ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2011
XX

Экспресс-выпуск
679
Express-issue

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Том XX

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 679

СОДЕРЖАНИЕ

1567-1591 Материалы по питанию рябчика *Tetrastes bonasia* в Московской области. В.Г.БОРЩЕВСКИЙ

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

Дата опубликования: 10 августа 2011

The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XX
Express-issue

2011 № 679

CONTENTS

1567-1591 Materials on feeding of the hazel grouse *Tetrastes bonasia* in Moscow region. V.G.BORCHTCHEVSKI

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

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск **679**: 1567-1591*

Материалы по питанию рябчика *Tetrastes bonasia* в Московской области

В.Г.Борщевский

Владимир Георгиевич Борщевский. Москва, Россия. E-mail: megra@mail.ru

Поступила в редакцию 3 августа 2011

Южнее Московской области ареал рябчика *Tetrastes bonasia* простирается не только на соседние Калужскую и Тульскую области, но и почти на всю более южную Орловскую (Потапов 1985). Однако в этом меридиональном сегменте Подмосковье занимает самый южный участок ареала, где на рябчика пока ещё разрешена и ведётся охота. Такой статус предполагает существенное упрощение сборов биологической информации, т.к. дает потенциальную возможность использовать аутопсические методы исследования. Тем не мене реализовать эти возможности в Подмосковье всегда было трудно, поскольку вся его территория закреплена за разными (многочисленными) охотничьими хозяйствами. С администрацией каждого хозяйства, где планировалась добыча животных, необходимо было согласовывать изъятие каждой особи даже при наличии специальных разрешений, выдававшихся Главохотой РСФСР и подлежавших регистрации в областном охотуправлении. Весьма вероятно, что в том числе и из-за этих сложностей данные о питании тетеревиных птиц Tetraonidae в Московской области представлены лишь отрывочными старыми материалами, собранными к тому же с помощью примитивных методик (Михеев 1952а,б), а также оценками, характеризующими рацион по таким же методикам из нескольких областей в целом, без выделения из общего массива данных показателей по Московской или какой-нибудь иной области (Лобачёв, Щербаков 1933, 1936; Воронин 1969). Такая ситуация побудила меня к сбору информации, дающей более корректные представления о количественных соотношениях различных компонентов в питании этих птиц.

Обычно региональные исследования, кроме описания местных особенностей, позволяют оценить объективность наших взглядов на те или другие стороны биологии вида в целом. По отношению к питанию рябчика в этом плане следует выделить две группы проблем.

Первая – это способность рябчиков переживать осенний (нагульный) период в местах с низкой доступностью ягодных кормов. Так, для относительно густо населенных человеком районов отмечалось почти полное изъятие людьми урожая съедобных ягод уже к концу лета (Гаврин 1956). Для Подмосковья такая картина типична в еще бо́льшей мере.

В частности, на отдельных участках мною неоднократно наблюдался методичный и абсолютно полный сбор людьми всех ягод черники *Vaccinium myrtillus* в июле, включая участки с очень низкой урожайностью. Иногда отмечалось и практически полное изъятие ещё зелёных ягод клюквы *Oxycoccus* spp. и брусники *Vaccinium vitis-idaea* с расчётом на их последующее дозревание в условиях домашнего хранения. По всей видимости, низкое обилие ягод или их невысокая доступность могут вызывать существенные «деформации» рациона птиц. Так, в Предбайкалье в годы неурожая ягод рябчики уже в сентябре переходят на питание грубыми зимними кормами, и в этом случае «зима для них начинается на два месяца раньше» (Зонов 1971, с. 96). На русском Севере в районах с господством вторичной растительности, где вересковые кустарнички Vaccinaceae занимают относительно небольшие площади, рябчик раньше, чем в слабо трансформированных лесных ландшафтах, переходит на древесные, в том числе зимние корма (Борщевский, Стопалов 2004). Свойственно ли такое изменение питания подмосковной популяции рябчика?

Вторая любопытная проблема – это весенние изменения рациона. Тетеревиные птицы во многих местностях приступают к гнездованию ещё до массового появления специфических зелёных кормов, богатых калориями и витаминами (Watson, Moss 2008). В тоже время кормовая ценность фрагментов растений, служащих основной зимнего питания некоторых тетеревиных, весной резко снижается (Борщевский 1986; Borchtchevski, Gubar' 2003; Ветчинникова 2004). При «возвратах» зимы и/или высокой плотности населения этих птиц такая ситуация может существенно осложнять реализацию их репродуктивной программы и провоцировать внутри- и межвидовую конкуренцию (Борщевский 2005; 2006; Борщевский, Сивков 2009). Весной энергетические потребности самок рябчика резко увеличиваются (Swenson 1991). Однако в слабо трансформированных таёжных лесах кормовая стратегия самок, которая более оппортунистична, чем у самцов (Borchtchevski 1999), позволяет, по-видимому, успешно удовлетворять все пищевые потребности даже в условиях господства олиготрофной растительности. Как происходит весенняя смена рациона рябчика в принципиально иных условиях, т.е. в более южных широтах и в условиях сильно трансформированной растительности? Какова общая (видовая) пищевая стратегия этих птиц в Подмосковье весной? Испытывают ли рябчики, особенно самки, трудности с добыванием корма?

Целями настоящего исследования было: 1) Получить общее представление о рационе рябчика в Московской области. 2) На основании оригинальных и литературных данных охарактеризовать (хотя бы в общих чертах) процесс перехода рябчиков с зимних кормов на летние и с летних кормов на зимние.

Район сборов

Данные о питании рябчика собраны в 12 районах Московской области (рис. 1). Территория представлена слабохолмистой равниной (130-280 м н.у.м.). Средняя температура января – минус 10°, июля – +18°С, годовое количество осадков 710 мм. Снег обычно ложится с ноября и как правило сохраняется до апреля. Судя по усреднённым за 9 лет данным, разрушение снежного покрова в местах весеннего обитания рябчика, т.е. в типичных лесных биотопах, занимает около 40 дней, начинаясь примерно с 16 марта и завершаясь где-то 25 апреля (рис. 2). Средняя скорость исчезновения снежного покрова – около 2.5% площади ежедневно (17-18% в неделю). Очевидно, однако, что в разных точках снеготаяние протекает по-разному, к тому же процесс освобождения территории от снега в отдельные годы может протекать вообще не линейно. Тем не менее, средние данные позволяют количественно охарактеризовать общую закономерность, а также оценивать запаздывание или опережение сроков наступления совсем не безразличного для птиц фенологического явления по конкретным годам и/или в конкретных точках лесных биотопов. Например, в 2011 году разрушение снежного покрова в лесу запаздывало весьма существенно: на 10-15 апреля оно составило 3-4 недели (рис. 2). Однако к 25 апреля ситуация полностью выправилась (весь снежный покров исчез практически за 10 дней), что позволяет говорить об очень поздней, но дружной весне 2011 года.

Рис. 1. Расположение мест добычи рябчиков для изучения питания (зачернено) в 1989-1999 годах.

В изученных местах обитания рябчика господствовали разновозрастные вторичные леса с преобладанием либо хвойных, либо лиственных пород. Разнообразный напочвенный покров представлен моховыми, реже лишайниково-кустарничково-травяными ассоциациями, а также полностью травянистыми сообществами и мертвопокровниками. Более полное описание растительности, общего облика населения млекопитающих и птиц, а также антропогенной обстановки в местах сборов материала представлено ранее (Борщевский, Костин 2009; 2011).

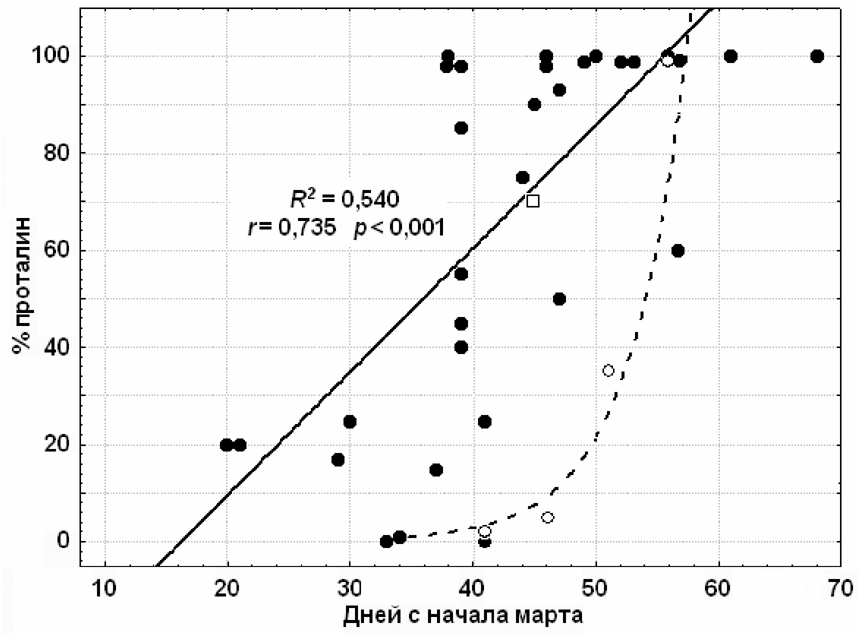

Рис. 2. Связь между календарными датами весны (число дней, прошедших с 1 марта) и долей площади, занятых проталинами в местах встреч рябчиков. Московская область.

Чёрные кружки (по ним рассчитана сплошная линия аппроксимации и уравнение регрессии, n = 51) – 1989-1999 годы.
Белый квадрат – 2009 год, белые кружки и пунктирная линия аппроксимации – 2011 год.

Материал и методики

Добыча рябчиков (с подхода и на манок), от которых получены зобы, велась по специальным разрешениям с 30 апреля 1989 до 22 апреля 1999 во все сезоны, кроме зимы, однако большинство зобов получено от птиц, отстрелянных в апреле (табл. 1). Вскрытие зобов проводилось через 3-10 ч после добычи птиц. Сразу после отчленения и вскрытия зоба его содержимое сортировалось по возможности до самого низкого таксона. Сразу после сортировки выборка для каждого определённого таксона взвешивалась с точностью до 0.25 мг. Ниже рационы птиц характеризуются в единицах свежего (сырого) веса. Если какие-то фрагменты идентифицировать не удавалось, они после взвешивания консервировались для последующего определения. Привлечение данных о содержимом желудков наравне с материалами о содержимом зобов может искажать реальное представление о рационах тетеревиных птиц из-за аккумуляции семян некоторых растений в их желудках (Цвеленьев 1938). Поэтому содержимое желудков изученных рябчиков в данной работе не обсуждается, тем более что в них не обнаружено фрагментов растений и животных, которые отсутствовали бы в зобах.

Доля каждого кормового компонента в сезонных рационах рябчика (%, свежий вес) рассчитана как отношение веса данного компонента во всех изученных зобах к суммарному весу всей пищи за этот же период. Для характеристики рационов все пустые зобы из расчётов исключены (см. табл. 1), однако данные о них использованы для изучения суточного потребления кома. Это потребление оценивалось по сумме всех пиков на кривой суточной динамики веса корма в зобах птиц (Семёнов-Тян-Шанский 1960; Borchtchevski 1994a).

Таблица 1. Распределение по месяцам количества зобов (шт.), собранных для изучения кормовых спектров рябчика в Московской области в 1989-1998годах

Параметры		Месяцы									Итого
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
Всего изучено зобов		9	47	4	5	4	5	4	6	1	85
И них: без корма		0	5	2	0	0	2	1	1	0	11
включено в анализ		9	42	2	5	4	3	3	5	1	74
Свежий вес корма, г:	суммарный	243.0			22.7			50.4			316.1
	средний	4.8±0.9			1.9±0.6			5.6±1.2			4.3±0.6

П р и м е ч а н и е : ± стандартная ошибка.

Весь материал разделён на три сезона: весна, лето, осень; зимний сезон не изучен. В данной работе к весне (март-май) отнесено время от занятия рябчиками индивидуальных репродуктивных территорий (перекрывающихся у самцов и самок – Swenson 1991) и примерно до середины инкубационного периода, который в нормальных кладках завершается 1-16 июня (Птушенко, Иноземцев 1968). Лето (июнь-август) ограничивается выводковым периодом и первыми этапами дисперсии молодых рябчиков после распадения выводков. Осень (сентябрь-ноябрь) – нагульный период, на протяжении которого вероятны наибольшие перемещения и самцов, и самок рябчика (Montadert, Léonard 2006).

Для оценки статистической значимости половых различий рационов птиц за первую половину весны (20 марта – 10 апреля) использовано два критерия. Рационы в целом (т.е. числовые ряды, характеризующие потребление всего списка кормов) сравнивались по критерию χ^2 для ожидаемых и наблюдаемых распределений. Различия каждого отдельно взятого компонента рациона оценены по результатам сравнения средних весов с помощью критерия Манн-Уитни. По этому же критерию оценивались различия среднего веса кормовой массы, поглощённой рябчиками в разные сезоны.

Результаты

Состав кормов и их количественные соотношения

Весной основу питания рябчика составляют фрагменты растений верхнего яруса, формирующие почти 80% рациона (табл. 2). Главнейшее кормовое растение весеннего сезона – ольха, фрагменты которой составляют до 40% поедаемой массы корма. Роль берёзы более скромная (около 13%), примерно такая же, как осины (16.5%). Заметным также выглядит участие в весеннем рационе травянистых растений, в основном хвощей, кислицы, лютиков и звездчатки. Доля кустарничков (только черники), мхов и беспозвоночных в весеннем питании незначительна, особенно двух последних групп.

Летом ведущую роль играют травянистые растения, в изученных выборках они представлены в основном недотрогой и марьянниками. На втором месте по значимости оказываются кустарнички: потребление черники достигает почти 20%. Весьма заметным выглядит и участие в рационе малины и особенно ежевики. Поедание птицами беспозвоночных достигает годового максимума (6.5%). Основу животной компоненты формируют гусеницы, а также двукрылые Diptera, в основном крупные комары-долгоножки Tipulidae.

Таблица 2. Рацион (свежий вес, %) рябчиков всех половых и возрастных групп вместе взятых в Московской области в 1989-1999 гг.

Название корма	Весна (III-V, *n* = 53)	Лето (VI-VIII, *n* = 12)	Осень (IX-XI, *n* = 9)
ДЕРЕВЬЯ и КУСТАРНИКИ, всего	**79.7**	**23.3**	**74.0**
Ель *Picea abies* семена	1.8	–	–
сухая хвоя (попутный корм?)	+	–	+
Берёза *Betula* sp. серёжки	11.0	–	20.0
почки, побеги	1.5	–	4.6
листья	0.4	–	–
Осина *Populus tremula* почки, побеги	1.5	–	0.5
соцветия	12.2	–	–
листья	2.8	–	0.3
Клён *Acer platanoides* почки, побеги	–	–	0.7
Рябина *Sorbus aucuparia* почки, побеги	4.1	–	+
листья	0.3	–	–
ягоды	–	–	2.5
Ольха *Alnus glutinosa*, *A.i ncana* серёжки	23.9	–	18.2
почки, побеги	15.3	–	5.6
листья	+	–	4.4
Черёмуха *Padus racemosa* почки, побеги	0.7	–	–
Ива *Salix caprea*, *S.* spp. почки, побеги	0.2	–	0.7
соцветия	1.1	–	–
листья	0.5	–	–
Лещина *Corylus avellana* цветущие серёжки	0.2	–	–
листья	–	0.2	–
Крушина *Frangula alnus* почки, побеги	+	–	2.2
Смородина чёрная *Ribes nigrum* листья	+	–	–
Ежевика *Rubus caesius* ягоды	–	16.9	–
Малина *Rubus idaeus* почки	2.1	–	12.5
листья	0.2	–	1.6
ягоды	–	6.2	–
Снежноягодник *Symphoricarpos albus* плоды	–	–	+
Древесная кора неопр. (попутный корм?)	+	–	–
КУСТАРНИЧКИ, всего	2.7	18.6	23.1
Черника *Vaccinium myrtillus* почки, побеги	2.2	–	0.3
листья	0.5	–	–
ягоды	+	18.6	21.7
Брусника *Vaccinium vitis-idaea* листья	–	–	0.2
ягоды	–	–	0.9
ТРАВЫ, всего	**17.4**	**51.6**	**2.9**
Щитовник *Dryopteris carthusiana* листья	0.2	–	–

Продолжение таблицы 2

Название корма	Весна (III-V, n = 53)	Лето (VI-VIII, n = 12)	Осень (IX-XI, n = 9)
Хвощ *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre* всё растение	7.2	–	–
Злаки неопр. Poaceae листья	+	–	–
Осока неопр. *Carex* sp. листья	+	–	–
семена	–	+	–
Ожика *Lusula pilosa* листья	+	–	–
Ландыш *Convallaria majalis* плод	–	5.0	+
Щавель *Rumex acetosella* листья	–	0.4	–
Звездчатка болотная *Stellaria palustris* листья	+	–	0.6
Звездчатка ланцетолистная *S. holostea* листья	1.9	–	–
Купальница *Trollius europeus* листья	+	–	–
Ветреница *Anemone ranunculoides* листья, бутоны	0.8	–	–
Чистяк *Ficaria verna* побеги, бутоны	0.2	–	–
Лютик *Ranunculus cassubicus* листья	+	–	–
Лютики *R. repens*, *R*. sp. листья	2.1	–	+
Гравилат *Geum rivale* листья	1.0	–	–
Земляника *Fragaria vesca* листья	+	–	–
Лапчатка *Potentilla erecta* листья, побеги	–	1.4	–
Таволга *Filipendula ulmaria* листья	+	–	–
Кислица *Oxalis acetosella* листья	3.8	–	+
семена	–	+	2.0
Недотрога *Impatiens noli-tangere* листья, семена	–	29.5	–
Сныть *Aegopodium podagraria* листья	0.1	–	–
Седмичник *Trientalis europaea* листья	+	–	–
Зюзник *Lycopus* sp. листья	+	–	–
Будра *Clechoma hederacea* листья	+	–	0.2
Марьянник *Melampyrum*[1] побеги, листья, семена	+	15.2	–
Подмаренник *Galium*[2] листья	0.1	+	–
Линнея *Linnea borealis* листья	+	–	–
Скерда *Crepis paludosa* прошлогодний лист	+	–	–
Растение неопр. побеги	+	–	–
семена	–	+	–
МХИ, всего	**0.2**	**0**	**0**
Филонотис *Philonotis fontata* побеги, листья, коробочки	0.2	–	–
Мох зелёный неопр., листья, коробочки	+	–	–
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ, всего	**+**	**6.5**	**+**
Улитки-перполиты *Perpolita petronella*	–	0.2	–
Пауки Aranei	–	0.1	+
Сенокосцы Opiliones	–	0.1	–
Многосвязы Polydesmida	–	+	–
Жуки Carabidae, Chrysomelidae, имаго	+	0.6	–

Окончание таблицы 2

Название корма	Весна (III-V, *n* = 53)	Лето (VI-VIII, *n* = 12)	Осень (IX-XI, *n* = 9)
Пяденицы неопр. Geometridae, гусеницы	–	0.5	–
Бабочки неопр. Lepidoptera, гусеницы	–	1.5	–
Гусеницы неопр.[3]	–	0.2	–
Комары Tipulidae, Culicidae, имаго	–	3.2	–
Насекомые неопр. Insecta, личинки	–	+	–

Примечания: [1] – *Melampyrum nemorosum*, *M. sylvaticum*, *M. pratense*, *M.* sp.; [2] – *Galium palustre*, *G. odoratum*, *G. aparine*, *G.* sp.; [3] – а также, вероятно, личинки пилильщиков.

Осенью основа рациона рябчика вновь представлена фрагментами древовидных растений, особенно ольхи и берёзы. Почти 13% достигает доля почек малины, которые, судя по следам птиц на снегу, охотно поедаются рябчиком и зимой. Заметную, хотя и второстепенную роль в рационе играют фрагменты кустарничков, при этом ягоды черники составляют > 1/5 всего рациона. Значение травянистых растений и особенно беспозвоночных в осеннем питании подмосковных рябчиков представляется весьма скромным. Фрагменты мхов ни летом, ни осенью в зобах птиц не встречаются даже в виде примеси, что, впрочем, может быть следствием небольших выборок.

Анализ сезонной динамики главнейших компонентов питания рябчика позволяет заметить интересную деталь: с весны и до осени суммарная доля поедаемых рябчиком семян и серёжек практически не меняется, варьируя в пределах 37-40% (рис. 3). Летом и осенью потребление семян и серёжек вместе с ягодами достигает 85% и 65%, соответственно. Наиболее вероятно, что и зимой потребление серёжек не ниже этих последних чисел. Следовательно, в Подмосковье бóльшую часть года основа рациона рябчика формируется за счёт семян и ягод. При этом в холодный период преобладают семена, летом, возможно, – ягоды. И только весной доля семян снижается до 37%. Похоже, что это снижение определяется необходимостью в специфических весенних кормах, связанных с размножением. К таким кормам, безусловно, относятся соцветия и бутоны (14%), а также зелёные фрагменты растений – листья деревьев, кустарников и трав, их молодые побеги (~ 23% поглощаемой массы, рис. 3). Примечательно, что зелёные корма специально, направленно и в наибольшем количестве потребляются рябчиком только весной, между тем как летом и осень, т.е. во время максимальной доступности этих фрагментов, их поглощение оценивается в 9% и 8%, соответственно. К тому же летом и осенью зелёные фрагменты растений поедаются в основном попутно, вместе с семенами трав (осок, недотроги, марьянника) или ягодами (черники, брусники). Примечательно, что весной специфическими кормами (бутонами, соцветиями, зеленью) замещается потребление именно ягод, а не такой грубой пищи, как почки и побеги (рис. 3).

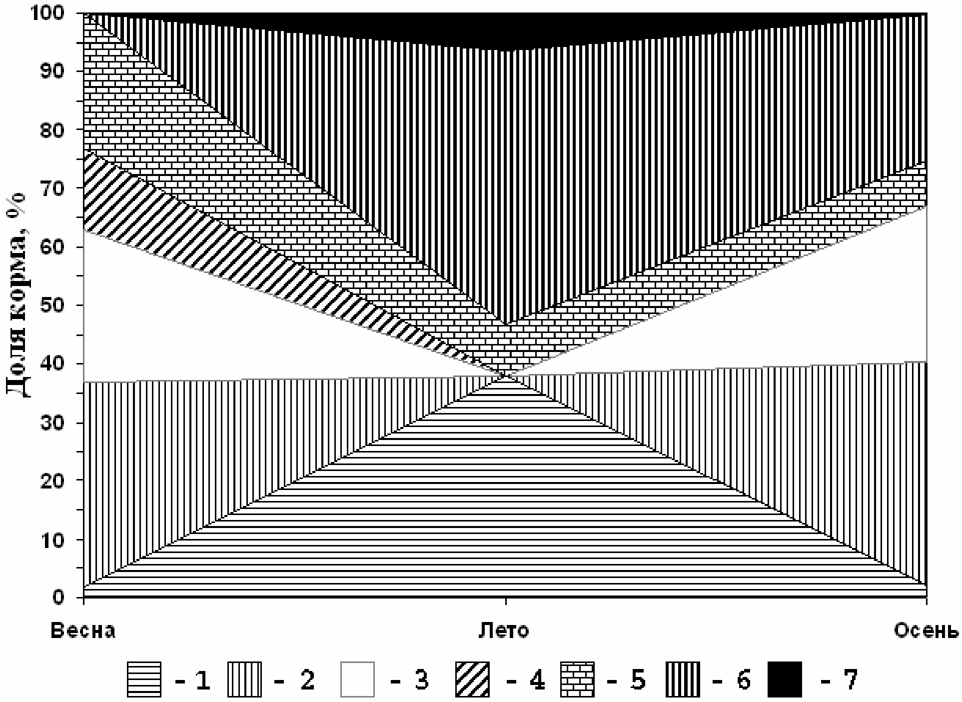

Рис. 3. Весенне-летне-осенняя динамика потребления рябчиком главнейших фрагментов кормовых растений (свежий вес, %) в Московской области в 1989-1999 годах:

1 – семена, 2 – серёжки, 3 – грубые почки и одревесневшие побеги, 4 – соцветия и бутоны, 5 – листья и молодые (сочные) зелёные побеги, 6 – ягоды и плоды, 7 – беспозвоночные.

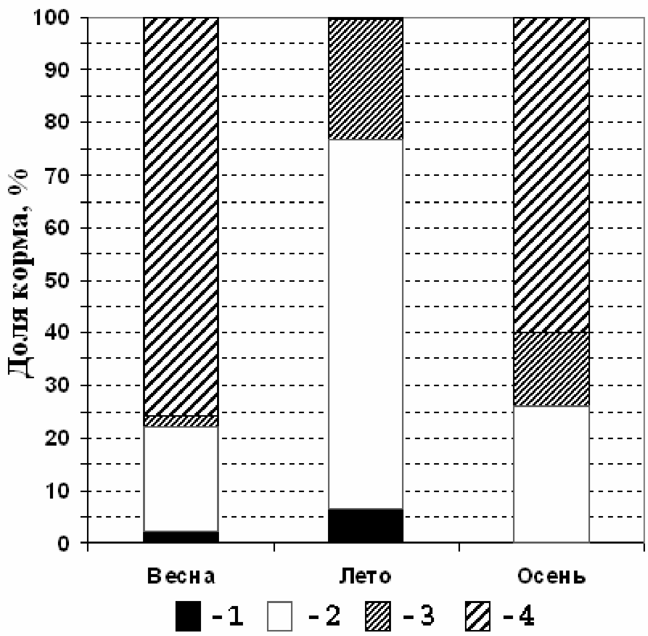

Рис. 5. Потребление рябчиком кормов из разных ярусов растительности. Московская область, 1989-1998 годы.

1 – напочвенный ярус (мхи, беспозвоночные), 2 – кустарнички и травы, 3 – низкие кустарники (малина, ежевика, смородина, снежноягодник), 4 – деревья и высокие кустарники (ивы, крушина, черёмуха, лещина).

Осенью и особенно весной бóльшую часть корма рябчик добывает в кронах деревьев и высоких кустарников: 60% и 76%, соответственно (рис. 4). Значение кормов из любого другого яруса растительности в эти сезоны почти не превышает 1/4 рациона: доля кустарничков и трав вместе взятых оценивается в 20-26% поглощаемой массы. Потребление кормов из яруса низких кустарников не превышает 2-14%, с напочвенного яруса – 2%. Летом картина противоположная: основой диеты являются фрагменты кустарничков и трав (в сумме ~ 70%), доля кормов, собираемых с низких кустарников, оценивается в 23%, из напочвенного яруса – 6.5%.

Судя по этим материалам, подмосковный рябчик является не просто фитофагом, но преимущественно семеноядным, в меньшей мере плодоядным животным. Этот вывод представляется справедливым для всего годового цикла в целом. Только в тёплое время года (примерно с середины мая до середины сентября, т.е. 4-4.5 месяца) основную массу корма рябчик собирает на земле. Всё остальное время он кормится преимущественно в кронах деревьев и высоких кустарников.

Средний вес корма в весенних зобах оказался значимо больше, чем в летних (Z = 2.030 P = 0.042), а в летних зобах меньше, чем в осенних (Z = -2.274 P = 0.023). Значимых различий между весом содержимого весенних и осенних зобов не выявлено (Z = -1.356 P = 0.175). Такая динамика поглощения корма (табл. 1) соответствует современным представлениям о сезонных изменениях в потреблении пищи у тетеревиных птиц (Семёнов-Тян-Шанский 1960) и в частности у рябчика (Донауров 1947; Долбик 1967; Андреев 1981; Swenson 1991; и др.).

Весенние особенности рациона

Тестирование половых различий по имеющимся данным возможно только для первой половине весны (с 20 марта по 10 апреля), т.к. после 11 апреля самки в весенних выборках отсутствуют (рис. 5).

Хотя прямое сравнение рационов (в целом за 20 марта – 11 апреля) указывает на достоверные половые различия (χ^2 = 255191.2; df = 37; P < 0.001), однако конкретно ни по одному из кормов значимых различий не прослеживается (табл. 3). Примечательно, что по имеющимся выборкам не обнаруживается даже порядковых различий в поглощении одного из основных кормов – почек и побегов ольхи, или четырёхкратных различий в поглощении серёжек берёзы. Не найдено половых различий и по использованию всех вместе взятых кормов нижнего яруса (кустарничков, трав, мхов, а также насекомых): Z = 0.348; P = 0.731. Отмечается лишь заметная тенденция (на 90%-м уровне) к большему поеданию самцами еловых семян (3.1% против 0.2% у самок). Других различий или выраженных тенденций в питании самцов и самок по имеющимся выборкам проследить не удаётся. Не обнаружено на нашем материале и статистически значимых различий между средним весом пищи в зобах самцов и самок.

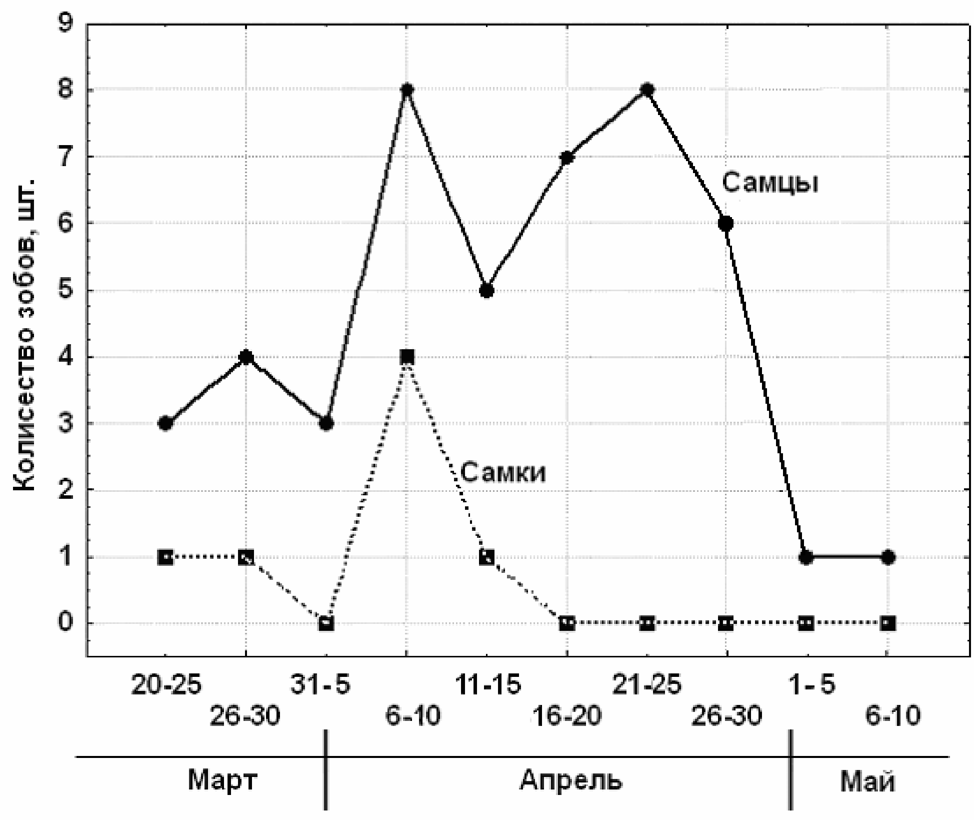

Рис. 5. Распределение по датам весны изученных зобов рябчика, в которых обнаружен корм. Московская область, 1989-1998 годы.

Тем не менее, определённые половые различия всё же удается выявить. Весной, по мере исчезновения снежного покрова фрагменты деревьев и кустарников в рационе рябчика замещаются кормами из нижних растительных ярусов: кустарничками и травами. Связь между этими процессами невелика, а для самок из-за небольшой выборки к тому же статистически незначима (рис. 6 A,B). Группировка индивидуальных оценок по 10%-интервалам, отражающим долю проталин на изученной территории, позволяет заметить, что самцы реагируют на доступность зимних кормов несколько иначе, чем самки. Для самцов фрагменты древесных растений и кустарников остаются основой питания (> 80% поедаемой массы) очень долго – вплоть до того, как доля проталин в лесу начинает превышать 80% (рис. 6 C), что обычно наблюдается с 17 апреля (рис. 2). И всего лишь за 7-10 дней до полного исчезновения снега (что происходит 24-26 апреля, рис. 2) они переходят на наземные корма, в основном на потребление фрагментов травянистых растений. Этот переход протекает быстро, в течение 5-6 дней (с 14 до 19 апреля). Такое поведение показывает на явную пищевую специализацию самцов, сохраняющих верность древесному ярусу даже тогда, когда кормовые объекты можно в изобилии найти на земле.

Кормовое поведение самок выглядит более оппортунистичным. В их рационе доля древесных растений снижается постепенно, по мере разрушения снежного покрова. Относительное количество кормов из наземных ярусов начинает увеличиваться раньше, чем у самцов: доля кустарничков и трав достигает 56-58% уже тогда, когда проталины занимают лишь чуть больше половины площади (рис. 6 D), т.е. 6-7 апреля (рис. 2). У самцов наземные корма в это же время составляют на порядок меньшую долю: лишь ~ 5% (рис. 6 C).

Таблица 3. Рационы (свежий вес, %) самцов и самок рябчика в начале весны (20 марта-11 апреля). Московская область, 1989-1999 годы

Название корма	Самцы (n = 18)	Самки (n = 7)	Значимость различий	
			Z	*P*
ДРЕВОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ, всего	**83.2**	**86.8**	**0.847**	**0.397**
Ель, семена	3.1	0.2	1.732	0.083
сухая хвоя (попутный корм?)	–	+	–	–
Берёза, серёжки	6.8	27.0	0.666	0.506
почки, побеги	1.5	3.3	1.029	0.304
Осина, почки, побеги	1.9	1.8	0.212	0.832
соцветия	8.4	14.0	0.817	0.414
листовые побеги	0.8	–	–	–
Рябина, почки, побеги	2.0	2.0	–	–
Ольха, серёжки	26.6	34.8	-1.271	0.234
почки, побеги	29.2	2.5	-1.210	0.226
листовые побеги	+	–	–	–
Черёмуха, почки, побеги	0.4	1.1	-0.182	0.856
Ива, почки, побеги	0.4	–	–	–
соцветия	1.2	–	–	–
Крушина, почки, побеги	+	–	–	–
Малина, почки	0.9	–	–	–
Древесная кора неопр. (попутный корм?)	+	+	–	–
КУСТАРНИЧКИ, всего	**2.1**	**1.9**	**1.241**	**0.215**
Черника, почки, побеги	2.1	1.9	1.241	0.215
листья	+	–	–	–
ТРАВЫ, всего	**14.7**	**10.6**	**-0.242**	**0.809**
Щитовник, листья	+	+	–	–
Хвощ, всё растение	7.3	2.0	-0.666	0.506
Осока неопр., листья	+	–	–	–
Ожика, листья	+	–	–	–
Звездчатка болотная, листья	+	+	–	–
Звездчатка ланцетолистная, листья	1.5	–	–	–
Лютик ползучий и неопр., листья	2.9	–	–	–
Гравилат, листья	0.8	1.6	0.666	0.506
Земляника, листья	+	+	–	–
Таволга, листья	0.1	–	–	–

Окончание таблицы 2

Название корма	Самцы (n = 18)	Самки (n = 7)	Значимость различий	
			Z	*P*
Кислица, листья	1.1	6.7	1.089	0.286
Зюзник, листья	+	–	–	–
Будра, листья	+	–	–	–
Подмаренник, листья	+	–	–	–
Скерда, прошлогодний лист	–	+	–	–
Растение неопр., побеги	–	+	–	–
МХИ, всего	0	0.7	–	–
Филонотис, побеги, листья, коробочки	–	0.7	–	–
Мох зелёных, листья, коробочки	–	+	–	–
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ, всего	**0**	**0**	**–**	**–**
Жуки	+	–	–	–
Суммарный вес корма, г	118.6	70.4	–	–
Средний вес, г ± стандартная ошибка	6.6 ± 1.5	10.1 ± 3.9	0.545	0.587

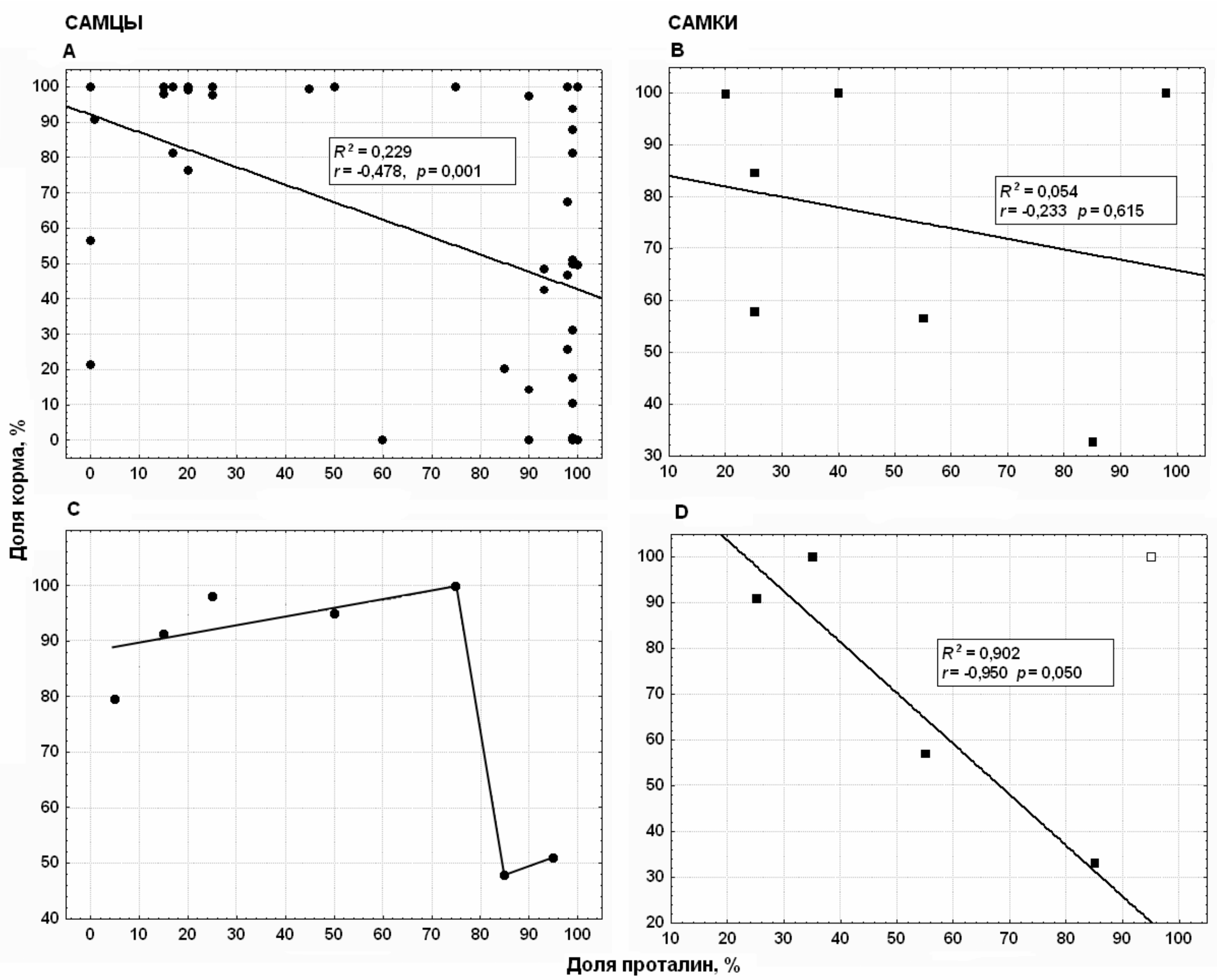

Рис. 6. Связь между долей проталин в местах обитания рябчика и долей в его рационе кормов из древесно-кустарникового яруса. Московская область, весна 1989-1999 годов. A, C – не группированные данные, B, D – количество изученных зобов сгруппировано по 10%-м интервалам, характеризующим долю проталин. Другие пояснения см. в тексте.

Отмеченные различия характеризуют, вероятно, лишь наиболее общую поведенческую тенденцию, поскольку даже при почти полном отсутствии снега самки могут собирать корм в древесных кронах. Так, в зобу одной из них, добытой 7 апреля 1992, находились только соцветия осины, хотя в это время доля проталин достигала 98% (на рис. 6 D её рацион обозначен незаштрихованным квадратом). В то же время в рационе самцов типичные древесные (зимние) корма – мужские серёжки берёзы и ольхи – хотя и встречаются до 10-13 апреля, но в основном обычны в марте, когда доля проталин не превышает 20-25%. Со второй же половины апреля в зобах самцов преобладают соцветия ив и осины, а также лопнувшие почки деревьев и кустарников, представленных в основном заключёнными в почечные чешуи зелёными фрагментами. К тому же с середины-конца апреля и до начала мая мужские серёжки берёзы обычно заканчивают цветение и, видимо, уже за некоторое время до этого перестают интересовать рябчика. Вместе с тем самцы заглатывают лопнувшие почки так же, как покоящиеся зимой, т.е. вместе с концевыми частями побегов, на которых они располагаются. И заметная доля этих побегов показывает на длительное использование самцами весной грубых веточных кормов.

Суточное потребление пищи

Для оценки этого параметра я располагаю данными только за весну и по самцам. В этот период года самцы рябчика кормятся, судя по всему, три раза в сутки (рис. 7).

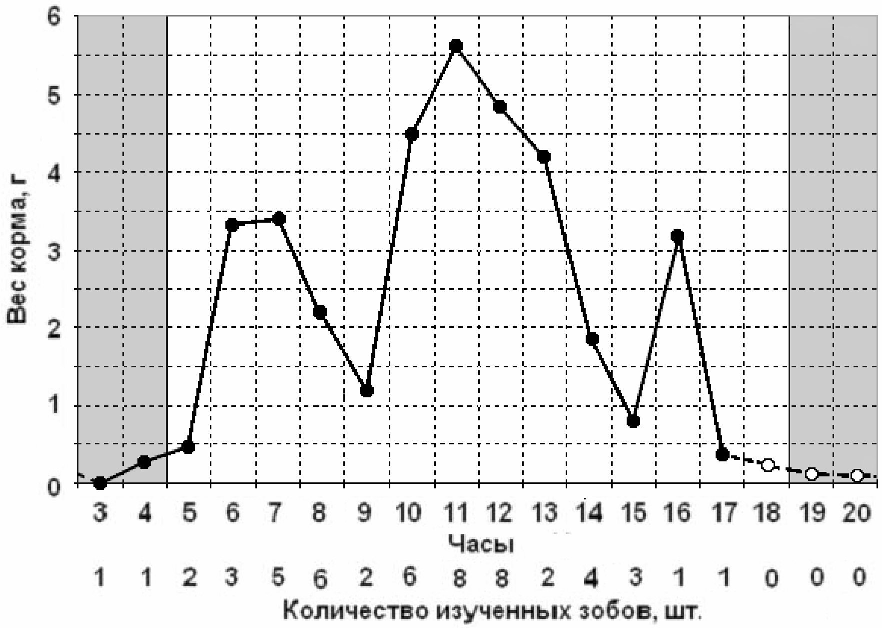

Рис. 7. Суточная динамика количества корма в зобах самцов рябчика (n = 53), добытых в Московской области весной (20 марта – 7 мая 1989-1999).
Часть графика без заливки – светлое время суток, с заливкой – тёмное. Время местное солнечное.
Чёрные точки и сплошная линия – эмпирические данные,
белые точки и пунктирная линия – предположительные оценки.

Первая кормёжка, похоже, начинается после рассвета, т.е. в 4-5 ч. Пик второй, дневной кормёжки приходится на 11 ч, и, похоже, в её процессе птицы поглощают максимальное количество корма. К вечерней кормёжке они приступают, по-видимому, в 15 ч, т.е. за 4 ч до заката солнца и за 1-2 ч до него завершают питание. Если такая интерпретация имеющихся данных корректна, то суточное количество свежего корма, поглощаемого самцом рябчика весной в Подмосковье, следует оценить в 12-14 г: примерно по 3-4 г пищи во время утренней и вечерней кормёжки плюс 5-6 г во время дневной.

Таблица 4. Потребление основных групп корма (%, свежий вес) самцами рябчика весной (20 марта – 7 мая) за утреннюю и дневную кормёжки. Московская обл., 1989-1999 годы

Группы кормов	Утро (6-9 ч) n = 16	День (10-16 ч) n = 32	Различия	
			Z	
Деревья и кустарники	67.1	79.6	1.127	0.2 P 60
Кустарнички	6.3	2.3	-0.150	0.881
Травы	26.6	18.0	0.529	0.599

Имеющиеся данные предполагают некое более интенсивное потребление самцами корма из нижних ярусов растительности (с кустарничков и трав) в процессе утренней кормёжки по сравнению с дневной (табл. 4). Однако все различия в потреблении одних и тех же групп кормов во время разных кормёжек оказываются незначимыми. Не прослеживается различий между утренней и вечерней кормёжками, а также при группировке кормов, собираемых птицами из нижнего яруса (кустарничков и трав вместе взятых): Z = 0.351 P = 0.726. Не найдено также различий ни по одному из конкретных кормовых объектов. Такие результаты позволяют констатировать низкую вероятность существенных искажений в соотношении поглощаемых кормов за счёт неравномерности распределения исследованных зобов рябчиков по времени суток.

Обсуждение

Как известно, суточная цикличность комовой активности млекопитающих определяется общим типом их питания, меняясь от полифазного типа у видов, потребляющих малокалорийные корма, до монофазной активности у видов с белково-липоидным типом питания (Соколов, Кузнецов 1978). Не менее важным фактором в распределении суточной кормовой активности животных, по-видимому, являются и хищники (Мантейфель 1980). Среди птиц многие виды демонстрируют чёткие тенденции к бимодальному ритму суточной активности с бифазным приёмом пищи: корм, как правило, поедается утром и вечером

(Aschoff 1966). К примеру, именно такая ритмичность питания характерна осенью для рябчика (Водопьянов 1983).

Однако материалы данной работы поддерживают представления о трёх-вершинном распределении суточной активности птиц (Постников 2006). Возможно, что зарегистрированное мною максимальное потребление корма в дневное время определяется суточной динамикой химического состава растений, которая во многом определяется интенсивностью фотосинтеза, максимального в дневные часы (Либерт 1976). Летом в это время суток наблюдается наивысшее содержание биологически активных веществ в растениях. Например, с 11 до 13 ч в некоторых из них оказывается максимальным содержание гликозидов (см. http://www.medicflower.ru/zagotlek.htm), в состав которых входят углеводы. Неясно, правда, насколько корректно такое объяснение для весеннего периода, когда доля зелёных частей растений в питание рябчика ещё ограничена. Как бы то ни было, для весны суточных различий в составе корма подмосковных рябчиков-самцов не просматривается, что позволяет говорить о корректности общего представления обо всём весеннем рационе этих птиц в целом.

Видовой состав корма рябчика в Московской области указывает на явно переходный рацион от зоны таёжных (бореальных) лесов к широколиственным (неморальным). Например, кроме бореальных видов растений (ели, рябины, малины, черники и брусники, кислицы, линнеи и др.), части которых часто поедаются рябчиком в северных районах (Донауров 1947; Семёнов-Тян-Шанский 1960; Романов 1963; Salo 1971; Ивантер 1973; Ahnlund, Helander 1975; Борщевский, Стопалов 2004; и др.), в зобах подмосковных птиц зарегистрированы фрагменты неморальных видов – лещины, черёмухи, ветреницы, ландыша, земляники, звездчатки ланцетолистной, купальницы, будры, земляники, таволги, гравилата, которые отмечаются в питании рябчика из более южных и западных популяций (Кириков 1952; Гаврин 1956; Лихачёв 1957; Долбик 1967; Chapuis *et al.* 1986), а также таких видов широколиственных лесов, как клён, недотрога, сныть. Такой набор кормов вполне соответствует представлениям о формировании рационов тетеревиных преимущественно за счёт растений, являющихся в местах обитания этих птиц массовыми или обычными (Кириков 1952; Семёнов-Тян-Шанский 1960; и др.).

В списке растений, поедаемых рябчиком в Подмосковье, совершенно неожиданным выглядит присутствие североамериканского по происхождению кустарника, который обычно не встречается в центральной России вне искусственных насаждений – снежноягодника белого *Symphoricarpos albus* (табл. 2). Обнаружение плодов и небольших листовых фрагментов этого вида в зобу самца, добытого 13 октября 1994 на юге Ногинского района, показалось удивительным и спровоцировало меня на широкую поисковую активность. После этой регистрации за 3 года (1995-1997) я буквально обшарил все обочины лесных и полевых дорог в радиусе 3 км от места добычи этого рябчика с целью обнаружения вегетирующего снежноягодника. С этой же целью я опросил жителей всех дачных участков (n = 38), заборы которых в том же радиусе от места добычи этой птицы подходили вплотную к лесу. Однако обнаружить снежноягодник не удалось. Следовательно, места кормёжки и добычи данной особи были разобщены расстоянием более 3 км, и птица преодолела это расстояние. Такой факт не согласуется с представлениями о повышенной оседлости российских рябчиков (Гайдар 1982), но хорошо вписывается в ряд свидетельств о хорошо выраженных миграционных способностях этого вида во многих других точках его ареала (Swenson 1991; Fang, Sun 1997; Montadert, Léonard 2006; Bonczar, Kornaś 2009). По всей видимости, дальних перемещений не избегают и некоторые рябчики в Подмосковье.

Рассматривая количественные соотношения потребления корма, следует подчеркнуть два момента. Во-первых, все изученные выборки получены из биотопов, в напочвенном покрове которых были обычны или даже преобладали вересковые кустарнички, особенно черника. В тоже время в подавляющем большинстве лесных биотопов из неохваченной сборами южной части региона (рис. 1) безоговорочно господствует травянистая растительность (см.: Борщевский, Костин 2011). Обилие рябчика там существенно ниже (наши неопубл. данные) и по этой причине его отстрел на юге не проводился. В этой связи заключение о заметной доле кустарничков в летнем и осеннем рационе рябчиков для Подмосковья в целом (табл. 2) представляется дискуссионным. Не исключено, что на юге Московской области дефицит кустарничковых кормов компенсируется ранним переходом рябчика на древесные корма (см. ниже). Возможно также, что птицы из южного Подмосковья полностью замещают ягоды и зелёные части кустарничков фрагментами травянистых растений. Например, семенами герани *Geranium sylvaticum*, *G. robertianum*, *G. palustre*, фиалок *Viola montana*, *V. canina* и других или такого фонового вида, как осока волосистая *Carex pilosa*, а также ягодами костяники *Rubus idaeus*, земляники, малины или даже соцветиями и бутонами трав с растянутым периодом цветения, к примеру, кульбабы *Leontidon autumnalis* или различных ястребинок *Hieracium* spp.

Во-вторых, в Подмосковье рябчик является не просто фитофагом, а именно семеноядным, в меньшей мере ягодоядным (или плодоядным) видом. Зелёные фрагменты растений, видимо, оказываются лишь сезонным, специфическим весенним кормом. Весной потребление зелени, а также бутонов и соцветий, похоже, полностью компенсирует очень низкую доступность в Подмосковье перезимовавших ягод.

Противоположное соотношение этих кормовых объектов отмечено для одной из слабо трансформированных территорий Архангельской области (бассейн реки Мегры, Мезенский район): при изобилии в природе ягод брусники и мизерной доступности бутонов и соцветий (Борщевский, неопубл.), доля этих ягод в рационе рябчика достигала 52% при почти полном отсутствии в зобах соцветий и бутов (Борщевский, Стопалов 2004). Весьма вероятно, что весной ягоды и бутоны (или соцветия) являются взаимозаменяемыми, альтернативными пищевыми объектами.

Впрочем, замещение специфическими весенними кормами (бутонами, соцветиями, зеленью) именно ягод, а не такой относительно низкокалорийной пищи как почки и побеги, в Подмосковье может быть вызвано как дефицитом ягод, так и постепенностью сезонной перестройки пищеварительной системы птиц, её инертностью (Redig 1989). Непосредственные причины потребления грубых, низкокалорийных кормов тетеревиными птицами при широкой доступности летней пищи не до конца ясны, но одним из результатов такого кормового поведения является дружественный характер изменения рациона по отношению к фауне кишечника (Watson, Moss 2009).

Возможно, что неожиданность заключения о преимущественной семеноядности подмосковного рябчика определяется примитивизмом методики изучения рационов (анализ встречаемости кормов), использованных большинством моих предшественников. Эта методика существенно искажает количественные соотношения: завышает долю компонентов, поедаемых в небольшом количестве, и занижает роль главных кормов (Borchtchevski 1994b); весовые соотношения характеризуют рационы птиц гораздо реалистичнее. Между тем, представление о рябчике, как о преимущественно семеноядном виде, выглядит вполне адекватным. Напомню, что среди фитофагов мелкие виды птиц, в отличие от крупных, не способны компенсировать низкое качество корма за счет бóльшего его поглощения (Sedinger 1997). В ряду тетеревиных птиц рябчик является одним из самых мелких видов, и ему особенно трудно удержаться в пределах типичной фитофагии, которая свойственна для семейства тетеревиных в целом.

Судя по изложенным материалам, подмосковный рябчик бóльшую часть года собирает корм в кронах деревьев и высоких кустарников. Для данного региона это явно положительный момент, способствующий сохранению вида. В Московской области плотность населения четвероногих хищников, в основном беспризорных собак *Canis familiaris*, а также лисицы *Vulpes vulpes*, енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides*, в меньшей мере куньих Mustelidae находится на высоком уровне (Борщевский, Костин 2011). Возможно также, что именно эта черта кормовой адаптации позволяют рябчику сохранять и наибольшую (среди других тетеревиных Подмосковья) толерантность по отношению к человеку (Борщевский, Костин 2009). Если учесть, что из-за частичной потери бдительности во время поиска и поглощения пищи повышается риск подвергнуться атаке со стороны хищника (Lima 1986; McNamara, Houtson 1987), то преимущественный сбор корма в кронах деревьев и кустарников должен в значительной мере способствовать сохранению за рябчиком статуса наиболее многочисленного вида тетеревиных птиц Подмосковья. Именно это и наблюдается в действительности (Борщевский, Костин 2011).

Обсуждать сезонные различия в питании рябчика по моим материалам почти невозможно, т.к. все они из-за сильной вариации показателей и недостаточных выборок оказались незначимыми, в том числе и различия в потреблении ягод летом (47%) и осенью (25%) (рис. 3): $Z = 0.995$; $P = 0.320$. Поэтому можно лишь констатировать, что даже в Московской области, т.е. в условиях высокого антропогенного давления на все лесные экосистемы, рябчик находит возможность питаться ягодами и летом, и осенью. Весьма вероятно, что эта возможность сохраняется благодаря интересу рябчика к более широкому спектру ягодных кормов по сравнению с человеком, который обычно пренебрегает, например, плодами рябины, ежевики и некоторых других видов. Следует также заметить, что весовая доля ягод в сентябрьском рационе рябчика из редко посещаемых людьми, но сильно нарушенных рубками северных лесов оценивается для Вологодской области в 37% (Андреев 1981), для Архангельской – в 40-60% (Борщевский, Стопалов 2004). Если учесть, что на севере нагульный период рябчика примерно на месяц короче, чем в Подмосковье, и уже в октябре доля ягод в его рационе на освоенных рубками северных территориях падает ниже 10% (Андреев 1981), то можно констатировать определённое сходство в осеннем потреблении ягод птицами из Подмосковья и из нарушенных рубками северных лесов. Не следует, однако, забывать, что суммарный уровень летне-осеннего потребления ягод в обоих этих регионах существенно ниже, чем в слабо трансформированных северных лесах, где доля ягод в рационе рябчика превышает в августе 80%, снижаясь к октябрю лишь до 35% (Борщевский 2011). Таким образом, потребление подмосковными рябчиками ягод летом и осенью оказывается вполне сопоставимым с их поеданием рябчиками из нарушенных рубками северных лесов, но, по-видимому, существенно ниже, чем использование ягод этими птицами в слабо трансформированных лесах. Похоже, что популяции из нарушенных рубками мест обитания существуют в условиях, близких к перманентному неурожаю ягод вересковых кустарничков. Последствия такого существования пока не ясны (см.: Борщевский, Стопалов 2004).

Судя по изложенным выше материалам, весной в Подмосковье самцы рябчика показывают пищевую специализацию на питание растениями верхнего яруса леса, продолжая и после почти полного исчезновения снега собирать на деревьях до 45-50% поглощаемой пищи (рис. 6 С); кормовая стратегия самок в этом плане более оппортунистична. Этот вывод хорошо согласуется с заключениями о весеннем кормовом поведении рябчика в слабо трансформированных олиготрофных ландшафтах Архангельской области (Borchtchevski 1999). В этой же работе показано, что весной пищевой оппортунизм самок (т.е. слабая специализация на трофических объектах какого-то одного определённого яруса растительности) позволяет им в бóльшей мере, чем самцам, питаться одновременно и более доступными, и более калорийными кормами. Если учесть напряжённость весеннего бюджета времени самок рябчика (Swenson 1991) и риск хищничества во время поиска, сбора и поглощения корма (см. выше), то отмеченные в данной работе для рябчиков разного пола несовпадения в весеннем использовании растительных ярусов можно считать вполне резонными и даже ожидаемыми.

К сожалению, пластичность самок в выборе трофотопов не снимает вопроса о доступности витаминных и высококалорийных кормов, необходимых им весной до и во время откладки яиц (Watson, Moss 2009). И собранный мной материал не позволяет ответить на вопрос о том, насколько критична в кормовом плане первая половина весны для самок рябчика в лесах Московской области. Опираясь на имеющиеся данные, можно сформулировать лишь некие рабочие гипотезы для дальнейших исследований.

Во-первых, в начале весны острота проблем питания самок тетеревиных должна нарастать по мере увеличения размеров птиц: крупным видам нужно больше корма. Не менее важными видятся региональные особенности в масштабах, качественном составе и размещении весенних кормовых объектов, важнейшими из которых для самок являются перезимовавшие ягоды, молодая зелень и бутоны первоцветов (Семёнов-Тян-Шанский 1960; Киселев 1978; Watson, Moss 2009). И, наконец, географическая широта, влияние которой на весеннее питание самок, по-видимому, гораздо скромнее. В высоких широтах сезон размножения птиц короче, чем в низких (Wyndham 1986), и самки из южных популяций могут приступать к размножению в фенологически более поздние сроки (но в сходные или более ранние календарные), когда необходимые корма уже появились в нужном количестве. Даже в таком случае продолжительности теплого времени года на юге ареала должно хватать для нормального развития птенцов (Watson, Moss 2009). Однако, несмотря на выявленную возможность «сдвига» размножения самок тетеревиных птиц в сторону ранних сроков под воздействием благоприятных погодных условий (Ludwig *et al.* 2006;

А.Сивков, В.Борщевский, неопубл. наблюдения из Пинежского заповедника), способность самок к задержке сроков размножения при неблагоприятной фенологической обстановке остаётся под вопросом. И дать на него положительный ответ не позволяют случаи отладки самками тетеревиных яиц прямо на снег (Rajala 1974), а также находки в их гнёздах погребённых яиц (Борщевский, Сивков 2009) и трудности интерпретации таких находок (О.В.Бурский, устн. сообщ.).

Хотя самки рябчика начинают откладку яиц, по-видимому, одновременно с самками глухаря *Tetrao urogallus* (Волков 1975; Борщевский 2009), у первых суммарные потребности в пище из-за небольших размеров гораздо меньшие. И мелкие размеры тела существенно облегчают рябчику кормодобывание (Zbinden 1979): при прочих равных условиях разыскать два бутона легче, чем десять. Кроме того, специфические витаминные и высококалорийные корма требуются птицам уже в начале весны (Watson, Moss 2009), и в первую очередь появляются эти корма на открытых, солнечных местах. В лесу такими местами, кроме опушечных полос, являются периферийные части крон, выходящих в верхний ярус (Алексеев 1975); именно в этих местах начинается самое ранее цветение и вегетация деревьев (Шнелле 1961). Кроме того, именно в периферийных частях кроны располагается большинство кормовых объектов, в частности серёжек берёзы (Гуман 1928). Очевидно, что в такой обстановке небольшой вес рябчика должен облегчать сбор корма с тонких, концевых частей веток. К тому же в подмосковных лесах широко распространена осина и многие виды ивы, в кронах которых весной много бутонов, и эти бутоны охотно поедаются тетеревиными птицами (Watson, Moss 2009). При этом, судя по моим многолетним наблюдениям, в Подмосковье нижние ярусы лесной растительности совсем не изобилуют ранними первоцветами с крупными бутонами, такими как пушица *Eriophorum* spp., шейхцерия *Sheuchzeria palustris*, сон-трава *Pulstatilla* spp. или мать-и-мачеха *Tussilago farfara*. И для Подмосковья это не единственный недостаток лесных опушек (рис. 8), без которых весной трудно обойтись относительно крупным самкам тетерева *Lyrurus tetrix* и особенно глухаркам. Длительная сохранность в пределах таких участков снежного покрова при запаздывающей весне, их быстрое зарастание густыми кустарниками и жердняком, а также доступность не только для пернатых, но и четвероногих хищников делает наземные части лесных опушек редкими, ненадёжными и опасными трофотопами. Всех этих недостатков лишены верхние, кро́новые части этих же опушек (рис. 8), которые вполне пригодны для добывания корма рябчиком.

Для самок рябчика все эти обстоятельства должны, безусловно, снижать (вероятно, до минимума) остроту проблемы весеннего питания, т.к. они способны добывать первую зелень и ранние бутоны в дре-

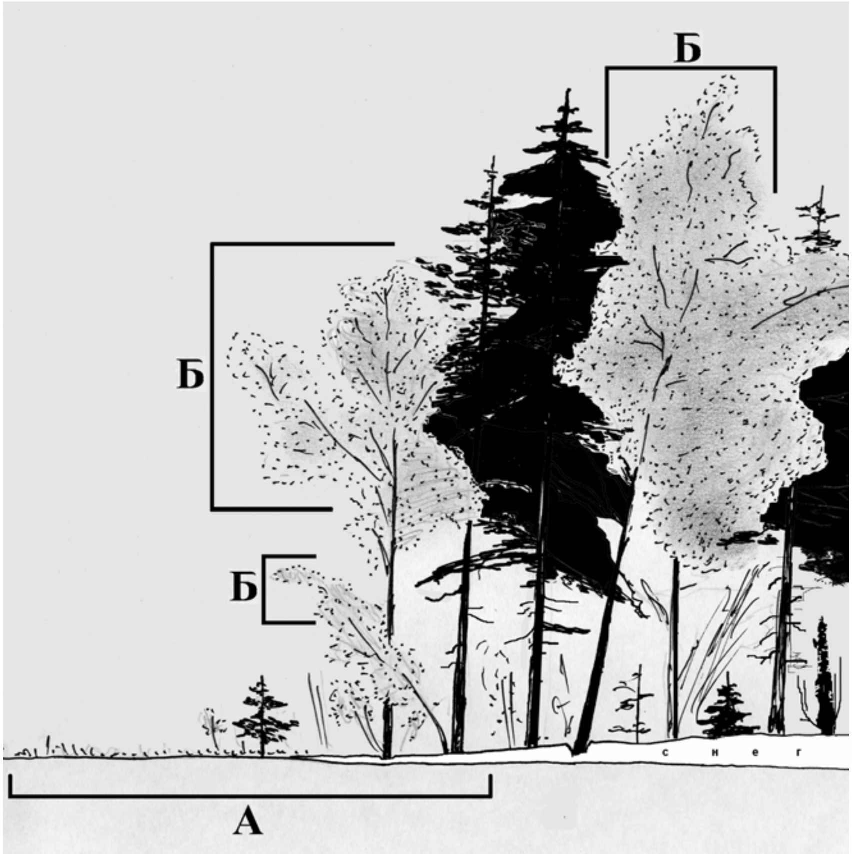

Рис. 8. Лесная опушка: А – её нижняя, наземная часть, привлекательная для весеннего кормодобывания самок всех тетеревиных птиц, включая крупных тетёрок и глухарок; Б – верхние, кро́новые части, доступные для питания самок рябчика.

весных кронах, не дожидаясь полного разрушения снежного покрова и не удаляясь при этом от еловых крон. Эти последние, как известно, являются местами излюбленного укрытия рябчиков от пернатых хищников (Swenson 1991). Повышенная (по сравнению с другими тетеревиными) пластичность самок рябчика в отношении мест сборов весеннего корма может, по-видимому, наблюдаться в самых разных типах растительных сообществ: и в слабо измененных таёжных ландшафтах (Borchtchevski 1999), и в сильно трансформированных хвойно-широколиственных лесах (данная работа). Однако эти заключения, равно как и изложенные выше общие представления о преимущественных трофических адаптациях и кормодобывании самок тетеревиных птиц весной, требуют дополнительных исследований.

За обеспечение исследований специальным оборудованием – чуткими пружинными весами и оригинальными манками – моя признательность N. Bernard, R. Desbrosses и J.E. Swenson. Искренняя благодарность Л.Н. Медведеву, М.Е. Черняховскому и А.А. Шилейко за помощь в определении беспозвоночных.

Литература

Алексеев В.А. 1975. *Световой режим леса*. Л.: 1-227.

Андреев К.И. 1981. *Годичный цикл размещения, питания и морфологических показателей рябчика*. Дис. … канд. биол. наук. М.: 1-153.

Борщевский В.Г. 1986. О растительных кормах глухаря // *Вопросы охотничьей орнитологии*. М.: 109-128.

Борщевский В.Г. 2005. О механизмах саморегуляции симпатричных группировок тетеревиных птиц в коренных таёжных ландшафтах // *Вестн. охотовед.* **2**, 2: 135-156.

Борщевский В.Г. 2006. Внутри- и межвидовые отношения тетеревиных птиц в коренных ландшафтах Европейского Севера России // *Орнитологические исследования в Северной Евразии*. Ставрополь: 87-89.

Борщевский В.Г. 2009. Сравнительный анализ сроков начала гнездования симпатричных популяций тетеревиных птиц // *Вестн. охотовед.* **6**, 2: 111-118.

Борщевский В.Г. 2011. Питание рябчика *Tetrastes bonasia* на западе Архангельской области // *Рус. орнитол. журн.* **20** (663): 1127-1139.

Борщевский В.Г., Костин А.Б. 2009. Фактор беспокойства диких животных в лесных ландшафтах Подмосковья // *Вестн. охотовед.* **6**, 1: 21-39.

Борщевский В.Г., Костин А.Б. 2011. *Учёт останков зверей и птиц с целью изучения смертности*. М.: 1-191.

Борщевский В.Г., Сивков А.В. 2009. Зависит ли величина кладки глухаря *(Tetrao urogallus)* от весенней плотности населения? // *Вестн. охотовед.* **6**, 2: 119-131.

Борщевский В.Г., Стопалов В.В. 2004. Основные черты кормовой стратегии рябчика *(Bonasa bonasia)* в Архангельской области в бесснежный период // *Вестн. охотовед.* **1**, 2: 169-185.

Ветчинникова Л.В. 2004. *Берёза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты)*. М.: 1-183.

Водопьянов Б.Г. 1983. Суточные ритмы питания рябчика в Прибайкалье // *Птицы Сибири*. Горно-Алтайск: 128-129.

Волков Н.И. 1975. Верховья Западной Двины // *Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана*. М.: 224-223.

Воронин А.А. 1969. К биологии рябчика в Подмосковье // *Учён. зап. Моск. обл. пед. ин-та* **224** (7): 92-98.

Гаврин В.Ф. 1956. *Экология тетеревиных птиц Беловежской пущи*. Дис.… канд. биол. наук. Алма-Ата: 1-312.

Гайдар А.А. 1982. Рябчик – *Tetrastes bonasia* (L.) // *Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные – Журавлеобразные*. М.: 205-208.

Гуман В.В. 1928. Исследование плодоношения берёзовых насаждений Капшинской дачи Паше-Капецкого учебно-опытного лесничества // *Зап. лес. опыт. станции Ленингр. сель.-хоз. ин-та* **3**: 1-100.

Долбик М.С. 1967. Питание глухаря и рябчика в Белоруссии // *Итоги орнитологических исследований в Прибалтике*. Таллин: 152-157.

Донауров С.С. 1947. Рябчик в Печоро-Ылычском заповеднике // *Тр. Печоро-Ылычского заповедника* **4**, 1: 77-122.

Зонов Г.Б. 1971. Об осенне-зимнем питании рябчика в Предбайкалье // *Пути повышения эффективности охотничьего хозяйства*. Иркутск, **1**: 95-97.

Ивантер Э.В. 1973. Материалы по экологии рябчика // *Тр. заповедника «Кивач»* **2**: 126-147.

Киселёв Ю.Н. 1978. Факторы, определяющие динамику численности тетеревиных птиц // *Тр. Окского заповедника* **14**: 50-121.

Либерт Э. 1976. *Физиология растений*. М.: 1-580.

Лихачёв Г.Н. 1957. Некоторые данные по питанию рябчика в Тульских засеках // *Зоол. журн.* **36**, 7: 1104-1105.

Лобачёв С.В., Щербаков Ф.А. 1933. Естественные корма тетерева-косача // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **42**, 1: 42-61.

Лобачёв С.В., Щербаков Ф.А. (1936) 2009. Естественные корма глухаря *Tetrao urogallus* в годовом цикле жизни // *Рус. орнитол. журн.* **18** (462): 179-192.

Мантейфель Б.П. 1980. *Экология поведения животных*. М.: 1-220.

Михеев А.В. 1952а. Тетерев // *Птицы Советского Союза*. М., **4**: 52-83.

Михеев А.В. 1952б. Рябчик // *Птицы Советского Союза*. М., **4**: 112-133.

Постников С.Н. 2006. Ритмы двигательной активности и факторы среды // *Орнитологические исследования в Северной Евразии*. Ставрополь: 420-421.

Потапов Р.А. 1985. *Отряд курообразные (Galliformes). Ч.2. Семейство тетеревиные (Tetraonidae)*. Л.: 1-638.

Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.

Романов А.Н. 1963. Очерк экологии рябчика в Коми АССР // *Тр. Коми фил. АН СССР* **12**: 79-86.

Семёнов-Тян-Шанский О.И. 1960. Экология тетеревиных птиц // *Тр. Лапландского заповедника* **5**: 1-318.

Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. 1978. *Суточный ритм активности млекопитающих. Цитологические и экологические аспекты*. М.: 1-263.

Цвеленьев Л.А. 1938. Материалы по питанию рябчика на Алтае // *Тр. Алтайского заповедника* **1**: 263-294.

Шнелле Ф. 1961. *Фенология растений*. Л.: 1-258.

Ahnlund H., Helander B. 1975. The food of the hazel grouse in Sweden // *Viltrevy* **9**, 5: 221-240.

Aschoff J. 1966. Circadian activity patterns with two peaks // *Ecology* **47**: 657-662.

Bonczar Z., Kornaś S. 2009. Occurrence of hazel grouse *(Bonasa bonasia)* on isolated area in southern Poland // *29th Intern. Union of Game Biologists Congress*. Moscow. Unpub. manuscript.

Borchtchevski V.G. 1994a. Régime alimentaire des juvéniles et des adultes grands tétras *(Tetrao urogallus)* dans l'ouest de la taïga russe // *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife* **11**: 21-38.

Borchtchevski V.G. 1994b. Alimentation journalière du grand tétras *(Tetrao urogallus)* au printemps dans l'ouest de la taïga russe // *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife* **11**: 219-233.

Borchtchevski V.G. 1999. Spring diet and food selectivity by male and female hazel grouse *(Bonasa bonasia)* in the Vodlozerski National Parck (Russia) // *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife* **16**: 1-24.

Borchtchevski V.G., Gubar' J.P. 2003. The deficiency of main spring foods of capercaillie *Tetrao urogallus*. Is it possible? // *Dynamics of game animals populations in Northern Europe*. Petrozavodsk: 38-44.

Chapuis J.L., Bernard-Laurent A., Didilon M.C., Jacob L, Ponce F. 1986. *Régime alimentaire des Galliformes de montagne. Synthèse bibliographique et méthodes d'études*. Paris: 1-163.

Fang Y., Sun Y.-H. 1997. Brood movement and natal dispersal of hazel grouse *Bonasa bonasia* at Changbai Mountains, Jilin Province, China // *Wildlife Biol.* **3**, 3/4: 265-268.

Lima S.L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in wintering birds // *Ecology* **67**: 377-385.

Ludwig G.X., Alatalo R.V., Helle P., Lindén H., Lindström J., Siitari H. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse // *Proc. Royal Soc*. B (Biol. Sci.) **273**: 2009-2016.

McNamara J.M., Houtson A.I. 1987. Starvation and predation as factors limiting population size // *Ecology* **68**: 1515-1519.

Montadert M., Léonard P. 2006. Post-juvenile dispersal of hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of southeastern French Alps // *Ibis* **184**: 1-13.

Rajala P. 1974. The structure and reproduction of Finnish population of capercaillie, *Tetrao urogallus*, and black grouse, *Lyrurus tetrix*, on the basis of late summer census data from 1963-66 // *Finn. Game Res*. **35**: 1-51.

Redig P.T. 1989. The avian ceca: obligate combustion chambers or facultative afterburners? – The condition influence of diet // *J. Exp. Zool*. Suppl. 3: 66-69.

Salo L.J. 1971. Autumn and winter diet of the hazel grouse *(Tetrastes bonasia)* in northeastern Finnish // *Ann. zool. fenn.* **8**, 4: 543-546.

Sedinger J.S. 1997. Adaptation to and consequences of an herbivorous diet in grouse and waterfowl // *Condor* **99**: 314-326.

Swenson J.E. 1991. *Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it*. Thesis. Univ. of Alberta. Edmonton: 1-185.

Watson A., Moss R. 2008. *Grouse. The natural history of British and Irish species*. London: 1-529.

Wyndham E. 1986. Length of birds' breeding season // *Amer. Nat*. **128**, 2: 157-164.

Zbinden N. 1979. Zur ökologie des haselhuhns *Bonasa bonasia* in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura // *Ornithol. Beob*. **76**: 169-214.