

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2011
XX**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
646
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 646

СОДЕРЖАНИЕ

- 675-697 Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы *Parus cristatus*.
А. В. БАРДИН
- 698-699 Необычно поздний выводок красношейной поганки *Podiceps auritus* в Северном Казахстане. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 699-703 Гнездование кобчика *Falco vespertinus* и чеглока *F. subbuteo* на Западном Алтае.
Б. В. ЩЕРБАКОВ
-

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 XX
Express-issue

2011 № 646

CONTENTS

- 675-697 Territorial behaviour and migration of the
crested tit *Parus cristatus*. A. V. BARDIN
- 698-699 Unusual late brood in the Slavonian grebe
Podiceps auritus in Northern Kazakhstan.
N. N. BEREZOVIKOV
- 699-703 Breeding biology of the red-footed falcon *Falco*
vespertinus and Eurasian hobby *F. subbuteo*
in Western Altai. B. V. SHCHERBAKOV
-

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

Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы *Parus cristatus*

А. В. Бардин

Второе издание. Первая публикация в 1983*

Вопреки прежнему представлению о кочевом образе жизни хохлатых синиц, или гренадёрок *Parus cristatus*, работы по кольцеванию подтвердили их строгую оседлость (Гроте 1916; Palmgren 1927; Промптов, Лукина 1937; Durango 1945; Вилкс, Вилкс 1961, 1964; Вилкс 1966; Бардин 1975в). Выяснилось, например, что хохлатые синицы в течение всего года придерживаются постоянных участков леса радиусом не более 0.5 км. Их привязанность к этим территориям очень сильна. В эксперименте её не удаётся устранить с помощью трофического фактора, перемещая места прикормки. О прочностей связей с определённой территорией свидетельствуют также результаты опытов с завозами птиц: все 7 хохлатых синиц, увезённых за 1-4 км от своего участка обитания, после выпуска на свободу вернулись на старое место (Вилкс, Вилкс 1964). В то же время молодые особи этого вида, как показывают данные кольцевания, оказываются гораздо более подвижными по сравнению со взрослыми. Так, хохлатые синицы, окольцованные птенцами на гнёздах, практически не дают возвратов с места кольцевания. Случаи находок окольцованных хохлатых синиц далее 2 км от места кольцевания относятся к особям, помеченным в молодом возрасте. Отловленные в несвойственных для вида станциях мигрирующие гренадерки оказываются молодыми (Durango Вилкс, Вилкс 1961; Вилкс 1966; Носков 1968; Бардин 1975б; Cederholm, Ekman 1976). Биологическое значение широких перемещений молодняка, наблюдаемых у многих видов птиц, прежде всего связывают с расселением особей в пределах ареала вида. Массовость этих перемещений позволяет считать их характерными для определённой стадии онтогенеза многих особей, во взрослом состоянии становящихся оседлыми (Мальчевский 1957, 1969, 1974; Носков 1968, 1971).

В настоящей работе обсуждаются те особенности территориального поведения хохлатой синицы, которые ещё не получили должного отражения в литературе, а также некоторые вопросы социальной структуры населения у этого вида. Работа основана на результатах десятилетних наблюдений за поведением хохлатых синиц северного подвида

* Бардин А. В. 1983. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.) // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* 14: 43-69.

Parus cristatus cristatus Linnaeus, 1758, проводившихся на постоянном контрольном участке леса с применением индивидуального мечения всех обитающих на нём синиц.

Район исследования, материал и методика

Исследование проводилось в 1968-1978 годах в окрестностях города Печоры Псковской области, на границе подзоны тайги и таёжно-широколиственных лесов. Полный контроль за населением синиц в 1968-1970 годах осуществлялся на площади 25 га, в 1971-1978 годах – на площади 170 га. Наблюдениями было охвачено около 30 км² территории. Контрольная территория располагалась около реки Пачковки на участках смешанного, елового черничного и зеленомошного, соснового зеленомошного и беломошного лесов. В древостое здесь преобладали сосна *Pinus sylvestris*, ель *Picea abies*, осина *Populus tremula*, берёза *Betula pendula*; в подлеске – можжевельник *Juniperus communis*, серая ольха *Alnus incana*, крушина *Frangula alnus*, несколько видов ив *Salix* spp. Плотность населения хохлатой синицы в районе исследования достаточно высока – 10-12 гнездящихся пар на 1 км².

Главная особенность изучения синиц в окрестностях Печор состояла в длительных наблюдениях за поведением отдельных окольцованных и индивидуально помеченных индивидуумов на протяжении ряда лет (т.н. биографический метод). Методика исследования описана (Бардин 1975а). Вопросы терминологии также обсуждались ранее (Носков и др. 1975; Бардин 1977).

За период работы было окольцовано 412 хохлатых синиц и получено 885 повторных сведений о 129 особях. Для ряда особей удалось проследить историю всей или большей части их жизни.

Результаты и обсуждение

Десятилетние наблюдения за индивидуально мечеными хохлатыми синицами показали, что в изучаемом районе взрослые особи этого вида строго оседлы. Они держатся постоянными парами, сохраняющимися, как правило, до гибели одного из партнёров, и проводят всю свою жизнь в пределах постоянного участка обитания. Размеры участка обитания пары варьируют в зависимости от типа леса, индивидуальных особенностей поведения птиц, отношений внутри поселений. В целом у исследованных нами взрослых особей диаметр участка не превышал 700 м (рис. 1).

Расстояние между наиболее удалёнными точками встреч окольцованных взрослых особей при наблюдении за ними в течение не менее года было в среднем 410 м ± 20 м (*S.E.*). При этом у изолированно живущих пар участки обитания по размерам заметно не отличались от участков пар при сплошном заселении видом местности. Для особей, за которыми проводились наиболее подробные в данном отношении наблюдения, размеры участков обитания приведены в таблице. Площадь этих участков равнялась в среднем 9 га (*S.E.*=0.4 га). В качестве примера на рисунке 2 показаны места повторных встреч и расположения гнёзд двух взрослых гренадёрок, находившихся под наблюдением около 6 и более 8 лет.

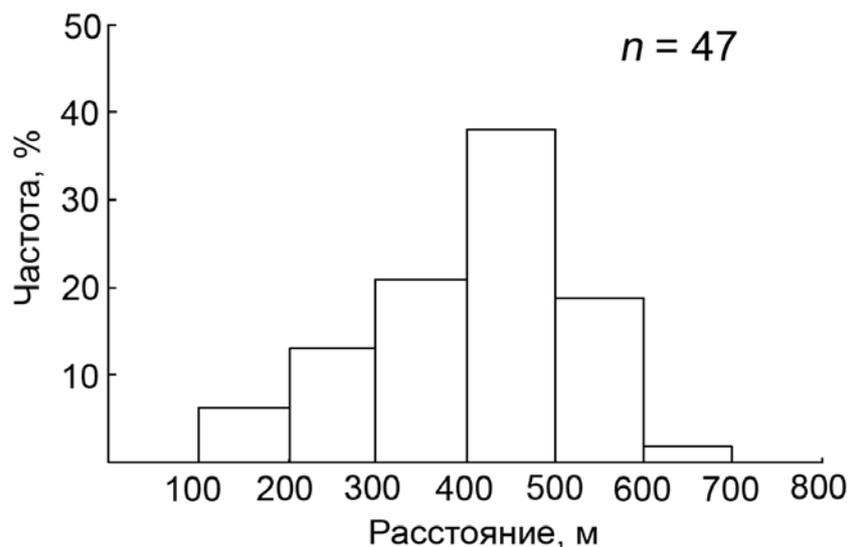


Рис. 1. Расстояния между наиболее удалёнными точками встреч меченых взрослых хохлатых синиц (наблюдения в течение не менее года).

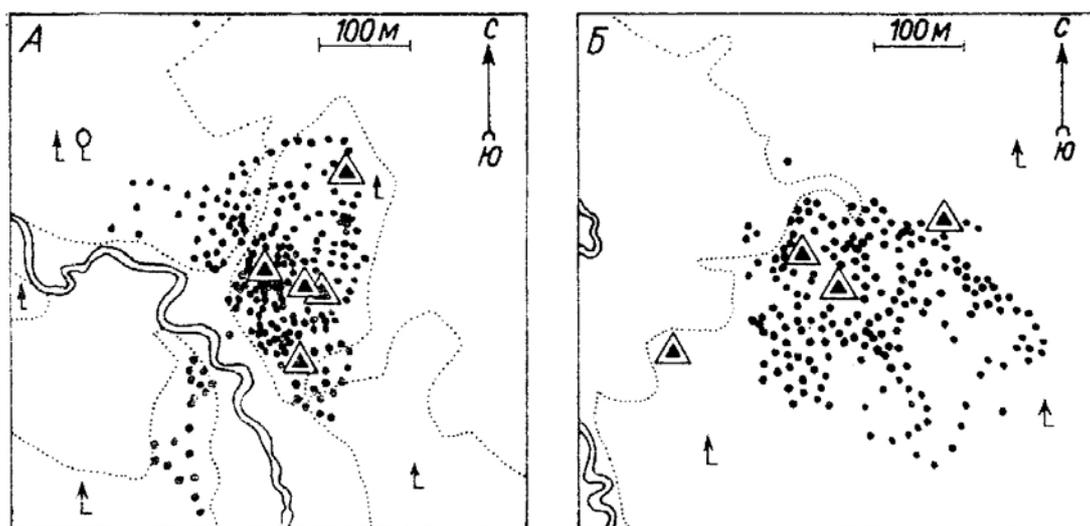


Рис. 2. Места повторных встреч (точки) и расположения гнёзд (треугольнички) у хохлатых синиц: **А** – самки 545265 с 14 августа 1970 по 20 июля 1978; **Б** – самца 582863 с 23 сентября 1971 по 10 мая 1977.

У хохлатой синицы оба члена пары живут в пределах одного общего участка обитания. Во внегнездовой период суточные передвижения пары охватывают практически весь участок, который птицы могут пересекать за 2-4 мин полёта. В результате площадь участка находится под постоянным контролем обитающих на нём птиц.

Участки обитания соседних пар перекрываются друг с другом лишь частично. В целом же наблюдается ярко выраженное разобщение пространств жизнедеятельности пар. Таким образом, большая часть участка обитания пары является территорией этой пары (Бардин 1977). На своей территории хохлатые синицы доминируют над зашедшими сюда соседями, теряя это качество за её пределами. Там в свою очередь доминантными становятся владельцы сопредельных территорий

(иерархия *peck dominance* типа). Пара на протяжении всего года препятствует свободному проникновению на свою территорию других взрослых особей и сама избегает заходить на территории соседних пар. К молодым птицам отношение взрослых иное (см. ниже).

Размеры круглогодичных участков обитания некоторых особей *Parus cristatus*

№ кольца	Пол	Возраст	Период наблюдений	Размеры участка обитания	
				Максимальная протяжённость, м	Площадь, га
215780	♀	ad	21.08.1968–12.01.1970	440	6.25
24422	♂	imm-ad	15.03.1974–29.04.1977	480	7.00
545106	♀	ad	12.09.1970–26.05.1974	390	7.50
545283	♂	ad	20.08.1970–1.03.1974	430	7.75
24109	♀	ad	9.05.1973–29.04.1975	430	8.00
470913	♂	ad	6.07.1969–18.10.1973	560	8.75
582863	♂	imm-ad	23.09.1971–10.05.1977	450	9.50
545265	♀	imm-ad	14.08.1970–25.09.1978	450	9.50
580034	♀	imm-ad	7.07.1971–12.01.1974	470	9.50
545244	♀	imm-ad	9.08.1970–25.04.1974	550	10.25
580157	♂	imm-ad	5.10.1972–4.04.1974	520	10.75
24112	♀	ad	22.05.1973–27.05.1974	480	10.75
24510	♀	imm-ad	20.03.1974–9.06.1977	700	10.75
В среднем:				490±15	9.0±0.4

Структура взрослой части населения хохлатой синицы построена на круглогодичном территориализме пар. Она поддерживается неизменной на протяжении года и не требует существенной перестройки в период размножения. Поэтому говорить согласно классической схеме о «разбивке на пары» и «занятии гнездовой территории» в начальные фазы репродукционного цикла у хохлатой синицы не приходится.

Весной хохлатые синицы подыскивают место для гнезда на всём участке обитания. Для этих синиц характерно самостоятельное «выщипывание» дупла в трухлявой древесине. В нескольких местах они начинают долбить дупла, из которых впоследствии заканчивают одно. В случае неудачи размножения в выбранном месте они могут вернуться к одному из ранее начатых дупел, достроить его и повторное гнездование провести в нём.

После устройства гнезда деятельность птиц постепенно концентрируется вокруг него и в период выкармливания птенцов хохлатые синицы интенсивно используют лишь около 1/10 площади своего круглогодичного участка обитания. На рисунке 3 на примере одной из пар хохлатых синиц показано соотношение площади всего участка обитания (около 9.5 га) и той её части, где птицы обычно собирали корм для

своих птенцов (около 1.5 га). Этот случай интересен тем, что хохлатые синицы устроили дупло в 50 м от соснового леса, в пне серой ольхи в одинокой группе кустов у речки, так что гнездо и охотничий участок были разделены малопродуктивной территорией луга, которую птицы перелетали без остановки.

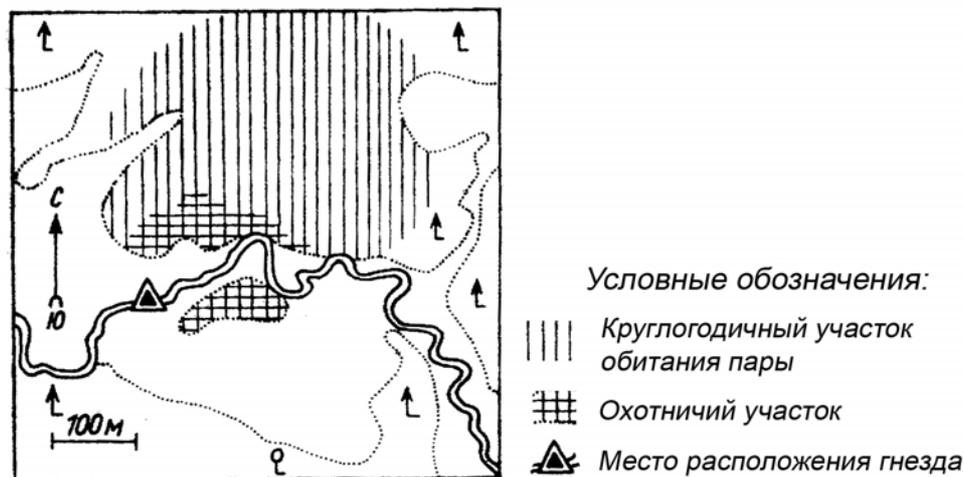


Рис. 3. Соотношение площадей круглогодичного участка обитания пары хохлатых синиц и «охотничьего» участка во время выкармливания птенцов.

Наши наблюдения за использованием хохлатыми синицами территории в период выкармливания птенцов согласуются с данными А.А. Иноземцева (1960). Измеренные им в Московской области охотничьи участки двух пар гренадерок составляли 1.2 га в еловом лесу с примесью сосны и 2.2 га – в хвойно-широколиственном лесу.

Передвижения гнездящихся птиц не ограничиваются «гнездовым участком», который у хохлатой синицы можно выделить лишь условно. В период размножения, как и в остальные сезоны, пара продолжает посещать другие части своей круглогодичной территории, хотя и делает это гораздо реже. Так называемый «гнездовой участок» у хохлатой синицы определяется частотой посещения гнезда и в отличие от участка обитания не имеет определённых границ.

Поскольку гнездящиеся хохлатые синицы интенсивно используют лишь часть площади своих круглогодичных участков обитания, в популяции этого вида в период размножения наблюдается характерное явление – появление «свободных» частей пространства, редко посещаемых в это время особями вида (рис. 4). Хотя площадь участка обитания одной пары, по всей вероятности, достаточна для успешного выведения на нём потомства несколькими парами, другие хохлатые синицы в его пределах не гнездятся. Сходная картина сужения интенсивно используемого пространства жизнедеятельности в течение периода размножения описана для канадского пухляка *Parus atricapillus* (Stefanski 1967) и пухляка *P. montanus* (Бардин 1975а). После вы-

лета птенцов взрослые особи утрачивают привязанность к гнезду и его окрестностям, и жизнедеятельность выводка начинает протекать на всей площади круглогодичного участка обитания родителей.

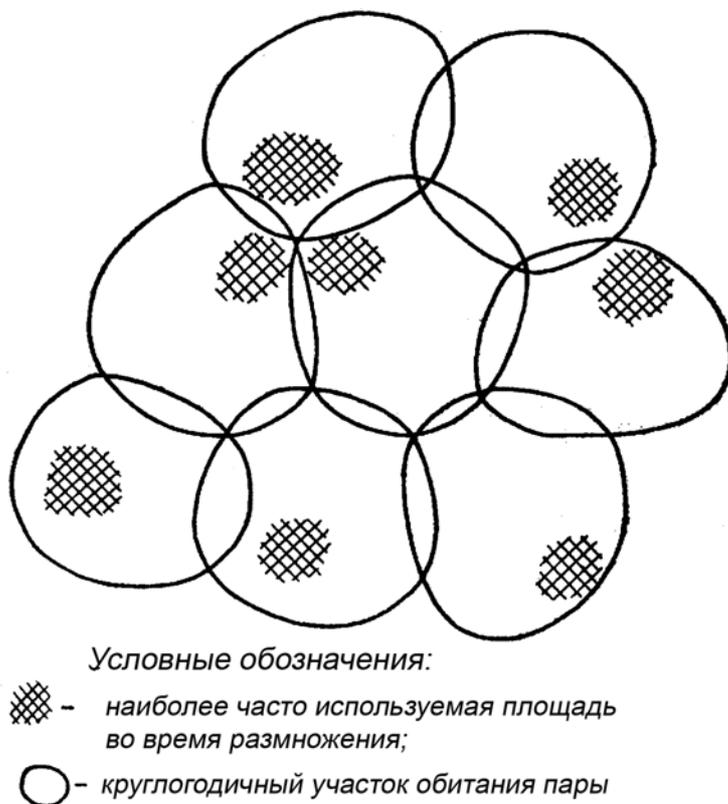


Рис. 4. Схема пространственного размещения участков обитания пар взрослых птиц и т.н. «гнездовых участков», интенсивно используемых ими во время гнездования.

В окрестностях Печор птенцы гренадерки покидали гнёзда, начиная со второй половины мая (самая ранняя дата вылета – 14 мая 1974). Вылетевших птенцов родители кормят ещё около трёх недель (Бардин 1975б). В это время передвижение выводка относительно места расположения гнезда может носить самый разный характер. Птенцы могут оставаться на «гнездовом участке» или рядом с ним, могут сразу же уходить от него в зависимости от конкретных условий местности. Однако пока молодые получают корм от взрослых птиц, все перемещения выводка происходят только в пределах участка обитания их родителей. В результате этого разные выводки хохлатых синиц, хотя и могут периодически встречаться друг с другом, используют разные участки леса, а именно – круглогодичные территории своих родителей. У хохлатой синицы мы не наблюдали такой значительной изменчивости территориального поведения молодых птиц после вылета из гнезда, какая была описана В.А.Паевским (1967) для целого ряда воробьиных, в основном перелётных видов, на Куршской косе.

Как показали специальные наблюдения, птенцы хохлатой синицы держатся выводками до месяца. Не более чем через неделю после перехода птенцов к самостоятельному образу жизни выводки распадаются. После этого начинаются интенсивные передвижения молодняка. В районе исследования все окольцованные в гнёздах молодые гренадерки уходили из мест своего рождения сразу после распадаения выводков (прослежено 225 особей). Вместо них здесь ежегодно появлялись другие, неокольцованные молодые птицы, родившиеся в других районах.

Послегнездовые перемещения молодых хохлатых синиц происходят во второй половине июня – первой декаде июля. В это время можно визуальнo наблюдать пролёт хохлатых синиц. В окрестностях Печор самая ранняя встреча мигрирующей гренадерки – 15 июля 1974. Наиболее интенсивная миграция расселения молодых гренадерок, по нашим наблюдениям в Псковской и Ленинградской областях, происходит в третьей декаде июня – первой пятидневке июля. Именно в это время наибольшее число хохлатых синиц попадалось в ловушки рыбацкого типа на восточном берегу Ладожского озера в урочище Гумбарицы (рис. 5), а также на Куршской косе Балтийского моря (Одинцова 1975)*.

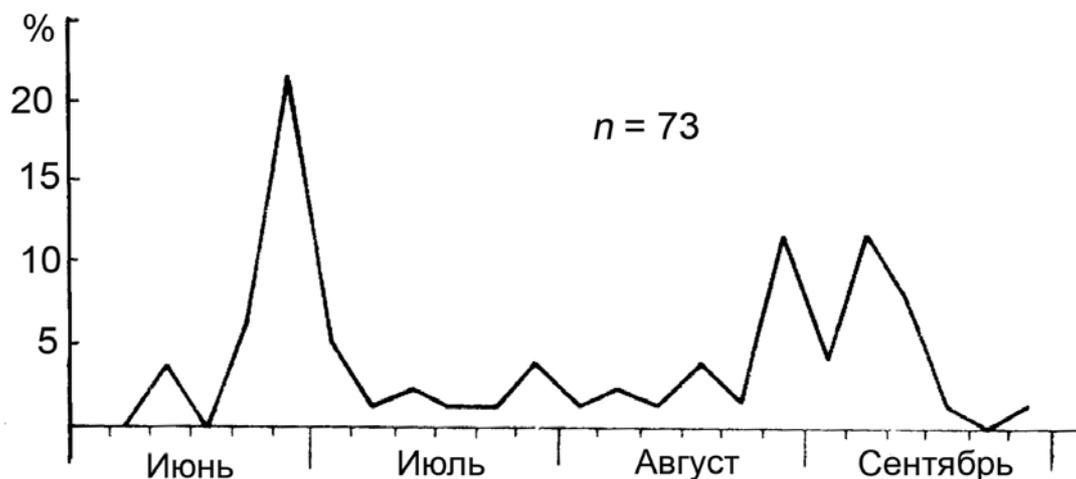


Рис. 5. Динамика отлова хохлатых синиц рыбацкими ловушками (по пятидневкам в процентах от общего число пойманных птиц). Восточный берег Ладожского озера, урочище Гумбарицы, 1969-1976 года.

Во время послегнездовых перемещений молодые особи движутся в одиночку (иногда образуя временные группировки) и в различных направлениях. Они могут форсировать разнообразные экологические преграды: реки, озёра, поля, лиственные леса, что несвойственно этому

* Необходимо отметить, что при отлове мигрирующих птиц ловушками рыбацкого типа общее количество пойманных *Parus cristatus*, как и *P. palustris*, крайне мало по сравнению с количеством отлавливаемых синиц других видов: *P. ater*, *P. major*, *P. caeruleus*, *P. montanus*.

виду в другие сезоны. К началу постювенальной линьки передвижения молодняка заканчиваются.

В 1976 году мы наблюдали миграцию хохлатых синиц на островах Кандалакшского залива Белого моря (острова Средний, Кереть и др.). Первых двух передвигающихся особей заметили 2 июля (наблюдения велись с 14 июня по 14 июля). Все отмеченные особи двигались в одиночку, пересекая проливы между островами.

По-видимому, в постгнездовых перемещениях принимают участие все молодые птицы независимо от условий на участках обитания их родителей. Это даёт возможность предполагать, что расселение в постгнездовой период вызывается внутренними факторами, т.е. представляет собой дисперсию в отличие от спэйсинга, вызываемого иными причинами, чем внутреннее стремление к расселению (Berndt, Sternberg 1968). В результате дисперсии население хохлатых синиц в каждой точке ареала оказывается генетически разнородным, так как состоит из птиц, родившихся в разных местах и оказавшихся на месте своего постоянного обитания после расселения в молодом возрасте. В этом отношении хохлатые синицы ведут себя сходно с другими изученными видами воробьиных птиц (Мальчевский 1957, 1969, 1974).

Дальность постгнездовой дисперсии оценить трудно, так как Центр кольцевания располагает ничтожным количеством возвратов (6), относящихся к этому виду. Из Латвии известна дальняя находка хохлатой синицы, окольцованной птенцом на гнезде. За время постгнездовой миграции эта птица оказалась в 20 км юго-западнее места рождения (Вилкс 1966). В окрестностях Печор в радиусе 3 км от места рождения осело 4% из 225 окольцованных в гнезде молодых гренадёрок. В окрестностях города Стренчи (Латвия) из более 700 окольцованных птенцами хохлатых синиц в радиусе 3 км найдено 8 особей (немногим более 1%) (Вилкс, Вилкс 1961; Вилкс 1966).

О времени установления территориальных связей у оседлых птиц судить трудно главным образом из-за невозможности достоверно различить дисперсию и вынужденный их уход с участка обитания (спэйсинг). Из 225 окольцованных в гнёздах молодых хохлатых синиц мы не нашли ни одной зимой и в гнездовой период на прежнем месте – т.е. на участках обитания их родителей или на участках, соседних с ними. Вместе с тем из 45 уже совершивших дисперсию молодых птиц, окольцованных в июле-августе, в том же месте мы обнаружили зимой 20 (44%), а гнездящимися – 11 (24%). Из находившихся под наблюдением в сентябре 52 молодых птиц зимой было обнаружено 27 (52%), а на гнездовании – 17 (33%) (без учёта смертности).

На основании этих данных, а также подробных наблюдений за отдельными особями мы предполагаем, что установление связей с территорией у молодых хохлатых синиц происходит обычно сразу после

окончания послегнездовой дисперсии, ещё до начала у них постювенальной линьки.

А.Н.Промптов и Е.В.Лукина (1937) кольцевали гренадерок на кормушках и вели за ними наблюдения на протяжении ряда лет. На основании полученных результатов они пришли к выводу, что молодые особи этого вида при благоприятных кормовых условиях вообще не покидают мест своего рождения и могут оставаться в них на всю жизнь. Следует, однако, отметить, что Промптов и Лукина начинали кольцевание с июля, т.е. после завершения послегнездовой миграции расселения, и, следовательно, имели дело с птицами не местного происхождения, а пришедшими сюда из других мест. Птенцов хохлатой синицы в гнёздах они не кольцевали. Таким образом, результаты работы Промптова и Лукиной (несмотря на то, что они сделали иной вывод) полностью подтверждают наше предположение, что переход к оседлости у молодых хохлатых синиц происходит непосредственно после дисперсии, т.е. в июле. Возможность закрепления территориальных связей молодых птиц в первое лето из жизни, до начала постювенальной линьки, была показана уже для нескольких видов воробьиных птиц: как перелётных, так и оседлых (Klujver 1951; Löhrl 1959; Catchpole 1972; Соколов 1977).

В июле молодые хохлатые синицы переходят к оседлому образу жизни. На своих новых участках обитания они присоединяются к живущим там парам старых птиц, чьё потомство к этому моменту покинуло уже места своего рождения. Если птенцов не метить на гнёздах, то может создаться впечатление, будто родители продолжают держаться семейными стайками со своими выросшими птенцами, которые якобы дают начало осенне-зимним синичьим стаям. Такое мнение широко распространено в литературе, хотя является в корне ошибочным. У всех исследованных оседлых синиц зимние стайки (постоянные всю осень и зиму по индивидуальному составу социальные группы, или фратрии) образованы из птиц, родившихся в разных местах, и не представляют собой выводки (*P. atricapillus* – Wallace 1941; Holleback 1974; *P. carolinensis* – Dixon 1963; *P. gambeli* – Dixon 1965; *P. montanus* – Бардин 1970). Следует заметить, что в отличие от синиц рода *Parus*, обычные в составе смешанных синичьих скоплений осенне-зимние стаи ополовников *Aegithalos caudatus* действительно состоят из нераспавшихся выводков (Nakamura 1969, 1972; Riehm 1970).

Основная масса хохлатых синиц остаётся на зиму на тех участках, где они осели в июле или даже конце июня. Небольшое количество молодых особей ещё раз перемещается осенью, в конце августа – сентябре. Осеннюю миграцию расселения у хохлатой синицы описал Г.А.Носков (1967, 1968). О повышении подвижности этих птиц в осеннее время свидетельствуют также результаты отлова птиц рыбачин-

скими ловушками на восточном берегу Ладожского озера (рис. 5). Однако за 10 лет работы в Печорском районе мы не получили ни одного дальнего возврата окольцованных молодых хохлатых синиц осенью, хотя имеем 8 и 10 таких находок в периоды послегнездовых и ранневесенних перемещений. Мы не регистрировали также, чтобы в осеннее время окольцованные особи исчезали в массе с контрольного участка, а на их месте появлялись новые, как это происходит каждый год в послегнездовой период. В отличие от конца июня и начала июля, мы не наблюдали осенью и видимого пролёта хохлатых синиц даже в станциях, характерных для них (хвойные леса). Данный вид не отмечен также на осеннем пролёте при визуальных наблюдениях на северном берегу Финского залива (К.В.Большаков, устн. сообщ.) и восточном берегу Ладожского озера (С.П.Резвый, устн. сообщ.). Хохлатая синица не упоминается и в списках осенних мигрантов для Псковского озера (Мешков 1961), юго-западного побережья Латвии (Липсберг, Руте 1975), Куршской косы (Меженный 1967; Белопольский 1967; Одинцова 1975), а также для Прибалтики в целом (Вероман 1965). Во всяком случае, у хохлатой синицы, как и у болотной гаички *P. palustris*, не приходится наблюдать таких массовых миграций осенью, как у других синиц, обитающих в районе наших исследований: большой *P. major*, лазоревки *P. caeruleus*, московки *P. ater* и пухляка. Осенние перемещения хохлатых синиц малозаметны. Птицы передвигаются внутри характерных для вида станций. Пересечение ими открытых пространств в это время уже не наблюдается. По характеру осенних перемещений хохлатая синица резко отличается от сходного с ней по территориальному поведению пухляка, которому свойственно преодоление экологических барьеров именно в период осенней, а не послегнездовой миграции (Бардин 1975в).

Поздней осенью и зимой все молодые хохлатые синицы ведут строго оседлый образ жизни независимо от поведения летом и осенью.

Ранней весной, во второй половине февраля – первой половине марта, у части молодых особей вновь происходит смена участков обитания с перемещением при этом на разные расстояния. Во взрослом состоянии хохлатые синицы обычно не меняют своего участка обитания. Лишь в трёх случаях мы наблюдали, как овдовевшие птицы в связи с образованием новой пары переселились на соседние территории. В окрестностях города Стрэнчи 93.6% встреч окольцованных взрослых хохлатых синиц приходится на расстояние не более 0.5 км от места кольцевания или предыдущего контроля и только 6.4% птиц было встречено на расстоянии до 1.5 км. Более далёкие встречи взрослых хохлатых синиц не зарегистрированы (Вилкс 1966).

Во время окончания послегнездовой дисперсии и распределения молодняка по территории малозаметные в гнездовой сезон хохлатые

синицы привлекают внимание своим шумным поведением. В этот период (конец июня – июль) у гренадерок происходит такое же токование, как и весной. Осеннее токование у этого вида, в отличие от некоторых других синиц, не выражено. Таким образом, периоды максимальной подвижности молодых птиц и периоды токования у хохлатой синицы совпадают. То же самое отмечается и у пухляка. У последнего вида в годовом цикле выражено три периода токования (имеется осенний ток), совпадающих по времени с соответствующими периодами перемещений (Бардин 1975в).

Чем руководствуется молодая птица при выборе территории, на которой она проживёт, возможно, всю жизнь, неизвестно. Во всяком случае, для молодых особей одной из привлекательных черт биотопа является присутствие там взрослых птиц. Молодые явно стремятся поселиться на участках обитания пар старых птиц или по соседству с ними. При этом получается так, что участки обитания молодых особей совпадают с участками обитания пар старых птиц. Держась вместе со взрослыми и подражая им, молодые ограничивают свои передвижения теми же границами, что и пары взрослых. Анализ встреч окольцованных особей показывает, что среднее значение величины расстояния между наиболее удалёнными точками встреч у молодых и взрослых хохлатых синиц практически одинаково (рис. 6).

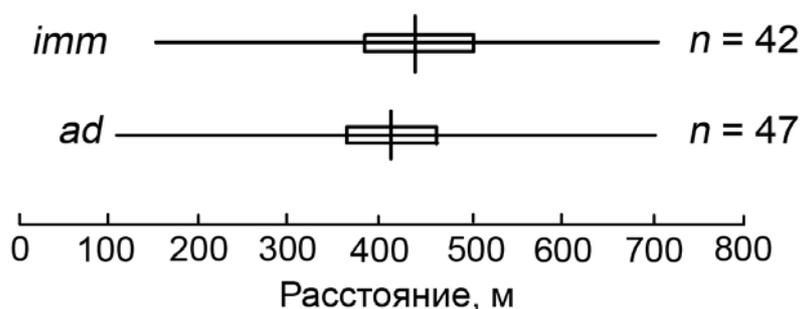


Рис. 6. Соотношение между наиболее удалёнными точками встреч у молодых (*imm*) и взрослых (*ad*) хохлатых синиц.

У молодых особей взяты встречи за период от окончания послегнездовой дисперсии до начала репродуктивного периода, у взрослых – за весь год.
Тонкая линия – вариационный размах; поперечная чёрточка – среднее значение; прямоугольник – доверительный интервал на уровне значимости $P = 0.01$.

В связи со стабильностью структуры населения взрослых птиц новое поколение, пришедшее со стороны, не сразу включается в описанную выше систему территориальных отношений, характеризующуюся круглогодичным территориализмом пар. Сначала молодые особи образуют избыток, резерв, за счёт которого в течение года происходит пополнение убыли основной части населения.

Эти «лишние» особи занимают в популяции принципиально иное социальное положение. Они были названы нами «бестерриториаль-

ными» в отличие от описанных выше так называемых «территориальных» особей, живущих парами на постоянных круглогодичных территориях и доминирующих там над остальными особями своего вида. Особенность положения бестерриториальных птиц заключается в том, что владельцы территории позволяют им жить в пределах своего участка обитания, не допуская в то же время проникновения на эту территорию соседних птиц своего ранга. Однако бестерриториальные особи занимают здесь подчинённое положение, находясь всегда на более низких ступенях иерархии по сравнению с владельцами территории.

Нам ни разу не приходилось наблюдать (прослежена история 83 молодых гренадерок), чтобы бестерриториальные особи загнездились в пределах территории взрослых, если только не заменяли одного или обоих членов территориальной пары в случае их гибели. Замену погибших территориальных птиц мы отмечали в любое время года. Образуя пару с овдовевшей птицей, бестерриториальная особь тем самым возводилась в ранг территориальной. После этого её поведение резко менялось. Она сразу занимала доминирующее положение по отношению к другим молодым птицам, живущим на том же участке, и устанавливала соответствующие её новому рангу отношения с владельцами соседних территорий.

В районе наших исследований образование пар с овдовевшими территориальными особями – это основной путь достижения молодыми ранга территориальной птицы. Два раза, однако, мы наблюдали другой способ – занятие парой бестерриториальных птиц свободного участка (см. пример ниже). Такие свободные участки появляются при гибели обоих членов территориальной пары и сохраняются до нескольких месяцев благодаря консервативности границ участков обитания соседних птиц.

Необходимо ещё раз подчеркнуть, что у нас создалось впечатление, будто молодые птицы после дисперсии избегают селиться в местах, где не живут старые птицы их вида, хотя это, казалось бы, ускорило бы процесс достижения ими положения территориальных особей.

Весной, с конца февраля, терпимость территориальных птиц к молодняку, живущему на их участках обитания, уменьшается. В это время территориальные самцы часто атакуют бестерриториальных птиц, если те пытаются держаться рядом с ними и их самками. Возможно, усиление агрессивности старых птиц является одной из причин, побуждающих первогодков, оставшихся на положении бестерриториальных птиц до весны, покидать места, где они жили до сих пор. Такую же причину – усиление агрессивности старых особей при возобновлении территориальности у них весной – приводит Ф.Томпе (Tompa 1962) для объяснения факта ухода части молодых птиц со своих зимних участков обитания в оседлой популяции *Melospiza melodia*.

Перемещаясь ранней весной, оставшиеся бестерриториальными особи заменяют погибших территориальных птиц на тех участках, где по каким-либо причинам нет «своих» молодых. Если после окончания весенних передвижений на территории гнездящейся пары не остаётся бестерриториальных особей (у наблюдавшихся нами пар именно так и было), то замена членов этой пары в случае их гибели произойдёт только во время послегнездовой дисперсии молодняка. Как нам кажется, эти наблюдения могут объяснить результаты опытов с изъятием гнездящихся пар хохлатых синиц, когда новые птицы на искусственно освобождённых территориях появились только в июле (Cederholm, Ekman 1976). У хохлатой синицы мы не наблюдали замены погибших партнёров в период размножения, что было отмечено у болотной гаички (Morley 1950).

При круглогодичном территориализме пар хохлатых синиц описанное социальное ранжирование обеспечивает существование на одной площади, помимо основного населения, также и резерва из молодых особей. Благодаря постоянному пополнению состава территориальных птиц и преемственности территорий распределение и границы этих территорий имеют тенденцию оставаться постоянными из года в год. Во всяком случае, на контрольном участке они оставались постоянными на протяжении 10 лет наблюдений (рис. 7).

В тех случаях, когда у оседлых синиц на одних территориях совместно обитают взрослые и осевшие здесь после дисперсии молодые птицы, можно предполагать о существовании социального ранжирования подобно описанному у хохлатой синицы. Оно было отмечено нами у пухляка (Бардин 1975а). Судя по работе А.Молея (Morley 1953), это явление имеет место и у болотной гаички.

Следует, однако, уточнить, что описанные в начале настоящей статьи различия в территориальном поведении между молодыми и старыми гренадерками – суть различия между территориальными и бестерриториальными птицами. Молодые могут стать территориальными уже в первое лето своей жизни, и тогда они ведут себя в полном соответствии с новым рангом, т.е. как старые птицы. Такие особи уже не принимают участия в осенних и весенних перемещениях.

Во время наблюдений за индивидуально маркированными молодыми птицами мы столкнулись со своеобразной особенностью социального поведения хохлатых синиц – образованием пар между половозрелыми особями в первое лето их жизни. Большинство молодых гренадерок образует между собой пары сразу после оседания, т.е. в 1.5-2-месячном возрасте. Точнее сказать, сам процесс оседания после дисперсии всегда сопряжён с токованием и образованием пар между молодыми. В одиночку держится менее 10% первогодков (возможно, они тоже образовывали пары, но рано утратили партнёра). Молодые пары

поселяются на участках обитания пар территориальных птиц. В результате с июля всё население хохлатых синиц приобретает характерную структуру: по круглогодичным территориям пар старых птиц распределены дублирующие их пары молодых бестерриториальных особей («предпары»). Иногда к паре молодых присоединяется ещё 1-2 молодые особи ещё более низкого ранга – т.н. бродяжки, более склонные к смене места жительства. В территориальной паре самец доминирует над самкой, то же самое происходит в паре бестерриториальных молодых. Обе территориальные птицы доминируют над обеими бестерриториальными. Бродяжки находятся на самой низшей ступени иерархии, зато с большей лёгкостью могут переходить из одной социальной группы в другую. В сентябре в населении хохлатых синиц отношение старых птиц к первогодкам в среднем за 1969-1975 годы составило 1:1.2 (Бардин 1975в).

Пары молодых достаточно постоянны. Однако если случается так, что одна из старых птиц территориальной пары гибнет, то стремление молодой птицы противоположного пола образовать пару с овдовевшей особью (достигая тем самым ранга территориальной особи) оказывается сильнее, чем хранение верности своему молодому партнёру. Поэтому за осенне-зимний период значительная часть (более половины) пар из молодых бестерриториальных особей распадается в результате того, что один или оба молодых партнёра заменяют погибших территориальных птиц или же сами гибнут.

Всего под нашим наблюдением находилось 83 молодых гренадерки, из которых только самец 545239 и самка 545265, чья история будет описана ниже, загнездились парой, образованной ими в 2-месячном возрасте, поскольку смогли занять освободившуюся территорию. Остальные пары бестерриториальных птиц распались и их выжившие члены образовали пары с овдовевшими особями. При этом из 27 молодых птиц, история которых прослежена далее, 9 остались на всю жизнь на том участке обитания, где они осели в начале июля; 8 переместились на соседние территории; 10 совершили в феврале-марте более далёкие перемещения дальностью до 1.2 км. Остальные молодые птицы, видимо, частично погибли, частично в период весенних перемещений ушли за пределы района наблюдений.

В качестве иллюстрации приведём несколько биографий хохлатых синиц, обитавших на контрольном участке в окрестностях города Печоры. Многолетние территории пар и территориальных стай (фратрий) рассматриваемых особей хохлатых синиц показаны на рисунке 7.

Пример 1. Самка 545244 и самец 545242 появились в районе исследования молодыми в июле 1970 года после окончания послегнездовой миграции расселения. Они образовали пару и поселились на участке № 9, где уже жила пара взрослых территориальных хохлатых синиц – самка 545106 и самец 545277. Другие

первогодки на этом участке в данном сезоне не поселялись. Молодые гренадерки держались парой до конца января 1971 года и большую часть времени проводили в смешанной синичьей стае-федерации, сохранявшей постоянство состава в течение позднего лета, осени и зимы и имеющей общую территорию, охраняемую от членов соседних федераций.

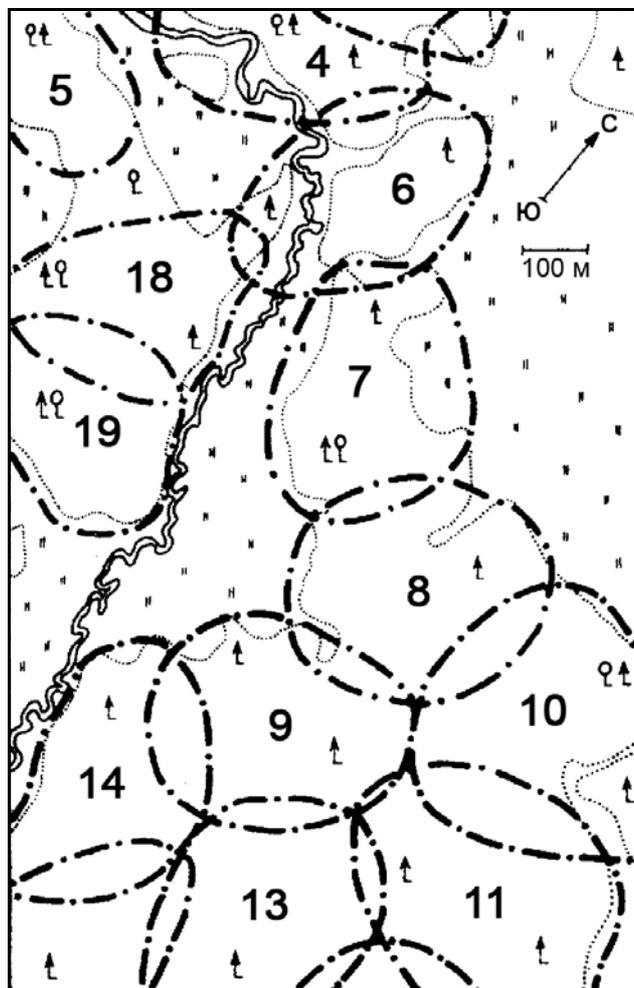


Рис. 7. Многолетние участки обитания территориальных пар хохлатых синиц в лесах по реке Пачковке в окрестностях города Печоры (фрагмент).

В октябре-январе в этом лесу проводили эксперимент с перемещением кормушки. Когда в конце января её путь проходил по краю участка № 9, гренадерки 545244 и 545342 охотно посещали кормушку, но сразу перестали делать это, когда кормушка была переведена дальше, на участок № 10, который занимала территориальная пара, образованная старым (более 3 лет) самцом 470913 и молодой самкой 545220. Эта самка тоже появилась здесь летом и первоначально образовала пару с молодым самцом 545221, осевшим здесь в июле. После того, как летом самец 470913 овдовел, молодая самка 545220 образовала с ним пару, достигнув тем самым ранга территориальной особи. Её прежний молодой партнёр 545221 остался на участке № 10 всю зиму, а ранней весной переместился на 1.1 км к северо-западу, где впоследствии был найден гнездящимся и наблюдался до сентября 1978 года. Когда упомянутую кормушку проводили через участок № 10, самка 545220 случайно погибла при отлове бойком и самец 470913 вновь остался без партнёрши. Это случилось 24 января, но уже 29 января молодая самка 545244 из молодой пары участка № 9 была встречена на его участке обитания № 10. Её

партнёр – молодой самец 545242 – остался на участке № 9, и хотя самка первое время появлялась на своём прежнем участке № 9, их узы больше не восстановились. Молодая самка 545244 стала территориальной птицей и образовала пару со старым самцом 470913, с которым вместе гнездилась в 1971, 1972 и 1973 годах.

В середине октября 1973 года самец 470913 исчез, вероятно, погиб. В это время ему было более 6 лет. В 1974 году самка 545244, уже в 4-летнем возрасте, гнездилась на том же участке № 10 с новым, годовалым самцом 24517, появившемся на этом участке ранней весной. С ним она гнездилась здесь и в 1975 году.

Молодой самец 545242, оставшийся в конце зимы 1971 года на участке № 9 без своей молодой партнёрши, образовал пару с обитавшей здесь старой самкой 545106, самец которой 545277 исчез во второй половине августа 1970 года. Кто из двух молодых гренадерок, чья история здесь описывается, первым порвал узы предварительной пары и образовал пару с территориальной птицей – неизвестно. Во всяком случае, до того как самка 545244 сменила участок № 9 на участок № 10, молодые птицы ещё наблюдались парой.

Оставшись на участке № 9, молодой самец жил в паре с самкой 545106 до тех пор, пока осенью 1971 года не погиб. Его быстро заменил молодой самец 582863, оставивший ради этого свою молодую партнёршу по предварительной паре. Эти молодые птицы – самка 582862 и самец 582863 – поселились в июле 1971 года на том же участке № 9, где летом предыдущего года обосновались самец 545242 и самка 545244, истории жизни которых были только что изложены. Они образовали пару и жили на одном участке обитания с территориальной парой (самец 545242 и самка 545106). Как уже упоминалось выше, молодой самец 582863 заменил осенью погибшего старого самца 545242 и стал территориальной птицей.

Молодая самка 582862 осталась на зиму на том же участке. В 1972 году о ней ничего не было известно, а в 1973 году она была обнаружена на соседнем участке № 11 в паре с самцом 24352, с которым она гнездилась в 1973 и 1974 годах. Её бывший партнёр все эти годы оставался на участке № 9 в паре с самкой 545106 и гнезвился с ней в 1972, 1973 и 1974 годах.

Летом 1974 года в разное время погибли самец 24352 на участке № 11 и самка 545106 (в возрасте 6 лет) на участке № 9. В результате бывшие молодые партнёры по бестерриториальной паре остались холостыми в ранге территориальных особей каждый на своём участке обитания. В начале сентября 1974 года самка 582862 вернулась на участок № 9 к самцу 582863. В 1975 и 1976 годах они вместе гнездились на этом участке. Таким образом, хохлатые синицы, образовавшие предварительную пару в 2-месячном возрасте, гнездились пару лет с овдовевшими старыми птицами, но затем, уже в 3-летнем возрасте, вновь соединились уже в территориальной паре. Этот случай интересен также тем, что территориальная самка, овдовев, не осталась на своём участке, а переселилась на соседний, что происходит у взрослых птиц очень редко.

Кроме того, этот пример показывает, что члены юных пар могут годами помнить друг друга и поддерживать определённые отношения. Этим, в частности, объясняется неоднозначность отношений соседних территориальных пар, когда некоторые особи как бы «дружат» и регулярно навещают чужие территории, а в отношении других отношения более строгие.

Пример 2. Хохлатые синицы самец 545239 и самка 545265 поселились на участке № 4 в июле 1970 года. Они образовали «предпару» и держались на этом участке всю осень. На соседнем участке № 6 в это время обитала пара молодых гренадерок, состоящая из самки 494900 и самца 545281, также появившихся здесь в начале лета. В конце октября 1970 года был начат эксперимент по перемещению

кормушки по маршруту: участок № 6, затем № 7, № 8 и дальше в восточном направлении. Пара гренадерок 494900 и 545281 посещала кормушку на участке № 6 и до середины участка № 7, на котором в то время никто из хохлатых синиц не обитал. Такие пустующие участки благодаря консервативности границ территорий соседей некоторое время могли оставаться свободными. 4 ноября 1970 при отлове погиб самец 545281, и самка 494900 осталась одна. На соседнем участке № 8 этой осенью жил одинокий молодой самец 545299, партнёрша которого – молодая самка 545273 – погибла в сентябре. Обе эти птицы появились здесь летом 1970 года. Таким образом, 8 ноября на рассматриваемой территории леса наблюдалась следующая ситуация: на участке № 4 – пара 545239 и 545265, на участках № 6 и № 7 – молодая самка 494900, на участке № 8 – молодой самец 545299. На участках № 4 и № 8 обитали также пары территориальных хохлатых синиц.

К 21 января 1971 картина изменилась следующим образом. Потерявшие своих молодых партнёров самка 494900 и самец 545299 образовали пару и заняли свободный участок № 7, став территориальными особями. Бестерриториальная пара 545239 и 545265 переселилась с участка № 4 на освободившийся участок № 6 и также стала территориальной. Пара 545239 и 545265 гнездилась на этом участке в 1971, 1972 и 1973 годах. Ежегодно летом на этом участке появлялись 2-3 молодые птицы, проводившие здесь зиму. Однако гнездиться на нём они не пытались и ранней весной поодиночке покидали его пределы.

В марте 1974 года пропал 4-летний самец пары 545239. Первогодки, зимовавшие здесь, к этому времени уже ушли. Однако погибшего территориального самца быстро заменил появившийся откуда-то новый молодой самец. 21 марта самка наблюдалась ещё со старым самцом, а 23 марта она уже держалась с новым самцом, получившим кольцо 24516. С ним она гнездилась в 1974 году. Зимой 1974/75 года молодые птицы не селились на территории этой пары, и территориальные особи всю зиму держались одни. К весне самец 24516 исчез. В мае 1975 года 5-летняя самка 545265 гнездилась на своём участке обитания с 3-летним самцом 24111, который, потеряв свою прежнюю самку, перебрался с участка № 4 на участок № 6.

В 1976 году наблюдения на этом участке не проводились. В 1977 году самка 545265 гнездилась уже с новым партнёром – самцом 24892. В мае 1978 года в 8-летнем возрасте самка 545265 была встречена на гнездовании и вновь с новым молодым самцом. Таким образом, за 8 лет жизни самка 545265 последовательно находилась в паре и гнездилась по крайней мере с 5 самцами. Поскольку эти самцы после исчезновения с участка № 6 в пределах района наблюдений не встречались, то, принимая во внимание большую привязанность территориальных птиц к своему участку обитания, с большой вероятностью можно думать, что они погибли.

Как видно из приведённых выше примеров, биографии хохлатых синиц весьма разнообразны. Тем не менее такие общие черты, как строгая оседлость, сохранение территориальной пары до смерти одного из партнёров, образование предварительных пар в молодом возрасте, проживание на одной территории во внерепродуктивный период как пары взрослых территориальных птиц, так и пары молодых, явление социального ранжирования, прослеживается у всех изученных нами особей.

Подобно хохлатой, у пепельной синицы *Parus inornatus* молодые особи также образуют пары вскоре после распада выводков (Dixon 1949, 1956). Однако пары пепельных синиц сразу утверждают себя на

территориях. Таким образом, население этих синиц состоит, следуя нашей терминологии, только из территориальных пар. Возможно, что то же самое имело бы место и у хохлатой синицы при более низкой плотности населения. Во всяком случае, именно это наблюдается в разреженной популяции болотных гаичек в районе наших исследований в окрестностях Печор (Бардин 1975в).

В результате того, что молодые хохлатые синицы поселяются на участках обитания взрослых, население вида состоит из отдельных социальных групп (фратрий), образованных из особей, характеризующихся прежде всего привязанностью к одному участку обитания. В такую группу входит пара территориальных птиц и пара нетерриториальных молодых, реже – ещё и бродяжки, менее связанные с группой. Аналогичного типа группировки описаны нами также у пухляка и названы «территориальными стаями» в отличие от других группировок птиц того же вида (Бардин 1970). Все члены фратрии (территориальной стаи) хохлатых синиц держатся в пределах круглогодичной территории взрослых и как правило не заходят на участки соседних стай, соответствующие круглогодичным территориям соседних пар. При встрече двух групп нередко наблюдаются агрессивные столкновения между их членами, чаще всего между территориальными самцами. Птицы разных групп не смешиваются и вскоре возвращаются на свои участки. Между соседними стаями устанавливаются отношения, тождественные отношениям между соседними парами территориальных птиц. Возможно, взаимоотношения социальных групп определяются поведением последних. Участок обитания, общий для всех входящих во фратрию особей, представляет собой, таким образом, территорию стаи (Бардин 1977). Территория стаи одновременно продолжает оставаться территорией пары живущих здесь старых птиц. Это означает, что на данном, постоянном из года в год участке во внегнездовой период может обитать только одна стая (фратрия), а гнездиться в пределах этого участка может только одна пара территориальных особей. Изложенные факты свидетельствуют о том, что у хохлатых синиц во внегнездовой сезон развит групповой территориализм, который существует наряду с территориализмом пар.

Между обитающими на одной территории особями устанавливаются определённые иерархические отношения. В парах как территориальных, так и бестерриториальных особей самец всегда доминирует над самкой. Территориальные особи всегда доминируют над бестерриториальными. Если же к паре молодых присоединяется третья особь (бродяжка), она находится на последней ступени иерархии (Бардин 1975в). В принципе иерархические отношения внутри стаи можно свести к линейной иерархии *peck-right*-типа. Однако нам кажется, что в отношении оседлых синиц понятие иерархии *peck-right*-типа целесо-

образнее применять для обозначения иерархических отношений лишь среди особей одного ранга, например в группах молодых бестерриториальных пухляков (Бардин 1975а). В общих чертах внутри- и межстайные отношения у хохлатых синиц аналогичны подобным отношениям у других изученных оседлых синиц: *P. carolinensis* (Dixon 1963), *P. gambeli* (Dixon 1965; Minock 1974), *P. atricapillus* (Glase 1975) и *P. montanus* (Бардин 1975а).

Коснувшись вопроса образования стай, необходимо отметить, что территориальные стайки хохлатых синиц входят как составная часть в смешанные синичьи стаи, образующиеся на том же участке леса (т.н. федерации). Во время наблюдений за территориальным распределением синиц и поползней нами был обнаружен факт точного соответствия пространственного распределения территориальных социальных групп у видов – постоянных членов смешанных синичьих стай: пухляка, хохлатой синицы, болотной гаички, москочки, пищухи *Certhia familiaris*, поползня *Sitta europaea*, желтоголового короля *Regulus regulus* (Бардин 1975в). Тщательные наблюдения с отметками на карте всех встреч окольцованных птиц показали, что у хохлатой синицы и пухляка участки обитания территориальных пар, одновременно являющиеся территориями осенне-зимних социальных групп (фратрий), полностью совпадают. Кроме того, с этими территориями в определённой мере совпадают и участки обитания территориальных пар пищух и болотных гаичек и стаяк желтоголовых королек (если эти птицы живут здесь). Участки обитания пар москочек и поползней имеют большую величину и включают в себя 2-4 территории стай упомянутых выше видов. В результате на каждой территории образуется сообщество из птиц нескольких экологически сходных видов – так называемая смешанная территориальная стая (федерация). Каждая такая федерация постоянна в том смысле, что её образуют одни и те же особи, которые осенью и зимой оседло живут на одном участке леса. Однако каждая такая смешанная группировка непостоянна в том смысле, что распадается вечером и вновь собирается утром, при этом её члены могут держаться поодиночке, парами, несколькими стайками или одной общей стаей в зависимости от конкретных условий. Пары москочек и поползней попеременно держатся в 2-4 федерациях. При этом птицы постоянно поддерживают друг с другом визуальную и акустическую связь.

Для изучения устойчивости территориального распределения синиц в осенне-зимнее время было проведено 4 эксперимента по перемещению мест прикормки на суммарное расстояние 5400 м (методика описана в: Бардин 1975а). В этих опытах принимали участие 202 птицы 6 видов, в том числе 60 хохлатых синиц. Результаты наших опытов оказались сходными с результатами аналогичных эксперимен-

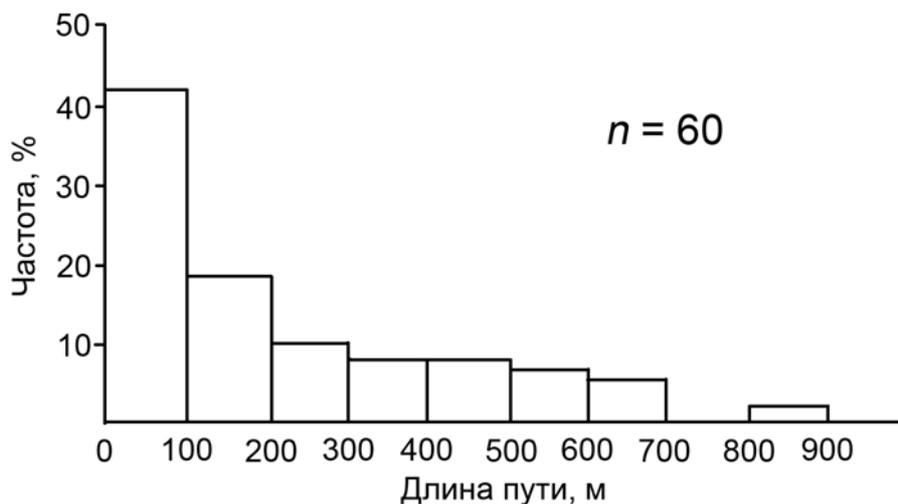


Рис. 8. Результаты четырёх экспериментов с перемещением места подкормки на суммарное расстояние 5400 м. Показано распределение величины пути, на протяжении которого отдельные индивидуумы хохлатых синиц посещали кормушку.

тов К.А. и Е.К.Вилкс (1961), предложивших этот метод исследования. Ни одна особь не посещала кормушку при перемещении её на расстояние более 900 м. 86% гренадерок следовали за ней не более 500 м, 70% – не более 300 м (рис. 8). Эти опыты подтвердили существование группового территориализма у хохлатых синиц, а также описанной выше системы иерархических отношений.

Выводы

1. Результаты исследования подтвердили мнение орнитологов о строгой оседлости хохлатых синиц. Показано, что взрослые особи этого вида образуют постоянные пары, сохраняющиеся до гибели одного из партнёров. Самец и самка пары из года в год живут в пределах общего постоянного участка обитания площадью в среднем около 9 га. Структура взрослой части населения хохлатых синиц построена на территориальности пар и поддерживается неизменной на протяжении всего года.

2. Все молодые хохлатые синицы в период между распадением выводков и началом постювенальной линьки совершают миграцию расселения. Закрепление связей с определённой территорией происходит сразу после окончания ювенальной дисперсии, в конце июня – июле. Осенью и весной ещё раз перемещается небольшая часть молодых хохлатых синиц. В отличие от послегнездовых перемещений, осенние и весенние, по-видимому, представляют собой спэйсинг.

3. Молодые особи после перехода к оседлости распределяются по территориям обитания пар старых птиц и образуют с ними постоянные по составу группировки – территориальные стаи, или фратрии, представляющие собой основные структурные единицы популяции во внегнездовое время. Пространственное распределение фратрий основано

на групповом территориализме, который у хохлатой синицы существует одновременно с территориализмом пар.

4. У хохлатых синиц обнаружено явление социального ранжирования. Основная часть населения состоит из постоянных пар, обитающих на постоянных круглогодичных территориях, в пределах которых они доминируют над остальными особями вида (так называемые «территориальные» особи). Молодые птицы первоначально образуют избыток (резерв), за счёт которого происходит пополнение состава территориальных особей. Они живут на территориях взрослых, территориальных птиц, занимая там подчинённое положение (так называемые «бестерриториальные» особи).

5. Находящиеся на положении бестерриториальных молодые хохлатые синицы в 1.5-2-месячном возрасте, находясь ещё в гнездовом пере, образуют между собой пары. Эти пары неполовозрелых особей (так называемые «предпары») отличаются от пар территориальных птиц своим непостоянством в том смысле, что стремление молодых к достижению ранга территориальной птицы оказывается сильнее, чем стремление к сохранению пары.

6. Образование пар с овдовевшими территориальными особями — основной путь достижения бестерриториальными птицами ранга территориальных. Реже наблюдается утверждение пар молодых на свободных участках. Оба процесса могут происходить в любое время года.

7. В результате постоянного пополнения состава территориальных птиц и преемственности участков обитания пространственная структура населения хохлатых синиц имеет тенденцию оставаться постоянной из года в год.

Литература

- Бардин А.В. (1970) 2009. Территория обитания и структура синичьих стай // *Рус. орнитол. журн.* **18** (532): 2185-2188.
- Бардин А.В. 1975а. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus borealis Selis-Longchamps*) // *Вестн. Ленингр. ун-та* **9**: 24-34.
- Бардин А.В. (1975б) 2009. Поведение молодых пухляков *Parus montanus* и хохлатых синиц *P. cristatus* после вылета из гнезда и их послегнездовая дисперсия // *Рус. орнитол. журн.* **18** (472): 482-485.
- Бардин А.В. 1975в. *Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода Parus (Paridae, Aves)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-24.
- Бардин А.В. (1977) 2007. Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии) // *Рус. орнитол. журн.* **16** (380): 1316-1332.
- Белопольский Л.О. 1967. Характер осеннего пролёта воробьиных птиц на Куршской косе по данным их отлова в 1957-1964 гг. // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **40**: 56-86.

- Вероман Х. 1965. Осенние миграции и инвазии синиц в Прибалтике в 1954-1962 гг. // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* **3**: 61-81.
- Вилкс Е.К. 1966. Миграции и территориальное поведение латвийских синиц и поползней по данным кольцевания // *Миграции птиц Латвийской ССР*. Рига: 69-88.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К. 1961. Сезонное размещение синиц и поползней в Латвийской ССР и их зимняя подкормка // *Экология и миграции птиц Прибалтики*. Рига: 151-160.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К. (1964) 2001. Экспериментальные исследования территориального поведения синиц и поползней // *Рус. орнитол. журн.* **10** (157): 752-758.
- Гроте Г. 1916. Некоторые результаты кольцевания птиц в Южной Финляндии // *Орнитол. вестн.* **7**, 4: 256-260.
- Липсберг Ю.К., Руте Ю.Я. 1975. Осенняя миграция синиц семейства Paridae и ополовника на юго-западном побережье Латвии в 1967-1971 гг. // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* **9**: 105-122.
- Мальчевский А.С. (1957) 2005. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* **14** (305): 1051-1066.
- Мальчевский А.С. 1969. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // *Орнитология в СССР*. Ашхабад, **1**: 111-124.
- Мальчевский А.С. (1974) 2001. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **10** (150): 564-575.
- Меженный А.А. 1967. Некоторые особенности миграций птиц на Куршской косе по данным визуальных наблюдений 1959-1960 гг. // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **40**: 3-25.
- Мешков М.М. 1961. Осенний пролёт воробьиных в районе Псковско-Чудского водоёма // *Экология и миграции птиц Прибалтики*. Рига: 191-206.
- Носков Г.А. 1967. Влияние некоторых внешних факторов на миграционные пути птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* **9**: 44-56.
- Носков Г.А. 1968. *Миграции птиц на северо-западе Ленинградской области*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-16.
- Носков Г.А. 1971. Выбор направления миграции у птиц с разными типами перемещений // *Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц*. М.: 34-35.
- Носков Г.А., Бардин А.В., Резвый С.П. (1975) 2011. О терминологии в описании территориального поведения птиц // *Рус. орнитол. журн.* **20** (631): 284-289.
- Одинцова Н.П. 1975. Характеристика передвижений синиц на Куршской косе в 1957-1966 гг. // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* **9**: 91-104.
- Паевский В.А. 1967. О территориальном поведении молодых птиц лесных видов в послегнездовое время // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **40**: 87-95.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. 1937. Изучение оседлости синиц (Paridae, Aves) методом кольцевания // *Зоол. журн.* **16**, 4: 689-698.
- Соколов Л.В. 1977. Территориальное поведение молодых птиц, запечатление территории // *Методы изучения миграций птиц*. М.: 161-175.
- Berndt R., Sternberg H. 1968. Terms, studies and experiments on the problem of bird dispersion // *Ibis* **110**, 3: 256-269.

- Catchpole C.K. 1972. A comparative study of territory in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*) // *J. Zool. Lond.* **166**: 213-231.
- Cederholm G., Ekman I. 1976. A removal experiments on Crested Tit *Parus cristatus* and Willow Tit *P. montanus* in the breeding season // *Ornis scand.* **7**: 207-213.
- Dixon K.L. 1949. Behavior of the Plain Titmouse // *Condor* **51**: 110-136.
- Dixon K.L. 1956. Territoriality and survival in the Plain Titmouse // *Condor* **58**: 169-182.
- Dixon K.L. 1963. Some aspects of social organization in the Carolina Chickadee // *Proc. 13th Intern. Ornithol. Congr.*: 240-258.
- Dixon K.L. 1965. Dominance-subordination relationships in Mountain Chickadees // *Condor* **67**: 291-299.
- Durango S. 1945. Till kännedom om tofsmesens, *Parus cristatus cristatus* L., utbredning och biologi i Sverige // *Svensk. Faun. Rev.* **7**: 6-21.
- Glase J.C. 1973. Ecology of social organization in the Black-capped Chickadee // *Living Birds* **12**: 235-267.
- Holleback M. 1974. Behavioral interactions and the dispersal of the family in Black-capped Chickadees // *Wilson Bull.* **88**, 4: 466-468.
- Klujver H.N. 1951. The population ecology of Great Tit, *Parus major* L. // *Ardea* **39**: 1-135.
- Löhr H. 1959. Zur Frahe des Zeitpunktes einer Prägung auf der Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) // *J. Ornithol.* **100**: 132-140.
- Minock M.E. 1971. Social relationships among Mountain Chickadees (*Parus gambeli*) // *Condor* **73**, 1: 118-120.
- Morley A. 1950. The formation and persistence of pairs in the Marsh Tit // *Brit. Birds* **43**: 387-393.
- Morley A. 1953. Field observations on the biology of the Marsh Tit // *Brit. Birds* **46**: 233-238, 273-287, 332-346.
- Nakamura T. 1969. Structure of flock range in the Long-tailed Tit. 1. Winter flock, its home range and territory // *Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol.* **5**, 5: 433-461.
- Nakamura T. 1972. Home range structure of a population of *Aegithalos caudatus*. 2. Home range and territorialism in breeding season // *Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol.* **8**, 5/6: 424-488.
- Palmgren P. 1927. Die Haubenmeise (*Parus cristatus*) auf Aland // *Acta Soc. Fauna et Flora Fenn.* **56**: 1-12.
- Riehm H. 1970. Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus* L.) // *Zool. Jahrb.* **3**, 3: 338-400.
- Stefanski R.A. 1967. Utilization of the breeding territory in the Black-capped Chickadee // *Condor* **69**, 3: 259-267.
- Tompa F.S. 1962. Territorial behavior: the main controlling factors of a local Song Sparrow population // *Auk* **79**: 687-697.
- Wallace G.J. 1941. Winter studies of color-banded chickadees // *Bird-Band.* **12**: 49-67.



Необычно поздний выводок красношейной поганки *Podiceps auritus* в Северном Казахстане

Н.Н.Березовиков

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.
E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Поступила в редакцию 18 апреля 2011

Сроки откладки яиц у красношейной поганки *Podiceps auritus* в разных частях ареала растянуты с начала мая до начала июля (Долгушин 1960; Шкатулова 1979; Курочкин 1982). Наиболее поздние выводки известны в августе, а в сентябре у неё уже повсеместно идёт миграция (Долгушин 1960; Кыдыралиев, Березовиков 2007).

Однако известны редкие сентябрьские встречи выводков. Так, в западной части Казахстана, в междуречье Утвы и Илека, на пруду в тополево-ивовой роще 10 и 18 августа 1990 наблюдался выводок из 2 птенцов величиной в половину взрослой птицы, один из которых, вполне доросший, но ещё не летающий, был добыт здесь же 10 сентября (Березовиков и др. 2000). В Наурзумском заповеднике 15 августа 1979 отмечен выводок из 2 птенцов месячного возраста, который ещё опекался и докармливался обоими родителями; впоследствии он держался на том же пруду до конца сентября (Гордиенко 1981).

За время неоднократных осенних учётов водоплавающих птиц на водоёмах Кустанайской области в 1998-2006 годах необычно поздний выводок довелось наблюдать и мне. В междуречье Убагана и Ишима на озере Жаксы Жарколь у села Анновка 29 сентября 2003 отмечен выводок из 2 доросших, но еще нелётных молодых, сопровождаемый взрослой птицей. Поганки обособленно держались в одном из заливов с затопленными тростниками среди массы лысух *Fulica atra* и хохлатых чернетей *Aythya fuligula*. Наблюдение за перемещениями этого выводка в течение нескольких утренних часов убедило меня, в том, что молодые ещё не способны к полёту, а взрослая поганка опекает их, уводя при опасности в ближайшие тростниковые заросли.

Это наблюдение подтвердило, что у красношейной поганки бывают очень поздние выводки. Объяснять эти случаи только повторными кладками после гибели первых затруднительно. На Наурзумских озёрах в 1975-1978 годах нормальную откладку яиц у красношейной поганки наблюдали между 21 мая и 28 июня (Гордиенко 1981). В упомянутых же случаях откладка яиц могла произойти во второй половине июля или даже в первой декаде августа. Всё это даёт основание пред-

полагать существование у отдельных пар красношейных поганок второго репродуктивного цикла в сезон.

Литература

- Березовиков Н.Н., Хроков В.В., Карпов Ф.Ф., Коваленко А.В. 2000. Птицы Утва-Илекского междуречья. I. Podicipediformes, Anseriformes // *Рус. орнитол. журн.* **9** (119): 12-23.
- Гордиенко Н.С. 1981. Очерк экологии поганок Северного Казахстана // *Орнитология* **16**: 33-41.
- Долгушин И.А. 1960. *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **1**: 1-470.
- Курочкин Е.Н. 1982. Отряд Поганкообразные – Podicipediformes // *Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые*. М.: 1-446.
- Кыдыралиев А.К., Березовиков Н.Н. 2007. Отряд Поганкообразные // *Птицы Средней Азии*. Алматы, **1**: 36-53.
- Шкатулова А.П. 1979. Материалы по орнитофауне Бурятской ССР // *Орнитология* **14**: 97-107.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск **646**: 699-703

Гнездование кобчика *Falco vespertinus* и чеглока *F. subbuteo* на Западном Алтае

Б.В.Щербаков

Борис Васильевич Щербаков. Союз охраны птиц Казахстана, проспект Ушанова, д. 64, кв. 221, г. Усть-Каменогорск, 492024. Казахстан. E-mail: biosfera_npk@mail.ru

Поступила в редакцию 14 апреля 2011

Кобчик *Falco vespertinus*

Кобчик – сравнительно редкий гнездящийся вид степной западной окраины Алтая, в своём распространении связанный исключительно с пойменными зарослями рек Иртыша и нижнего течения его правого притока – Убы.

Сведений о гнездовании кобчика на Западном Алтае мало. Единственное гнездо с 2 птенцами в возрасте 5-7 сут было найдено 28 июня 1968 на острове Иртыша между сёлами Зевакино и Азово. Гнездо было устроено на тополе *Populus nigra* на высоте 15-17 м. Во время его осмотра родители не проявляли сильного беспокойства, обычно свойственного соколам. Корм птенцам приносил самец, а самка в это время прикрывала пуховичков от прямых лучей солнца. В погадках птенцов находились остатки саранчовых Acridoidea. В этот же день на закате

солнца недалеко от этого гнезда в тополевою рощу опустилась на ночлег около 100 кобчиков (!). Вершины тополей были буквально «облеплены» этими птицами. Однако потревоженные нашим присутствием (палатка находилась среди этой группы деревьев), они улетали, но каждый раз вновь и вновь возвращались сюда же.

В пойме реки Убы у посёлка Шемонаиха М.А.Кузьмина (1948) нашла 7 июня 1946 гнездо с 2 яйцами. Здесь же 18 июля она осмотрела другое гнездо, в котором находились 2 полностью оперённых птенца, которые оставили его 26 июля.

Кроме того, в пойме Иртыша между сёлами Берёзовка и Азово двух самцов кобчика видели 29 июля 1972, а по Иртышу выше плотины Шульбинской ГЭС одиночного самца встретили 8 августа 2009. В нижнем течении Убы в топольниках у села Убинское самец кобчика наблюдался 20 июня 1974. Большой интерес представляет встреча самца кобчика 6 июня 1967 в пойме Малой Ульбы у села Горная Ульбинка, но подтвердить здесь гнездование кобчика в последующие годы не удалось. В горно-таёжной части района одного кобчика встретили 4 августа 1971 среди гранитных останцев южной оконечности Линейского хребта между истоками Белой и Чёрной Убы (2000 м над уровнем моря). Последнюю встречу следует расценивать как случайный залёт в горную тайгу во время послегнездовых кочёвок. В период миграций в долине Иртыша кобчик наблюдался между 11 сентября и 3 октября (Березовиков и др. 2000).

Чеглок *Falco subbuteo*

Обычный гнездящийся вид, изредка отмечавшийся на зимовках. Распространён по Западному Алтаю широко, однако места гнездования большей частью приурочены к межгорным долинам с высокоствольными древесно-кустарниковыми зарослями в поймах рек. Как и в соседнем Южном Алтае, чеглок по широким речным долинам местами заходит глубоко в горы Западного Алтая до 2000 м над уровнем моря (Березовиков 1989; Стариков 2006). В сплошные таёжные массивы залетает лишь во время охоты, но на небольших высотах гнездится по окраинам этих массивов. Выше верхней границы леса пара этих соколов встречена только однажды – 23 июля 1974 у южной оконечности Линейского хребта (2000 м н.у.м.), где они охотились над кустарниковой тундрой за горными коньками *Anthus spinoletta*. Летом 2006 года пара чеглоков загнездилась в тополях на одной из центральных улиц города Усть-Каменогорска. Для гнездования эти соколы использовали гнездо серой вороны *Corvus cornix* на высоте около 10 м, в которой они благополучно вывели трёх птенцов.

Весной первое появление чеглоков в окрестностях Усть-Каменогорска отмечено 25 апреля 1966 и 29 апреля 1972. В пойме Иртыша у

села Меновное передовые особи наблюдались 30 апреля 1994, в селе Берёзовка – 15 апреля 1974, 27 апреля 1975 и 25 апреля 1976 (Березовиков, Егоров 2007; Березовиков и др. 2000). В конце мая чеглоки занимают гнездовые участки и в это же время происходят воздушные игры. Так, 26 мая 1979 брачные полёты отмечены на окраине соснового бора у Лениногорска (Риддера). Здесь же 28 мая 1971 одна из птиц, вероятно самка, время от времени садилась в старое гнездо чёрной вороны *Corvus corone orientalis*, в котором находилась по 5-10 мин. Однако кладки у них ещё не было. Появляются яйца в начале июня. Гнездо с сильно насиженной кладкой из 3 яиц, эмбрионы в которых были уже покрыты зародышевым пухом, обнаружено 29 июня 1968 в тополевой роще поймы Иртыша у села Барашки. Гнездо находилось на высоте около 4 м от земли в оставленной постройке грача *Corvus frugilegus*. Лоток был выстлан сухими листьями и кусочкам коры тополя *Populus nigra*. Наружный диаметр этого гнезда 32, внутренний 16, глубина лотка 6 см. Размеры яиц, мм: 44×35; 44×36; 45×34.

Другое гнездо, найденное 30 июня 1968, находилось на острове Иртыша ниже села Зевакино. Помещалось оно в оставленном гнезде серой вороны на чёрном тополе в 6 м от земли. Кладка содержала 3 яйца в стадии глубокой насиженности (40×34; 42×33; 41×34 мм). Примечательно, что под вторым гнездом находилась колония рябинников *Turdus pilaris*, в гнёздах которых сидели полуоперённые птенцы, а вокруг уже были первые слётки. Однако чеглоки не охотились на них. Здесь же 29 и 30 июля 1972 пара чеглоков проявляла сильное беспокойство, но гнезда обнаружить не удалось. В пойме Иртыша между Усть-Каменогорском и селом Меновное 7 сентября 1996 видели выводок из 2 хорошо летающих молодых, ещё просящих корм, которых сопровождала взрослая птица (Березовиков, Егоров 2007).

В пойме верхнего течения реки Убы ниже села Гусяковка 15 июля 1967 пара чеглоков до самых сумерек ловила в воздухе пролетающих жуков Coleoptera и стрекоз Odonata, остатки которых были обнаружены в желудке добытого экземпляра. На Иртыше у села Уварово 16 июня 1971 и на реке Убе у села Убинское 20 июня 1974 во время лёта майских хрущей *Melolontha hippocastani* пары соколов уже в сумерках, когда на светлых участках неба видны были только их силуэты, ловили пролетающих майских хрущей.

При опасности чеглоки способны активно защищать гнездовые участки даже от таких хищников, как тетеревиный Accipiter gentilis. Так, 16 июля 1968 в верхнем течении Убы, у впадения в неё Становой Убы, чеглоки атаковали пролетающего ястреба. Преследуя его, они на очень высокой скорости пикировали на него с высоты до 50 м, затем также стремительно с криками взмывали вверх и вновь на высокой скорости пикировали, каждый раз стремясь ударить его в спину. Кар-

тина была захватывающая, в полной мере демонстрирующая необычайную скорость, ловкость и маневренность этих соколов. Преследования прекратилось только после того, как тетеревиный улетел метров за 500 от места, где у чеглоков, по-видимому, было гнездо.

Во время охоты за мелкими птицами чеглоки проявляют удивительную настойчивость. Приходилось неоднократно наблюдать, как они упорно преследовали седоголовых щеглов *Carduelis caniceps*, горных *Anthus spinoletta* и лесных *A. trivialis* коньков, рогатых жаворонков *Eremophila alpestris*, домовых воробьёв *Passer domesticus*. Иногда процесс преследования затягивался на 2-3 мин: чеглоки во время стремительного пикирования нередко промахиваются и тут же, не теряя скорости, набирают высоту, повторяя атаку. Однажды, преследуя летящего седоголового щегла, который раза три благополучно увёртывался, чеглок вынудил его сесть у вершины столба. Спасаящийся щегол в тот момент, когда хищник набирал высоту для очередной атаки, мгновенно перескакивал между проводов и изоляторов на другую сторону столба. Длилось это не менее 3 мин, пока не вмешался я и не прогнал охотника. Во время охоты чеглоки часто залетают в населённые пункты, преследуя здесь преимущественно воробьёв. Аналогичные способы охоты чеглоков наблюдались и на озере Маркаколь на Южном Алтае (Березовиков, Зинченко 1988).

Осенний пролёт чеглока начинается с первых дней сентября и длится до середины октября, то есть до первых снегопадов. Выраженный пролёт чеглоков 4-6 сентября 1974 наблюдался по Иртышу в Усть-Каменогорске: каждый день в светлое время суток в южном направлении здесь пролетало от 8 до 14 одиночек. Наиболее поздние встречи: 8 октября 1971 у водораздела Ивановского хребта (1800 м) близ Лениногорска, 15 октября 1964 – около Усть-Каменогорска. В селе Берёзовка на Иртыше последних мигрантов видели 2 и 7 октября 1973 (Березовиков и др. 2000). Известны зимние встречи одиночных чеглоков: 8 и 25 января 1957 в долине Иртыша около Усть-Каменогорска, 19 февраля 1961 в восточных отрогах Убинских хребта у села Бобровка (Щербатов 2006). С ноября 1972 по март 1973 одного чеглока периодически наблюдали в окрестностях села Берёзовка, где он охотился на домовых и полевых *Passer montanus* воробьёв, рогатых жаворонков, красноухих овсянок *Emberiza cioides* (Березовиков 2003). Зимовки чеглоков в предгорьях Алтая носят случайный характер.

Литература

- Березовиков Н.Н. 1989. Птицы Маркакольской котловины (Южный Алтай). Алма-Ата: 1-200.
- Березовиков Н.Н. 2003. Зимние встречи чеглока *Falco subbuteo* в Восточном Казахстане // *Рус. орнитол. журн.* 12 (218): 381-382.

- Березовиков Н.Н., Егоров В.А. 2007. К орнитофауне окрестностей Усть-Каменогорска // *Рус. орнитол. журн.* **16** (363): 791-797.
- Березовиков Н.Н., Зинченко Е.С. 1988. К биологии чеглока (*Falco subbuteo*) в горно-лесной части Южного Алтая // *Экология и поведение птиц*. М.: 70-75.
- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В. 2000. Материалы к орнитофауне поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 2. Falconiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Coraciiformes, Piciformes // *Рус. орнитол. журн.* **9** (93): 3-20.
- Корелов М.Н. 1962. Отряд хищные птицы – Falconiformes // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 488-707.
- Кузьмина М.А. 1948. Материалы по авифауне предгорий Западного Алтая // *Изв. АН КазССР*. Сер. зоол. **7**: 84-84-106.
- Селевин В.А. 1935. Новые данные по распространению птиц в Западном Алтае и его предгорьях // *Бюл. Среднеаз. гос. ун-та* **21** (13): 115-126.
- Стариков С.В. 2006. Аннотированный список птиц Катон-Карагайского национального парка и прилегающих территорий Алтая // *Тр. Катон-Карагайского национального парка*. Усть-Каменогорск, **1**: 147-241.
- Сушкин П.П. 1938. *Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии*. М.; Л., **1**: 1-320.
- Щербаков Б.В. 2006. Случаи зимовки чеглока *Falco subbuteo* в казахстанской части Алтая // *Рус. орнитол. журн.* **15** (308): 107.

