

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2011
XX**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
665
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 665

СОДЕРЖАНИЕ

- 1179-1197 Поведение юрка *Fringilla montifringilla*
в период насиживания на островах
Кандалакшского залива Белого моря.
С. Н. БАККАЛ
- 1198-1202 О смертности позвоночных животных
на автотрассах. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 1203 Чешуйчатый крохаль *Mergus squamatus*
в Приморье. В. Д. ЯХОНТОВ
-

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 № 665

CONTENTS

- 1179-1197 Behaviour of the brambling *Fringilla montifringilla* during incubation on the islands of Kandalaksha Bay, White Sea. S. N. BAKKAL
- 1198-1202 On the death of vertebrate animals on highways. N. N. BEREZOVIKOV
- 1203 The Chinese merganser *Mergus squamatus* in Primorye. V. D. YAKHONTOV
-

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

Поведение юрка *Fringilla montifringilla* в период насиживания на островах Кандалакшского залива Белого моря

С.Н.Баккал

Сергей Николаевич Баккал. Зоологический музей, Учреждение Российской академии наук
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: turdus@zin.ru

Поступила в редакцию 12 июня 2011

Родительская забота, как составная часть репродуктивного поведения, остаётся наименее исследованным разделом фундаментальной биологии, в том числе и для многих птиц. Проведённая работа содержит материал по гнездовой биологии юрка *Fringilla montifringilla*, данные по размножению которого были собраны в ходе исследования эколого-этологических особенностей гнездования воробьиных птиц в северной тайге. Стационарные наблюдения проводили на юге Мурманской области (Кандалакшский залив Белого моря) в двух районах: на острове Великий (66°35' с.ш., 33°10' в.д.) в 1987-1993 годах и на острове Ряшков (67°01' с.ш., 32°33' в.д.) в 2002-2006, где было обнаружено 32 гнездовых участка, на которых юрки проявляли не только гнездовую и кормовую активность, но и демонстрировали элементы территориального поведения.

Юрок – одна из наиболее многочисленных и широко распространённых открытогнездящихся птиц бореальной зоны Евразии (от Скандинавии до Камчатки). В оптимальных условиях гнездится с высокой плотностью: в северных берёзовых лесах иногда более 50 пар на 1 км² (Hogstad 1969), в горном берёзовом лесу – 21 пар/км² (Järvinen 1982), в еловых лесах – 13 пар/км², в сосновых – 10 пар/км² (Нааранен 1965). В южной подзоне северной тайги юрок предпочитает смешанные леса (ель с примесью берёзы); на исследованных нами участках плотность гнездящихся юрков составляла 4-7, в среднем 5.3 пар/км².

По образу жизни юрок имеет много сходного с зябликом *Fringilla coelebs*, но гнездится, в отличие от зяблика, в основном в субарктических лесах. Проникает также в лесотундру и даже тундру (в т.ч. и горную, где заселяет ивовые кустарники). О некоторых попытках расширения ареала за пределы Евразии говорят документированные данные о наблюдении территориальной пары юрков и находке гнезда с незавершённой кладкой на Аляске (Sykes, Sonneborn 1998).

В летнем аспекте населения вьюрковых птиц в Мурманской области, при значительном видовом разнообразии (14-15 видов), юрок всегда доминирует. По многочисленным данным учётов численности и

распределения северных птиц, он входит в ядро орнитофауны гнездящихся воробьиных не только Мурманской области, но и всего северо-запада России и Скандинавии. По данным из северной Финляндии, юрок является одним из 5 наиболее распространённых видов, на долю которых приходится 70-75% плотности всего населения птиц в естественных и освоенных человеком лесах (Virkkala 1987).

Хотя *F. montifringilla* – один из наиболее многочисленных воробьиных птиц Субарктики, он имеет относительно низкую успешность размножения. Известно, что в отдельные репродуктивные сезоны общая смертность у юрка на Кольском полуострове достигала 94% (Кищинский 1960). По наблюдениям в Норвегии, в некоторые годы не было ни одной удачно размножавшейся пары (Fonstad 1981). В условиях длительного похолодания в сочетании с недостатком пищи происходили значительные изменения в плотности локальных популяций юрка (Hogstad 2000), в том числе и на исследованной нами территории. Большая часть выводков в 1980 году в долине реки Йоканьги (на востоке Кольского полуострова) погибла после затяжной моряны 27 июня – 12 июля и 16-21 июля (Михайлов 1993). Продолжительная холодная и дождливая погода в 1981 году ухудшила кормовые условия юрков не только в центральной Норвегии (Hogstad 1982) и Финляндии (Hilden *et al.* 1982), но и в Русской Лапландии (наши данные), что привело к истощению жировых резервов у обследованных птиц и очень низкой успешности размножения. В результате ухудшения погоды в конце мая 1986 года наблюдалась массовая гибель насекомоядных птиц в Беломорском регионе, в том числе и юрков, среди которых отмечались только самцы (Шутова 1997).

Работа посвящена изучению поведения партнёров у юрка в период насиживания. Инкубационное поведение представляет особый интерес, так как, во-первых, от показателей периода насиживания прямо или косвенно зависит результативность гнездования. Во-вторых, поскольку самки, по сравнению с самцами, больше подвержены стрессу при инкубации, что особенно характерно для одиночно насиживающих птиц, забота о кладке может представлять «узкое место» среди других родительских усилий, обеспечивающих выживание и развитие потомства. Эти обстоятельства особенно актуальны для птиц в северных частях ареала, где погодные условия могут быть одним из наиболее важных факторов, определяющих временные границы размножения, в особенности, на его ранних этапах.

Материал и методики

При исследовании поведения на гнездовых участках были применены методы визуальных наблюдений с индивидуальным хронометрированием, в том числе – метод случайных многомоментных наблюдений (Бардин, Ильина 1986), а также несколько круглосуточных сеансов. Наблюдения вели из специально оборудованных

укрытий, используя оптику с 10-кратным увеличением. Наблюдения проводили в разное время суток; сеансы продолжались непрерывно от 1 до 24 ч, в среднем 5.3 ч. Наблюдения всегда начинали после небольшого интервала, который позволял потревоженным птицам вернуться, чтобы возобновить свою активность.

Исходный материал: визуальные наблюдения за поведением гнездящихся пар, суммарная продолжительность которых составила 798 ч, из них 253 ч (18 гнёзд) в период насиживания. В большинстве случаев наблюдения выполнены одним наблюдателем. В целом подбор и тренировки неопытных наблюдателей не оправдывали затраченных усилий, так как нередко приводили к искажению картины репродуктивного поведения и других регистрируемых данных. Для характеристики ритма насиживания (в течение каждого часового сеанса наблюдений, в дальнейшем использованных для организации базы данных) основное внимание уделяли следующим показателям: плотности насиживания, продолжительности однократного (непрерывного) пребывания самки на гнезде (P_{on}), количеству отлучек (слётов, прогулок, перерывов, пауз в насиживании), продолжительности однократного отсутствия самки на гнезде (P_{off}), темпу кормления самки самцом, стадии насиживания, температуре воздуха, календарной дате. При обработке результатов связь и зависимость между показателями оценивали с помощью анализа ранговой корреляции Спирмена. Инкубационным периодом считали период от откладки последнего яйца до вылупления птенцов из всех яиц. Под успешностью насиживания (выживаемостью яиц) понимали долю вылупившихся птенцов от числа отложенных яиц. В этом же регионе подобный анализ был проведён на примере локальной популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Bakkaal 2001).

Прилёт, формирование пар, выбор места для гнезда, сроки и продолжительность размножения, величина кладки

Сроки весенних перемещений юрка относительно постоянны – прилёт птиц в район гнездования происходит с конца апреля до середины мая. В 1990 году юрки появились на Великом 21 апреля (одна из самых ранних дат за последние 50 лет), а зяблик – 12 апреля. Первая встреча юрка весной на исследованной территории происходила в среднем 6 мая. Самцы, отловленные 8 мая 1992 (дата прилёта 6 мая), имели массу 24.1 г (lim 23.2-24.8 г), самка – 23.0 г. В центральной Норвегии в мае, по прибытии, средние значения показателей массы у самцов составили 23.1, у самок – 22.6 г (Hogstad 1982).

В последней декаде мая уже наблюдаются стычки между самцами. Предгнездовой период, в течение которого происходит распределение по гнездовым территориям и формирование пар, может длиться около 1 месяца. В северной Финляндии было установлено, что юрки после прилёта окончательно оседали на территории только после полного стаивания снега (Micconen 1985).

Предложено одно из возможных объяснений ускоренной подготовки популяции к откладке яиц у юрка: она может быть связана с усилением брачной активности ещё в пролётных стаях, задолго до распределения по территориям, когда в стаях самцы ухаживают за самками и пары

также образуются в стаях (Missonen 1985). Такое объяснение кажется маловероятным. Наши наблюдения за брачным поведением пар («ухаживанием», вокализацией, взаимоотношением самки и самца в период перед откладкой яиц) и территориальными конфликтами только в конце мая говорят о том, что в репродуктивный сезон юрок (как и зяблик) – строго территориальный вид. В тех же случаях, когда территории юрка и зяблика накладываются, конкуренция и межвидовые конфликты могут отсутствовать или проявляются редко (Newton 1973; Missonen 1985; Хлебосолов, Захаров 1997). В это время юрки часто кормятся семенами сосны *Pinus lapponica*, вероятно, из-за их высокой калорийности.

Кормовые территории юрка часто не совпадают с гнездовыми, и самец их не охраняет, а защищает только самку (вероятно, от копуляции с другими самцами), а также небольшой участок вокруг гнезда. Средняя продолжительность охраны территории до начала кладки может составлять у самцов 18, у самок – 16 дней (у зябликов в 2 раза дольше) (Missonen 1985). В период откладки яиц и насиживания наблюдали «сопровождающие» полёты, которые, во-первых, являются признаком образования пар, а во-вторых – индикатором в проявлении элементов полигамии. Однако по суммарным данным самцы только в 15-25% случаев сопровождают самок на кормёжке. В период насиживания самец всегда находился поблизости от гнезда и в случае опасности издавал тревожные крики. Кладку насиживала только самка. Самец регулярно кормил самку, но никогда (даже эпизодически) не заменял самку на гнезде.

Место для гнезда выбирает самка, обычно на территории, занятой самцом, но нередко и за её пределами (Missonen 1985). Гнездо строит одна самка (Львов 1958; Рябицев 2001; наши данные). Древесно-кустарниковая растительность в лесах северо-таёжного (смешанного) типа – основной биотоп юрка на юге Мурманской области. Из всех найденных гнёзд 44% располагались на берёзах, 28% на соснах, 24% на елях, 4% на иве. Средняя высота расположения гнёзд на этих породах была, соответственно, 3.6; 6.0; 3.2 и 0.7 м. Как исключение, одно из гнёзд было построено на высоте около 17 м. На полуострове Канин и на Терском берегу Белого моря юрки также предпочитали гнездиться на берёзах (Львов 1958; Малышевский 1962).

Начало откладки яиц в разные годы варьировало незначительно: в 4 из 12 лет кладки были начаты до 1 июня, а в 3 случаях – после 20 июня. Самые поздние кладки были начаты в конце июня (1992 г.). В 1987 и 1989 годах весна на Белом море была поздней и холодной. Тогда до середины первой декады июня заливы и проливы между островами в Кандалакшском заливе были забиты наносным льдом из Горла Белого моря. Логично было бы ожидать, что такой характер весны

должен был отразиться на сроках гнездования юрка. Тем не менее, откладка яиц началась 31 мая 1987 и 29 мая 1989. Из 25 гнёзд, обнаруженных на Великом, доля первых кладок, начатых в период 25 мая – 5 июня ($n = 13$), составила 52%, доля повторных кладок (8-17 июня, $n = 9$) – 36%, а доля вторых (14-28 июня, $n = 3$) – 12%. Во второй половине июня в случае потери гнёзд юрки обычно уже не возобновляли кладок.

Таким образом, вне зависимости от различных фенологических характеристик весны и не всегда благоприятных погодных условий в начале гнездования, у юрка за время исследований период откладки яиц оказался сравнительно небольшим и постоянным – с конца мая до конца июня. В некоторые годы была выявлена существенная зависимость его от состояния кормовой базы, обусловленной погодными аномалиями. Аналогично тому, что происходило на исследованной нами территории в 1992 (Баккал и др. 1992) и 1993 годах, плотность популяции юрка в Шведской Лапландии и центральной Норвегии, а также и доля молодых особей оказались тем выше, чем больше была плотность гусениц пяденицы *Epirrita autumnata* (Lindström 1987; Hogstad 2000).

В условиях Субарктики для юрка в основном характерна моноциклия, но для локальной популяции был установлен двойной цикл размножения (Баккал и др. 1992). Судя по полученным данным, растянутость гнездового периода у юрка обусловлена значительной долей повторных кладок после гибели первых гнёзд и отчасти наличием вторых кладок (в некоторые годы). В Русской Лапландии выводки юрков находили с 30 июня по 4 сентября (Семенов-Тянь-Шанский и др. 1991). На Великом в 1992 году в первой половине августа нашли гнездо, из которого птенцы ещё не вылетели (В.Д.Коханов, устн. сообщ.).

На территории наших исследований кладка состояла из 5-7 яиц, при этом её величина уменьшалась в ходе сезона размножения ($r_s = -0.591$, $P < 0.001$). В ранних гнёздах плотное насиживание может начинаться с 4-5 яйца (например, в кладках из 6-7), а в более поздних – с последнего. Нам известна только одна кладка (5 яиц, вторая половина сезона размножения), которую самка начала насиживать уже после откладки 2 яиц. Из 35 случаев, когда удалось точно установить величину полной кладки, в 15 гнёздах было по 5 яиц, в 16 – по 6 и в 4 – по 7 яиц. Средняя величина кладки составила 5.68 ± 0.24 яйца, что не противоречит данным, полученным ранее за большее число лет – 5.8 яйца (Бианки и др. 1993). Размеры 42 яиц с острова Великий были следующими, мм: 19.4-21.2×14.4-15.5, в среднем 20.3×14.9; масса 2.1-2.5, в среднем 2.21 г.

Из 696 юрков (262 ad и 434 pull), окольцованных в Шведской Лапландии, впоследствии была поймана только одна взрослая птица, а

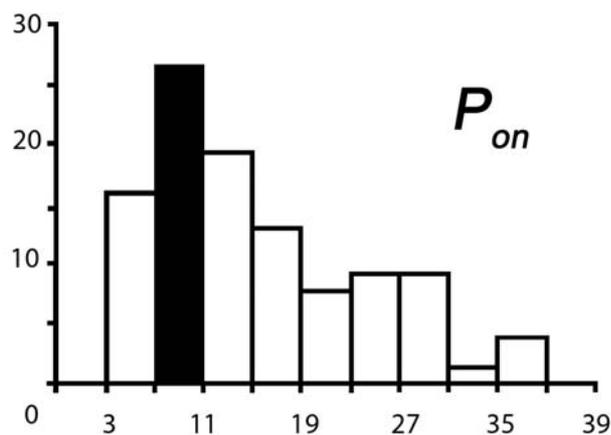
находки двух окольцованных самцов в разные годы в пределах Скандинавии показали возможную смену мест гнездования в пределах до 600 км (Lindström 1987). Это указывает на отсутствие прочных территориальных связей у этого вида в западных частях ареала. Среди молодых юрков (в том числе и окольцованных нами) случаев возврата на место своего рождения или кольцевания не отмечено.

Поведение партнеров и показатели инкубационного периода: результаты и обсуждение

В поведении насиживающих птиц основным способом компенсации тепла при остывании яиц является изменение плотности насиживания, на которую влияет как продолжительность пауз в насиживании – P_{off} , так и продолжительность непрерывных сеансов насиживания – P_{on} . Длительность периода сбора корма (кормёжки) – это понятие, которое иногда в период насиживания кладки ассоциируется с периодом P_{off} , а средняя продолжительность обогревания яиц – с P_{on} . Тактика гнездового поведения птиц во время насиживания определяется количеством разовых нагреваний яиц после слётов с гнезда и общим временем, затраченным на прогревание кладки. В процессе насиживания самки вынужденно активизировали сбор корма, покидая гнездо 1-12 раз в течение часа, в среднем 3.6 ± 0.6 раз/ч (см. рисунок). Чаще всего непрерывное пребывание самки на гнезде продолжалось от 3 до 15, а в среднем – 19.09 мин; в большинстве случаев самка покидала кладку на 1-7, в среднем на 4.91 мин (см. рисунок). Для сравнения укажем, что у зяблика на Великом средние значения этих показателей оказались очень близкими – 18.38 и 6.04 мин.

В результате хронометрирования активности птиц установлено, что плотность насиживания в течение дневной активности составляла 77.2%. В дневное время самка покидала гнездо в среднем 63 раза и отсутствовала на гнезде, занимаясь поисками корма, 5.2 ч/сут при средней продолжительности дневной активности менее 17 ч. Как показал проведённый анализ, во всех исследованных гнёздах плотность, как количественная сторона насиживания, оказалась довольно устойчивой характеристикой инкубационного ритма: значения коэффициента вариации не превышали 21% как в пределах одной кладки, так и в пределах всей выборки. В целом чем дольше самка непрерывно находилась на гнезде, тем выше была плотность насиживания ($r_s = 0.539$, $P < 0.001$), и наоборот: чем дольше самка отсутствовала, тем ниже были значения плотности насиживания ($r_s = -0.426$, $P < 0.001$; табл. 1). При этом на продолжительность непрерывного насиживания большое влияние оказывала частота «прогулок» ($r_s = -0.946$, $P < 0.001$; табл. 1). Плотность насиживания повышалась при понижении температуры окружающего воздуха и имела ту же тенденцию на ранних стадиях

насиживания, а также в начале сезона размножения. Однако дневной ритм плотности насиживания не зависел от времени дня ($r_s = 0.082$, ns; табл. 1). Это может указывать на то, что фотопериод в данных условиях не является параметром, включённым в регуляцию плотности насиживания. Таким образом, плотность насиживания определялась в основном пребыванием самки на гнезде. Не было обнаружено какой-либо связи между плотностью насиживания и величиной кладки ($r_s = 0.018$, ns; табл. 1, 2).

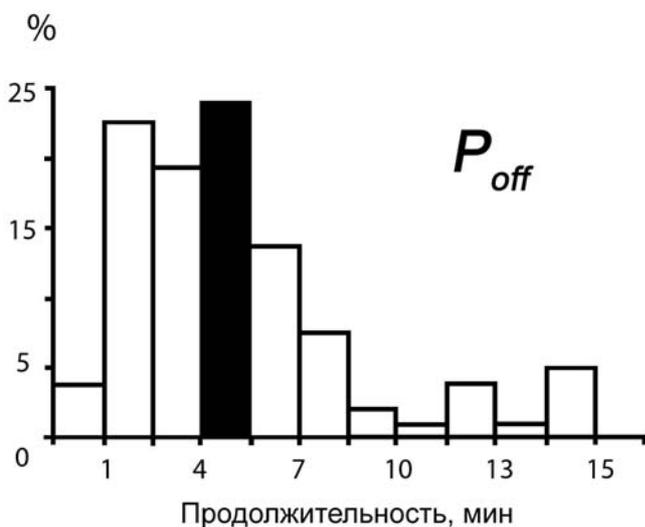


Величина кладки = 5.68 ± 0.24 яйца (lim 5-7).

Средняя продолжительность непрерывного пребывания самки на гнезде P_{on} , мин = 19.09 (lim 4-59).

Средняя продолжительность однократного отсутствия самки на гнезде P_{off} , мин = 4.91 (lim 1-22).

Число пауз между насиживанием, раз/ч = 3.6 (lim 1-12).



Темп кормления самки самцом, раз/ч = 2.1 (lim 1-14).

Плотность насиживания в течение активного дня, % = 77.18 (lim 51-100).

Продолжительность дневной активности, ч = 16.6 (lim 16.1-18.3).

Средняя дневная температура воздуха в течение инкубационного периода, °C = 11.4 (lim 4-16).

Распределение продолжительности периодов P_{on} и P_{off} в течение инкубации и средние показатели инкубационного периода у юрка *Fringilla montifringilla* (острова Кандалакшского залива Белого моря).

Низкие температуры воздуха не тормозили проявления родительской заботы в период до вылупления птенцов. Однако на продолжительность пребывания самки на гнезде температура воздуха всё же оказывала некоторое влияние ($r_s = -0.213$, $P < 0.01$; табл. 1), а на время её отсутствия значимого влияния не установлено ($r_s = 0.116$, ns; см. табл. 1). При экспериментальном изучении насиживания у некоторых

птиц было показано, что продолжительность отсутствия птицы на гнезде сравнительно мало зависит от температуры воздуха вокруг гнезда (Дольник 1962). Отсутствие выраженной корреляции между продолжительностью отсутствия самки на гнезде и окружающей температурой воздуха можно рассматривать как определённую независимость реакции самки юрка от внешних условий, которые характеризовались небольшой амплитудой изменения дневных температур в период инкубации (от +4 до +16°C).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между некоторыми показателями инкубационного периода у юрка *Fringilla montifringilla*. Остров Великий, 1987-1993; остров Ряшков, 2002-2006годы.

Регистрируемые показатели	Продолжительность однократного сеанса отсутствия на гнезде R_{off} , мин	Продолжительность однократного сеанса насиживания R_{on} , мин	Плотность насиживания, мин/ч	Частота кормления самки самцом, раз/ч	Количество «прогулок», раз/ч
Плотность насиживания, мин/ч	-0.426***	0.539***	1.000	0.237**	-0.452***
Температура воздуха, °C	0.116	-0.213**	-0.266**	-0.197*	0.239**
Время дня, ч	-0.020	-0.183*	0.082	-0.187*	-0.185*
Частота кормления самки самцом, раз/ч	-0.538***	-0.331***	0.237**	1.000	0.400***
Величина кладки	-0.322***	-0.477***	0.018	0.507***	0.508***
День насиживания	0.315***	-0.263**	-0.297***	-0.121	0.241**
Количество «прогулок», раз/ч	-0.140	-0.946***	-0.452***	0.400***	1.000
Календарная дата	0.353***	0.150	-0.258**	-0.574***	-0.241**

Примечание: * - $P < 0.05$; ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0.001$

Не было связи и между продолжительностью отсутствия (временем кормёжки) и последующим непрерывным насиживанием. Однако на эти показатели влияло поведение самца: чем чаще самец кормил самку на гнезде (или во время её кормёжки), тем менее продолжительными были не только сеансы насиживания ($r_s = -0.331$, $P < 0.001$), но и паузы между ними ($r_s = -0.538$, $P < 0.001$; табл. 1). Кроме этого, самец чаще кормил самку, если она увеличивала частоту своих «прогулок» ($r_s = 0.400$, $P < 0.001$). Основное преимущество такого поведения для самки заключалось в увеличении потребления пищи, сокращении затрат на кормёжку и времени на поиск корма. Кормление самцом насиживающей самки, вероятно, косвенно влияло на плотность насиживания ($r_s = 0.237$, $P < 0.01$). Главным в поведении самца было то, что благодаря его активности изменялись временные характеристики периодов

P_{off} – от нескольких длинных до нескольких коротких. К моменту приближения вылупления птенцов самка всё чаще покидала гнездо ($r_s = 0.241$, $P < 0.01$) и периоды, проведённые ею вне гнезда, становились длиннее ($r_s = 0.315$, $P < 0.001$). Были отмечены единичные случаи, когда за 4-5 дней до окончания насиживания самка отсутствовала в гнезде 3-4 ч. В этот период юрки часто собирали корм за пределами гнездовых территорий.

В течение всего периода насиживания самцы приносили корм самкам 1-14 раз в 1 ч. Чем больше была кладка, тем выше был темп кормления самки самцом ($r_s = 0.507$, $P < 0.001$; табл. 1). В количественном отношении для кладок из 5 и 7 яиц этот показатель составил соответственно 0.3 и 4.1 раз/ч (табл. 2). Но число визитов самца к гнезду не равнозначно количеству кормлений. Из всех зарегистрированных встреч самки с самцом ($n = 261$) передача корма в гнезде происходила в 46.4% случаев, а в остальных – на некотором удалении от гнезда (различия по этому показателю незначимы, $P > 0.05$). Если кормление самки происходило на гнезде, она сразу же после кормления или продолжала насиживание (49%), или покидала гнездо (51%). В условиях менее благоприятных (понижение температуры воздуха, усиление ветра, осадки) самец кормил самку в гнезде чаще, чем поблизости от него. В целом, интенсивность кормления самцом насиживающей самки была слабо связана как с температурой воздуха (все зарегистрированные случаи кормления самки самцом происходили при температуре воздуха +4-13°C и только в одном случае – при +15°), так и со временем суток (табл. 1). Относительно высоко значимая корреляция проявлялась лишь в отношении календарной даты (сроков размножения): чем позднее была отложена кладка, тем реже наблюдалось кормление самки самцом ($r_s = -0.574$, $P < 0.001$; табл. 1). Вовсе не установлено увеличения роли самца во вторую половину инкубационного периода ($r_s = -0.121$, ns; табл. 1).

В одном случае в середине процесса насиживания было замечено, что перед тем, как передать корм самке, самец измельчал его в клюве, как это часто проделывает самка, когда кормит ещё не оперённых птенцов. Такое поведение самца, связанное с обработкой корма перед тем, как совершить его передачу самке, может быть свойственно птицам, уже имеющим родительский опыт.

Наблюдения за поведением самцов, которые «подкармливают» самок в течение сезона размножения, привели к целому ряду гипотез, среди которых наиболее часто обсуждаются следующие. Классическое объяснение такого поведения самцов в брачной демонстрации (courtship feeding) сводится к тому, что доставка корма «усиливает прочность связи между размножающимися партнёрами» (Lack 1940; Kluijver 1950). Другая гипотеза предполагает, что пища, используемая самкой

при «ухаживающем кормлении», представляет собой хотя и минимальный, но всё же дополнительный ресурс в энергетике её размножения (Royama 1966; Krebs 1970) и может использоваться, например, при формировании яиц или позволить расходовать больше времени на инкубацию с наименьшими затратами. С другой стороны, предполагается, что адаптивное значение кормления самки в период насиживания заключается лишь в частичном удовлетворении повышенных потребностей самок в корме (Lifjeld, Slagsvold 1986). Согласно гипотезе «качественного показателя самца», самка на основе «courtship feeding» получает информацию о самце, в особенности в отношении его способности в дальнейшем кормить птенцов (Nisbet 1973). Кажется, только в последней гипотезе речь идёт не только о благополучии самки и стимулировании успешного размножения, но и о некотором разделении родительской заботы.

Представленные результаты показывают, что ритмика насиживания в гнёздах с разной величиной кладки различалась при значительном колебании большинства инкубационных параметров, кроме одного: плотность насиживания оставалась величиной практически неизменной (табл. 2). В кладках с бóльшим числом яиц частота посещения гнезда не возрастала (увеличивалось только число пауз в насиживании: $r_s = 0.508$, $P < 0.001$), а время пребывания в гнезде сокращалось (табл. 1). Количественно это выражалось следующим образом: в кладках из 5 и 7 яиц продолжительность однократного отсутствия самки составила, соответственно, 9.1 ± 2.1 и 3.6 ± 0.9 мин (различия значимы, $t = 3.14$, $P < 0.01$; табл. 2). Известно, что чем меньше кладка, тем выше скорость её охлаждения, особенно в гнёздах открытого типа. При сравнении инкубационных показателей в гнёздах юрка, имевших разную величину кладки, проявлялась довольно чёткая корреляция между P_{on} и P_{off} : чем больше самка кормилась, тем больше времени она непрерывно после этого насиживала, и наоборот. В результате, несмотря на очевидное уменьшение P_{off} в больших кладках, самки насиживали их более продолжительное время.

По сравнению с птенцовым периодом, когда ночной отдых у юрков не превышал 4.8-6.5 ч (Баккал 1993б, с. 276), в период насиживания продолжительность дневной активности оказалась короче примерно на 3 ч и составила в среднем 16.6 ч (lim 16.1-18.3 ч; начало «рабочего дня» в 2 ч 48 мин – 3 ч 22 мин, окончание дневной активности в 19 ч 36 мин – 20 ч 15 мин; время местное солнечное). Установлено, что в птенцовый период величина выводка у юрка оказывала влияние на длительность кормовой паузы (Там же, с. 277). Что касается поведения насиживающих птиц, то в данном случае величина кладки влияла только на продолжительность инкубационного периода: чем больше кладка, тем продолжительнее общее время инкубации ($r_s = 0.458$,

Таблица 2. Количественные показатели родительского поведения в период инкубации у юрка *Fringilla montifringilla* в гнёздах с разной величиной кладки (5 и 7 яиц).

A – день насиживания (сут); B – продолжительность однократного отсутствия самки на гнезде P_{off} , мин; C – продолжительность непрерывного пребывания самки на гнезде P_{on} , мин; D – темп кормления самки самцом, раз/ч; E – плотность насиживания, %.
Показаны средние значения \pm SE (число сеансов наблюдений продолжительностью 1 ч)

	Кладки из 5 яиц (n = 5)					Кладки из 7 яиц (n = 4)				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
3	5.1 \pm 1.9 (8)	39.2 \pm 4.8 (8)	0.3 (8)	96.4 \pm 8.4 (8)	5	2.7 \pm 0.6 (11)	20.3 \pm 3.8 (11)	3.5 \pm 0.5 (11)	86.2 \pm 10.3 (11)	
4	7.9 \pm 2.8 (7)	31.1 \pm 4.0 (7)	0.2 (7)	81.4 \pm 7.6 (7)	6	2.3 \pm 0.5 (9)	21.4 \pm 4.0 (9)	6.3 \pm 0.7 (9)	88.8 \pm 9.7 (9)	
5	10.2 \pm 3.3 (6)	27.6 \pm 5.1 (6)	0.4 (6)	79.0 \pm 8.1 (6)	7	2.5 \pm 0.4 (10)	20.4 \pm 3.5 (10)	6.5 \pm 0.8 (10)	86.6 \pm 8.8 (10)	
6	8.5 \pm 3.2 (7)	26.4 \pm 4.8 (7)	0.2 (7)	78.0 \pm 9.3 (7)	8	3.0 \pm 0.9 (8)	18.6 \pm 2.8 (8)	5.5 \pm 0.9 (8)	73.3 \pm 8.2 (8)	
7	7.7 \pm 2.6 (8)	27.8 \pm 5.9 (8)	0.3 (8)	78.1 \pm 7.4 (8)	9	3.5 \pm 1.4 (12)	17.4 \pm 3.0 (12)	3.3 \pm 0.4 (12)	76.2 \pm 7.5 (12)	
8	11.3 \pm 3.0 (7)	21.1 \pm 4.4 (7)	0.2 (7)	73.3 \pm 9.1 (7)	10	3.3 \pm 1.0 (11)	17.1 \pm 2.8 (11)	3.2 \pm 0.4 (11)	76.6 \pm 7.2 (11)	
9	9.9 \pm 2.9 (8)	24.5 \pm 4.6 (8)	0.3 (8)	76.7 \pm 8.4 (8)	11	4.2 \pm 1.3 (11)	16.9 \pm 2.4 (11)	3.4 \pm 0.7 (11)	75.4 \pm 6.1 (11)	
10	0.5 \pm 3.1 (6)	27.1 \pm 5.0 (6)	0.1 (6)	8.9 \pm 10.1 (6)	12	4.1 \pm 1.4 (9)	16.2 \pm 3.0 (9)	2.7 \pm 0.4 (9)	77.8 \pm 7.4 (9)	
11	8.9 \pm 3.0 (6)	22.8 \pm 5.4 (6)	0.4 (6)	72.8 \pm 8.8 (6)	13	4.7 \pm 1.7 (10)	7.0 \pm 2.1 (10)	2.3 \pm 0.3 (10)	75.8 \pm 8.8 (10)	
3-11	9.1 \pm 2.1(63)	27.7 \pm 3.7 (63)	0.3 (63)	79.4 \pm 5.8 (63)	5-13	3.6 \pm 0.9 (91)	18.6 \pm 1.9 (91)	4.1 \pm 0.3 (91)	79.8 \pm 5.1 (91)	

Таблица 3. Количественные характеристики активности юрка *F. montifringilla* при насиживании кладки в разное время суток (в скобках – продолжительность наблюдений, ч)

Время суток, ч	Регистрируемые показатели поведения в период насиживания								Количество «прогулок», раз/ч
	Зондирование гнездового материала, раз/ч	Переворачивание и перемещение яиц, раз/ч	Смена позы, раз/ч	Кормление самки самцом, раз/ч	Чистка оперения, раз/ч	P_{on} , мин	P_{off} , мин		
02-06	1.8 (12)	2.9 (12)	1.4 (12)	5.6 (12)	0.2 (12)	32.7 (17)	3.2 (18)	4.0 (17)	
06-10	0.9 (13)	1.9 (13)	1.1 (13)	1.2 (13)	0.3 (13)	15.4 (26)	2.6 (31)	3.9 (37)	
10-14	1.6 (11)	1.8 (11)	1.2 (11)	1.3 (11)	0.3 (11)	14.9 (45)	5.3 (43)	3.9 (43)	
14-18	2.2 (14)	2.9 (14)	1.6 (14)	1.0 (14)	0.8 (14)	19.9 (45)	5.5 (45)	3.5 (44)	
18-22	2.4 (12)	3.0 (12)	1.3 (12)	1.8 (12)	0.7 (12)	19.4 (14)	3.6 (15)	2.2 (14)	
02-22	1.9 \pm 0.3 (62)	2.6 \pm 0.4 (62)	1.3 \pm 0.2 (62)	2.1 \pm 0.3 (62)	0.4 (62)	19.09 \pm 2.63 (147)	4.91 \pm 0.71 (152)	3.6 \pm 0.6 (155)	

$P < 0.001$). Продолжительность инкубационного периода у юрка составила в среднем 12.8 сут (lim 11.3-14.1 сут, $n = 12$).

Было установлено, что смены партнеров на гнезде во время насиживания не происходило. Однако часто в отсутствие самки самец на 5-95 с садился на край гнезда и после этого всегда отлетал в сторону. Пока трудно сказать, имело ли это явление какое-то адаптивное значение или являлось следствием особенностей охраны окологнездового пространства. Самые обычные элементы ритмики инкубационного поведения были связаны с чередованием периодов насиживания P_{on} и перерывов между ними – P_{off} . Однако насиживание кладки – это целый комплекс поведенческих актов, некоторые из которых нам удалось выделить, чтобы показать их динамику в условиях дневной активности (табл. 3). Так, например, самка переворачивала (или перемещала) яйца 45-50 раз в течение дня (или 2-3 раз/ч) и меняла своё положение в гнезде примерно 25 раз. Эти факторы инкубации отличались относительной стабильностью. Однако, судя по количественным характеристикам, представленным в таблице 3, в ранние утренние часы, а также во второй половине дня самка переворачивала яйца в гнезде чаще, чем в первой половине дня. К концу «рабочего» дня самки незначительно сокращали количество пауз в насиживании ($r_s = -0.185$, $P < 0.05$), продолжительность однократных сеансов насиживания ($r_s = -0.183$, $P < 0.05$), а самцы к концу дня также незначительно снижали свою степень участия как в отношении кормления партнёрши ($r_s = -0.187$, $P < 0.05$), так и сторожевого поведения. В условиях дневной активности, когда не угрожает опасность, насиживающая самка сидит на гнезде «крепко», прижавшись к кладке и вобрав голову в плечи. В такой позе (или повернув клюв назад и спрятав его в перья плеча) она изредка спит; на сон приходится не более 4-6% дневного времени. Другой показатель комфортного поведения – чистка оперения, которая происходила не только за пределами гнезда, но и во время сеансов насиживания, – имел тенденцию увеличиваться (примерно в 2 раза) во второй половине дня. В ночное время даже проявление комфортных активностей было минимальным.

Кроме того, что самка одна насиживала кладку, для неё была характерна другая «индивидуальная» форма поведения, без которой эффективная инкубация и её регуляция, по-видимому, невозможны. Это были действия, направленные на зондирование клювом выстилки лотка, в основном в придонной части гнезда. Чаще всего во время смены положения самка, стоя в гнезде, начинала производить всем телом потряхивающие движения, так что снаружи оставался заметным только вертикально поднятый и часто вздрагивающий хвост. Эта характерная для многих птиц форма поведения имеет своё название: «prooding», или «prod or prob» (Davies, Rowell 1956). Позднее она получила назва-

ние «tremble-thrust» (Hartshorne 1962). У юрка эта форма активности имела свою особенность: по мере изменения степени насиженности кладки интенсивность «tremble-thrust» постепенно увеличивалась, в среднем от 5 с (на 3-4 сут насиживания) до 50-80 с (к моменту вылупления птенцов).

Очевидно, что зондирование производилось чаще во второй половине дня или незадолго перед началом ночного отдыха (табл. 3). Есть мнение, что такое поведение характерно только для самок в период обогривания птенцов (Haftorn 1982) и может быть связано с созданием благоприятных условий для аэрации гнезда или уничтожением гнездовых паразитов и остатков экскрементов. Нам удалось только дважды наблюдать такое поведение у самцов юрка в период обогривания птенцов. В остальных случаях зондированием занималась только самка – от начальных этапов собственно насиживания до конца нахождения птенцов в гнезде. Такая форма поведения легко регистрируется прямыми наблюдениями у открытогнездящихся птиц (Баккал 1991, 1993а). В утеплённых гнездах (подобных гнёздам юрка), т.е. при улучшении теплоизоляции, возникает проблема накопления в них углекислого газа, на что указывал И.А.Шилов (1968). При анализе состава воздуха в гнёздах воробьиных птиц было установлено, что газовая среда, окружающая кладку во время насиживания, отличается повышенным содержанием углекислоты, концентрация которой в открытых гнёздах на дне лотка в 5-9 раз выше, чем у верхней границы кладки (Болотников и др. 1977). Кроме того, было показано, что уровень влажности в гнёздах в начале инкубации бывает относительно низким, а в дальнейшем возрастает и изменяется в зависимости от влажности воздуха (Болотников, Калинин 1974; Kern, Cowie 1995).

Исходя из представленных данных, осуществляемая самкой юрка поведенческая реакция «tremble-thrust» в период инкубации, по нашему мнению, – это «проветривание» (вентиляция) гнезда.

Как уже говорилось, в условиях таёжного Севера юрки населяют смешанные леса с преобладанием берёзы. Гнезда устраивают обычно в середине крон деревьев (около 70%), но также и совершенно открыто (около 20%). Использование для гнездования местности с более благоприятным рельефом проявлялось в том, что 37% всех гнёзд располагались на участках леса, которые граничили с открытым местом – водоёмом, болотом, поляной, буреломом. Некоторые из обследованных гнёзд были удачно затенены кроной гнездового дерева, выполняющей дополнительно маскирующую функцию. Одинаково характерно расположение гнёзд как на боковых ветвях, так и в развилках стволов. Не было тенденции строить гнёзда на южном секторе кроны. Во всех случаях гнездо считалось занятым птицами при наличии в нём кладки, независимо от дальнейшей её судьбы.

Об элиминации потомства при насиживании судили по количеству уничтоженных, брошенных и неразвившихся яиц. Из 171 отложенного яйца вылупилось 89 птенцов (эффективность насиживания 52.0%). Такие невысокие результаты могут подтверждать только то, что пары при инкубации у юрка в большой степени подвержены стрессу. В этом отношении юрок чем-то напоминает чечётку *Acanthis flammea* – ещё одного из самых многочисленных видов воробьиных в Субарктике, у которого наибольшие потери при размножении приходились на период насиживания, когда погибало по разным причинам до 40-50% яиц (Алексеева 1986). Разорение гнёзд в период насиживания на островах Великий и на Ряшков составило, соответственно, 12 и 15%. В данном случае использована рекомендация В.А.Паевского (1985, с. 86), когда доля разорённых хищниками гнёзд получена от количества всех гнёзд, а не от числа неуспешных, что позволило установить эффективность обнаружения хищниками гнёзд. Полные кладки разной величины были уничтожены преимущественно в первую декаду июня, т.е. в начале сезона размножения, пернатými хищниками – кукшей *Perisoreus infaustus*, сорокой *Pica pica*, большим пёстрым *Dendrocopos major* и трёхпалым *Picoides tridactylus* дятлами. Во вторую половину сезона пары, имевшие кладки, прессу хищников почти не подвергались. Существенно меньшая разоряемость гнёзд с поздними кладками связана не только с уменьшением средней величины кладки у юрка в течение сезона размножения, но и, вероятно, улучшением защитных условий местообитаний. Юрки энергично защищали свои гнёзда от окружающих птиц, в особенности при размножении в составе поливидовых групп (16%), которые формировались вблизи одиночных гнёзд рябинников *Turdus pilaris*, благоприятное воздействие которых на успешность размножения юрков хорошо известно (Slagsvold, 1979, 1982; наши данные). Но не всегда совместные отвлекающие демонстрации на вторжение конкурентов и хищников приводили к успеху; были случаи, когда потревоженные у гнезда птицы всё же бросали партнёров или кладку (2 гнезда, в которых не было видимых следов разрушения и повреждения кладки).

Другая причина, вызывающая частичные потери при размножении – эмбриональная смертность (погибшие эмбрионы и неоплодотворённые яйца), уровень которой, вероятно, может отражать характерные признаки популяции. Отход яиц за счёт неоплодотворённых и с погибшими эмбрионами яиц составил 10.1% от общего числа яиц в кладках, сохранившихся до вылупления. Неразвившиеся яйца (1-3, чаще 1 на кладку) отмечены в 9 из 30 гнёзд (30.0%). Максимальная эмбриональная элиминация отмечена в кладках, начатых в конце второй – начале третьей декады июня, т.е. ближе к завершению периода откладки яиц. В полноценных яйцах, обладающих известной толе-

рантностью к условиям инкубации (Лебедев 1997), эмбрионы развивались успешно, несмотря на значительные колебания инкубационных параметров. В некоторых случаях, которые заслуживают особого внимания, гибель сформировавшихся птенцов происходила непосредственно во время вылупления. Если самка своевременно не выносила скорлупу из гнезда, то оставшиеся её половинки иногда надевались на ещё невылупившиеся яйца, в результате чего нарушался газообмен и наступала гибель зародыша. Этот эффект получил название «яйцевого капюшона» (Arnold 1992). Все случаи с погибшими эмбрионами в кладках юрка имели преимущественное отношение к этому явлению. Указанная причина гибели составила половину от всех случаев, связанных с эмбриональной смертностью. В результате доля яиц, уничтоженных пернатыми хищниками и погибших в результате эмбриональной элиминации, оказалась самой высокой в кладках из 5-6 яиц.

Помимо качества местообитаний, беспокойства и хищничества, ещё одним фактором (не связанным непосредственно с климатом), вызывающим потери, может быть гнездовой паразитизм. На юге Мурманской области, в том числе и на островах Кандалакшского залива, юрок является основным видом-воспитателем обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*. Например, в 1993 году паразитизм кукушки на Великом был довольно высок и составил, по нашим приближённым оценкам, около 15%, а в 2003 году на Ряшкове – около 10%. В другие годы паразитизм кукушки хотя и был отмечен, но находился, вероятно, на более низком уровне. Анализ данных из стран Скандинавии показал, что доля юрка среди других основных воспитателей кукушки составила в этом регионе 12.8% (Нумеров 2003). Оказалось, что юрок наиболее часто воспитывает птенцов кукушки на севере и востоке центральных частей Финляндии, а также на севере Швеции. В Норвегии паразитирование кукушек на юрке не регистрировали (Broa *et al.* 1992). Эксперименты, проведённые в центральной части Норвегии, показали нетерпимость юрка к подложенным в его гнезда чужим яйцам, которые имели иную окраску скорлупы (Moksnes, Roskaft 1988). Среди юрков число пар, принявших искусственные яйца (имитации) кукушки, составило только 18% (Там же). Даже по визуальным наблюдениям можно было судить об успешности размножения кукушки. Почти ежегодно в первой-второй декадах июня регистрировали случаи проявления антипаразитарного поведения – преследования юрками самок и самцов кукушки: 13 июня 1992, 5 июня 2005, 10 июня 2006 и т.д. Там, где наблюдали преследование, впоследствии находили птенцов кукушки, которых кормили преимущественно самки юрка: 22 июля 1992, 12 июля 2003, 21 июля 2005 и т.д. В Русской Лапландии также известно несколько случаев, связанных с кормлением юрками кукушонка: 13 июля 1941, 13 августа 1979 и 2 августа 1987 (Семёнов-Тян-Шанский, Гилязов

1991). Таким образом, целый ряд отдельных прямых наблюдений показывает, что наиболее часто юрки, выкармливающие кукушонка за пределами гнезда до лётного состояния, встречались со второй половины июля и позднее. Вполне вероятно, что бóльшая часть потомства кукушки воспитывается в гнёздах приёмных родителей-юрков при повторном размножении, стимулом для которого может быть сама кукушка. Трудно сказать, какая доля потомства юрка ежегодно погибает после разорения его кладок кукушкой. С другой стороны, на исследованной территории кукушка зависит от своего единственного вида-воспитателя, поскольку отложенные ею яйца могут уничтожаться хищниками вместе с яйцами юрка.

Заключение

Родительская забота в инкубационный период осуществляется при участии обоих партнёров. Самка одна насиживает кладку, а самец в течение инкубационного периода снабжает её некоторым количеством корма, несмотря на то, что самка активно кормится сама. Парная родительская забота проявляется и в защите гнезда и гнездовой территории от конкурентов, хищников и гнездовых паразитов.

В поведении сформировавшихся пар существуют некоторые особенности, связанные со сроками гнездования. Время откладки яиц не наступает до тех пор, пока пищевые ресурсы не достигнут определённого уровня, качества и стабильности. Самка начинает кладку только в конце мая, при наличии соответствующей для гнездования экологической обстановки, и поэтому риск недополучения энергетических резервов в дальнейшем (во время насиживания) у неё невысок.

Привязанность самки к гнезду отрицательно связана с кратковременными изменениями в уровне кормления самцом: чем чаще самец кормил самку, тем меньше она тратила времени как на самостоятельную кормежку (P_{off}), так и на насиживание (P_{on}). Продолжительность P_{on} и частота прогулок самки были сильно скоррелированы, но ни одна из этих двух переменных не была связана с P_{off} .

По мере увеличения кладки самки снижали затраты на добычу корма, а количество приносимой самцами пищи увеличивалось. Кроме того, частота кормления самцом насиживающей самки была отрицательно связана с температурой воздуха. Самцы увеличивали свои усилия, снабжая самку кормом, если окружающие условия ухудшались. Чем позже гнездилась пара, тем ниже была, во-первых, плотность насиживания и, во-вторых, значимо сокращалась частота кормления самки самцом. При таких обстоятельствах самка реже покидала кладку, но продолжительность её отсутствия на гнезде увеличивалась по сравнению с более ранними сроками размножения. И хотя уровень кормления у отдельных самцов менялся в ходе периода насиживания,

всё же был отмечен существенное влияние заботы самцов на поведение насиживающих птиц за весь инкубационный период.

Выявлены существенные отличия в активности разных пар, установлена позитивная корреляция величины кладки с продолжительностью периода насиживания и получено подтверждение тому, что по мере хода сезона размножения увеличивается успешность насиживания. Основными потерями в период размножения (на стадии насиживания) были обусловлены хищничеством и эмбриональной смертностью. Один из неожиданных результатов этого исследования заключался в том, что в самых больших кладках (из 7 яиц) обнаружена минимальная эмбриональная элиминация.

Максимальная растянутость периода кладки у юрка помогает наибольшей части популяции избежать последствий длительных или кратковременных периодов непогоды и воздействий факторов, не связанных непосредственно с климатом – качества местообитаний, беспокойства, хищничества и гнездового паразитизма.

Я искренне благодарен дирекции Кандалакшского природного заповедника за любезное разрешение провести долговременные исследования на островах Кандалакшского залива Белого моря. В.Д.Коханову и В.В.Бианки я выражаю глубокую признательность за практическую помощь и содействие в проведении полевых работ.

Литература

- Алексеева Н.С. 1986. Успешность размножения и её связь с плотностью гнездования у чечётки на Ямале // *Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики*. Свердловск: 94-106.
- Баккал С.Н. (1991) 2011. Особенности обогривания птенцов белобровика *Turdus iliacus* в Субарктике // *Рус. орнитол. журн.* **20** (635): 371-383.
- Баккал С.Н. 1993а. Поведение пары желтоголовых корольков (*Regulus regulus*) на гнезде // *Тр. Зоол. ин-та РАН* **252**: 3-21.
- Баккал С.Н. 1993б. Суточная активность воробьиных птиц в гнездовой период на Европейском севере // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 3: 269-285.
- Баккал С.Н., Коханов В.Д., Архипов В.Ю. 1992. Первая регистрация вторых кладок у юрка (*Fringilla montifringilla*) // *Рус. орнитол. журн.* **1**, 2: 255-258.
- Бардин А.В., Ильина Т.А. (1986) 2011. Метод случайных многомоментных наблюдений в изучении бюджетов времени у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **20** (652): 858-859.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // *Рус. орнитол. журн.* **3**, 4: 491-586.
- Болотников А.М., Калинин С.С. 1974. Температура и относительная влажность в гнезде обыкновенной чайки // *Учён. зап. Перм. пед. ин-та* **122**: 10-15.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Соколова Т.И. 1977. Экологические аспекты насиживания и эмбриогенеза у птиц // *Адаптивные особенности и эволюция птиц*. М.: 89-95.
- Дольник В.Р. 1962. Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц // *Орнитология* **5**: 404-409.

- Кищинский А.А. 1960. К фауне и экологии птиц Териберского района Мурманской области // *Тр. Кандалакшского заповедника* **2**: 122-212.
- Лебедев И. 1997. Толерантность эмбрионов птиц к условиям инкубации // *Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства*. М.: 306-308.
- Львов Б.Ф. 1958. К биологии гнездового периода вьюрка (*Fringilla montifringilla*) на юге полуострова Канин // *Учён. зап. Орехово-Зуев. пед. ин-та* **11**: 163-165.
- Малышевский Р.И. 1962. Летние наблюдения над птицами Терского берега Белого моря // *Орнитология* **5**: 13-27.
- Михайлов К.Е. 1993. Авифауна зональных тундр северной части Кольского полуострова // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 1: 7-28.
- Нумеров А.Д. 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: 1-517.
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **125**: 1-285.
- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-608.
- Семёнов-Тян-Шанский О.И., Гилязов А.С. 1991. *Птицы Лапландии*. М.: 1-288.
- Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. 1997. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в Северо-Западной Карелии // *Зоол. журн.* **76**, 9: 1066-1072.
- Шилов И.А. 1968. *Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк)*. М.: 1-252.
- Шутова Е.В. 1997. О массовой гибели насекомоядных птиц в конце мая 1986 на юге Мурманской области // *Рус. орнитол. журн.* **6** (7): 21-22.
- Arnold T.W. 1992. The adaptive significance of eggshell removal by nesting birds: testing the egg-capping hypothesis // *Condor* **94**, 2: 547-548.
- Bakkal S.N. 2001. Eco-ethological analysis of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) population during incubation in northern breeding area // *Trudy Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* **289**: 23-30.
- Broa A.T., Moksnes A., Roskaft E. 1992. Adaptations of Bramblings and Chaffinches forwards parasitism by the Common cuckoo // *Anim. Behav.* **43**, 1: 67-78.
- Davies S.J.J.F., Rowell C.H.F. 1956. Observation on redwing (*Turdus musicus*) in Swedish Lapland // *Bird Study* **3**, 4: 242-248.
- Fonstad T. 1981. Song activity of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* and the brambling *Fringilla montifringilla* in a heart birch forest during the breeding season // *Fauna Norv. Ser. C. (Cinclus)* **4**, 2: 89-96.
- Haapanen A. 1965. Bird fauna of the Finnish forest in relation to forest succession. I. // *Ann. zool. fenn.* **2**, 3: 153-196.
- Haftorn S. 1982. Parental care of nestlings by the goldcrest *Regulus regulus* // *Ornis fenn.* **59**, 2/3: 123-134.
- Hartshorne J.M. 1962. Behaviour of the Eastern Bluebird at the nest // *Living Birds* **1**: 131-149.
- Hilden O., Järvinen A., Lehtonen L., Soikkeli M. 1982. Breeding success of Finnish birds in the bad summer of 1981 // *Ornis fenn.* **59**, 1: 20-31.
- Hogstad O. 1969. Breeding bird populations in two subalpine habitats in the middle of Norway during the years 1966-1968 // *Nytt mag. zool.* **17**, 1: 81-91.

- Hogstad O. 1982. Seasonal and daily weight variation of adult brambling *Fringilla montifringilla* during the breeding season // *Fauna Norv. Ser. C. (Cinclus)* **5**, 2: 59-64.
- Hogstad O. 2000. Fluctuation of a breeding population of brambling *Fringilla montifringilla* during 33 years in a subalpine birch forest // *Ornis fenn.* **77**, 3: 97-103.
- Järvinen A. 1982. Effect of exceptionally favourable weather on the breeding of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ibis* **124**, 2: 196-198.
- Kern M.D., Cowie R.J. 1995. Humidity levels in Pied flycatcher nests measured using capsule hygrometers // *Auk* **112**, 3: 564-570.
- Kluijver H.N. 1950. Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. // *Ardea* **38**, 3/4: 99-135.
- Krebs J.R. 1970. The efficiency of courtship feeding in the blue tit *Parus caeruleus* // *Ibis* **112**, 1: 108-110.
- Lack D. 1940. Courtship feeding in birds // *Auk* **57**, 1: 169-178.
- Lifjeld J.T., Slagsvold T. 1986. The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Anim. Behav.* **34**: 1441-1453.
- Lindström Å. 1987. Breeding nomadism and site tenacity in the brambling, *Fringilla montifringilla* // *Ornis fenn.* **64**, 2: 50-56.
- Micconen A.V. 1985. Establishment of breeding territory by the chaffinch, *Fringilla coelebs*, and brambling, *Fringilla montifringilla*, in northern Finland // *Ann. zool. fenn.* **22**, 2: 137-156.
- Moksnes A., Roskaft E. 1988. Responses of fieldfares (*Turdus pilaris*) and bramblings (*Fringilla montifringilla*) by the cuckoo (*Cuculus canorus*) // *Ibis* **130**, 4: 535-539.
- Newton I. 1973. *Finches*. New York: 1-288.
- Nisbet I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg size and breeding success in Common Tern // *Nature* **241**: 141-142.
- Royama T. 1966. A re-interpretation of courtship feeding // *Bird Study* **13**: 116-129.
- Slagsvold T. 1979. The fieldfare *Turdus pilaris* as a key species in the forest bird community // *Fauna Norv. Ser. C (Cinclus)* **2**, 2: 65-69.
- Slagsvold T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis // *Oecologia* **54**: 159-169.
- Sykes P.W., Sonneborn D.W. 1998. First breeding records of Whooper swan and Brambling in North America at Attu Island, Alaska // *Condor* **100**, 1: 162-164.
- Virkkala R. 1987. Effects of forest management on birds breeding in northern Finland // *Ann. zool. fenn.* **124**, 4: 281-294.
- Vleck C.M. 1981. Energetic cost of incubation in the Zebra Finch // *Condor* **83**, 3: 229-237.



О смертности позвоночных животных на автотрассах

Н.Н.Березовиков

Второе издание. Первая публикация в 1995*

Дороги – неотъемлемый элемент современных ландшафтов. Расширение дорожной сети, особенно с асфальтовым покрытием, приводит к обогащению орнитофауны пустынных местностей (Ковшарь, Губин 1990). В откосах дорог селятся удоны *Urupa erops*, щурки, сизоворонки *Coracias garrulus*, каменки, устраивают свои убежища песчанки, суслики, ушастые ежи *Erinaceus auritus*, змеи и ящурки. В конструкциях дорожных мостов гнездятся сизые голуби *Columba livia* var. *domestica*, деревенские ласточки *Hirundo rustica*, полевые *Passer montanus* и индийские *P. indicus* воробьи, майны *Acridotheres tristis*. Придорожное высокотравье используют для гнездования жёлчные овсянки *Emberiza bruniceps* (Березовиков, Ковшарь 1992).

Для многих птиц, особенно зерноядных и некрофагов, дороги имеют важное значение как кормовой биотоп. Для других они служат источником минерального питания и сбора гастролитов. Ранней весной преимущественно вдоль дорог мигрируют жаворонки, овсянки, каменки, вьюрковые и врановые. Луи талой воды, образующиеся по понижениям вдоль автотрасс, в весеннее время привлекают куликов, уток и трясогузок, а позднее служат местами водопоя журавлей-красавок *Anthropoides virgo*, жаворонков и рябков. Дороги – один из путей расселения ряда пресмыкающихся в пустынях (Брушко 1990). Вместе с тем, из-за повышенной гибели животных на автотрассах, последние являются серьёзным лимитирующим фактором, влияющим на численность ряда пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (Гаранин, Загидуллин 1985; Ирисов 1990; Ковшарь, Губин 1990; Мурзов, Бланк 1990; Брушко 1993). К сожалению, значению дорог в биоценозах в зоологических исследованиях до сих пор уделяется поразительно мало внимания (Ковшарь 1993).

Наши исследования проводились 22 марта – 29 июня 1987, 23 марта – 5 июля 1988 в 120 км западнее города Алматы в окрестностях железнодорожной станции Копа. Для наблюдений был выбран контрольный участок асфальтированного шоссе Таргап – Копа длиной 26 км. Основные наблюдения проведены на двух участках протяжённостью по 6 км, выбранных с таким расчётом, чтобы охватить различные типы местообитаний животных. На первом из них трасса пересекает солонцеватую

* Березовиков Н.Н. 1995. О смертности позвоночных животных на автотрассах // *Selevinia* 3, 3: 82-85.

попынно-эбелековую полупустыню, пойменный участок реки Копы с разливами и окраину железнодорожной станции. Второй участок – типичный агроценоз: пшеничные и кукурузные поля, разреженные лесопосадки карагача и пруды. Трасса имеет ширину около 15 м с асфальтированным покрытием и широкими глинисто-гравийными обочинами, на которых хорошо сохраняется рассыпанное при перевозках зерно, привлекающее зерноядных птиц.

В 1988 был проведён 71 количественный учёт общей протяжённостью 456 км, из них в марте – 69 км, в апреле – 148 км, в мае – 48 км, в июне – 155 км, в июле – 36 км. Учёты выполнялись каждую декаду месяца как на пеших маршрутах, так и с мопеда. Регистрировались все встреченные и погибшие на трассе позвоночные животные, которые, во избежание повторного учёта, убирались с дороги.

Птицы. Всего на автотрассе в марте-июле зарегистрировано 2076 особей птиц 45 видов, из них в марте – 11 видов (270 особей), в апреле – 27 (570), в мае – 27 (148), в июне – 25 (930), в июле – 15 (159). Средняя численность птиц в марте составляла 3.9 особей на 1 км, в апреле – 3.8, в мае – 3.1, в июне – 5.9, в июле – 4.4.

Основную массу учтённых птиц составляли жаворонки – 1396 особей (67.2%), среди которых доминируют малый *Calandrella brachydactyla* – 639 (30.8%) и степной *Melanocorypha calandra* – 541 (26.1%). Количество отмеченных на автотрассе птиц по месяцам приводится ниже. В списке римскими цифрами указаны месяцы, арабскими – количество птиц.

- Огарь *Tadorna ferruginea* (III – 2, IV – 4);
- Чирок-трескунок *Anas querquedula* (IV – 6);
- Журавль-красавка *Anthropoides virgo* (IV – 5);
- Чёрный коршун *Milvus migrans* (III – 1);
- Перепелятник *Accipiter nisus* (V – 1);
- Чеглок *Falco subbuteo* (IV – 1, V – 1);
- Обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus* (III – 3, IV – 1, VI – 2);
- Малый зуёк *Charadrius dubius* (V – 1, VI – 3);
- Морской зуёк *Charadrius alexandrinus* (VII – 3);
- Сизый голубь *Columba livia* var. *domestica* (IV – 10, V – 2, VI – 14, VII – 1);
- Обыкновенная горлица *Streptopelia turtur* (VI – 5);
- Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* (VI – 1);
- Чёрный стриж *Apus apus* (V – 1);
- Удод *Upupa epops* (IV – 4, V – 1, VI – 1);
- Береговая ласточка *Riparia riparia* (V – 1);
- Городская ласточка *Delichon urbica* (VI – 1);
- Деревенская ласточка *Hirundo rustica* (IV – 1, V – 8, VI – 20, VII – 1);
- Двупятнистый жаворонок *Melanocorypha bimaculata* (V – 2);
- Степной жаворонок *M. calandra* (III – 126, IV – 156, V – 30, VI – 215, VII – 15);
- Малый жаворонок *Calandrella* (род) (VI – 26, VII – 34);
- Малый жаворонок *C. brachydactyla* (III – 1, IV – 231, V – 30, VI – 344, VII – 33);
- Серый жаворонок *C. rufescens* (IV – 2, V – 3, VI – 7);
- Хохлатый жаворонок *Galerida cristata* (III – 4, IV – 3, V – 3, VI – 31, VII – 8);
- Полевой жаворонок *Alauda arvensis* (III – 13, IV – 11, V – 4, VI – 26, VII – 13);
- Индийский жаворонок *Alauda gulgula* (IV – 7, VII – 2);

Лесной конёк *Anthus trivialis* (IV – 1);
 Белая трясогузка *Motacilla alba* (IV – 24, V – 1);
 Маскированная трясогузка *Motacilla personata* (IV – 24, V – 2);
 Трясогузка (оба вида) (IV – 31);
 Черноголовая трясогузка *Motacilla feldegg* (IV – 1, V – 2, VI – 7);
 Чернолобый сорокопут *Lanius minor* (VI – 1);
 Скворец *Sturnus vulgaris* (III – 111, V – 2, VI – 4);
 Розовый скворец *Pastor roseus* (V – 1);
 Майна *Acridotheres tristis* (VI – 1, VII – 4);
 Галка *Corvus monedula* (V – 1);
 Грач *Corvus frugilegus* (V – 2, VI – 37);
 Черноголовый чекан *Saxicola torquata* (IV – 1);
 Плясунья *Oenanthe isabellina* (III – 1, IV – 3, V – 3, VI – 6);
 Пустынная каменка *Oenanthe deserti* (IV – 1);
 Каменка-пleshанка *Oenanthe pleschanka* (III – 1, IV – 20, V – 1);
 Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* (IV – 1);
 Домовый воробей *Passer domesticus* (IV – 4, V – 10, VI – 8, VII – 5);
 Индийский воробей *Passer indicus* (V – 31, VI – 30);
 Воробьи (оба вида) (VI – 118, VII – 40);
 Полевой воробей *Passer montanus* (V – 2, VI – 9, VII – 1);
 Белошапочная овсянка *Emberiza leucocephala* (III – 1);
 Овсянки (ближе не определённые) (IV – 16);
 Жёлчная овсянка *Emberiza bruniceps* (V – 2, VII – 1);

Постоянными посетителями дорог были индийский воробей (3.2%), хохлатый жаворонок (2.4%), сизый голубь (1.3%), деревенская ласточка (1.4%), полевой жаворонок (1.4%), домовый воробей (1.2%), каменка-плясунья (0.6%). Реже на них кормится в гнездовое время 18 видов: огарь, журавль-красавка, авдотка *Burhinus oedicnemus*, малый и морской зуйки, обыкновенная и кольчатая горлицы, удо́д, чернолобый сорокопут, серый и индийский жаворонок, скворец, майна, галка, грач, полевой воробей, жёлчная овсянка, черноголовая трясогузка, – на долю этих видов приходится 10% учтённых особей.

В период миграций на дорогах останавливаются на отдых и кормёжку 20 видов птиц, из них в марте на их долю приходилось 46% учтённых особей, в апреле – 26%, в мае – 13%. В марте на обочинах дорог часто встречаются скворцы (41.1%) и белошапочные овсянки (2.6%), в апреле – белые и маскированные трясогузки (13.9%), белошапочные и обыкновенные овсянки (2.8%), каменки, особенно пleshанки (4.2%), единично – лесные коньки, горихвостки-чернушки, черноголовые чеканы и др. Охотно мигрируют вдоль дорог чёрные коршуны и обыкновенные пустельги.

За 100 дней наблюдений на автотрассе найдено 45 погибших птиц, из них в апреле – 4 (8.9%), в мае – 5 (11.1%), в июне – 32 (66.7%), в июле – 4 (8.9%). Среди погибших в апреле отмечен малый жаворонок (2 экз.), степной жаворонок (1), серый жаворонок (1); в мае – малый жаворонок (3), степной жаворонок (2); в июне – малый жаворонок (19),

индийский воробей (6), черноголовая трясогузка (2), деревенская ласточка (2), удод (1), кольчатая горлица (1), черногрудый воробей *Passer hispaniolensis* (1); в июле – малый жаворонок (3), морской зуёк (1). Таким образом, наибольшая гибель отмечена у малого жаворонка (42.2%) и индийского воробья (13.3%). Средняя смертность составила 0.45 птицы в сутки или 0.10 особи на 1 км автотрассы.

Повышенная смертность птиц на дорогах возрастает в июне, с появлением лётного молодняка, что отмечается и в других местах (Сальников, Буслаев 1986; Ирисов 1990; Ковшарь, Губин 1990). В Алматинской области в течение июня на трассах также часто гибнет молодняк грачей и сорок.

Наблюдения показали, что у большинства птиц, особенно малых и степных жаворонков, имеет место привыкание к движущемуся транспорту. Многие из них пропускают машины мимо себя всего лишь в 1.5-2 м и не взлетают, даже когда после проходящих большегрузных машин образуются завихрения воздуха. Птицы при этом лишь прижимаются к земле. Некоторые жаворонки, кормящиеся на асфальте, при этом только отбегают на обочину.

Установлено, что машины, движущиеся со скоростью 40-60 км/ч, как правило, не опасны для сидящих на дорогах птиц, которые взлетают при их приближении на 3-5 м. При этом легковые машины и мотоциклы они подпускают вплотную. Скорость машин более 70-80 км/ч представляет средний опасный предел, при котором начинают гибнуть птицы, особенно в местах, где имеются крутые спуски со склонов гор и где машины, особенно легковые, нередко развивают скорость 100-120 км/ч. Именно на таких участках регистрируется наибольшее количество погибших птиц.

Земноводные и пресмыкающиеся. Из пресмыкающихся в апреле-июле на автотрассе отмечено 4 вида. Наиболее часто на обочинах дорог встречалась разноцветная ящурка *Eremias arguta* (13 встреч) и стрела-змея *Psammophis linealatum* (5). При этом замечено, что в утреннее время стрела и восточный удавчик *Eryx tataricus* охотно используют прогретый асфальт для отдыха. За указанный период на дорогах обнаружено 11 погибших пресмыкающихся: разноцветная ящурка – 6, стрела-змея – 3, восточный удавчик – 1, степная гадюка *Vipera ursini* – 1. Из земноводных в ночное время дороги часто посещает зелёная жаба *Bufo viridis* [ныне – жаба Певцова *Bufo pevzowi*], которых найдено раздавленными 6 экземпляров. Средняя смертность земноводных и пресмыкающихся составляла, соответственно, 0.06 и 0.11 особи в 1 сут или 0.01 и 0.02 особи на 1 км.

Млекопитающие. Из мелких млекопитающих на дорогах погибло 17 особей: тушканчик Житкова *Pygerethmus platiurus* – 7 особей, краснохвостая песчанка *Meriones libicus* – 5, ушастый ёж *Erinaceus auritus* –

4, серый хомячок *Cricetulus migratorius* – 1. При этом гибель тушканчиков была наибольшей на полупустынном участке трассы, а песчанок – в агроценозах. Смертность млекопитающих составила в среднем 0.17 особи/сут или 0.02 особи/км.

Интересно явление гибели животных на дорогах по трофической цепочке: ушастый ёж погиб под колёсами машины при поедании раздавленной зелёной жабы, а чёрный коршун был сбит автомобилем, когда кормился на остатках ежа.

Литература

- Березовиков Н.Н., Ковшарь А.Ф. 1992. Биология размножения жёлчной овсянки (*Emberiza bruniceps*) в антропогенных ландшафтах юго-восточного Казахстана // *Рус. орнитол. журн.* 1, 2: 221-226.
- Брушко З.К. 1990. Влияние антропогенных факторов на фауну наземных позвоночных. Пресмыкающиеся и земноводные // *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: 23-24.
- Брушко З.К. 1993. Эколого-фаунистический обзор ящериц, населяющих пустыни Казахстана // *Selevinia* 1,1: 19-26.
- Гаранин В.И., Загидуллин Р.Г. 1985. К состоянию герпетофауны малых охраняемых территорий // *Вопросы герпетологии*. Л.: 51-52.
- Ирисов Э.А. 1990. Гибель птиц на автомобильных дорогах Алтайского края // *Биоценозы Алтайского края и влияние на них антропогенных воздействий*. Барнаул: 88-90.
- Ковшарь А.Ф. 1993. Авифауна Казахстана в условиях антропогенного преобразования ландшафтов // *Зоологические исследования в Казахстане*. Алматы: 113-143.
- Ковшарь А.Ф., Губин Б.М. 1990. Влияние антропогенных факторов на фауну наземных позвоночных. Птицы // *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: 34-47.
- Мурзов В.Н., Бланк Д.А. 1990. Влияние антропогенных факторов на фауну наземных позвоночных. Млекопитающие // *Редкие животные пустынь*. Алма-Ата: 47-55.
- Сальников Г.М., Буслаев С.В. 1986. Гибель птиц на автомобильных дорогах в Ивановской области // *Изучение птиц ССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 222-223.



Чешуйчатый крохаль *Mergus squamatus* в Приморье

В.Д.ЯХОНТОВ

Второе издание. Первая публикация в 1976*

В районе залива Счастья (юго-запад Охотского моря) в сентябре 1960 года нами были добыты на горной речке Иска два взрослых самца чешуйчатого крохали *Mergus squamatus*. За последние годы, по личным наблюдениям, чешуйчатый крохаль постоянно встречался в летний период одиночными птицами, стайками и выводками на реках Иман, Бикин, Хор и Анюй с притоками, стекающими в западном направлении с хребта Сихотэ-Алинь, а также на реках Самарга, Единка и Кхуцин на восточных склонах хребта. Стайки крохалей обычно не больше 3-8 птиц, а в выводках – от 4 до 12 утят. Причём на некоторых реках чешуйчатый крохаль встречается даже чаще, чем большой крохаль *Mergus merganser*.

Суммируя собранные за ряд лет наблюдения, надо сказать, что численность чешуйчатого крохали заметно снизилась. Чешуйчатый крохаль уже почти отсутствует на обжитой реке Иман, мало его осталось на реках Бикин и Анюй. За осенний охотничий сезон 1967 года в среднем течении Бикина было добыто всего 8 экземпляров этого вида. Лишь на реке Хор и его притоке Сукпай чешуйчатый крохаль ещё держится отдельными колониями в зоне кедрово-широколиственных лесов. Выше по рекам, в тёмнохвойной тайге, он уже не встречается.

Цифры учёта говорят следующее: в 1965 году в конце июня – начале июля на реке Сукпай (приток Хора) на одном и том же отрезке в 50 км пути мы встретили 22 выводка начавших оперяться утят, в 1966 году – только 8 выводков, в 1967 – лишь 4, а в 1969 – всего один выводок. В идентификации вида сомневаться не приходится, так как близкое расстояние и, иной раз, добытая птица позволяли уточнить её принадлежность к данному виду.



* Яхонтов В.Д. 1976. Краткие сообщения о чешуйчатом крохале // *Тр. Окского заповедника* 13: 72-73.