

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2009
XVIII**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
520
EXPRESS-ISSUE



Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2009 № 520

СОДЕРЖАНИЕ

- 1835-1851 Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика *Fringilla coelebs* на Куршской косе. А. В. БАРДИН
- 1852-1855 Новые данные по распространению некоторых птиц в Тянь-Шане.
Л. С. СТЕПАНИН
- 1856-1858 Гнездование белого гуся *Chen caerulescens* в тундрах Колымской и Чаунской низменности.
А. В. АНДРЕЕВ, И. В. ДОРОГОЙ
- 1859 Гнездование змеяяда *Circaetus gallicus* в нижнем течении Или.
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ,
А. Ж. ЖАТКАНБАЕВ
-

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 XVIII
Express-issue

2009 № 520

CONTENTS

- 1835-1851 The estimates of survival rate for chaffinch
Fringilla coelebs adults in the Courish spit
population. A. V. BARDIN
- 1852-1855 New data on distribution of some birds
in Tien Shan. L. S. STEPANYAN
- 1856-1858 Nesting of the snow goose *Chen caerulescens*
in tundra of Kolyma and Chaun lowlands.
A. V. ANDREEV, I. V. DOROGOY
- 1859 Breeding of the short-toed eagle *Circaetus gallicus*
in Lower Ili region. N. N. BEREZOVIKOV,
A. Zh. ZHATKANBAEV
-

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

Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика *Fringilla coelebs* на Куршской косе

А.В.Бардин

Второе издание. Первая публикация в 1990*

Исследование динамики популяций животных в первую очередь сталкивается с проблемой оценки ряда демографических параметров – численности, плодовитости, выживаемости, возрастного распределения, эмиграции, иммиграции. Когда работа ведётся в природе, то достаточно обоснованная оценка этих параметров связана с большими трудностями и, как правило, возможна лишь благодаря ряду допущений, постулированных исходя из определённых представлений о свойствах изучаемых объектов. Эти допущения потом нередко упускают из виду, что запутывает и вовлекает исследователей в порочный круг: полученными результатами они стараются доказать то, что было принято за аксиому в целях осуществления возможности получить сами результаты. Подобная ситуация характерна для традиционных в отечественной орнитологии работ по изучению динамики местного населения птиц с помощью кольцевания.

Если исследование построено таким образом, что орнитолог на выбранной им территории в течение ряда лет регулярно кольцует гнездящихся здесь птиц и регистрирует повторные отловы и встречи, то на основании полученных данных можно оценить три параметра: 1) общее количество особей, живущих на изучаемой территории; 2) пополнение местного населения за счёт рождаемости и иммиграции; 3) убыль местного населения за счёт смертности и эмиграции. В рамках данной статьи нас интересует последний параметр, на котором и остановимся подробнее.

Прежде всего следует подчеркнуть традиционно упускаемый из виду момент – при работе на ограниченных территориях в принципе невозможно разделить смертность и эмиграцию. Для исследователя все исчезнувшие особи – просто «без вести пропавшие», и гадание относительно их судьбы и служит главной причиной разногласий между орнитологами. Попытки отдельно оценить смертность основаны на предположениях относительно эмиграции, эмиграцию – на предположениях относительно смертности. В результате часто получается замкну-

* Бардин А.В. 1990. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 210: 18-34.

тый круг, поэтому особенно важно однозначно понимать рассматриваемый параметр, не забывая, что исчезновение особей обусловлено как их гибелью, так и уходом за пределы контролируемой территории. По ряду причин удобнее использовать не вероятность исчезновения особей из локальной популяции, а вероятность их сохранения. Будем называть эту величину **сохраняемостью**. Она представляет собой произведение вероятностей того, что особь и не погибнет, и останется верной изучаемой территории.

Приходится с удивлением констатировать, что до сих пор широкое применение находит такая примитивная оценка сохраняемости, как доля (процент) возврата (recovery rate). Вероятность поимки окольцованной птицы на следующий год после кольцевания есть произведение сохраняемости и вероятности повторного обнаружения. Последняя величина зависит от усердия исследователя и поведения объектов и должна быть определена, чтобы доля возврата имела смысл в качестве оценки сохраняемости. За исключением исследований биографическим методом с прослеживанием судеб индивидуально опознаваемых особей (очень трудоёмкое дело, возможное для ограниченного набора видов и неизбежно охватывающее небольшое количество особей) эффективность контроля часто вообще не определяется или, более того, а priori считается стопроцентной и неизменной на протяжении периода исследований. При таком отношении к материалу результаты разных авторов не сравнимы друг с другом и не могут служить оценкой сохраняемости. Даже при тщательном сборе данных метод даёт заниженные оценки сохраняемости (Nichols, Pollock 1983).

Долю возврата обычно используют орнитологи, пытающиеся определить одну из составляющих сохраняемости – степень верности птиц рассматриваемой территории. Орнитологи, интересующиеся другой составляющей – выживаемостью, применяют, как правило, более сложные модели, позволяющие устранить эффект неполноты контроля, если выполняются определённые условия, которым должен удовлетворять способ извлечения выборки из популяции. В то же время, несмотря на попытки отдельно оценить верность территории и выживаемость, и первые, и вторые исследователи *de facto* оценивают с разной степенью приближения один и тот же параметр – сохраняемость. При этом, если исследователи верности птиц территории не отрицают того, что некоторая (неизвестная) часть птиц исчезает по причине гибели, то исследователи выживаемости просто вынуждены допускать, что все выжившие особи обязательно остаются (возвращаются) на территории проведения исследований.

Итак, при изучении локальных популяций птиц на ограниченных территориях традиционным методом мечения и повторного отлова мы можем оценить сохраняемость, но не можем разделить её со-

ставляющие: выживаемость и верность территории. При этом, если выживаемость не зависит от величины выбранного для исследования участка, то величина эмиграции (вероятность ухода особи за пределы контролируемой площади) зависит. В результате сохраняемость также показывает зависимость от величины исследуемой территории. Это хорошо показано на примере изучения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе (Соколов 1988), поэтому оценка сохраняемости имеет смысл лишь с указанием площади территории, для которой она получена. При расширении территории исследований оценка сохраняемости асимптотически приближается к оценке выживаемости. Считают, что в случае использования данных возвратов колец через центры кольцевания мы оцениваем выживаемость, поскольку во всех моделях предполагается, что окольцованные птицы могут быть обнаружены с равной, хотя и малой вероятностью в любой точке Земли (очевидно, что это допущение едва ли соответствует Действительности). То обстоятельство, что смертность не зависит, а эмиграция зависит от размеров контролируемой территории, даёт принципиальную возможность разделить смертность и эмиграцию (Jackson 1939; Manly 1985). Для птиц эта проблема ещё требует специальной разработки.

Сама по себе сохраняемость – важный демографический показатель. В данной статье представлена оценка сохраняемости взрослых зябликов *Fringilla coelebs* и её межгодовой динамики, проведённая на основе анализа уникального материала, полученного за 30 лет стационарной работы на Куршской косе сотрудниками Биологической станции Зоологического института СССР*. Этот материал по мере накопления неоднократно обрабатывался с целью оценки сохраняемости. Правда, её трактовали исключительно как выживаемость, полагая, что все живые особи возвращаются на территорию исследования (Паевский 1970, 1982, 1985; Паевский, Виноградова 1974). Для оценки этого параметра использовали метод составных демографических таблиц (Lack 1943; Deevey 1947; Bellrose, Chase 1950; Hickey 1952; Farner 1955), адаптируя его к данным отловов живых птиц. В своё время этот метод получил широкое распространение, однако с начала 1970-х годов он всё больше считается малоприемлемым из-за нереалистичных допущений, лежащих в его основе (Eberhardt 1972; Seber 1973; Anderson, Burnham 1976; Burnham, Anderson 1979; Nichols *et al.* 1981; Lakhani, Newton 1983). Метод предполагает, что выживаемость может меняться с возрастом, но не должна варьировать год от года; эффектив-

* Автор благодарит Л.О.Белопольского, Т.И.Блюменталь, К.В.Большакова, Н.В.Виноградову, В.М.Гаврилова, И.Н.Добрынину, В.Р.Дольника, Т.В.Дольник, В.П.Дьяченко, В.Д.Ефремова, Т.А.Ильину, Д.С.Люлееву, А.А.Меженного, В.А.Паевского, Л.В.Соколова, А.П.Шаповала, М.Е.Шумакова, В.В.Эрика, М.Л.Яблонкевича.

ность контроля сохраняется постоянной из года в год; все меченые птицы погибают к моменту анализа данных; птицы не теряют кольца. Метод, как правило, занижает средние оценки выживаемости, а также её дисперсии, что создаёт видимость большой точности смещённых оценок. Смещение оценки выживаемости увеличивается с возрастом, что дискредитирует главное достоинство метода – возможность изучать возрастную изменчивость выживаемости (Burnham, Anderson 1979; Lakhani, Newton 1983; Anderson *et al.* 1985). Всё это побудило автора исследовать сохраняемость зябликов на Куршской косе с помощью более соответствующей методу сбора материала стохастической модели мечения и повторного отлова Джолли-Себера и обратить особое внимание на межгодовые флуктуации рассматриваемого параметра.

Материал и методика

Регулярное кольцевание зябликов на Куршской косе в окрестностях стационара «Фрингилла» биостанции ЗИН АН СССР начато с 1956 года. Подробное описание природных условий на участке исследования и методов контроля популяции дано В.Р.Дольником и В.А. Паевским (1982). Зябликов ежегодно отлавливали с начала апреля по конец октября стационарными «рыбачинскими» ловушками (их описание см.: Эрик 1967), в некоторые годы проводили отлов паутинными сетями на местах водопоев, осуществляли кольцевание птенцов на гнёздах. Площадь контролируемой территории составляла 213 га в расчёте на пригодные для гнездования зяблика станции (Дольник, Паевский 1982). В настоящее время в связи с продолжающимся зарастанием дюн сосновым лесом эта площадь составляет примерно 300 га.

В целом среди зябликов, отловленных стационарными ловушками, преобладали транзитные особи. Выделение местных птиц среди впервые пойманных представляет определённую сложность. Ограничение выборки лишь периодом гнездования не исключает полностью наличия в отловах не местных (в узком смысле) особей. Кроме того, такое ограничение существенно уменьшает количество материала, поскольку многие местные птицы попадают в ловушку в предгнездовой период, особенно при неблагоприятных погодных условиях, когда они сбиваются в стайки и шире перемещаются в поисках пищи. Существуют статистические методы для отдельной оценки количеств местных и транзитных особей на участках с постоянно действующими ловушками (Andrzejewski, Wierzłowska 1961; MacArthur, MacArthur 1974; Seber 1973; Manly 1977a), однако существенное преобладание транзитных зябликов в весенних отловах и малая доля повторных поимок в общем огромном массиве данных делают предложенные методы малоприменимыми. В то же время большой банк повторных отловов окольцованных особей позволяет провести анализ с использованием усечённой

выборки – без данных по первому году кольцевания особей. С этой целью впервые надетое кольцо рассматривали лишь как метку, свидетельствующую о том, что особь была зарегистрирована на изучаемой территории (первичное мечение). Если первично меченая особь в последующие годы вновь ловилась здесь в репродуктивный период, то она считалась вторично меченой и включалась в анализ так, как будто была впервые окольцована только при вторичном мечении. За 1957-1985 годы вторично помечено 3179 зябликов. Все они старше 1 года, более двух третей из них старше 2 лет. Большинство особей ловились во второй половине апреля – начале июня. За контрольную точку года принят май.

Анализ данных проводили с помощью модели Джолли-Себера (Jolly 1965, 1982; Seber 1965, 1973). Эта стохастическая модель позволяет оценить для открытой популяции численность N_i , сохраняемость φ_i , пополнение за счёт рождаемости и иммиграции V_i и вероятность отлова p_i для каждого периода взятия выборки (в данном случае раз в год). Модель основана на следующих допущениях:

- 1) Как p_i , так и φ_i могут варьировать год от года.
- 2) В каждый период взятия выборки p_i одинакова для всех особей.
- 3) φ_i одинакова для всех особей в период между взятием выборок в годы i и $(i + 1)$.
- 4) Допускается гибель особей при взятии выборки, но её вероятность должна быть равной для всех особей.
- 5) Эмиграция необратима, т.е. для локальной популяции эквивалентна смерти.
- 6) Птицы не теряют кольца (Seber 1973; Pollock 1981; Nichols *et al.* 1981).

Наиболее трудно контролируемые условиями являются 2-е и 3-е. Гетерогенность особей в отношении p_i может возникать по разным причинам. Она ведёт к негативному смещению оценки N_i , но на оценку φ_i оказывает мало заметное влияние (Carothers 1973, 1979). При этом большее смещение испытывают φ_i для первого и нескольких последних лет исследования, тогда как для остальных лет смещение φ_i пренебрежимо мало (Buckland 1982; Buckland *et al.* 1983). Реакция особей на ловушку может меняться с возрастом или в зависимости от опытности особей. Однонаправленное изменение попадаемости в ловушку не вызывает смещения оценки φ_i , но изменяет её выборочную дисперсию (Nichols *et al.* 1984). Устойчивость оценок при гетерогенности особей в отношении φ_i зависит от природы этой гетерогенности. Смещение оценки φ_i имеет место, если вариация сохраняемости объясняется возрастом (Manly 1970; Cormack 1972; Gilbert 1973; Nichols *et al.* 1982). В данной работе рассматриваются только взрослые зяблики и только уже попадавшие ранее в ловушку. Первогодки, имеющие более высокую

смертность и склонность к расселению, в материал не включены. Значимого изменения выживаемости взрослых птиц с возрастом с помощью современных методов не показано (Hooper *et al.* 1978; Rakestraw 1981; Buckland 1982). Потеря колец зябликами незначительна (Паевский 1985). Есть все основания считать материал удовлетворяющим условиям модели А Джолли-Себера (Jolly 1982).

Ряд исследований с имитационным моделированием поставил под сомнение валидность доверительных интервалов, построенных по уравнениям Джолли (Manly 1971; Roff 1972a,b). В связи с этим были предложены способы построения доверительных интервалов методом Монте-Карло (Buckland 1982, 1984), с использованием специальных преобразований оцениваемых параметров (Manly 1984), а также с помощью асимптотически свободного от распределения метода «складного ножа» Тьюки (Manly 1977b). «Складной нож» также уменьшает смещение точечной оценки. Последний метод использован в данной работе. В формуле получения псевдозначений из полной и частичной оценок φ_i и p_i использован коэффициент $R = (n - 1)^2/n^2$, где n – количество подгрупп, способом случайного отбора выбранных из общей выборки (элемент – каждый отлов каждой особи). В данном случае выборка разбита на 25 подвыборок из 149 элементов каждая. С целью нормализации при вычислениях значения φ_i и p_i преобразовывали натуральными логарифмами.

Результаты

В 1957-1985 годах сделано 3807 повторных отловов и вторично помечено 3179 взрослых зябликов. 1957 и 1958 годы, когда было отловлено небольшое количество особей, не включены в анализ. Максимальная зарегистрированная продолжительность жизни для зяблика составила 11 лет: самец в ювенильном наряде окольцован 21 июля 1961 и последний раз пойман 3 мая 1972.

Предварительный анализ не выявил значимых половых различий в φ_i и p_i у взрослых зябликов. И для самцов, и для самок среднее значение φ_i составило 0.53, поэтому данные по обоим полам были объединены. Материал мечения и повторного отлова и полученные с помощью модели А (Jolly 1982) оценки φ_i и p_i представлены в таблице. На рисунке оказаны изменения по годам φ_i и p_i по оценкам методом «складного ножа». Для сравнения приведён также процент возврата.

Оценки N_i и B_i в данном случае не представляют биологического интереса, так как относятся лишь к окольцованным в предыдущие годы зябликам, гнездящимся на изучаемой территории, и зависят прежде всего от интенсивности кольцевания. Количество вернувшихся в окрестности стационара окольцованных зябликов варьировало от 300 в 1977 году до 1700 в 1964 году и в среднем составило 680 особей.

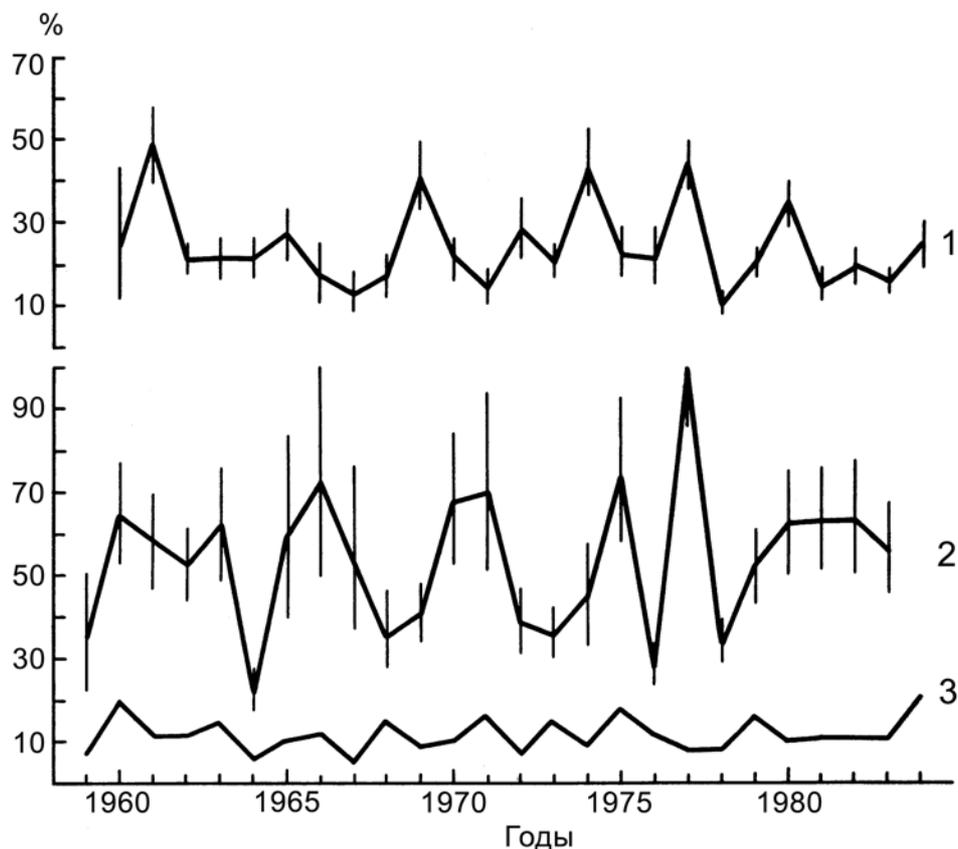
Количество повторных отловов и оценка вероятностей отлова и сохранения в популяции у взрослых зябликов *Fringilla coelebs* на Куршской косе с помощью модели Джолли-Себера

Год	n_i	s_i	m_i	a_i	b_i	R_i	φ_i	$SE(\varphi_i)$	p_i
1957	3	3	—	3	0	3	—	—	—
1958	22	22	3	0	2	3	—	—	—
1959	30	30	0	2	2	4	0.285	0.138	—
1960	139	139	4	28	6	38	0.540	0.107	0.267
1961	200	200	31	24	7	40	0.586	0.126	0.383
1962	192	192	30	22	8	33	0.470	0.095	0.205
1963	140	140	33	21	4	25	0.728	0.143	0.228
1964	326	326	34	18	3	24	0.192	0.056	0.185
1965	92	92	24	9	1	15	0.429	0.133	0.262
1966	68	68	15	8	4	14	0.827	0.270	0.219
1967	83	83	11	4	6	13	0.512	0.174	0.110
1968	81	80	14	12	0	14	0.361	0.118	0.159
1969	128	128	22	12	2	19	0.395	0.116	0.395
1970	74	74	13	7	6	16	0.647	0.208	0.204
1971	51	50	10	8	2	12	0.661	0.232	0.124
1972	125	125	21	9	7	17	0.400	0.116	0.263
1973	147	146	14	22	3	27	0.350	0.084	0.191
1974	147	146	31	13	5	25	0.414	0.102	0.431
1975	90	89	18	16	3	21	0.726	0.198	0.233
1976	192	191	22	22	6	29	0.278	0.059	0.204
1977	121	121	32	10	5	27	1.055*	0.297	0.417
1978	159	158	17	13	5	20	0.338	0.090	0.097
1979	104	104	21	17	1	23	0.503	0.120	0.196
1980	171	169	29	16	8	33	0.582	0.136	0.303
1981	100	99	20	11	2	22	0.610	0.148	0.146
1982	152	149	26	16	8	31	0.639	0.140	0.197
1983	154	153	24	17	15	32	0.565	0.113	0.148
1984	227	226	33	48	—	48	—	—	0.200
1985	289	284	76	—	—	—	—	—	—
В среднем:							0.524	0.017	0.231

Обозначения: n_i – число пойманных в i -м году первично и вторично меченых (см. текст) особей; s_i – число вторично помеченых и выпущенных особей; m_i – число уже вторично меченых особей среди n_i ; a_i – количество особей из числа s_i , не пойманных в год $(i + 1)$, но пойманных в год $(i + 2)$; R_i – общее количество особей из числа s_i , повторно пойманных когда-либо впоследствии; φ_i – сохраняемость особей в популяции между годами i и $(i + 1)$; $SE(\varphi_i)$ – стандартная ошибка φ_i ; p_i – вероятность отлова особи в i -м году.

Примечание: * – в биологическом смысле следует понимать как 1.000.

Вероятность отлова p_i варьировала по годам от 0.1 (95% доверительный интервал 0.08÷0.12) в 1978 году до 0.49 (0.40÷0.58) в 1961 году. В среднем за все годы она составила 0.23. «Складной нож» даёт оценку среднего в 0.24. Медиана составила 0.21, квартильное отклонение – 0.05. Этот параметр нельзя считать постоянные на протяжении всего периода исследований.



Полученные методом «складного ножа» ежегодные оценки вероятности отлова (1) и сохраняемости (2) взрослых зябликов *Fringilla coelebs* на Куршской косе. Для сравнения показаны значения процента возврата (3). Вертикальные линии – 95% доверительный интервал.

Сохраняемость φ_i взрослых особей зяблика на исследуемой территории площадью 300 га показывает сильные межгодовые колебания. Максимальная оценка вариационного размаха (от нижней границы 95% доверительного интервала минимального значения до верхней границы максимального) составляет от 0.18 до 1.00; минимальная оценка (от верхней границы 95% доверительного интервала минимального значения до нижней границы максимального) – от 0.27 до 0.85. Наиболее низкой φ_i была в 1964 году (вероятность сохранения от мая 1964 до мая 1965) – 0.22 (0.18÷0.27), в 1976 – 0.28 (0.24÷0.33) и в 1978 – 0.33 (0.29÷0.39). Наиболее высокой φ_i была в 1977 году – 1.00 (0.85÷1.00). Среднее значение φ_i при оценке методом Джолли составило 0.53 (0.49÷0.56), методом «складного ножа» – 0.54 (0.52÷0.55). Медиана составила 0.56, квартильное отклонение – 0.12. Сохраняемость взрослых зябликов также нельзя считать постоянной из года в год.

Обсуждение

Анализ данных мечения и повторного отлова зябликов на Куршской косе выявил существование значительных межгодовых флуктуаций сохраняемости взрослых особей. При этом в межгодовых колеба-

ниях этого параметра не улавливается долгосрочного тренда или цикличности (см. рисунок). Временной ряд с известной степенью приближения можно рассматривать как стационарный. Это объясняет тот факт, что метод составных демографических таблиц, предполагающий неизменность сохраняемости, даёт очень сходные оценки средней сохраняемости зябликов – от 0.43 до 0.53 для групп разного пола и разных лет кольцевания (Паевский 1985).

С методической точки зрения интересно сопоставить многолетнюю среднюю сохраняемость со средними, которые получились бы при менее продолжительных исследованиях. Так, для всех сочетаний из 5 лет подряд средняя оценка сохраняемости варьирует от 0.44 для 1972-1976 годов до 0.63 для 1977-1981 годов при медиане 0.53. Для сочетаний из 10 лет подряд средняя варьирует от 0.48 в 1967-1976 годах до 0.58 в 1974-1983 годах при медиане 0.53 («складной нож»). Различия между крайними значениями в обоих случаях значимы ($P < 0.05$). Таким образом, при обычных для орнитологических популяционных исследований продолжительности наблюдений в 5-10 лет разница в оценке сохраняемости взрослых зябликов одной популяции может достигать 20%, т.е. превышать различия между оценками сохраняемости для большинства видов мелких воробьиных (Ricklefs 1973; Паевский 1974).

Как уже подчёркивалось выше, в рамках эксперимента по мечению и повторному отлову невозможно разделить смертность и эмиграцию. Мы можем только предполагать о соотношении их вклада в процесс исчезновения особей из изучаемой популяции, исходя из имеющихся знаний о демографии и территориальном поведении особей данного вида. Как справедливо указывает В.А.Паевский (1985), большое сходство средней величины сохраняемости, полученной в экспериментах по мечению и повторному отлову, со средней величиной выживаемости, рассчитанной по данным возврата колец через центры кольцевания – самый весомый аргумент в пользу гипотезы о том, что большинство выживших взрослых зябликов возвращается в район прежнего гнездования. Так, по данным находок колец зябликов, окольцованных на Куршской косе в 1971-1977 годах, модель H_1 Брауни (Brownie *et al.* 1978) оценивает среднюю выживаемость взрослых в 0.56, модель Мартин-Лёфа (Martin-Löf 1961) – в 0.57 (Паевский 1981). В пользу этой точки зрения говорят и многочисленные наблюдения полевых орнитологов, свидетельствующие о стремлении взрослых возвращаться не только в район прежнего гнездования, но и на свою прежнюю гнездовую территорию (для Куршской косы – Паевский, Виноградова 1974; Ильина 1982). В то же время предположение, что до 10-20% выживших взрослых регулярно не возвращается на место прошлого размножения, вполне совместимо с имеющимися количественными данными. О по-

следнем свидетельствуют и отдельные случаи обнаружения птиц в сезон размножения за пределами прежнего района гнездования.

Попытка Л.В.Соколова (1975, 1977, 1982, 1983) разделить сохраняемость на её составляющие – выживаемость и верность территории – и количественно оценить последнюю представляется неудачной. Поскольку данный подход широко используется названным автором и рекомендован им в методической статье (Соколов 1977), следует специально обратить внимание на две его методические ошибки.

Прежде всего необходимо заметить, что оценка сохраняемости через процент возврата и коэффициент уловистости ловушек основана на допущении константности как сохраняемости, так и вероятности отлова.

Введём следующие обозначения: K – вероятность поимки окольцованной птицы на следующий после кольцевания год («процент возврата»); Q – сохраняемость (тождественна φ в модели Джолли-Себера); S – выживаемость; F – верность территории (вероятность того, что выжившая птица вернётся на место прежнего размножения); P – вероятность отлова особи (тождественна p в модели Джолли-Себера; $1/P$ – коэффициент уловистости по Соколову); N – количество особей, окольцованных в год i ; n_k – математическое ожидание количества особей из числа N , повторно пойманных в год $(i + k)$. По определению

$$Q = SF, K = QP = SFP.$$

Очевидно, что

$$n_1 = NQP = NK$$

$$n_2 = NQ^2P = NKQ$$

.....

$$n_k = NQ^kP = NKQ^{k-1}.$$

Величина K оценивается как

$$K = \frac{n_1}{N}.$$

Если известна P , то можно оценить Q :

$$Q = \frac{K}{P} = \frac{n_1}{NP}.$$

Первую ошибку Л.В.Соколов допускает при оценке K и Q , беря вместо n_1 число особей, повторно зарегистрированных во все последующие после кольцевания годы (обозначим его m). Действительно, если в первый после кольцевания год ожидается поймать NQP окольцованных особей, то во второй год к списку повторно зарегистрированных добавится $NQ^2P(1 - P)$ не отлавливавшихся ещё особей, на третий – $NQ^3P(1 - P)^2$ и так далее. В результате получаем:

$$m = NQP + NQ^2P(1-P) + \dots + NQ^kP(1-P)^{k-1} + \dots = \frac{NQP}{1-Q(1-P)}.$$

Таким образом, оценивая Q , Л.В.Соколов систематически завышает её на величину

$$\Delta = \frac{Q^2(1-P)}{1-Q(1-P)}.$$

Кстати, если исходить из предположения о константности P и Q , то изящнее оценить Q просто по отношению

$$\frac{n_2}{n_1} = \frac{NQ^2P}{NQP} = Q.$$

Величина n_2 представляет собой ожидаемое количество особей из числа N , отловленных в год $(i+2)$. Оно состоит из особей, пойманных как в первый, так и во второй после кольцевания годы (a) и особей, не пойманных в первый, но пойманных во второй год после кольцевания (b). Нетрудно показать, что

$$n_2 = a + b = NQ^2P^2 + NQ^2P(1-P) = NQ^2P.$$

Из отношения a к n_2 при необходимости можно оценить P :

$$\frac{a}{n_2} = \frac{NQ^2P^2}{NQ^2P} = P.$$

Если отлов ведётся в течение многих лет, то для оценки среднего значения Q можно использовать уравнение:

$$Q = \frac{n_2 + n_3 + \dots + n_k}{n_1 + n_2 + \dots + n_{k-1}}.$$

При этом важно отметить следующее. В случае, если особь ловится не каждый год, её нельзя включать в число повторно пойманных в те годы, когда она не ловилась, но, судя по отловам в последующие годы, была жива, как это рекомендует В.А.Паевский (1977а,б). В анализ включаются особи, окольцованные не позже, чем за k лет до окончания контроля.

Для рассмотренного в данной статье материала приведённые выше формулы дают следующие средние оценки сохраняемости взрослых зябликов (самцы и самки объединены):

$$Q = \frac{n_2}{n_1} = \frac{143}{268} = 0.534.$$

$$Q = \frac{n_2 + n_3 + \dots + n_6}{n_1 + n_2 + \dots + n_5} = \frac{143 + 91 + 43 + 16 + 8}{268 + 143 + 91 + 43 + 16} = \frac{301}{561} = 0.537.$$

Полученные оценки почти совпадают с оценкой методом Джолли-Себера.

Вторая методическая ошибка Л.В.Соколова заключена в некорректном введении в рассчитанную им Q поправки на S (по оценке Паевского 1970, 1982) для вычисления собственно F . Как обсуждалось выше, В.А.Паевский оценивал S взрослых зябликов в предположении, что $F = 1$. Строго говоря, он оценивал Q . Если бы Л.В.Соколов оценивал Q не через среднее K и отдельно оценённую среднюю P , а более адекватным способом, использованным В.А.Паевским, то в результате обязательно получил бы стопроцентную верность территории. Это подтверждало бы только то, что В.А.Паевский, отождествляя Q и S , действительно исходил из гипотезы о строгом гнездовом консерватизме взрослых зябликов.

Тем не менее, автор вполне согласен с В.А.Паевским и Л.В.Соколовым, что есть все основания полагать, что большинству выживших взрослых зябликов свойственно возвращаться на место прежнего гнездования, а межгодовые флуктуации сохраняемостью объясняются прежде всего колебаниями выживаемости, хотя сам по себе эксперимент по мечению и повторному контролю в принципе не позволяет отдельно количественно оценить гнездовой консерватизм.

Факт обнаружения значительных межгодовых колебаний сохраняемости взрослых зябликов заставляет с другой стороны взглянуть на некоторые демографические проблемы, обычно рассматриваемые с позиций усреднённых показателей и детерминистического подхода.

Выживаемость вряд ли можно рассматривать как видоспецифическую характеристику. Её в равной степени можно объяснить как свойствами вида, так и свойствами тех биоценозов, в которых обитают особи этого вида. К тому же для понимания динамики популяции важнее не абстрактная средняя выживаемость, а характер и амплитуда колебаний реальной ежегодной выживаемости. Тривиальная мысль, что выживаемость есть результат взаимодействия совокупности особей и среды, нередко молчаливо игнорируется, например, когда видам приписывают некую среднюю, типичную для них выживаемость. Конечно, разные виды имеют разный репродукционный потенциал и могут сохраняться при разных уровнях смертности. В условиях, где смертность превышает максимально допустимый уровень, популяции просто не могут существовать длительное время. В результате через обратную связь со средой в среднем поддерживается определённое равновесие между плодовитостью и выживаемостью, хорошо продемонстрированное на примере птиц (Cody 1971; Ricklefs 1983; Паевский 1985). В то же время у таких подвижных организмов, как птицы, часть популяций может поддерживаться и не в равновесном состоянии за счёт эмиграции-иммиграции.

У зяблика в период размножения сильно выражена территориальность, старые особи занимают преимущественно свои прежние терри-

тории (Howard 1920; Marler 1956; Ильина 1982). В районе стационара «Фрингилла» отмечается очень высокая плотность гнездящихся зябликов – в среднем 218 пар на 1 км² (Паевский 1982). Можно ожидать, что в таком оптимальном местообитании территориальное поведение играет существенную роль в ограничении плотности населения в начале гнездования, как это показано для целого ряда птиц (Orlans 1971; Klomp 1972; Falls 1978). Сильные колебания сохраняемости взрослых приводят к значительным колебаниям площади вакантных территорий, на которых могут обосноваться впервые приступающие к размножению особи. Сравнение сохраняемости взрослых с успешностью гнездования зяблика на Куршской косе, выполненное В.А.Паевским (1985), показывает, что эти два параметра значимо не связаны (данные за 1959-1977 гг.; коэффициент ранговой корреляции Кэндала $T = +0.176$; $P > 0.1$). Предположительно, выживаемость взрослых и молодых во внегнездовой период коррелируют друг с другом положительно. В результате количество не вернувшихся на места размножения взрослых птиц в каждый конкретный год должно, как правило, не соответствовать количеству вернувшихся первогодков-автохтонов. В годы низкой сохраняемости последних может не хватать для компенсации убыли популяции, в годы высокой сохраняемости – присутствовать в избытке, поэтому даже если в популяции в среднем за много лет смертность взрослых уравнивается автохтонным пополнением, то по крайней мере в некоторые годы создаётся ситуация, провоцирующая эмиграцию или иммиграцию.

В.А.Паевский (1985) предложил модель регуляции численности зяблика на основе результатов многолетних исследований на Куршской косе. Согласно этой модели, у данного вида регуляция численности за счёт изменений в продуктивности и выживаемости взрослых не имеет существенного значения, а основным фактором, ответственным за численность размножающейся популяции, является смертность молодых в период от вылета из гнезда до начала следующего сезона размножения. При этом весенняя смертность молодых составляет значительную часть их общей годовой смертности. В.А.Паевский считает, что весеннее территориальное поведение у зяблика не служит важным механизмом регуляции плотности, и полагает, что основная часть «популяционного излишка» весной не распределяется по другим территориям, а погибает. Выживаемость взрослых он считает наиболее стабильным демографическим показателем, а случаи его резкого изменения – свидетельством кризисного состояния популяции.

У автора настоящей статьи сложилось иное впечатление о вероятных механизмах, определяющих плотность и численность гнездящихся зябликов на Куршской косе. Прежде всего он исходил из того, что условия в местах размножения, пролёта и зимовки этого вида не по-

стоянны, а флуктуируют год от года, причём наименее предсказуемыми являются условия зимовки. Основными моменты его гипотезы следующие:

1) Как показано в данной работе, сохраняемость и её основной компонент – выживаемость у взрослых зябликов испытывают значительные и непредсказуемые межгодовые колебания. Вероятно, они прежде всего определяются условиями зимы и ранней весны.

2) Согласно теоретическим представлениям (Stearns 1976) при сильных непредсказуемых колебаниях выживаемости взрослых оптимальной стратегией для популяции будет продуцирование страховочно избыточного количества потомков.

3) Успешность размножения и выживаемость молодых в критический период после вылета из гнезда также испытывают межгодовые флуктуации. По-видимому, они не имеют связи с колебаниями выживаемости взрослых во внегнездовой период.

4) Выживаемость молодых, вероятно, уже с осени флуктуирует синхронно с выживаемостью взрослых, несмотря на возможные различия в их абсолютном уровне. Таким образом, выживаемость молодых не может быть механизмом демпфирования колебаний численности популяции.

5) Вполне возможно, что плотность молодых птиц в послегнездовой период влияет на процесс установления ими связи с территорией. При большой плотности усиливается процесс дисперсии, особенно особей из поздних выводков.

6) В оптимальном местообитании весеннее территориальное поведение – важный конечный механизм ограничения плотности гнездящейся части популяции в годы высокой выживаемости молодых и взрослых.

7) В условиях непредсказуемости и асинхронности колебаний выживаемости взрослых и продукции потомства нельзя построить модель гомеостатической саморегуляции популяции, не допуская возможность иммиграции и эмиграции молодых особей.

Литература

- Дольник В.Р., Паевский В.А. 1982. Особенности модельного вида, места и методов исследования (введение) // *Популяционная экология зяблика*. Л.: 8-17.
- Ильина Т.А. 1982. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период // *Популяционная экология зяблика*. Л.: 191-214.
- Паевский В.А. 1970. Смертность и возрастной состав популяции зяблика // *Тез. докл. отчёт. науч. сессии Зоол. ин-та АН СССР по итогам работа 1969 г.* Л.: 20-21.
- Паевский В.А. 1974. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц // *Исследования по биологии птиц*. Л.: 142-185.

- Паевский В.А. 1977а. Методика определения величины смертности певчих птиц по результатам кольцевания // *Методы изучения миграции птиц*. М.: 255-257.
- Паевский В.А. 1977б. Основные методы определения демографических параметров популяции птиц // *Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов*. Вильнюс: 70-82.
- Паевский В.А. 1981. Сравнение разных методов определения уровня смертности птиц // *Орнитология* **16**: 140-146.
- Паевский В.А. 1982. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // *Популяционная экология зяблика*. Л.: 165-190.
- Паевский В.А. 1985. *Демография птиц*. Л.: 1-285.
- Паевский В.А., Виноградова Н.В. 1974. Биология гнездования и демография зяблика Куршской косы по десятилетним данным // *Исследования по биологии птиц*. Л.: 186-206.
- Соколов Л.В. 1975. Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // *Зоол. журн.* **65**, 2: 257-265.
- Соколов Л.В. 1977. Территориальное поведение молодых птиц, запечатление территории // *Методы изучения миграции птиц*. М.: 161-175.
- Соколов Л.В. 1982. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // *Популяционная экология зяблика*. Л.: 215-228.
- Соколов Л.В. 1983. *Формирование связи с территорией будущего гнездования (филопатрии) у перелётных воробьиных птиц*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-20.
- Соколов Л.В. 1988. Филопатрия перелётных птиц // *Орнитология* **23**: 11-25.
- Эрик В.В. 1967. Большая ловушка для массового отлова птиц // *Миграции птиц Прибалтики*. Л.: 51-55.
- Anderson D.R., Burnham K.P. 1976. Population ecology of the Mallard: IV. the effect of exploitation and survival // *U.S. Fish Wildlife Serv., Resour. Publ.* **128**: 1-66.
- Anderson D.R., Burnham K.P., White G.C. 1985. Problems in estimating age-specific survival rates from recovery data of birds ringed as young // *J. Anim. Ecol.* **54**, 1: 89-98.
- Andrzejewski R., Wierzbowska T. 1961. An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area // *Acta theriol.* **5**, 12: 153-172.
- Bellrose F.C., Chase E.B. 1950. Population losses in the Mallard, Black Duck, and Blue-winged Teal // *Illinois Nat. Hist. Surv. Biol. Notes* **22**: 1-27.
- Brownie C., Anderson D.R., Burnham K.P., Robson D.S. 1978. Statistical inference from band recovery data: a handbook // *U.S. Fish Wildlife Serv., Resour. Publ.* **131**: 1-212.
- Buckland S.T. 1982. A mark-recapture survival analysis // *J. Anim. Ecol.* **51**, 3: 833-847.
- Buckland S.T. 1984. Monte Carlo confidence intervals // *Biometrics* **40**, 3: 811-817.
- Buckland S.T., Rowley I., Williams D.A. 1983. Estimation of survival from repeated sightings of tagged galahs // *J. Anim. Ecol.* **52**, 2: 563-573.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 1979. The composite dynamic method as evidence for age-specific waterfowl mortality // *J. Wildlife Manage.* **43**, 2: 356-366.
- Carothers A.D. 1973. The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates // *Biometrics* **29**, 1: 79-100.

- Carothers A.D. 1979. Quantifying unequal catchability and its effect on survival estimates in an actual population // *J. Anim. Ecol.* **48**, 3: 863-869.
- Cody M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction // *Avian Biology* **1**: 461-512.
- Cormack R.M. 1972. The logic of capture-recapture estimates // *Biometrics* **28**, 2: 337-343.
- Deevey E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals // *Quart. Rev. Biol.* **22**, 4: 283-314.
- Eberhardt L.L. 1972. Some problems in estimating survival from banding data // *U.S. Fish Wildlife Serv. Wildlife Res. Report* **2**: 153-171.
- Falls J.B. 1978. Bird song and territorial behavior // *Aggression, dominance and individual spacing*. New York; London: 61-89.
- Farner D.S. 1955. Bird banding in the study of population dynamics // *Recent studies in avian biology*. Urbana: 397-449.
- Gilbert R.O. 1973. Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model // *Biometrics* **29**, 3: 501-526.
- Hickey J.J. 1952. Survival studies of banded birds // *U.S. Fish Wildlife Serv., Spec. Sci. Rep. Wildlife* **15**: 1-177.
- Hooper R.M., Funk H.D., Anderson D.R. 1978. Age specificity in Mallards banded postseason in eastern Colorado // *J. Wildlife Manage.* **42**, 1: 263-270.
- Howard H.E. 1920. *Territory in bird life*. London: 1-308.
- Jackson C.H.N. 1939. The analysis of an animal population // *J. Anim. Ecol.* **8**, 2: 238-246.
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model // *Biometrika* **52**, 1/2: 225-247.
- Jolly G.M. 1982. Mark-recapture models with parameters constant in time // *Biometrics* **38**, 2: 301-321.
- Klomp H. 1972. Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour // *Neth. J. Zool.* **22**, 4: 456-488.
- Lack D. 1943. The age of Blackbird // *Brit. Birds* **36**, 9: 166-175.
- Lakhani K.H., Newton I. 1983. Estimating age-specific bird survival rates from ring recoveries – can it be done? // *J. Anim. Ecol.* **52**, 1: 83-91.
- Loery G., Nichols J.D. 1985. Dynamics of a Black-capped Chickadee population, 1958-1983 // *Ecology* **66**, 4: 1195-1203.
- MacArthur R.H., MacArthur A.T. 1974. On the use of mist nets for population studies of birds // *Proc. Nat. Acad. Sci. Washington* **71**: 3230-3233.
- Manly B.F.J. 1970. A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method // *J. Appl. Ecol.* **7**, 1: 13-29.
- Manly B.F.J. 1971. A simulation study of Jolly's method for analyzing capture-recapture data // *Biometrics* **27**, 2: 415-424.
- Manly B.F.J. 1977a. The analysis of trapping records for birds trapped in mist nets // *Biometrics* **33**, 2: 404-410.
- Manly B.F.J. 1977b. A simulation experiment on the application of the Jackknife with Jolly's method for the analysis of capture-recapture data // *Acta theriol.* **22**, 13: 215-223.
- Manly B.F.J. 1984. Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture-recapture data // *Biometrics* **40**, 3: 749-758.
- Manly B.F.J. 1985. A test of Jackson's method for separating death and emigration with mark-capture data // *Res. Popul. Ecol.* **27**: 99-109.

- Marler P. 1956. Territory and individual distance in the Chaffinch, *Fringilla coelebs* // *Ibis* **98**, 3: 496-501.
- Martin-Löf P. 1961. Mortality rate calculations on ringed birds with special reference to the Dunlin (*Calidris alpina*) // *Ark. Zool.* **13**, 21: 483-491.
- Nichols J.D., Hines J.E., Pollock K.H. 1984. Effects of permanent trap response in capture probability on Jolly-Seber capture-recapture model estimates // *J. Wildlife Manage.* **48**, 1: 289-294.
- Nichols J.D., Noon B.K., Stokes S.L., Hines J.E. 1981. Remarks on the use of mark-recapture methodology in estimating avian population size // *Studies in Avian Biology* **6**: 121-136.
- Nichols J.D., Pollock K.H. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies // *J. Mammal.* **64**, 2: 253-260.
- Nichols J.D., Stokes S.L., Hines J.E., Conroy M.J. 1982. Additional comments on the assumption of homogeneous survival rates in modern bird banding estimation models // *J. Wildlife Manage.* **46**, 4: 953-962.
- Orians G.H. 1971. Ecological aspects of behavior // *Avian Biology* **1**: 513-546.
- Pollock K.H. 1981. Capture-recapture models: a review of current methods, assumptions and experimental design // *Studies in Avian Biology* **6**: 426-435.
- Rakestraw J.L. 1981. Survival and recovery rates of Mallards banded postseason in South Carolina // *J. Wildlife Manage* **45**, 4: 1032-1036.
- Ricklefs R.E. 1973. Fecundity, mortality and avian demography // *Breeding Biology of Birds*. Washington: 366-435.
- Ricklefs R.E. 1983. Comparative avian demography // *Curr. Ornithol.* **1**: 1-32.
- Roff D.A. 1973a. On the accuracy of some mark-recapture estimators // *Oecologia* **12**, 1: 15-34.
- Roff D.A. 1973b. An examination of some statistical tests used in the analysis of mark-recapture data // *Oecologia* **12**, 1: 35-54.
- Seber G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census // *Biometrika* **52**, 1: 249-259.
- Seber G.A.F. 1973. *The estimation of animal abundance and related parameters*. London: 1-506.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas // *Quart. Rev. Biol.* **51**, 1: 3-47.



Новые данные по распространению некоторых птиц в Тянь-Шане

Л.С.Степанян

Второе издание. Первая публикация в 1958*

В период летних работ в 1953 и 1954 годах по авифауне Иссык-Кульской котловины и окружающих хребтов нам удалось собрать некоторые сведения, касающиеся распространения в названном районе (в гнездовой период) видов птиц, являющихся представителями равнинной фауны. Исследователями, работавшими ранее в этих местностях, эти виды или вообще здесь не отмечались, или приводились только как изредка встречающиеся на перелётах.

Иссык-Кульская котловина представляет собой географический район, очень хорошо изолированный от окружающих местностей высокими горными хребтами. В результате этого внутри котловины существуют чрезвычайно постоянные и определённые фаунистические комплексы, связанные с имеющимися там ландшафтами. В общем, фауна котловины подвержена очень слабому влиянию животного населения, обитающего за пределами котловины, в смысле проникновения сюда отдельных его элементов. Некоторое исключение в этом отношении составляют лишь те виды, в основном водоплавающие, которые остаются здесь после зимовки. Эти особи обычно немногочисленны и ведут бродячий образ жизни. Примером могут служить встреченные мной здесь лебеди-кликуны *Cygnus cygnus*, гоголи *Vicuphala clangula*, нырковые утки рода *Aythya*. В свете вышеизложенного внесение в летнюю фауну Иссык-Кульской котловины новых, до сих пор не отмеченных видов представляет значительный интерес.

Charadrius alexandrinus alexandrinus Linnaeus, 1758. Морской зуёк, будучи настоящей равнинной птицей, очень редко поднимается на гнездовье в горы. В нашей орнитологической литературе имеется единственное указание на гнездование этого кулика в горных условиях на озере Бурадо-Босун (абсолютная высота около 2000 м н.у.м.), причём этот факт подчёркивается как особое исключение. Гнездование морского зуйка в обширнейшей горной котловине озера Иссык-Куль и вообще в горных областях Тянь-Шаня прямо отрицается (Гладков 1951). Наши наблюдения в Центральном Тянь-Шане в 1954 году позволяют

* Степанян Л. С. 1958. Новые данные по распространению некоторых птиц в Тянь-Шане // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **63**, 4: 133-135.

расширить известный гнездовой ареал этого вида, включив в него всю Иссык-Кульскую котловину.

Морской зуек на побережье озера Иссык-Куль (абсолютная высота озера приблизительно 1600 м н.у.м.) является обычной гнездящейся птицей. В гнездовой период основная масса зуйков концентрируется в западной части озера и в юго-восточной на мысе Кара-Булун. В названных местах особенно хорошо представлен биотоп этого вида: глинистые солонцеватые или песчаные сырые берега с постоянными Лужами и выходами соли. Численность птиц здесь довольно высокая. В июле стайки по 10-15 птиц встречались через каждые 200-300 м Береговой полосы. Относительно гнездования морского зуйка на озере мы располагаем следующими данными. Два взрослых самца, добытые 14 июня 1954, имели семенники по 7 мм. 15 июня на мысе Кара-Булун найдено два гнезда. Оба они помещались на участках мелкой гальки среди песчаного берега и представляли собой неглубокую плоскую ямку, выстланную тонкими пластиночками сланца. Всякая растительная выстилка отсутствовала. В обоих гнёздах находилось по 3 только что вылупившихся птенца и остатки яичной скорлупы. Самка сидела на них. Спугнутая, она «отводила» и возвращалась на гнездо, как только человек удалялся на 20-25 м. Судя по виду птенцов, вылупление их происходит почти одновременно. Через 2 ч после посещения одного из гнёзд самка увела из него пуховиков на 30 м. Вес пуховика через 8 ч после вылупления 6.4 г. В этот же день здесь было найдено ещё 2 выводка. В них птенцы уже полностью оперились, но ещё не летали. Вес двух из них 20 и 24 г. Птенцы кормятся на береговых лужах, при тревожных криках родителей залегают среди травинок или просто в ямке среди песка. 5 и 6 июля нами наблюдались уже кочующие по берегам стайки, состоящие из старых и молодых птиц. Взрослые самцы и самки, добытые в эти дни, имели редуцированные гонады и много подкожного жира. По-видимому, в конце июня бóльшая часть птиц кончает размножение и переходит к осеннему кочевому образу жизни.

Таким образом, гнездование морского зуйка в Центральном Тянь-Шане надо считать установленным. Однако для горных областей это, конечно, редкая птица, встречающаяся на гнездовье лишь в немногих местах, сходных по своим условиям с местностями, населёнными этой птицей на равнинах.

Charadrius leschenaultii. Большеклювый зуёк три раза добывался в пределах Иссык-Кульской котловины. Но ни один из исследователей не считал его гнездящейся здесь птицей. Наши наблюдения в Иссык-Кульской котловине показали, что большеклювый зуек здесь гнездится, хотя и в ограниченном количестве.

24 мая 1954 пара птиц наблюдалась в щебнистой пустыне урочища Ак-Улен (западная часть котловины); их поведение явно указывало на

наличие здесь гнезда. Птицы никак не покидали определённого участка, очень беспокоились при приближении к ним человека, подавая тихую трескучую трель. Однако гнезда найти не удалось. Держалась эта пара в 8-9 км от озера в совершенно пустынной местности. После поднятия молодых на крыло эти зуйки перемещаются на побережья Иссык-Куля. Здесь самостоятельные молодые наблюдались 5 июля 1953 и в июле 1954 в совместных стайках с морскими зуйками. Добыто 2 молодых экземпляра.

Sterna albifrons. В.Н.Шнитников (1949) об этой крачке пишет следующее: «На Иссык-Куле она не бывает даже на пролётах». И вообще вопрос о пребывании малой крачки на таких высотах в литературе решается отрицательно. Мы наблюдали малую крачку в западной части котловины на побережье озера. Здесь 5 июля держались две пары их в колонии обыкновенных крачек *Sterna hirundo*. При приближении человека они очень волновались и вели себя так, как будто поблизости находились выводки.

Streptopelia turtur arenicola (Hartert, 1894). В нашей орнитологической литературе нет указаний на встречу обыкновенных горлиц в Иссык-Кульской котловине. В 1954 году с 13 по 15 июня мы ежедневно наблюдали этих горлиц в зарослях облепихи на мысе Кара-Булун (юго-восточная часть котловины). Птицы держались парами и были немногочисленны. 13 июня в окрестностях поселка Покровка была добыта самка из стаи приблизительно в 20 птиц. Она имела сильно редуцированный яичник и довольно толстый слой подкожного жира. Тем не менее, гнездование здесь этих горлиц вероятно, так как все условия для этого имеются.

Coracias garrulus semenowi Loudon et Tschusi, 1902. Сизоворонка – в общем птица равнинных местностей. Верхний предел её распространения в Семиречье Шнитников определяет 1200-1300 м н.у.м., а гнездование этой птицы в пределах Иссык-Кульской котловины им отрицается. Встречается сизоворонка здесь, по мнению этого исследователя, только во время осеннего пролёта. Нам несколько раз пришлось встретить эту птицу на южных берегах озера в гнездовой период. Многочисленные лёссовые обрывы и открытые участки степного типа в юго-западной части котловины вполне соответствуют требованиям сизоворонки в период гнездования. Здесь наблюдались одиночные птицы 24 мая, 3 июня, 1 июля, 6 июля. Таким образом, гнездование их здесь очень вероятно, но, конечно, в незначительном количестве. Это также косвенно подтверждается фактом гнездования в котловине золотистых щурок.

Merops apiaster. Во всей горной части Семиречья к югу от Заилийского Ала-Тау золотистая щурка на гнездовье не была известна. Здесь она наблюдалась только во время перелётов. Нам пришлось наблю-

дать этих птиц здесь на гнездовье. В юго-восточной части Иссык-Кульской котловины было найдено 4 их гнезда. Гнезда располагались в лёссовых обрывах и 10 июля в них находились уже вполне оперённые птенцы. Старые птицы добывали корм в окружающей холмистой местности. В этих же обрывах имелись старые нежилые норы, в прошлом также принадлежавшие щуркам. Таким образом, гнездование их здесь, по-видимому, постоянное явление, но численность гнездящихся птиц, как видно из сказанного, очень невелика, что, вероятно, связано с крайними границами вертикального распространения их в описываемом районе.

Galerida cristata magna (Hume, 1871). В нашей орнитологической литературе нет конкретных указаний на гнездование хохлатого жаворонка в пределах Иссык-Кульской котловины, хотя последняя называется в числе мест зимовок его (Шнитников 1949). Мной этот жаворонок найден обычным на гнездовье в указанном районе. В вертикальном отношении он заселяет всю подгорную равнину и днища речных долин в самой нижней части предгорий. Выше в горах не был отмечен ни разу. Биотоп – в основном поля; в естественной обстановке степные и сухостепные, часто каменистые участки, покрытые зарослями караганы и полыни. В западной части котловины обитает только в культурном ландшафте и на сухих глинистых берегах реки Чу. Численность умеренная. Более обычен жаворонок в восточной части хребта, что связано с более широким развитием здесь населенных им ландшафтов. 16 июня 1954 (Кара-Булун) наблюдалась птица, таскавшая корм в гнездо. Самец, добытый 20 сентября 1952 Ю.Дубровским в районе села Бокомбаевского, имел полностью свежее оперение.

Литература

- Гладков Н.А. 1951. Отряд кулики *Limicola* или *Charadriiformes* // *Птицы Советского Союза*. М., 3: 3-372.
- Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.



Гнездование белого гуся *Chen caerulescens* в тундрах Колымской и Чаунской низменности

А.В.Андреев, И.В.Дорогой

Второе издание. Первая публикация в 1987*

Белый гусь *Chen caerulescens*, занесённый в Красную книгу РСФСР, в пределах советской Арктики в настоящее время гнездится регулярно только на острове Врангеля (Портенко 1972). В первой половине XVIII века, как видно из специального раздела в монографии Л.А.Портенко, белые гуси на пролётах в массе встречались в приморских тундрах на запад вплоть до устья Лены. В дальнейшем их численность на материке стала быстро падать. В частности, в низовьях Колымы этот вид ещё в 1820-х годах считался исчезнувшим (Врангель 1948). В настоящее время белые гуси регулярно, хотя и в небольших количествах, встречаются на весеннем и реже на осеннем пролётах вдоль северного побережья Чукотки и в низовьях Колымы (Портенко 1972). Случаи гнездования данного вида в материковой части Северо-Восточной Сибири как в прошлом, так и в настоящем исчисляются единицами и представляют в основном «опросные данные». Утверждение о том, что белый гусь прежде «в массе гнезвился в прибрежных тундрах Северо-Восточной Азии на запад до устья Яны, а возможно и далее» (Красная книга РСФСР), не подкреплено конкретным материалом.

В последние годы мы зарегистрировали несколько случаев гнездования белых гусей в северо-восточной Якутии и в северо-западной части Магаданской области.

Группа из 6 взрослых птиц и 8 птенцов в возрасте около 2 недель (2 семьи с 4 гусятами в каждой и пара без выводка) встречена 21 июля 1983 в нижнем течении реки Чукочьей (северо-восточная часть Якутии). Птицы отдыхали на берегу довольно крупного (0.5×0.3 км) термоэрозионного озера, расположенного примерно в 2 км к юго-востоку от мыса Малый Чукочий. При нашем приближении гуси сошли в воду и отплыли на середину озера. На берегу в нескольких местах были обнаружены второстепенные маховые перья, следы кормёжек и скопления экскрементов, что свидетельствует о довольно продолжительном их пребывании. Примерно в 1 км от этого места было найдено одно гнездо, несомненно принадлежавшее белым гусям. Оно было устроено в понижении между байджарахами на берегу соседнего более крупного

* Андреев А.В., Дорогой И.В. 1987. Гнездование белого гуся в тундрах Колымской и Чаунской низменности // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **92**, 2: 42-44.

и более глубокого озера, на две трети ещё покрытого льдом. В 70 м отсюда мы нашли также гнездо мохноногого канюка *Buteo lagopus*. Впоследствии гуси перекочевали на свободное от льда озеро, что, на наш взгляд, обусловлено наличием благоприятных здесь кормовых условий, а также тем, что свободная от льда акватория позволяла птицам в случае опасности свободно удаляться на безопасное расстояние от берега.

По сообщению Ю.Князева, на этом озере по крайней мере один выводок белых гусей он наблюдал в 1982 году. Это неудивительно, поскольку место относительно хорошо защищено от ветров, а на вершинах байджарахов практически ежегодно гнездится пара мохноногих канюков. В 2 км от озера ежегодно гнездится пара сапсанов *Falco peregrinus* (мыс Малый Чукочий), а в годы, богатые леммингами, в окружающей тундре в массе гнездятся белые совы *Nyctea scandiaca*. По всей вероятности, гнездование небольших групп белых гусей в данном районе возможно только по соседству с хищными птицами.

Следует подчеркнуть ещё одну особенность ландшафта: под обрывистыми берегами озера, на склонах северной экспозиции в течение зимы скапливается большая масса снега, который в течение летнего периода постепенно тает. Из-под снежников летом постоянно сочится влага и «плывёт» алевритовый конус выноса. В таких своего рода «микрорайонах» условиях развивается пышная растительность. Её основу составляют *Arctophila fulva*, *Artogrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Carex stans*, *C. subspathacea*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russolum*. На лужайках с сочным зелёным подростом активно пасутся гуси, о чём свидетельствуют многочисленные следы и объеденные стебли трав. Таким образом, наличие благоприятных защитных и кормовых условий обуславливает потенциальную возможность гнездования белых гусей в данном районе.

Другой выводок, состоявший из 4 птенцов в возрасте около 3 недель, сопровождаемый линными родителями, встречен 23 июля 1983 в эстуарии реки Чукочьей. Птицы находились в 70 м от берега и при приближении лодки поплыли в сторону мыса Большой Чукочий, расстояние до которого превышало 2 км. Скорее всего, они не имели никакого отношения к птицам, встреченным накануне.

В 1984 году снова было зарегистрировано несколько встреч с белыми гусями в этом районе. Так, по сообщению охотника А.Старостина, группа из 6 гусей была обнаружена им 5 июня в районе мыса Малый Чукочий. Пару без признаков гнездования мы наблюдали в этом месте 9 июня. Возможно, птицы приступили бы к размножению, но ввиду депрессии леммингов в районе мыса не было ни одной пары мохноногих канюков или белых сов. Возможно, что белые гуси не гнездились в этом году из-за исключительно холодной и затяжной

весны с частыми возвратами холодов и сильными северными ветрами. Группа из 4 взрослых птиц 10 и 11 июня держалась в 100 м от гнезда мохноногого канюка, расположенного на обрывистом краю едомы, примерно в 4 км от реки, однако впоследствии птицы откочевали. Стая из 6 белых гусей, летевших в северо-западном направлении, встречена на левом берегу реки, в 5 км к югу от фактории Большая Чукочья 12 июня 1984.

По сообщению местного старожилы Н.Я.Лебедева и охотника Б.Волощука, белые гуси в небольшом количестве (несколько пар) иногда гнездятся в устье реки Гальгаваам, примерно в 100 км к западу от устья Чукочьей.

Группу из 6 гусей, летевших в северном направлении, встретил 30 мая 1978 в районе Стадухинской протоки А.Я.Кондратьев.

По сообщению М.Арбузова, пару с 4 нелётными птенцами наблюдали в июле 1981 года в среднем течении реки Тэюкууль (Чаунская низменность). Кроме того, многочисленные опросы местного населения подтверждают регулярность весенних и осенних пролётов белых гусей вдоль побережья от Чукотского полуострова до Чаунской губы.

Таким образом, судя по приведённым данным, в ряде мест на северо-востоке Сибири, в частности в низовьях Колымы, белый гусь – крайне малочисленный, но достаточно регулярно гнездящийся вид. Возможно, рост его численности сдерживался выпасом северных оленей в приморской полосе. Сейчас этот выпас прекращён. Современные условия биоты нижнеколымских и чаунских тундр, а также организация здесь заказников («Чайгургино» и «Тэюкууль») позволяют надеяться на увеличение численности этого вида в будущем или, во всяком случае, на сохранение его как компонента местной авифауны.

Литература

- Врангель Ф.П. 1948. *Путешествие по северным рекам Сибири и по ледовитому морю, совершённое в 1820, 1821, 1822, 1823 и 1824 гг.* М.
- Красная книга РСФСР.* 1983. М.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. 1978. *Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР.* М.
- Портенко Л.А. 1972. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля.* Л.
- Томкович П.С., Сорокин А.Г. 1983. *Фауна птиц Восточной Чукотки // Распространение и систематика птиц.* М.



Гнездование змеяяда *Circaetus gallicus* в нижнем течении Или

Н.Н.Березовиков, А.Ж.Жатканбаев

Второе издание. Первая публикация в 1995*

В пойме реки Или между посёлками Бакбакты и Баканас на острове, густо заросшем ивами, жимолостью и шиповником, 5 мая 1993 обнаружено гнездо змеяяда *Circaetus gallicus*, устроенное на лохе, резко возвышающемся над окружающей древесно-кустарниковой растительностью. Располагалось оно в вершинной части дерева на высоте 6 м в развилке двух ветвей основного ствола и одним краем опиралось на одну из горизонтальных боковых веток. Корпус гнезда был построен из сухих веток лоха. Лоток выложен тонкими и гибкими веточками ивы и лоха, большинство из которых были свежееобломлёнными самими птицами. Размеры гнезда, см: высота 60, наружный диаметр 63×80, внутренний диаметр 21×26, глубина лотка 7.3-7.5. Кладка содержала одно яйцо правильной эллипсообразной формы. Скорлупа яйца белая с матовой шероховатой поверхностью. Размеры яйца 77.9×56.3 мм.



* Березовиков Н.Н., Жатканбаев А.Ж. 1995. Гнездование змеяяда (*Circaetus gallicus*) в нижнем течении Или // *Selevinia* 3, 2: 68.