые материалы о белоножке *Enicurus scouleri*

Р.Р.Будрис

*Второе издание. Первая публикация в 1982**

Наблюдения проводили летом 1979 г. в ущелье речки Артучь, в Фанских горах. Часть материала была собрана в 1976 г. на Западном Памире, в ущелье ручья Шарипдара (Шугнанский хребет). В Фанских горах три пары белоножек *Enicurus scouleri* занимали участки, не

* Будрис Р.Р. 1982. Новые материалы о белоножке // *Орнитология* **17**: 176-177.

имевшие общих границ. Они были расположены на очень крутых участках ручья, заваленных крупными обломками скал, на высотах от 1900 до 2300 м н.у.м. Участки обитания белоножек занимали от 200 до 500 м вдоль ручья.

Гнездо белоножек мы нашли 2 мая 1979 на высоте 2000 м н.у.м. Оно располагалось на небольшом карнизе в глубокой щели между огромными валунами. Вход в щель закрывали слабые струйки падающей воды, которые всё усиливались, поскольку вода в ручье с каждым днём прибывала. Судя по литературным данным, белоножки довольно часто устраивают свои гнёзда в подобных местах (Bates, Lowther 1962; Гуров, Панов 1974). Наружные стенки гнезда были построены из зелёного мха. Таким же мхом была покрыта и поверхность камней в щели. В гнезде находились 4 птенца 5-6-дневного возраста. Их интенсивно кормили обе взрослые птицы. Корм они собирали на выступавших из воды камнях выше и ниже гнезда. Иногда белоножки зависали в воздухе перед водопадами. Очень редко они гонялись за пролетавшими насекомыми или залетали на сухие склоны. Птенцы покинули гнездо между 9 и 13 мая. Несколько дней они держались недалеко от гнезда, а потом откочевали на 1-1.5 км вниз по ручью.

После вылета птенцов взрослые птицы остались на своём участке и часто посещали гнездо. Иногда они садились у его входа, одна птица залетала внутрь, потом подлетала к оставшейся снаружи, как бы заманивая её в гнездо. Несколько раз мы наблюдали, как белоножки облетали свой участок вдоль ручья, держась очень близко друг от друга. С 10 июня одна взрослая птица всё дольше оставалась в гнезде, покидая его лишь на короткое время. 14 июня мы наблюдали спаривание белоножек. Из-за высокой воды в бурном ручье добраться до гнезда не было возможности. Через две недели обе белоножки уже кормили птенцов второго выводка. Гнездо птенцы оставили в середине июля. Точного их количества определить не удалось, но 17 июля мы наблюдали 3 слётков близко от гнезда. Таким образом, пара белоножек успешно вырастила два выводка птенцов и скорее всего в одном и том же гнезде. Надо отметить, что первый репродуктивный цикл начался довольно рано.

В Памиро-Алае 26 мая было осмотрено гнездо белоножек с 3 отложенными яйцами. В другом гнезде 9 июня находились птенцы в возрасте примерно 8 дней (Малышевский 1974). В Западном Памире гнездо с 1-2-дневными птенцами обнаружено 18 мая (Гуров, Панов 1974). В описываемом нами случае яйца должны были быть отложены уже в середине апреля. Судя по литературным данным, такие сроки размножения белоножки известны из более южных частей ареала (Paludan 1959; Bates, Lowther 1962). Каких либо сведений о наличие второго репродуктивного цикла в сезон у этого вида в литературе нет.

Вторая кладка в данном случае может быть исключением из правила, обусловленным ранним началом размножения.

Летом 1976 г. в Западном Памире мы отметили интересную черту в поведении белоножки. Одна из птиц, скорее всего самец, бóльшую часть дня проводила на участке, расположенном за 1.5 км от собственно гнездового участка, где в это время вторая белоножка кормила птенцов, а потом и слётков. Территория, занятая парой белоножек, состояла как бы из двух частей. В Фанских горах в конце мая и в течение всего июня мы постоянно наблюдали двух, казалось бы, одиноких взрослых белоножек на разных участках. Птицы только кормились или отдыхали в затенённых нишах между камнями. По нашим предположениям, это были самцы, почти не участвовавшие в выкармливании птенцов. Они находились на частях своих территорий, отдалённых от гнездовых участков, которые занимали небольшие боковые притоки ручья Артучь. Учёт молодых белоножек по всей длине этого ручья от высоты 2900 м до первых кишлаков, расположенных на высоте 1800 м н.у.м., в середине июля показал, что в исследованном районе, кроме вышеописанной, была по меньшей мере ещё одна пара белоножек, успешно выведшая птенцов.

В соседних ущельях Чапдары, Бодханы, Сурхоба и в верховьях речки Пасруд в местах, очень схожих с участками обитания рассматриваемого вида по Артучи, мы белоножек не обнаружили. Были совершены экскурсии по большинству ущелий Фанских гор. Нигде более белоножки не были отмечены. По нашим данным, эти птицы в Фанах очень малочисленны.

Литература

Гуров Б.Н., Панов Е.Н. 1974. Новые данные по биологии белоножки // *Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф.* М., **2**.

Малышевский Р.И. 1974. К гнездованию белоножки в Таджикской ССР // *Орнитология* **11**.

Bates R.S.R., Lowther E.H.N. 1962. *Breeding Birds of Kashmir*. London.

Paludan K. 1959. On the Birds of Afghanistan // *Videnkabeloge Meddelelsev* **122**.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1537-1538*

Новые данные по биологии белоножки *Enicurus scouleri*

В.Н.Гуров, Е.Н.Панов

*Второе издание. Первая публикация в 1974**

18 мая 1972 на одном из небольших притоков реки Калаихумб (близ посёлка того же названия, Дарвазский хребет) нами было найдено гнездо белоножки *Enicurus scouleri* с 3 птенцами в возрасте 1-2 дней. Гнездо располагалось на сухом каменистом обрыве в 3 м от уровня горного потока. Выстроено гнездо в неглубокой вертикальной расселине между двумя кусками монолита, а дно его покоилось на полу ниши, образованном влажной земляной пробкой. Глубина ниши не превышает 20 см, так что гнездо хорошо видно снаружи и вполне доступно. Ширина (110 мм) лишь немного превышает высоту (105 мм). Лоток глубокий (55 мм при диаметре 60 мм). Массивные стенки (толщиной до 30 мм) сделаны из сухого мха, слегка отсыревшего в самом основании гнезда. Изнутри гнездо выстлано сухими травинками, поверх которых положены сухие листья. Эта выстилка заметно не достигает верхнего края гнезда.

Кожа птенцов розовая, зев жёлтый с голубоватым оттенком на верхнем нёбе, клюв грязно-розовый с чёрным кончиком, боковые валики бледно-жёлтые, лапы розовые. Серый эмбриональный пух длиной около 12-13 мм имеется на надглазничной, затылочной, плечевой, спинной и локтевой пуховых птерилиях.

Самка большую часть времени сидит на птенцах, так что кормит их в основном самец. Он же выносит помёт из гнезда. Основной корм – личинки подёнок и веснянок, которых птицы ловят на мелководье и убивают ударом клюва о камень.

Второе гнездо белоножки, которое оказалось совершенно недоступным, было выстроено под огромным валуном, лежащим посреди стремительного горного потока (река Шарипдара – приток реки Гунт, близ пос. Барсем, в 15 км от г. Хорога). Очевидно, гнездо находилось в одном из наклонных «карманов», расположенных между трещинами валуна таким образом, что они предохранены от прямого попадания водяных струй, пронизывающих всю систему этих трещин. Самец и самка, кормившие птенцов, часто залетали в гнездо сверху, сквозь тонкий слой струящейся воды, а вылетали с другой стороны, из-под валуна.

---

* Гуров В.Н., Панов Е.Н. 1974. Новые данные по биологии белоножки // *Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф.* М., **2**: 99-101.

Эти наблюдения были сделаны 1 июня, а 25 июля хорошо летающие молодые держались в районе гнезда. Обе взрослые ещё кормили их, хотя молодые уже делали попытки кормиться самостоятельно.

Взрослые белоножки кормятся или на тихих закраинах горной реки – у самой кромки воды и, реже, среди влажной травянистой растительности, или же посреди потока – стоя на камне, через который несётся вода. Иногда белоножка зависает в воздухе около водопада, часто трепеща крыльями, и выклёвывает добычу из воды на лету. Передвигаются белоножки шагом (а не прыжками), то и дело широко разворачивая хвост и потряхивая им наподобие трясогузок. Единственный звуковой сигнал, который нам приходилось слышать – это очень высокий звенящий свист, слышимый довольно далеко, несмотря на оглушающий рёв горной реки.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1538-1539*

Первые случаи гнездования желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* в Калининграде и его окрестностях

Е.Л.Лыков[1)], Г.В.Гришанов[2)]

[1)] Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет Московского государственного университета, Ленинские горы, Москва, 119992, Россия
[2)] Российский государственный университет им. И.Канта, ул. Университетская, д. 2, Калининград, 236040, Россия

Поступила в редакцию 16 ноября 2008

В первый раз желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* в период гнездования на территории Калининградской области обнаружена 21 апреля 2004 на сыром, местами заболоченном участке луга в устье реки Преголи. Последовательно было встречено 4 самца на расстоянии 100-150 м друг от друга, но при более поздних наблюдениях птицы в этом месте не отмечены (Гришанов 2006).

В 2005-2006 годах впервые было доказано гнездование желтоголовой трясогузки в Калининградской области и получена первая информация о возможном гнездовании вида в пределах города Калининграда. Все случаи гнездования отмечены в лугоболотной низине устья Преголи у посёлка Шоссейный Гурьевского городского округа. По административно-территориальному делению одна часть территории относится к Калининграду, другая – к Гурьевскому городскому округу.

На территории последнего найдены два жилых гнезда примерно в 400 м от границы с городом.

Первое гнездо найдено 15 июня 2005. В нём находилось 3 птенца в возрасте 4 дней. Гнездо размещалось на сухом участке луга, на земле, в ямке, прикрытой сухой травой, под куртиной злака. Гнездо было сделано из сухой травы, лоток выстлан шерстью. Размеры гнезда, см: диаметр гнезда 11, диаметр лотка 6.5-7, глубина лотка 4.

Второе гнездо обнаружено 5 июня 2006 в 100-120 м от прошлогоднего. Оно размещалась на земле в ямке среди травы (злаки и лютик едкий). Гнездо было укрыто сухим пластом травы. Строительный материал сходен с материалом первого гнезда. Размеры, см: диаметр гнезда 10.5, диаметр лотка 6.5, глубина лотка 4. В гнезде находилось два 7-дневных птенца. Кроме того, в 2006 г. в ближайших окрестностях отмечены ещё две пары желтоголовых трясогузок с гнездовым поведением, причем одна из них на территории, административно относящейся к городу Калининграду.

В 2008 году гнездование желтоголовой трясогузки находками гнезд не подтверждено, хотя 16 июня мы обнаружили 3 самцов, два из которых держались у Шоссейного и один – в границах Калининграда.

По-видимому, появление желтоголовой трясогузки на гнездовании в Калининградской области является продолжением процесса расселения вида в западном направлении (Рогачёва, Сыроечковский 2003; Фёдоров, Манухов 2003; Яблоков 2004) и заполнения «внутриареальных пустот» в Прибалтике.

Литература

Гришанов Г.В. 2006. Новые гнездящиеся виды птиц на территории Калининградской области // *Орнитология* **33**: 166-168.

Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е. (ред.). 2003. *Атлас гнездящихся птиц Европы Евронейского совета по учетам птиц.* [Хагемайер В.Дж.М., Блейер М.Дж. (ред.) 1997]. Сокращенная версия текстовой части на русском языке. М.: 1-338.

Фёдоров В.А., Манухов А.В. 2003. Новые случаи гнездования желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* в окрестностях Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **12** (245): 1350-1351.

Яблоков М.С. 2004. Желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* – новый гнездящийся вид Псковской области // *Рус. орнитол. журн.* **260**: 413-415.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1540-1554*

Биоэнергетика тетеревиных птиц Tetraonidae в зимний период

Р.Л.Потапов

*Второе издание. Первая публикация в 1982**

В процессе изучения зимней экологии тетеревиных птиц Европейского Севера (1964-1970) было обращено внимание на ряд особенностей их жизни в этот период, делавших возможным определение суточных бюджетов энергии (*DEB)* в природе (до этого все измерения проводились на птицах в условиях клеточного или вольерного содержания). Задачу облегчали следующие обстоятельства: 1) высокая степень оседлости большинства особей тетеревиных птиц в зимний сезон; 2) их малая подвижность и пребывание бóльшую часть суток в подснежной камере; 3) относительная лёгкость сбора экскрементов в снегу и наличие возможности собирать всё суточное количество экскрементов отдельной особи; 4) крайнее однообразие зимней диеты. Кроме того, большое количество данных, полученных при обработке промысловой добычи, позволило построить довольно точные кривые динамики массы тела в течение зимы для каждого вида.

С использованием этих особенностей была разработана методика для определения *DEB* ряда видов тетеревиных птиц в природе, что вскоре дало возможность вместе с привлечённым к этим исследованиям А.В.Андреевым, бывшим тогда студентом-дипломантом Ленинградского университета, опубликовать первую работу по зимней биоэнергетике полевого тетерева *Lyrurus tetrix* (Потапов, Андреев 1973). В дальнейшем был продолжен сбор фактического материала на эту тему, причём для повышения точности результатов особое внимание уделялось разработке различных способов определения энергетического бюджета тетеревиных птиц.

Особенно перспективным оказалось определение *DEB* по времени, затрачиваемому птицами на различные виды активности, т.е. по суточному бюджету времени *(DTB)*. Эта задача стала возможной благодаря определению энергетической стоимости отдельных типов активности и разработке соответствующих коэффициентов (Дольник 1980). В это же время А.В.Андреев уже самостоятельно развернул аналогичные исследования в одном из наиболее суровых по климату мест обитания лесных тетеревиных птиц – в бассейне реки Колымы, где полу-

* Потапов Р.Л. 1982. Биоэнергетика тетеревиных птиц (Tetraonidae) в зимний период // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **113**: 57-67.

чил ряд уникальных данных, обобщённых им в недавно опубликованной сводке (Андреев 1980). Примерно в этот же период аналогичные работы стали проводиться и в Северной Америке, а также в Великобритании (McBee, West 1969; Moss 1968, 1973; Moss, Parkinson 1972; West 1972; и др.), и к настоящему времени мы уже располагаем фактическим материалом, достаточным для воссоздания общей картины зимней биоэнергетики тетеревиных птиц.

Настоящее сообщение посвящено результатам изучения зимней биоэнергетики тетеревиных птиц Европейского Севера: рябчика *Bonasa bonasia*, глухаря *Tetrao urogallus*, белой куропатки *Lagopus lagopus* и полевого тетерева *Lyrurus tetrix*,– а также общей оценке полученных результатов с эволюционной точки зрения. Автор статьи выражает особую признательность В.Р.Дольнику за активную консультативную помощь и постоянную стимуляцию проведения исследований в данном направлении.

Методики изучения суточного бюджета энергии *(DEB)* тетеревиных птиц в природе

Первоначально методика строилась на выяснении основных компонентов, позволяющих вычислить ежедневное потребление энергии тетеревиной птицей. Компоненты эти следующие.

1. Общее количество корма, потребляемого птицей за сутки и его энергетическая стоимость, т.е. так называемая «большая энергия» *(GE)*. Определение суточного рациона – самая трудная задача во всей работе. До сих пор оно осуществлялось отстрелом птиц, особенно в тот момент, когда птица уходит на ночёвку под снег. Как показали длительные полевые наблюдения, большинство тетеревиных птиц в условиях достаточно суровой зимы (температуры воздуха минус 20°С и ниже) может проводить под снегом до 23 ч в сутки, ограничиваясь либо одной утренней кормёжкой, либо выходя второй раз вечером. Нередко птицы кормятся всё светлое время дня с небольшим перерывом посередине. В любом случае, уходя на ночёвку под снег, птица имеет в зобу то количество корма, которого должно хватить до следующей кормёжки. Наблюдения в природе показывают, что в большинстве случаев этот корм полностью расходуется к моменту выхода на утреннюю кормёжку. Зная количество этого корма, достаточного для данного отрезка времени, и предполагая, что потребность в корме в течение суток более-менее равномерна (кишечник тетеревиных птиц работает зимой непрерывно, в особенности слепые кишки), можно экстраполировать эту потребность на все сутки (Лобачёв, Щербаков 1936; Семёнов-Тян-Шанский 1959). Количество корма в зобу при уходе на ночёвку может быть определено только путём отстрела или отлова птицы. Энергия корма определяется его прямым калориметрированием. Недостатки

этого метода: необходимость отстрела птиц, что нежелательно и не всегда возможно, а также необязательное расходование корма к утру, что в единичных случаях обнаружено мною у *Tetrao urogallus*.

2. Суточное количество экскрементов и их калорийность, дающие величину экскреторной энергии *(EE)*.

Определяется сбором экскрементов как тонкого, так и слепого отделов кишечника в подснежных камерах, на местах отдыха и кормёжек. Напомним, что экскременты тетеревиных птиц выделяются в виде твёрдых, цилиндрической формы «колбасок», представляющих собой главным образом спрессованную в прямой кишке клетчатку, прошедшую весь пищеварительный тракт и миновавшую входные отверстия слепых кишок, а также в виде полужидкого, вязкого вещества желтовато-коричневого цвета. Последнее выделяется слепыми кишками, как правило, раз в сутки, в момент оставления места ночлега.

Время пребывания птиц в камерах определялось поначалу только прямыми наблюдениями. Впоследствии эти наблюдения, полученные в достаточном числе, позволили установить, что скорость выделения твёрдых экскрементов зимой примерно одна и та же у всех видов тетеревиных птиц, независимо от времени суток и температуры окружающей среды, составляя в среднем 11-12 мин на 1 «колбаску». Это дало возможность, во-первых, по одной пробе экскрементов данной особи установить их суточное количество, учитывая, что в сутки в среднем выделяется 120 «колбасок». Проверка этого факта проводилась неоднократно, особенно в тех случаях, когда птица пребывала в одном месте более суток и удавалось собрать всё суточное количество экскрементов. Указания на то, что в ночное время скорость выделения твёрдых экскрементов замедляется (West 1972), нашими данными пока не подтвердилось. При наблюдениях в природе следует учитывать, что экскременты слепых кишок, если они оказываются в подснежной камере или около неё, как правило, указывают на то, что птица покинула место ночёвки утром, в спокойном состоянии. Отсутствие таких экскрементов говорит о том, что камера эта – либо место дневного отдыха, либо покинута птицей внезапно.

Калорийность экскрементов также определялась прямым калориметрированием. Накопившиеся данные позволяют установить, что калорийность основных зимних кормов тетеревиных птиц примерно одна и та же и варьирует в сравнительно небольших пределах – 4.4-5.6 ккал/г. То же самое относится и к калорийности твёрдых экскрементов (4.8-5.1 ккал/г). В то же время калорийность экскрементов слепых кишок менее постоянна и зависит от вида птицы, географического положения местности, определяющей степень суровости зимы.

Как показали специальные биохимические анализы, выполненные по нашей просьбе, экскременты слепого кишечника содержат ряд хо-

рошо усваиваемых веществ, прежде всего свободные жирные кислоты, но чем суровее условия зимы, том более полно усваиваются они птицей, а следовательно, тем меньше становится и масса, и калорийность этих экскрементов.

Узнав таким образом общую энергию, поступившую в организм птицы, и экскреторную энергию, мы легко устанавливаем величину метаболизированной энергии *(ME)* по простой формуле:

$$ME = GE - EE$$

Отсюда уже по следующей формуле легко определить *DEB:*

$$DEB = ME + mE_1,$$

где m – суточное изменение массы тела, а E_1 – калорический эквивалент 1 г этой массы.

Оценивая возможности этого метода, мы видим, что наиболее уязвимое его место – определение величины суточного рациона и отсюда величины *GE*, поэтому крайне важно разработать эффективные методы определения коэффициента усвоения пищи *(MEC)*. Значение последнего даёт возможность определения *GE* только по экскреторной энергии по формуле:

$$GE = \frac{EE}{1 - MEC} \cdot 100$$

Экскреторная же энергия, как мы видели, определяется наиболее точно.

Для определения *MEC* наметились две возможности. Первая – приблизительное определение средних значений *MEC* по прямым данным, полученным при содержании птиц в неволе и методом отстрела. Кажущийся наиболее идеальным метод определения *MEC* в условиях вольерного содержания до сих пор не выполним по причине крайней трудности содержания тетеревиных птиц на естественных кормах. До сих пор это ещё никому не удавалось без того, чтобы птицы не начали быстро истощаться. Поэтому в рацион вольерных птиц сразу же начинают вводить легко усваиваемые пищевые концентраты, что, конечно, делает невозможным определение коэффициента усвоения натурального корма. Исключение составляет только остроумный эксперимент Мосса (Moss, Parkinson 1972), где в опытах с *Lagopus lagopus scoticus* использовались передвижные вольеры. Экспериментальные птицы питались естественным кормом – вереском *Calluna vulgaris*, находясь в вольерах, которые медленно передвигались по вересковому полю по мере потребления птицами этих растений. Среди остальных тетеревиных птиц эта методика может быть применена зимой только для полынного тетерева *Centrocercus urophasianus*, также питающегося зимой исключительно наземной травянистой растительностью (полынь).

Все полученные к настоящему времени данные показывают, что у различных видов тетеревиных птиц в зимнее время *MEC* изменяется в пределах от 29 до 45% (Moss 1973; Pulliainen *et al.* 1968; Андреев 1980; и др.). Он может изменяться в течение зимы у одних и тех же птиц, но в среднем в середине зимы при температуре воздуха минус 10-15°С составляет около 31-33%.

Второй путь – обнаружение такого маркера в пище, который, пройдя пищеварительный тракт птицы, весь выводится с экскрементами. Зная его содержание в экскрементах и корме, легко вычислить и количество последнего по одним лишь экскрементам по формуле:

$$DR = \frac{x_{экс}}{x_n},$$

где DR – сухой вес дневного рациона, $x_{экс}$ – количество маркера в суточной порции экскрементов, а x_n – содержание его в корме. Сначала, по совету А.В.Андреева, был использован «зольный» метод, основанный на том, что зольные элементы в процессе пищеварительного процесса усваиваются зимой в очень незначительной степени. Однако определение содержания золы оказалось простым только для корма и твёрдых экскрементов, но затруднительным для экскрементов слепых кишок. Прокаливание последних сопровождается, вероятно, специфичными реакциями, поскольку с какого-то момента вес несгоревшего остатка может даже увеличиваться, что даёт значительный разброс результатов, поэтому наиболее перспективным по точности, хотя и более трудоёмким, является метод вычисления суточного рациона по содержанию магния в пище и в экскрементах. Магний в зимнее время совершенно не усваивается птицей (Moss, Parkinson 1972).

В настоящее время в качестве наиболее простого метода, не связанного с отстрелом птиц и дающего удовлетворительные результаты, можно предложить способ, основанный на определении экскреторной энергии и определении по ней метаболизированной энергии с помощью *MEC*, определённого однажды экспериментально и достаточно постоянного у данного вида птицы для данного вида корма и при данной температуре окружающей среды. Причём изменения *MEC*, происходящие в течение зимы, можно определить по формуле:

$$MEC = y - \frac{EE_c}{GE},$$

где y – величина постоянная и, в свою очередь, вычисляется как

$$y = 1 - \frac{EE_T}{GE}.$$

В окончательном виде формула выглядит так:

$$MEC = 1 - \frac{EE_T + EE_C}{GE},$$

где EE_T – энергия твёрдых экскрементов, а EE_C – энергия экскрементов слепых кишок.

Совершенно иной путь для вычисления суточного бюджета энергии *(DEB)* – расчёт его по суточному бюджету времени *(DTB)* с помощью специальных коэффициентов, позволяющих выражать различные виды активности птицы в единицах базального метаболизма (Дольник 1980). В таком случае расчёт *DEB* выполняется по формуле:

$$DEB = (K_1 t_1 + K_2 t_2 + ... + K_n t_n) + [h(T_к - T_{нк}) t_л] + [h(T_A - T_{нк}) t_a] + W_n E_n + FW_p (T_T - T_A),$$

где K_1, K_2 … – энергетические затраты на данный вид деятельности в единицах базального метаболизма (кДж/ч), t_1, t_2 … – затраты времени птицей на данные виды деятельности (ч), h – удельная теплоёмкость (кДж/град/ч), $T_к$ – температура подснежной камеры, $T_{нк}$ – нижняя критическая температура, $t_к$ – время пребывания в подснежной камере, T_A – температура наружного воздуха, t_a – время пребывания вне снежной камеры, W_n – ежесуточная потеря массы тела, E_n – энергия этой потери (кДж/г), F – удельная теплоёмкость корма, W_p – масса суточного рациона в сыром виде, T_T – температура тела птицы.

В этом расчёте мы учитываем всю энергию, затрачиваемую птицей на жизнедеятельность, согревание корма до температуры тела и терморегуляцию. Нулевой баланс массы тела показывает, что птицей тратится вся полученная из суточного рациона энергия, т.е. в таком случае в расчёте полностью представлен весь ежедневный энергетический бюджет птицы.

Единственным недостатком этого метода являются большие трудности определения величины базального метаболизма тетеревиной птицей эмпирически. Все полученные таким путём данные вызывают сомнения в своей достоверности по той причине, что для измерения *BM* необходима, как известно, птица в состоянии покоя и с пустым пищеварительным трактом. Однако известно, что в течение всей зимы слепые кишки тетеревиных птиц содержат большое количество пищевого экстракта и там непрерывно идёт сложный пищеварительный процесс. Освободить слепые кишки от химуса, не нарушая нормального физиологического состояния птицы, невозможно – для этого необходимо содержать птицу без корма по крайней мере несколько суток. Поэтому в данном случае следует, видимо, либо вычислить *BM* по формулам, выведенным для неворобьиных птиц (Kendeigh *et al.* 1977), либо же использовать коэффициенты, выражаемые в единицах стандартного метаболизма. Во всяком случае, в наших расчётах энергетические затраты птиц, находящихся в подснежных камерах ночью, оцениваются, как и дневной покой, в 1.12 раза превышающие *BM*. Конечно, заманчиво получить прямые данные по величине обмена в подснежной камере на основании оставляемых там экскрементов, но

Таблица 1. Биоэнергетика тетеревиных птиц при атмосферной температуре минус 20°С

Вид	Пол	Масса тела, г	*BM*, кДж/ч	$T_{нк}$, °С	*GE*, кДж/сут	*EE*, кДж/сут		ME_1 (-20°С)	*DTB* актив. / покой, ч	*DEB*, ×*BM*	ME_2 (-20°С)
						Слеп.	Тонк.				
Bonasa bonasia	♂♀	400	8.08[7]	0[7]	1193.5 (*n* = 10)	296.1	548.9 (*n* = 18)	325.5	3.03 / 20.97	26.01	351.0
Bonasa umbellus	♂♀		8.56[2]	-0.3[2]	1856.8				0.66 / 23.34[1]	34.9	377.0
Tetrao urogallus	♂♂	4100	42.58[7]	4.0[7]	5735.1 (*n* = 6)	938.3	3246.9 (*n* = 21)	1558.3	4.88 / 19.12	28.07	1621.1
Tetrao urogalloides	♂♂	3040	32.67[7]			489.0	1235.9	967.1	4.5 / 19.5		
Lagopus lagopus	♂♀	600	10.34[7]	-6.5[4]	1380.8 (*n* = 4)	71.5	908.8 (*n* = 11)	400.5	7.41 / 16.59	29.36	384.6
Lagopus mutus	♂♀	450	12.01[7]	-1.3[4]	1218.8	330.6	465.3	422.87	4.0 / 20.0		
Lagopus leucurus	♂♀	400	8.75[7]	6.5[6]				439.6	4.5 / 19.5		
Lyrurus tetrix	♂♂	1250	16.37[7]	13.0	2472.2 (*n* = 10)	521.8	1214.8 (*n* = 23)	735.6	2.0 / 22.0	27.21	717.85

Примечания к таблицам 1 и 2. ME_1 – определение по величине рациона и экскреторной энергии; ME_2 – определение по *DTB;* [1] – Doerr *et al.* 1974; [2] – Rasmussen, Brander 1973; [3] – при -40°С, Андреев 1980; [4] – west 1972; [5] – Moss 1973; [6] – Johnson 1968; [7] – рассчитано по формулам, данным по: Kendeigh *et al.* 1977. Везде, где не указан источник – данные автора.

это было бы возможно только, если бы слепой отдел кишечника работал абсолютно равномерно в течение суток. Однако противоречивые результаты, полученные на основании этих данных (Андреев 1980), и сам факт значительных изменений наполненности слепых кишок в течение суток показывают, что никакой равномерности здесь нет.

В результате применения двух различных методик (по *GE*, *EE*, а также *DTB*) были получены результаты, представленные в таблице 1*. Они позволяют сделать следующие важные выводы. Прежде всего, мы видим, что различные методики дали близкие результаты, которые поэтому можно считать достоверными. Во-вторых, реальная температура среды, в которой живёт тетеревиная птица, заметно выше атмосферной. К этому важному факту мы ещё вернёмся, а сейчас важно оценить то обстоятельство, что энергия существования куриных птиц, независимо от их систематической принадлежности, при равных массе и температуре среды одна и та же (Гаврилов 1981). Это означает отсутствие у тетеревиных птиц особых энергетических адаптаций на тканевом уровне и, следовательно, их успешное существование в условиях северной зимы, гибельных для фазановых, обусловлено адаптациями другого рода. Какими же именно?

Факторы, обеспечивающие нормальное существование тетеревиных птиц в зимний период

В своё время при изучении данного вопроса были выделены три группы адаптаций (морфологические, физиологические и поведенческие), которые делают возможным существование тетеревиных птиц в зимних условиях путём решения двух кардинальных проблем – получение «дешёвого» (в отношении энергозатрат) корма и обеспечение минимального расхода энергии на терморегуляцию (Потапов 1974). Рассмотрим их по порядку.

Из морфологических адаптаций особенно интересны столь характерные для семейства оперённость ноздрей, плюсны и пальцев, а также роговая бахрома по бокам последних. Всё это связано с ежедневным, нередко неоднократным отрыванием подснежных камер и с длительным в них пребыванием. Как было показано (Потапов 1969), особое строение роговой бахромы на пальцах не только вдвое увеличивает площадь лапы, но и делает особенно эффективной её роющую деятельность, позволяя отрывать подснежную камеру за считанные минуты. Будучи весьма полезной для птицы, эта бахрома на пальцах не даёт, тем не менее, ощутимого энергетического выигрыша из-за крайне ма-

* Для самцов *Tetrao urogallus* расчёт суточного потребления энергии был выполнен и по определению зольного остатка в корме и в экскрементах. Результат примерно тот же – 1630.96 кДж/особь/сут (см. табл. 1).

лого времени, отводимого на этот род деятельности в течение суток. Так, например, рябчик при двукратном в течение суток устройстве подснежной камеры тратит на это не более 5 мин, т.е. менее 0.4% суточного бюджета времени. Роговая оторочка пальцев, так же как и оперение их у видов рода *Lagopus*, увеличивая поверхность лапы, облегчает и передвижение по рыхлому снегу, в чём многие и видят основное назначение этих приспособлений. Однако следует учесть, что все виды, имеющие роговую бахрому, не нуждаются в длительных перемещениях по снегу и могут, в случае необходимости, брать весь свой корм на деревьях. Предварительная оценка энергетических затрат на ходьбу по рыхлому снегу для некоторых видов (Андреев 1980) дала величину, составляющую примерно 3-4% от *DEB*. Но эти данные, на наш взгляд, сильно завышены, поскольку автор в своих расчётах исходил из того, что, делая каждый шаг, птица поднимает своё тело на высоту, равную глубине проваливания. На самом же деле центр тяжести птицы при ходьбе по рыхлому снегу перемещается почти горизонтально: лапы, подгибаясь, протаскиваются сквозь снег и погружаются с каждым шагом под действием тяжести тела до появления точки опоры. Положение этих точек опоры – спрессованного под лапой до определённой плотности снега – относительно поверхности земли практически одно и то же. Таким образом, к энергетической стоимости обычного хождения следует добавить только ту энергию, которая необходима на преодоление сопротивления снега при протаскивании сквозь него лапы. Точных измерений этих условий не делалось, но они явно во много раз меньше тех, что необходимы для подъёма всего тела вверх, на глубину проваливания. Предварительно затраты на хождение по снегу у таких много ходящих видов, как белая куропатка и каменный глухарь, оцениваются как не превышающие 1% от *DEB*. Это позволяет оценить важность особенностей оперения плюсны тетеревиных птиц, создающего на её передней стороне обтекаемую поверхность, а вдоль задней – рыхлый утепляющий слой волосовидных перьев. Этот слой выполняет роль теплоизолирующей подстилки, на которой покоится птица бóльшую часть суток и которая уменьшает теплоотдачу птицы и предотвращает подтаивание снега под ней.

Поддержание в подснежной камере оптимальной температуры около минус 5°С, несомненно, требует от птицы больших регуляторных способностей, и в этом отношении особенно важно густое оперение ноздрей. Полагают, что назначение этого оперения – предотвращение попадания снега в ноздри при рытье подснежной камеры. Это, несомненно, имеет место, но главная роль оперения ноздри – конденсация и возвращение назад в организм птицы выдыхаемой с воздухом влаги. В противном случае эта влага приводила бы к быстрому оледенению камеры, нарушению пористости снежных стенок, резкому ухудшению

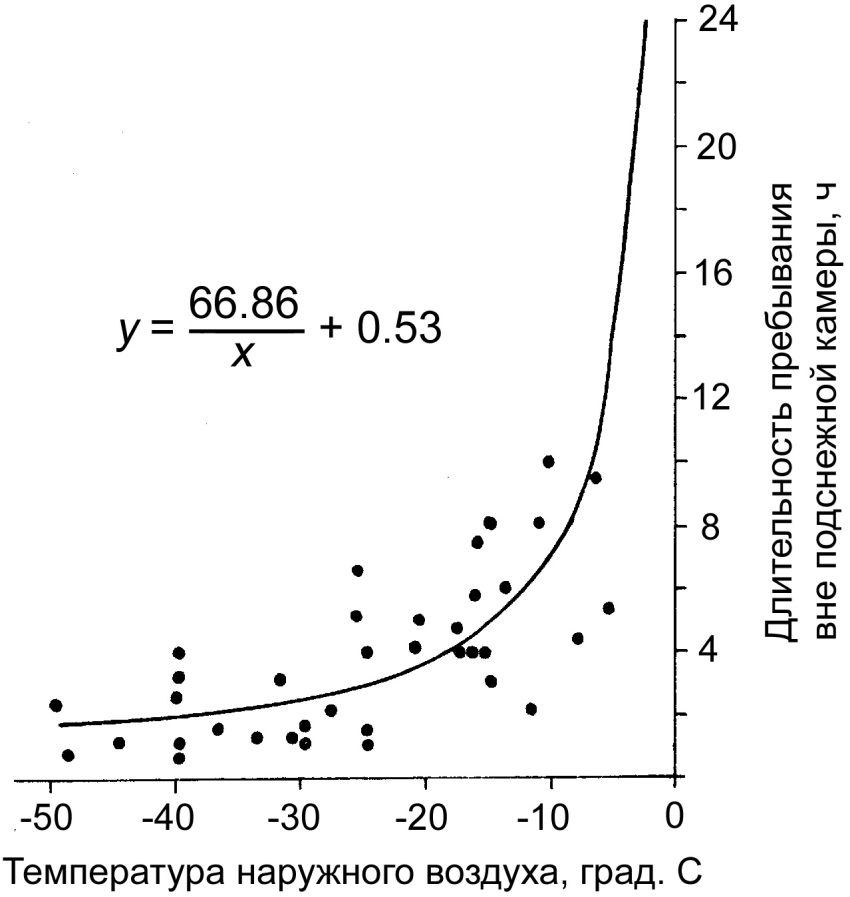
теплоизоляционных свойств снега и быстрому накоплению в камере углекислого газа.

Таким образом, целый комплекс наиболее специфичных для семейства тетеревиных птиц морфологических признаков – роговая бахрома на пальцах, оперение плюсны, пальцев и ноздрей – всё это является адаптациями к подснежному образу жизни в течение зимы. Все они играют явно вспомогательную роль, обеспечивая максимальную эффективность использования подснежных убежищ. Основной же эффект даёт само пребывание птиц в подснежных камерах.

Подснежная камера – это прежде всего термическое убежище, специально сооружаемое птицей. Здесь, как показали прямые эксперименты, температура воздуха поддерживается в пределах минус 4-5°С (Андреев 1977), и в этих условиях такая температура является оптимальной. Это та минимальная отрицательная температура, которую птица может поддерживать с минимальным риском перегрева вблизи нулевой зоны, где уже начинается подтаивание и связанные с ним опасности. Более же низкие температуры, естественно, повышают затраты на терморегуляцию и менее выгодны. Температура в камере практически не зависит от наружной температуры воздуха, и создаётся впечатление, что для птицы основной проблемой является скорее необходимость понижения температуры в камере до указанного оптимума, а не повышение. О давней адаптации тетеревиных птиц к такой «камерной» температуре говорит тот важный факт, что именно до этого предела простирается их термонейтральная зона. Нижняя критическая температура тетеревиных птиц *($T_{нк}$)* ниже, чем у любых других птиц, исследованных в этом отношении (табл. 1). Таким образом, находясь в подснежной камере, тетеревиная птица пребывает в температурных условиях, близких к идеальным, т.е. почти или в самой термонейтральной зоне. Значение такой возможности в условиях северной зимы с её низкими (до минус 60°С и ниже) температурами, трудно переоценить.

Сразу же возникает вопрос, какое время ежесуточно проводит птица в термическом убежище? Полевые исследования показывают, что время это может сильно меняться в зависимости от физиологического состояния птицы, погодных условий и длительности тёмного времени суток. В случае необходимости (при температурах минус 30°С и ниже) такие виды, как *Bonasa bonasia*, *B. umbellus*, *Lyrurus tetrix*, могут ограничиваться двукратной или даже одной кормёжкой в сутки общей продолжительностью 30-60 мин; всё остальное время суток птица проводит в подснежной камере. На рисунке обобщены все данные, собранные мною к настоящему времени в природе о длительности пребывания тетеревиных птиц в подснежных камерах. Можно считать, что при температуре воздуха начиная примерно от минус 10°С и ниже все

тетеревиные птицы в середине зимы проводят в подснежных камерах 60% времени суток и больше, причём чем севернее, чем длиннее ночь, тем больше времени птица находится под снегом. Таким образом, сооружая термическое убежище – подснежную камеру, тетеревиная птица резко повышает среднесуточную температуру окружающей её среды. Она в большинстве случаев в состоянии поддерживать температуру внутри подснежной камеры около минус 7°С даже при самых низких температурах наружного воздуха (по крайней мере, до минус 50°С).



Зависимость времени пребывания тетеревиных птиц – *Bonasa bonasia*, *Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrix*, *Lagopus lagopus* – в подснежной камере от наружной температуры воздуха.

Пребывание в подснежной камере даёт ещё один существенный выигрыш – неподвижность, отсутствие затрат энергии на локомоторную активность. В середине зимы тетеревиная птица тратит на кормодобывающую локомоторную активность от 0.5 до 6.0 ч, на полёт (обычно от места ночёвки на кормёжку и обратно) – буквально несколько минут, всё же остальное время проводится в состоянии относительного покоя в подснежной камере. Минимальные расходы на двигательную активность также резко снижают общие энергетические затраты. Экономия же энергии на терморегуляцию в результате пребывания птицы в подснежной камере показана в таблице 2.

Таблица 2. Энергетический выигрыш, получаемый тетеревиной птицей в результате пребывания в термическом убежище при наружной температуре воздуха минус 20°С

Вид	Пол	*h*, кДж/град/ч[7]	Время пребывания под снегом, ч	Реальная среднесуточная температура в убежище, °С	Экономия на термо-регуляцию, кДж/сут
Bonasa bonasia	♂♀	0.737	20.97	-6.8	231.8
B. umbellus	♂♀	0.377	23.34	-5.4	131.99
Tetrao urogallus	♂♂	1.172	19.12	-8.0	332.01
T. urogalloides	♂♂	0.879	19.5	-8.0	257.07
Lagopus lagopus	♂♀	0.335	16.59	-9.6	75.36
L. mutus	♂♀	0.293	20.0	-7.5	87.92
L. leucurus	♂♀	0.271	19.5	-7.8	26.79
Lyrurus tetrix	♂♂	0.579	22.0	-6.2	171.27

Теперь мы подошли, собственно, к обсуждению главной адаптации, которая делает возможным сокращать до минимума затраты времени и энергии на добывание корма и проводить бóльшую часть времени в подснежной камере. Эта адаптация морфо-физиологического плана и касается, прежде всего, пищеварительной системы тетеревиных птиц, где исключительно сильное развитие получают слепые кишки. Последние отличаются не только большими размерами, но и специфичным, до конца не выясненным процессом пищеварения. Мы не будем останавливаться на этом подробно, поскольку всё, что известно на этот счёт, опубликовано в ряде специальных работ (Schumacher 1922; McBee, West 1969; Moss, Parkinson 1972; Потапов 1974; и др.). Здесь только вкратце напомним, что эта специфика позволяет тетеревиным птицам питаться всю зиму концевыми побегами, почками, листьями, хвоёй, серёжками деревьев и кустарников почти всех видов, доминирующих в бореальной древесной и кустарниковой флоре. Этот грубый, так называемый веточный корм имеется в изобилии в течение всей зимы в лесостепной, лесной и лесотундровой зонах Голарктики. В процессе пищеварения этот корм измельчается, частично усваивается в тонком отделе кишечника, а на границе с прямой кишкой сортируется таким образом, что почти вся клетчатка в виде непереваренных кусочков и волокон поступает в прямую кишку и выводится в виде специфичной формы твёрдых экскрементов. Жидкая же часть химуса процеживается под давлением в слепые кишки и там проходит длительную обработку в течение 24-48 ч. Экскременты отсюда выделяются, как уже упоминалось, только раз в сутки, по утрам. В течение всей зимы слепой отдел кишечника работает непрерывно, и, видимо, эта постоянная его работа вкупе с высокими теплоизолирующими свойствами оперения и обуславливает столь низкую границу термонейтральной зоны. С другой стороны, способность собрать за короткое время в

объёмистый зоб всю суточную порцию пищи позволяет птицам оставаться в неподвижном состоянии бóльшую часть суток.

До сих пор не удавалось определить, какая доля из всей усвоенной энергии поступает из слепого отдела кишечника. Для этого необходимо точно знать, какое именно количество химуса вошло в слепую кишку и какая его часть была усвоена. Выяснить это в настоящее время вряд ли возможно, поскольку здесь происходит непрерывное перемешивание поступающих свежих порций с уже частично переваренным содержимым, а также с секретом, непрерывно выделяемым клетками эпителия. Пришлось выполнить косвенный расчёт этой доли по соотношению всасывающей поверхности тонкого и слепого отделов кишечника, в котором необходимо учитывать, что тонкий отдел кишечника, как и слепой, в течение зимы никогда не бывает пустым, но его наполненность к утру, да и в первые часы кормёжки, намного уступает таковой слепых кишок. Кроме того, каждая единица всасывающей поверхности тонкого кишечника, по сравнению со слепыми кишками, должна работать менее эффективно, поскольку ворсинки здесь далеко не достигают таких размеров и сложности строения. Однако в расчёте условно принимается, что каждая единица всасывающей поверхности в слепых и тонких кишках работает с одинаковой эффективностью, т.е. здесь скорее принижается роль слепых кишок, чем завышается.

Таблица 3. Площадь всасывающей поверхности тонких и слепых кишок у *Tetrao urogallus* (самцы, Ленинградская область, первая декада апреля)

Площадь всасывающей поверхности, см^3			Всасывающая поверхность слепых кишок по отношению к общей, %
Тонкая	Обе слепых	Общая	
1011.8	1729.4	2741.2	63.0
914.0	1872.5	2717.4	66.4
949.0	1678.3	2627.3	63.9
В среднем:			
958.3	1760.1	2695.3	65.3

Однако даже при таких допущениях данные прямых измерений всасывающей поверхности различных отделов кишечника, проводившихся на свежедобытых самцах *Tetrao urogallus*, находившихся ещё на зимней диете (хвоя сосны *Pinus sylvestris*), показывают, что на долю слепого отдела кишечника приходится почти 2/3 (65%) от всей всасывающей поверхности от тонкой и слепой кишок (табл. 3). Отсюда мы можем считать, что не менее 2/3 всей энергии, усваиваемой из пищи, даёт птице именно слепой отдел кишечника.

Заключение

Оценивая все адаптивные особенности тетеревиных птиц, связанные с зимним сезоном, мы видим, что эти птицы практически «сняли» для себя основные зимние проблемы – нехватку корма и мороз. Проблему корма решила способность к питанию так называемыми «веточными кормами», имеющимися обычно в изобилии, а температурную проблему снимает способность сооружать термические убежища – явление, само по себе уникальное в классе птиц. В близкородственном семействе Phasianidae только один вид – *Perdix perdix* – способен устраивать подснежные камеры и пользоваться ими, однако же отсутствие для этого специальных морфологических адаптаций, равно как и неспособность к питанию веточными кормами, ограничивают те преимущества, которые даёт такая камера тетеревиным птицам.

На вопрос же, какая из этих главных адаптаций получила в процессе становления тетеревиных птиц упреждающее развитие, можно с уверенностью ответить, что сначала появилась способность к питанию грубыми древесно-кустарниковыми кормами. Она возникла и развилась в силу необходимости значительного снижения энергетических и временных затрат на добывание всего суточного рациона в условиях короткого светового дня зимой, листопадности, вызванной тем же фактором, и всё более понижающимися среднезимними температурами среды.

Литература

Андреев А.В. 1977. Температурные условия в снежных лунках рябчика (*Tetrastes bonasia kolymensis* But.) // *Экология* 5: 93-95.

Андреев А.В. 1980. *Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики*. М.: 1-174.

Гаврилов В.М. 1980. Энергия существования куриных: зависимость от температуры среды, сезона и размеров тела // *Орнитология* **16**: 73-79.

Дольник В.Р. 1980. Коэффициенты для расчёта расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // *Орнитология* **16**: 73-79.

Лобачёв С.В., Щербаков Ф.А. 1936. Естественные корма тетерева–глухаря в годовом цикле жизни и в летних нагульных станциях в связи с задачами бонитировки угодий при специальном охотоустройстве // *Зоол. журн.* **15**, 2: 307-320.

Потапов Р.Л. 1974. Адаптации семейства Tetraonidae к зимнему сезону // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **55**: 207-251.

Потапов Р.Л., Андреев А.В. 1973. К биоэнергетике тетерева *Lyrurus tetrix* (L.) в зимний период // *Докл. АН СССР*. Сер. биол. **210**, 2: 499-500.

Семёнов-Тян-Шанский О.И. 1959. Экология тетеревиных птиц // *Тр. Лапландского заповедника* **5**: 1-318.

Johnson R.E. 1954. Temperature regulation in the white-tailed ptarmigan *(Lagopus leucurus)* // *Comp. Biochem. Physiol.* **24**: 1003-1014.

Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M. 1977. Avian energetics // *Granivorous Birds in Ecosystems*. Cambridge Univ. Press: 127-204.
McBee R.H., West G.C. 1969. Cecal fermentation in the willow ptarmigan // *Condor* **71**, 1: 54-58.
Moss R. 1968. Food selection and nutrition in ptarmigan *(Lagopus mutus)* // *Symp. Zool. Soc.* **21**: 207-216.
Moss R. 1973. The digestion and intake of winter foods by wild ptarmigan in Alaska // *Condor* **75**, 3: 293-300.
Moss R., Parkinson J.A. 1972. The digestion of heather, *Calluna vulgaris*, by Red Grouse, *Lagopus lagopus scoticus* // *Brit. J. Nutr.* **27**: 285-298.
Pulliainen E., Paloneimo L., Syrjala L. 1968. Digestibility of blueberry stems *(Vaccinium myrtillus)* and cowberries *(Vaccinium vitis-idaea)* in the willow grouse *(Lagopus lagopus)* // *Ann. Acad. Sci. Fenn.* Ser. A, IV. Biol. **126**: 1-15.
Rasmussen G., Brander R. 1973. Standard metabolic rate and lower critical temperature in the ruffed grouse // *Wilson Bull.* **85**: 223-229.
Schumacher S. 1922. Die Blinddarme der Waldhühner mit besonderer Berücksichtigungen in denselben // *Zeitschrift für Anat. und Entwicklunggeschichte* **64**, 1/3: 76-95.
West G.C. 1972. Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan // *Comp. Biochem. Physiol.* **42A**: 867-876.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **445**: 1554-1555*

Организация выводков у юрка *Fringilla montifringilla*

М.В Гаврило

*Второе издание. Первая публикация в 1986**

Материал собран в 1982-1983 годах на юге Мурманской области. Проведено 80 ч наблюдений за слётками.

Птенцы юрка *Fringilla montifringilla* покидают гнездо в возрасте 8-13 дней. Самец и самка принимают равное участие в выкармливании слётков, но водят птенцов раздельно.

Сразу после вылета птенцы рассредоточиваются вокруг гнезда на земле в радиусе до 25 м и в последующие 10 дней не поддерживают друг с другом никакой связи. Первые 1-3 дня – малоподвижный период, перемещения слётков незначительны, до 15 м в 1 ч. Следующая неделя – период умеренного преследования родителей. Скорость пе-

* Гаврило М.В. 1986. Организация выводков у вьюрка // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., **1**: 140-141.

ремещений возрастает до 60 м за 1 ч. Большую часть своих перемещений слёток осуществляет в присутствии взрослой птицы и в 90% случаев при её лидерстве. Поведение слётка регулируется родителем, который проводит около каждого птенца от 15 до 50% времени, собирая поблизости корм. В присутствии взрослой птицы голосовая и двигательная активность птенца возрастают. Контроль поведения осуществляется при помощи голосовых сигналов. В условиях повышенной опасности (присутствие хищников) птенец меньше времени издавал птенцовый призывный крик, чем в более спокойной обстановке: соответственно, 12.5 ± 1.8 и 28.1 ± 2.6 мин в 1 ч.

С 10-го дня после вылета начинается период активного следования за родителями. В это время происходит объединение выводка, если поведение следования сохраняется у нескольких птенцов, или, напротив, распад выводка, если птенцы такое поведение утрачивают. Скорость перемещений молодых возрастает до 400-600 м за 1 ч, достигая порой 1.5 км в 1 ч. Время, проводимое птенцом вместе с родителем, увеличивается до 80-100%.

В течение выводкового периода родители не уводят слётков далеко от гнезда, перемещаясь в его окрестностях. В одном случае в первую неделю после вылета площадь, используемая выводком, составляла около 8 га. В последующий период амплитуда перемещений молодых может достигать 2 км.