

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2012
XXI**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
736
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2012 № 736

СОДЕРЖАНИЕ

- 519-543 Пространственные связи птиц, входящих в синичьи стаи. И. В. ЗАЦАРИННЫЙ, В. М. КОНСТАНТИНОВ, А. Ю. КОСЯКОВА, Е. А. МАРОЧКИНА, О. А. ШЕМЯКИНА, Н. В. ЧЕЛЬЦОВ
- 543-544 Интересная находка длинноносого крохалея *Mergus serrator* на Сырдарье. В. М. АНТИПИН
- 544-546 О перелётах саксаульного воробья *Passer ammodendri*. Е. П. СПАНГЕНБЕРГ
- 546-547 Связь линьки крыла с особенностями полёта у некоторых голенастых. Н. В. КОКШАЙСКИЙ
-

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

Volume XXI
Express-issue

2012 № 736

CONTENTS

- 519-543 Spatial relationship of tits and associated species during feeding in multispecific flocks.
I.V.ZATZARINNY, V.M.KONSTANTINOV,
A.Yu.KOSYAKOVA, E.A.MAROCHKINA,
O.A.SHEMYAKINA, N.V.CHELTSOV
- 543-544 An interesting finding the red-breasted goosander *Mergus serrator* on the Syr Darya.
V.M.ANTIPIN
- 544-546 On migrations of the saxaul sparrow *Passer ammodendri*. E.P.SPANGENBERG
- 546-547 The relationship moult patterns with the peculiarities of the flight in some Ciconiiformes. N.V.KOKSHAYSKY
-

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

Пространственные связи птиц, входящих в синичьи стаи

**И.В.Зацаринный, В.М.Константинов, А.Ю.Косякова,
Е.А.Марочкина, О.А.Шемякина, Н.В.Чельцов**

Иван Викторович Зацаринный, E-mail: zatsarinny@mail.ru;

Алина Юрьевна Косякова, Елена Анатольевна Марочкина, Николай Васильевич Чельцов.

Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина

*Владимир Михайлович Константинов. Московский государственный педагогический университет
Оксана Александровна Шемякина. Псковский государственный педагогический университет*

Поступила в редакцию 15 февраля 2012

Изучение взаимоотношений родственных видов птиц, выяснение способов разделения между ними ресурсов среды и установление механизмов образования многовидовых ассоциаций – актуальные направления современных экологических исследований в орнитологии. Синицы и экологически близкие им виды лесных птиц традиционно служат моделями для подобного рода исследований. Сравнительная экология этих птиц наиболее интересна в зимний период, когда они образуют смешанные стаи и совместно разыскивают корм.

На современном этапе синэкологических исследований большое внимание уделяется изучению пространственных и трофических связей птиц. В качестве наиболее важных факторов, по которым происходит разделение ресурсов среды и расхождение видов в разные экологические ниши, рассматриваются пища, пространство и время (Schoener 1974; Пианка 1981; Джиллер 1988; Хлебосолов 1999).

Известно, что качественный и количественный состав зимних синичьих стай варьирует в зависимости от типа местообитания, его структуры, а также типа, обилия и доступности корма (Герке 1932; Севастьянов 1961; Бардин 1970, 1982; Поливанов 1971; Филонов 1974; и др.). Птицы, входящие в состав этих стай, экологически отличаются друг от друга. Некоторые из них разделены пространственно и кормятся на разных видах деревьев (Иноземцев 1962, 1987; Владышевский 1980; Rolando 1983; и др.). В тех случаях, когда птицы охотятся на одном дереве, они разыскивают корм на разной высоте или предпочитают разные участки кроны (Иноземцев 1962, 1987; Alatalo 1980, 1981; Rolando 1983; Alatalo *et al.* 1987; Боголюбов, Преображенская 1987; Боголюбов 1988). У птиц, входящих в смешанные стаи, есть отличия в составе пищи и величине потребляемых кормовых объектов (Иноземцев 1987). Однако в ряде работ, наряду с отличиями, показано широкое перекрывание зон кормёжки (Morse 1978; Боголюбов 1986; Морозов 1987) и спектров питания разных видов (Прокофьева 2007).

Анализ имеющихся в литературе сведений показывает, что по некоторым экологическим параметрам птицы, входящие в синичьи стаи, сходны между собой. Вне периода размножения многие из них живут в одних и тех же типах лесов, образуют смешанные группы устойчивого состава и совместно разыскивают корм. В этом случае возникают вопросы, каким образом происходит разделение ресурсов у совместно обитающих видов птиц и каковы факторы, обеспечивающие их сосуществование. Таким образом, в большинстве исследований обсуждаются проблемы комплексного описания структуры экологической ниши каждого из видов и выявления принципиальных отличий между ними в использовании ресурсов среды.

В целом ряде современных орнитологических исследований показано, что особенности трофических и пространственных связей птиц в комплексном виде отражаются в их кормовом поведении. В свою очередь, поведение птиц, направленное на поиск и добывание пищи, связано со структурой растительности и других кормовых субстратов, а также с составом используемой пищи (Eckhardt 1979; Holmes *et al.* 1979; Fitzpatrick 1980, 1981; Robinson, Holmes 1982; Хлебосолов 1993). Таким образом, значительный интерес представляет вопрос о роли кормового поведения и характера использования кормовых субстратов в разделении ресурсов и расхождении по экологическим нишам у совместно обитающих видов. Этим аспектам и посвящена настоящая статья. Цель нашей работы: проанализировать пространственные связи семи видов лесных птиц, входящих в смешанные стаи: большой синицы *Parus major*, лазоревки *P. caeruleus*, буроголовой гаички, или пухляка *P. montanus*, хохлатой синицы *P. cristatus*, москочки *P. ater*, желтоголового короляка *Regulus regulus* и длиннохвостой синицы, или ополовника *Aegithalos caudatus*.

Районы, материал и методы исследований

Основные исследования по изучению пространственных связей птиц проводили в осенне-зимние периоды 2002-2004, 2009-2010 годов в лесных массивах к северо-востоку от Рязани, в национальном парке «Мещерский» и его окрестностях (Рязанская область). Во время исследований наблюдали за кормящимися смешанными синичьими стаями, уделяя основное внимание изучению микробиотопического распределения и кормового поведения птиц.

При встрече кормящейся птицы регистрировали её микростациональную (микробиотопическую) приуроченность*. Отмечали участок кроны дерева, в котором она искала корм†. Регистрировали высоту, на которой кормилась птица. Отмечали субстраты, по которым птица передвигалась во время охоты и субстраты, с которых

* Под микростацией мы понимаем участок пространства, в котором птица добывает пищу. По своим масштабам этот участок сопоставим с размерами кормящейся птицы и её активностью.

† В вертикальном направлении в кроне дерева выделяли: верхнюю, среднюю, нижнюю части и подкрановое пространство; в горизонтальном – ствол, внутреннюю, среднюю и периферическую (наружную) части кроны.

она брала корм, при этом выделяли: ствол, «скелетные ветви», «ветви среднего диаметра», «тонкие ветви», сухие ветви, хвою, шишки (соплодия). К «скелетным ветвям» относили ветви первого порядка; к «ветвям среднего диаметра» – ветви второго и последующих порядков диаметром более 1 см; к «тонким ветвям» – ветви диаметром менее 1 см. Для унификации отсчёта порядков ветвей у деревьев разного возраста и деревьев с разным типом ветвления (моноподиальный и симподиальный типы ветвления) принимали отсчёт порядков ветвей, характерный для деревьев с моноподиальным типом ветвления (Жуковский 1964). В качестве кормовых субстратов выделяли также травянистые растения, валежник, поверхность почвы и снега.

При наблюдении за кормовым поведением птиц подробно записывали с помощью диктофона все элементы кормовой активности. Отмечали последовательность выполнения кормовых маневров (прыжок, полёт, высматривание добычи, подвешивание к субстрату, извлечение пищевого объекта, клевок), длину и направление прыжков и полётов. При обработке полученных результатов составляли интегрированную картину кормового поведения, включающую данные о наборе и частоте использования каждого акта поведения, последовательности их выполнения, соотношении прыжков и полётов разных длин и направлений.

Известно, что одним из наиболее видоспецифичных показателей кормового поведения воробьиных птиц служит последовательность выполнения ими кормовых маневров (Хлебосолов 1993; Дубровский и др. 1995; Резанов 1996). Для отражения этого показателя строили графические схемы кормового поведения птиц, которые показывают частоту и последовательность выполнения ими характерных кормовых маневров. Для упрощения схем и выделения наиболее существенных последовательностей кормового поведения мы включили в графическое изображение лишь те маневры, частоты следования которых составляли не менее 10% от общего числа (более подробно о методике изучения и порядке построения графических схем – см.: Хлебосолов 1999). Проанализирована 351 серия последовательностей кормовых маневров птиц, общая продолжительность которых составила 128.4 мин.

Маневры, связанные с передвижениями птиц в поисках пищи, подразделяли на прыжки и полёты. Выделяли пять направлений передвижений: вверх, выше, горизонтально, ниже, вниз. Длину и направление передвижений определяли на глаз. Термином «высматривание добычи» обозначали кормовой маневр, при котором птица осматривает окружающее пространство в поисках добычи или мест её возможной локализации.

Результаты

Состав стаи

В лесах рязанской Мещеры некоторые из изучавшихся видов птиц обычны (длиннохвостая синица, буроголовая гаичка, обыкновенная лазоревка, большая синица) другие малочисленны – желтоголовый королёк, хохлатая синица и московка (Ананьева и др. 2008, 2009). В осенне-зимний период эти птицы образовывали чистые (62%, $n = 489$) и смешанные стаи (38%). Последние обычно состояли из 2 (69%, $n = 185$), 3 (24%), реже 4 (4%) или 5 (3%) изучаемых видов. Состав смешанных стай изменялся в зависимости от типа местообитания. В лиственных лесах в стаи обычно входили буроголовая гаичка (41%, $n = 92$),

большая синица (27%), длиннохвостая синица (21%), реже лазоревка (8%), хохлатая синица (3%). Московка и королёк в данном типе леса не отмечены. В хвойных лесах стаи состояли из буроголовых гаичек (39%, $n = 474$), хохлатых синиц (21%), корольков (17%) и больших синиц (14%). Редко здесь встречалась московка (6%), длиннохвостая синица (3%), и отсутствовала лазоревка. На участках смешанного леса в составе стай отмечены все изучаемые виды птиц. При этом в стаи обычно входили буроголовая гаичка (39.5%, $n = 185$), большая (18.5%), длиннохвостая (12.5%) и хохлатая (11.5%) синицы, реже желтоголовый королёк (9%), лазоревка (5%) и московка (4%).

Большую синицу встречали по одной особи (44.4%, $n = 180$) или небольшими группами по 2 (30.0%), реже по 3-4 (17.8%), по 5 и более птиц (7.8%). Она образовывала чистые (50%, $n = 126$) или входила в состав смешанных стай. В хвойных лесах большая синица встречалась в стаях вместе с буроголовой гаичкой (41%, $n = 56$), хохлатой синицей (25%), московкой (18%), желтоголовым корольком (11%) и длиннохвостой синицей (5%). В смешанных лесах – преимущественно с буроголовой гаичкой (47%, $n = 32$), длиннохвостой (19%) и хохлатой (16%) синицами, реже с московкой (9%), лазоревкой (6%) и корольком (3%). В лиственных лесах большая синица встречалась в смешанных стаях вместе с буроголовой гаичкой (47%, $n = 19$), длиннохвостой синицей (32%) и лазоревкой (16%), реже вместе с хохлатой синицей (5%).

Лазоревку встречали по 1 особи (45.0%, $n = 20$), парами (35.0%), группами по 3 и более птиц (20.0%). Она образовывала чистые стаи (37.5%, $n = 16$) или входила в состав смешанных (62.5%). В хвойных лесах лазоревку не встречали. В хвойно-лиственных она входила в смешанные стаи преимущественно с буроголовой гаичкой (31%, $n = 13$) и длиннохвостой синицей (23%), реже встречалась вместе с большой (15%) и хохлатой (15%) синицами, московкой (8%) и желтоголовым корольком (8%). В лиственных лесах – с гаичкой (43%, $n = 7$), большой (43%) и длиннохвостой (14%) синицами.

Буроголовую гаичку встречали преимущественно парами (46.4%, $n = 321$), группами по 3-4 особи (30.8%), реже по 1 особи (10.9%) или группами по 5 и более птиц (11.9%). Гаичка образовывала чистые (46%, $n = 296$) или входила в состав смешанных стай (54%). В хвойных лесах она встречалась в стаях вместе с хохлатой синицей (42%, $n = 148$), корольком (26%), большой синицей (15%), московкой (13%) и длиннохвостой синицей (4%). В смешанных лесах гаичка зарегистрирована в стаях с хохлатой (30%, $n = 67$) и большой (22%) синицами, реже с желтоголовым корольком (15%), длиннохвостой синицей (15%), московкой (12%) и лазоревкой (6%). В лиственных лесах гаичка формировала стаи преимущественно с большой синицей (47%, $n = 19$), реже с длиннохвостой синицей (21%), хохлатой синицей (16%) и лазоревкой (16%).

Хохлатую синицу встречали по 1 особи (49.7%, $n = 161$) и парами (40.4%), реже группами по 3-4 (9.3%) или по 5 и более птиц (0.6%). Она образовывала одновидовые стаи (23%, $n = 124$), но чаще входила в состав смешанных стай (77%). В хвойных лесах чаще всего отмечена в стаях с буроголовой гаичкой (58%, $n = 107$), реже с желтоголовым корольком (16%), большой синицей (13%), московкой (11%) и длиннохвостой синицей (2%). В смешанных лесах – преимущественно с гаичкой (48%, $n = 42$), реже с корольком (14%), большой синицей (12%), длиннохвостой синицей (12%), московкой (9%) и лазоревкой (5%). В лиственных лесах хохлатая синица встречалась в стаях с буроголовой гаичкой (75%, $n = 4$) и большой синицей (25%).

Московка чаще держалась одиночно (51.0%, $n = 47$), реже парами (23.4%), группами по 3-4 (8.6%) и 5-6 птиц (17%). Она входила в состав смешанных стай (92%, $n = 38$), реже образовывала чистые стаи (8%). В хвойных лесах встречалась в стаях с гаичкой (36%, $n = 53$), хохлатой синицей (22%), корольком (19%), большой (19%) и длиннохвостой (4%) синицами. В смешанных лесах чаще отмечена в стаях с буроголовой гаичкой (42%, $n = 19$), реже с хохлатой (21%), большой (16%) и длиннохвостой (11%) синицами, желтоголовым корольком (5%) и лазоревкой (5%). В лиственных лесах не отмечена.

Желтоголовый королёк встречался по 1 особи (7.2%, $n = 98$), парами (17.3%), но чаще группами по 3-4 (45.9%) или 5 и более птиц (29.6%). Образовывал одновидовые (41%, $n = 96$) или входил в состав смешанных стай (59%). В хвойных лесах встречался в стаях преимущественно с буроголовой гаичкой (53%, $n = 72$), реже с хохлатой синицей (24%), московкой (14%), большой (8%) и длиннохвостой (1%) синицами. В смешанных лесах также чаще всего встречался в стаях с буроголовой гаичкой (45.5%, $n = 22$), реже с хохлатой (27%), длиннохвостой (14%) синицами, московкой (4.5%), большой синицей (4.5%), лазоревкой (4.5%). В лиственных лесах королёк не был отмечен.

Длиннохвостую синицу наблюдали по одной (17.2%, $n = 58$), парами (10.3%), группами по 3-5 (48.3%), 6-9 (17.3%), 10 и более птиц (6.9%). Она образовывала чистые стаи (47%, $n = 55$), а также входила в состав смешанных (53%). В хвойных лесах формировала стаи преимущественно с гаичкой (43%, $n = 14$), реже с большой (22%) и хохлатой (14%) синицами, московкой (14%), корольком (7%). В смешанных – с гаичкой (35%, $n = 29$), большой (21%) и хохлатой (17%) синицами, корольком (10%), лазоревкой (10%), московкой (7%). В лиственных – с большой синицей (55%, $n = 11$), гаичкой (36%) и лазоревкой (9%).

Микростацциальное распределение

Большая синица зимой охотилась преимущественно в древесном ярусе (94%) в кронах лиственных (берёза, ольха) и хвойных (сосна, ель)

деревьев (рис. 1). Она предпочитала искать корм в нижних (39.1%) и средних (31.3%) участках кроны на высоте 10-20 м (рис. 1, 2). В кронах сосен большая синица разыскивала пищу во внутренних участках кроны (31.6%), на стволе (28.3%) и в подкроновом пространстве (21.7%, рис. 3). В средних и периферических участках кроны сосны птица охотилась реже (16.7% и 1.7% соответственно).

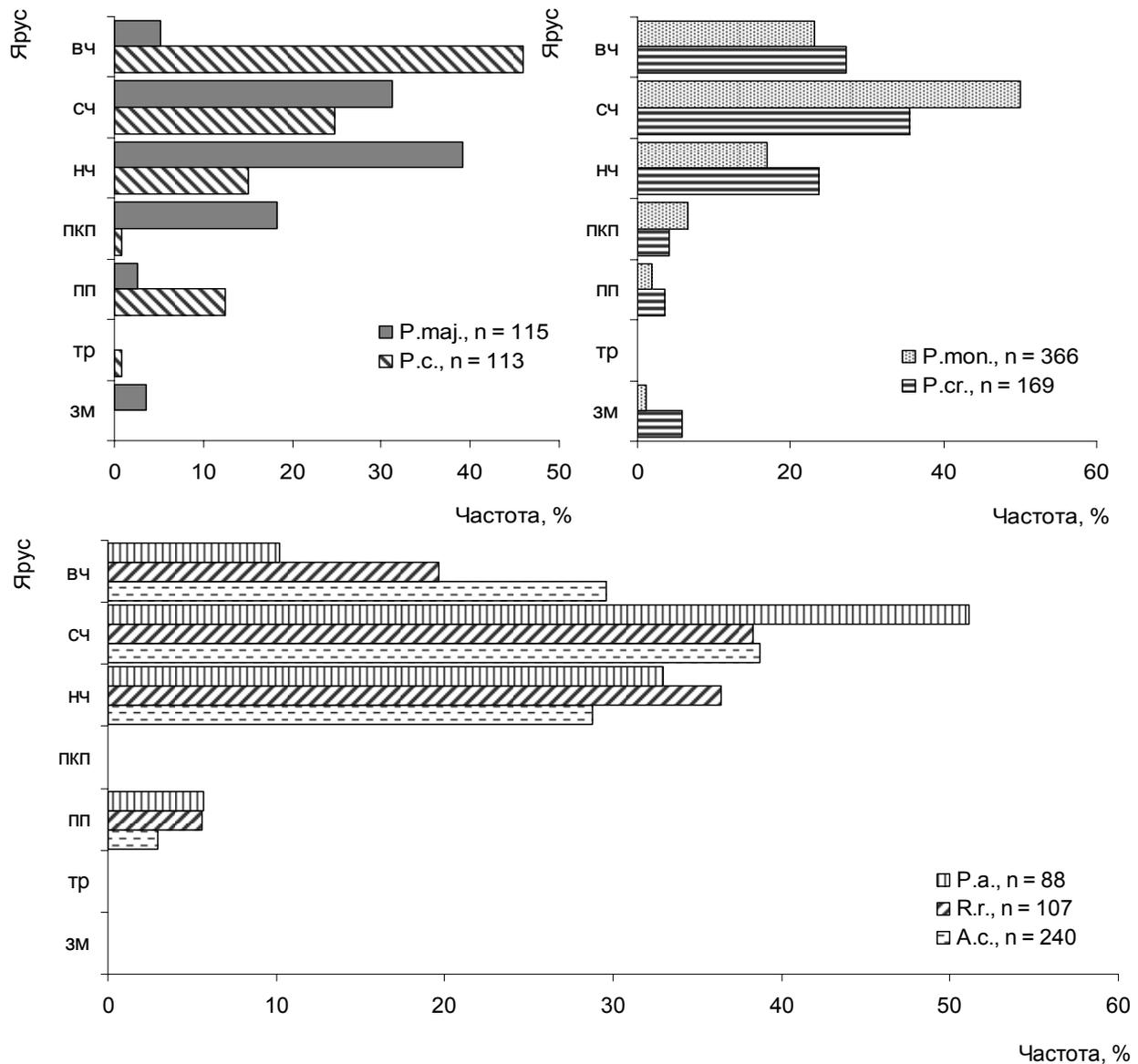


Рис. 1. Ярусное распределение мест кормёжки птиц.

Значения даны в % от общего числа регистраций (*n*). Обозначения ярусов: вч – верхняя часть кроны, сч – средняя часть кроны, нч – нижняя часть кроны, пкп – подкроновое пространство, пп – подрост и кустарники, тр – травянистый ярус, зм – поверхность почвы и снега.

Обозначение видов: P.maj. – большая синица, P.c. – лазоревка, P.mon. – буроголовая ганчка, P.cr. – хохлатая синица, P.a. – московка, R.r. – желтоголовый королек, A.c. – длиннохвостая синица.

В кронах лиственных деревьев большая синица искала корм на периферии и в средних участках (58.4% и 22.9%, рис. 3). Реже она посещала ветви в подкроновом пространстве и во внутренних участках кроны (10.4% и 8.3%, соответственно). Большая синица отыскивала

кормовые объекты на стволах (26.8%), толстых скелетных (21.4%) и сухих ветвях (19.6%), ветвях среднего диаметра (17.9%) (см. таблицу). Кустарники (лещину, крушину, бузину, жимолость, можжевельник) она обследовала сравнительно редко (около 3%, рис. 1).

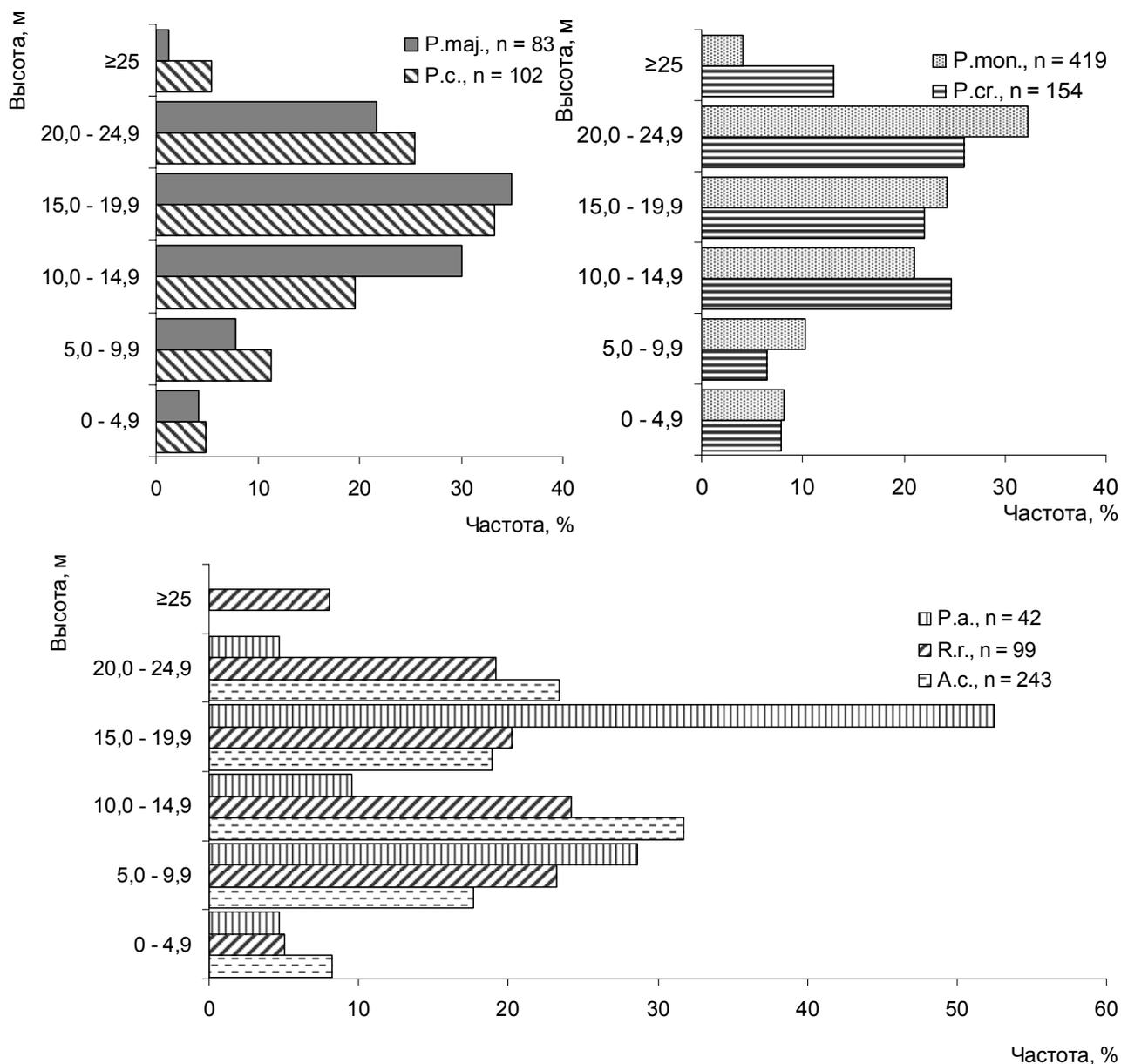


Рис. 2. Высотное распределение мест кормежки птиц.
Значения даны в % от общего числа регистраций (*n*).
Обозначения как на рисунке 1.

Лазоревка в поисках корма посещала преимущественно древесный ярус (87.0%), предпочитая охотиться в верхних (46.0%) и средних (24.8%) участках кроны дерева на высоте 15-25 м (рис. 1, 2). Она охотилась на лиственных деревьях и кустарниках (ольхе, берёзе, осине, иве, лещине, жимолости), где обследовала периферические участки их кроны (91.8-97.3%, рис. 3). Пищевые объекты обнаруживала на тонких ветвях (64.7%) и извлекала семена из соплодий (29.5%) (см. таблицу). Диа-

метр тонких ветвей, посещаемых лазоревкой в поисках пищи, варьировал от 0.2 до 1.0 см и в среднем составлял 0.4 см ($n = 63$).

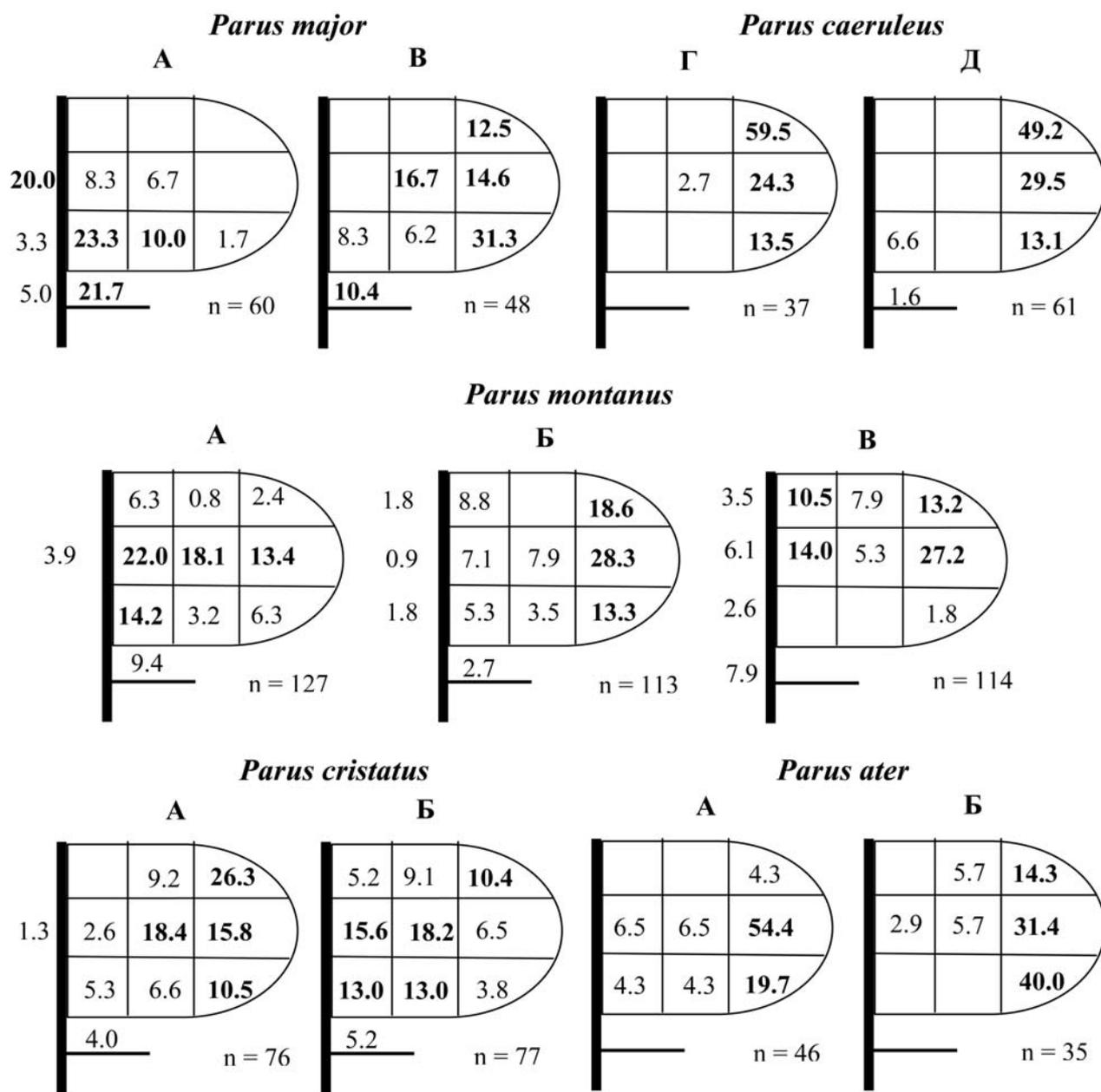


Рис. 3. Использование синицами во время охоты различных участков крон деревьев.
 Обозначения: А – крона сосны, Б – крона ели, В – кроны лиственных деревьев (ольхи и березы),
 Г – крона березы, Д – крона ольхи. Здесь и далее значения даны в % от общего числа наблюдений (n).
 Жирным шрифтом выделены значения, превышающие 10%. Слева от вертикальной линии
 обозначены частоты использования соответствующих участков ствола.

Буроголовая гайчка разыскивала корм преимущественно в древесном ярусе (97%), предпочитая охотиться в средних (50.0%) и верхних (23.2%) участках крон хвойных и лиственных деревьев на высоте 15-25 м (рис. 1, 2). В кронах сосен она искала пищу в основном во внутренних участках (42.5%) и реже охотилась в центральных и периферических (по 22.1%, рис. 3). В кронах елей гайчка разыскивала корм

преимущественно на периферии кроны (60.2%) и во внутренних участках (21.2%, рис. 3). В кронах лиственных деревьев она обследовала в основном периферию кроны (42.2%) и реже – внутренние участки (24.5%) и ствол (20.1%, рис. 3). Кормовые объекты гайчка обнаруживала на тонких ветвях (30.4%), стволе (19.6%), ветвях средней толщины (14.2%) и толстых скелетных ветвях (10.8%, таблица). Часть пищевых объектов птица находила в шишках сосны и ели, соплодиях ольхи, расклёвывала шишкоягоды можжевельника (в сумме 14.9%) (см. таблицу).

Субстраты, используемые птицами для поиска и добывания пищи.

А. Места передвижений во время охоты

Микростации	<i>P.maj.</i>	<i>P.c.</i>	<i>P.mon.</i>	<i>P.cr.</i>	<i>P.a.</i>	<i>R.r.</i>	<i>A.c.</i>
Деревья и кустарники:	93.0	99.2	96.6	92.5	96.7	100.0	100.0
Тонкие ветви	10.5	94.2	31.3	17.9	5.0	44.1	79.1
Ветви среднего диаметра	17.5	4.2	14.3	11.9	10.4	1.7	4.3
Скелетные ветви	24.6	-	15.6	17.2	6.3	5.1	1.2
Сухие ветви	24.6	0.8	2.7	7.5	-	1.7	9.0
Ствол	15.8	-	15.0	0.7	-	10.1	-
Соплодия, шишки, плоды	-	-	15.0	17.2	-	-	-
Хвоя	-	-	2.7	20.1	75.0	37.3	6.4
Валежник	-	-	-	1.5	-	-	-
Травянистые растения	-	0.8	0.7	-	-	-	-
Поверхность почвы (снега)	7.0	-	2.7	6.0	3.3	-	-
Всего регистраций	57	119	441	134	60	59	234

Б. Места обнаружения корма

Микростации	<i>P.maj.</i>	<i>P.c.</i>	<i>P.mon.</i>	<i>P.cr.</i>	<i>P.a.</i>	<i>R.r.</i>	<i>A.c.</i>
Деревья и кустарники:	96.4	99.2	96.6	94.3	100.0	100.0	100.0
Тонкие ветви	10.7	64.7	30.4	8.2	9.3	45.6	79.7
Ветви среднего диаметра	17.9	4.2	14.2	12.3	1.3	1.8	4.2
Скелетные ветви	21.4	-	10.8	10.7	-	5.2	1.2
Сухие ветви	19.6	0.8	2.7	8.2	-	1.8	8.7
Ствол	26.8	-	19.6	1.6	-	7.0	-
Соплодия, шишки, плоды	-	29.5	14.9	18.9	-	-	-
Хвоя	-	-	4.0	34.4	89.4	38.6	6.2
Валежник	-	-	-	0.8	-	-	-
Травянистые растения	-	0.8	0.7	-	-	-	-
Поверхность почвы (снега)	3.6	-	2.7	4.9	-	-	-
Всего регистраций	56	119	444	122	75	57	241

Примечание: Значения указаны в % от общего количества регистраций (*n*). Обозначения видов: см. рис. 1.

Хохлатая синица охотилась преимущественно в древесном ярусе (86.0%), реже – на подросте (3.6%), поверхности почвы или снега (рис. 1). Предпочитала кормиться в кронах хвойных деревьев (ель, сосна) на высоте 10-25 м (рис. 2). В кронах сосен разыскивала пищу в основном в

периферических (52.6%) и центральных (34.2%) участках (рис. 3). В кронах елей обследовала центральные (40.3%) и внутренние (33.8%) участки и реже посещала периферию кроны (20.7%, рис. 3). Кормовые объекты она находила в хвое (34.4%), шишках сосны и ели (18.9%), на ветвях среднего диаметра (12.3%) и толстых ветвях (10.7%, таблица).

Московка добывала корм преимущественно в кронах хвойных деревьев и кустарников (сосна, ель, можжевельник). В древесном ярусе предпочитала разыскивать пищу в нижних (51.1%) и средних (33.0%) участках кроны на высоте 5-20 м (рис. 1, 2). В кронах сосен искала корм в основном в периферических участках (78.4%) и сравнительно редко посещала центральные (10.8%) и внутренние (10.8%) участки кроны (рис. 3). Периферические участки кроны елей московка обследовала чаще (85.7%), чем центральные (11.4%) и внутренние (2.9%, рис. 3). Кормовые объекты она обнаруживала преимущественно среди хвои и между почками на дистальных участках ветвей (89.4%, таблица).

Желтоголовый королёк кормился на хвойных деревьях (сосна, ель)* в средних (38.3%) и нижних (36.4%) участках кроны на высоте 5-20 м (рис. 1, 2). Реже он обследовал верхние участки (19.6%) кроны дерева на высоте более 20 м или подлесок (5.6%, рис. 1, 2). В кронах сосен искал пищу в периферических (58.3%) и средних (41.7%) участках (рис. 4). В кронах елей охотился также преимущественно в периферических (50.8%) и средних (38.4%) участках и реже посещал внутренние (10.8%, рис. 4). Большинство кормовых объектов королёк находил на тонких ветвях (45.6%) и среди хвои (38.6%, таблица).

Длиннохвостая синица охотилась, в основном, в древесном ярусе (97.0%, рис. 1). Разыскивала корм в средних (38.8%), верхних (29.6%) и нижних (28.8%) участках кроны хвойных и лиственных деревьев на высоте 5-25 м (рис. 1, 2). В кронах берёз кормилась исключительно в периферических (67.8%) и средних (32.2%) участках, а в кронах сосен – в периферических (45.7%), средних (29.6%) и внутренних (24.7%) участках (рис. 4). В кронах ив длиннохвостая синица обследовала периферические участки (89.3%) и сравнительно редко посещала средние (10.7%, рис. 4). Находила кормовые объекты преимущественно на тонких ветвях (79.7%), реже – на сухих ветвях (8.7%) и хвое (6.2%, таблица). Диаметр тонких ветвей, обследуемых в поисках пищи, варьировал от 0.1 до 1.0 см и в среднем составлял 0.2 см ($n = 42$).

Кормовое поведение

Большая синица обследовала внутренние участки крон деревьев, передвигаясь по толстым ветвям. Обилие открытого пространства внутри кроны дерева и разреженное расположение крупных скелетных

* Зарегистрировано только 3 случая кормежки корольков в кронах берёзы *Betula pendula*. Птицы охотились в густых периферических участках, собирая пищу на тонких ветвях.

ветвей позволяло ей совершать полеты и относительно длинные прыжки. Кормовые объекты птица склевывала (77%) или извлекала (23%) после серии прыжков, осмотра субстрата или подвешивания к нему. После клевка синица продолжала поиск корма и передвигалась прыжками или осматривала кормовой субстрат (рис. 5). Во время охоты в кронах деревьев большая синица чаще использовала прыжки. Обычно, они имели направление «горизонтально» (50.0%) или «выше» (25.6%), а полёты – «выше» (48.2%) или «горизонтально» (29.4%, рис. 6). Длина прыжков птицы во время кормёжки обычно составляла 5-30 см, полётов – 1-3 м (рис. 7).

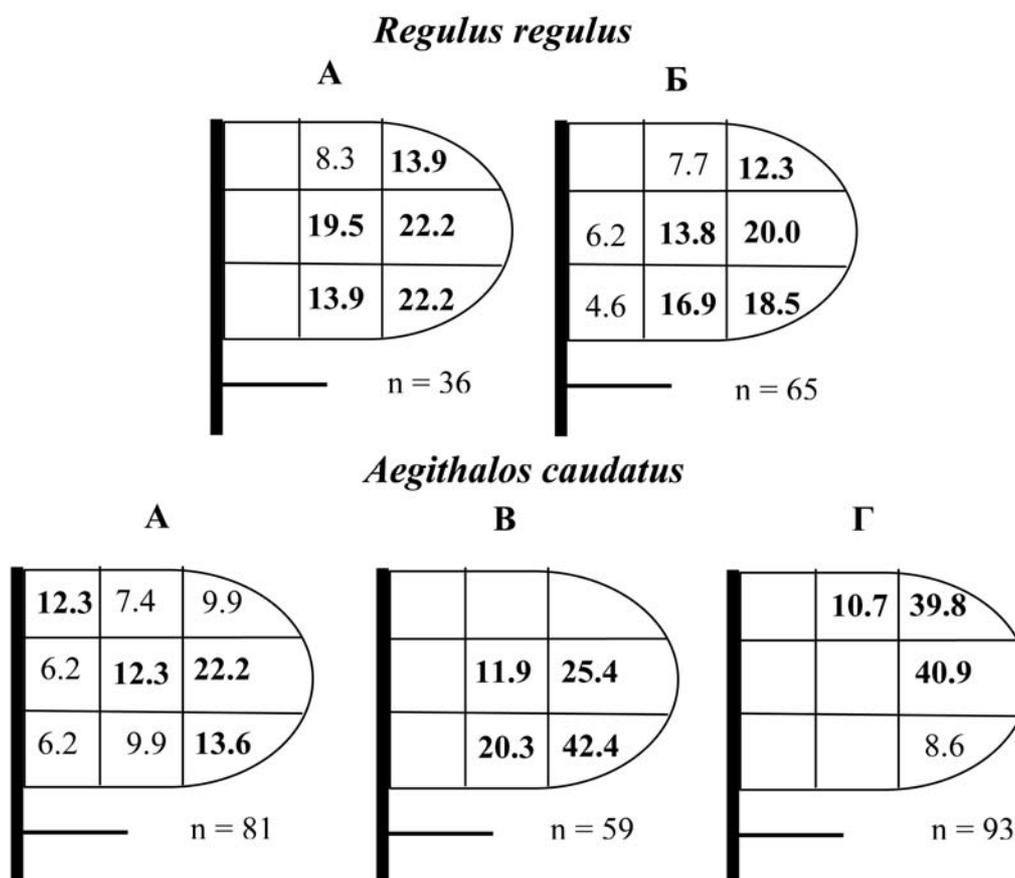


Рис. 4. Использование птицами во время охоты различных участков крон деревьев.
 Обозначения: А – кроны сосен, Б - кроны елей, В – кроны берез, Г – кроны ив.

Лазоревка в поисках пищи передвигалась во внешних частях кроны деревьев прыжками и полетами. Птица подвешивалась к тонким ветвям и осматривала окружающий её периферический участок кроны дерева. При обнаружении добычи лазоревка приближалась к ней коротким прыжком или подлетала. Птица склёвывала обнаруженную добычу (62%) или извлекала кормовой объект (32%) после подвешивания к ветви снизу или сбоку (рис. 5). После клевка птица продолжала поиск корма на близлежащих тонких ветвях, перелетая или перепрыгивая между ними (рис. 5). Во время охоты эта синица практически

в равной мере использовала прыжки и полёты. Передвигалась обычно в направлении «горизонтально» (45.6% прыжков; 40.4% полётов; рис. 6). Длина прыжков лазоревки во время кормёжки составляла преимущественно 5-20 см, полётов – 0.7-1.0 м (рис. 7).

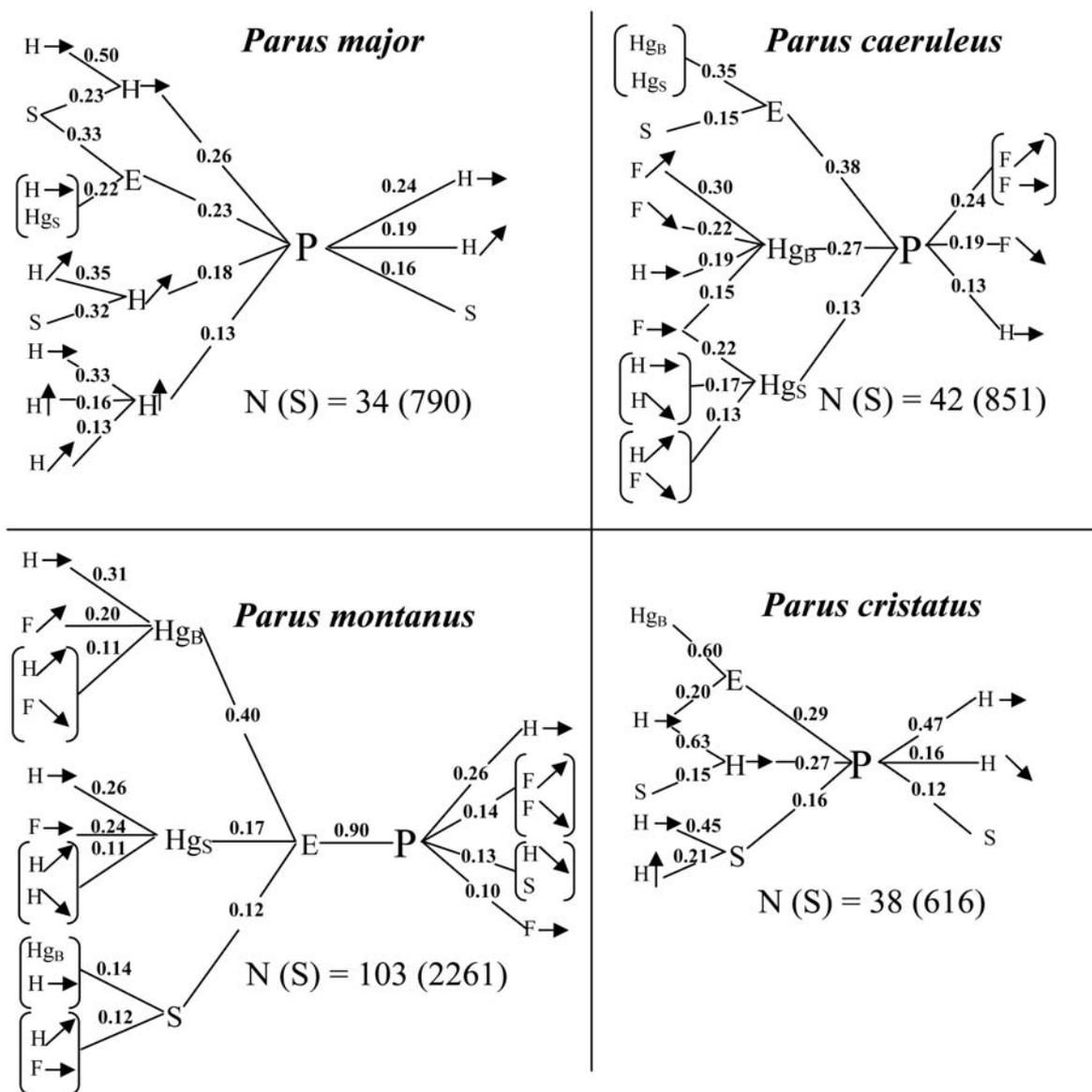


Рис. 5. Последовательность и частота кормовых маневров, используемых птицами.
 Обозначения: P – клевок, E – извлечение, F – полёт, H – прыжок, HgB – подвешивание снизу, HgS – подвешивание сбоку, HF – трепещущий полёт, S – высматривание добычи. N(S) – число последовательностей кормовых маневров и общая их продолжительность в секундах (в скобках).
 Цифрами обозначена частота следования кормовых маневров (в долях единицы),
 стрелками – направления прыжков и полётов.
 Элементы, объединенные в скобках, имеют одинаковую уолоту.

Буроголовая гаичка во время охоты на деревьях тщательно осматривала ветви и ствол, передвигаясь по ним небольшими прыжками сверху или по спирали. Птица извлекала (90%) или склёвывала (10%) пищевые объекты, «подвешиваясь» к ветвям снизу или сбоку (рис. 5). Подвешиванию обычно предшествовал прыжок или полёт в направле-

нии «горизонтально» или «выше». Иногда после серии прыжков, полёта или подвешивания птица приостанавливалась, тщательно осматривала поверхность субстрата и лишь затем извлекала кормовой объект (рис. 5). После клевка продолжала поиск корма на той же ветви и передвигалась по ней прыжками или перелетала на соседние ветви. Во время охоты чаще использовала прыжки. Прыжки и полёты обычно имели направление «горизонтально» (45.0% и 39.4%, соответственно) или «выше» (29.7% и 33.4%, рис. 6). Длина прыжков во время охоты составляла преимущественно 5-20 см, полётов – 0.5-2.0 м (рис. 7).

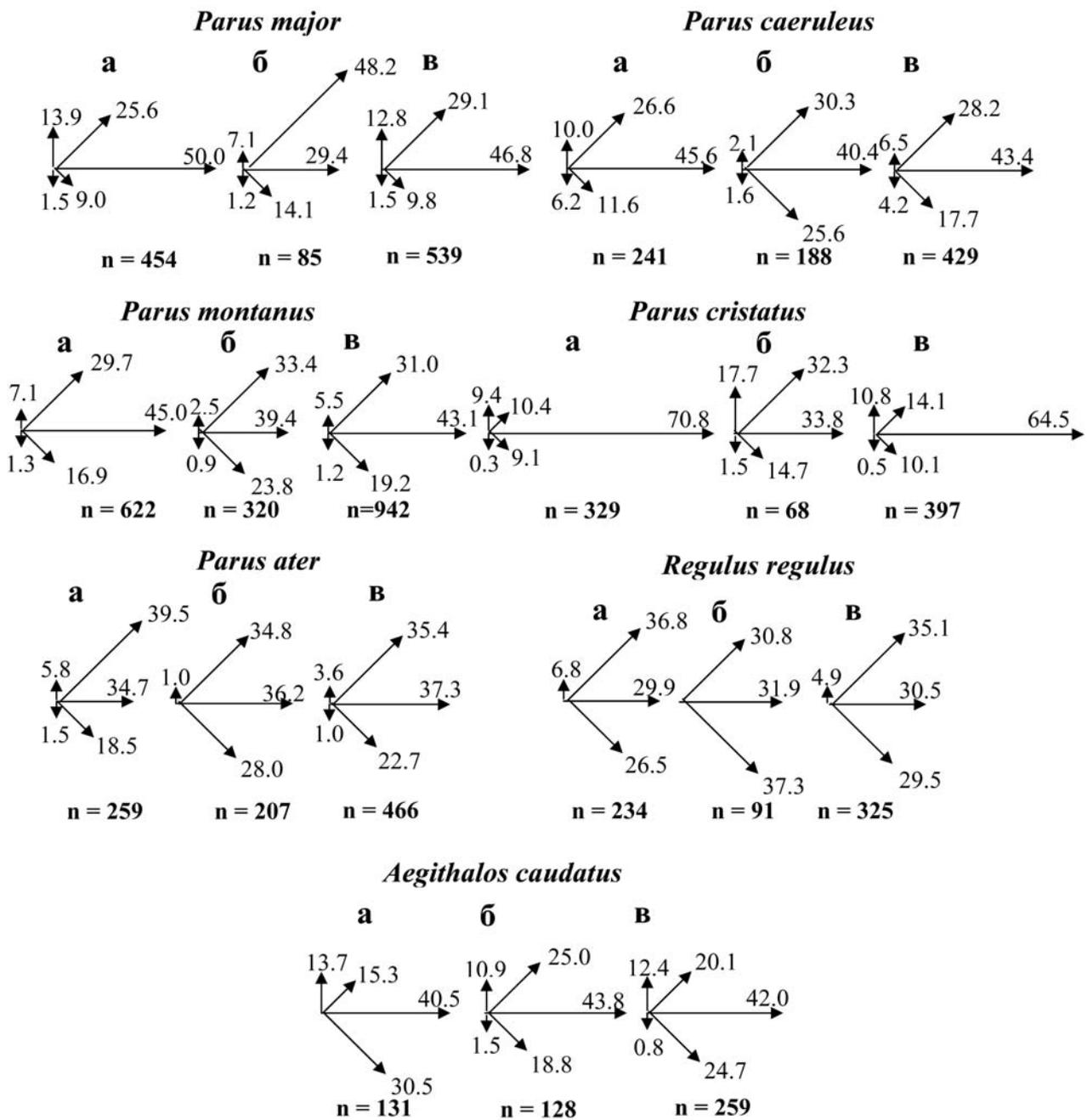


Рис. 6. Направление передвижений птиц во время охоты.

Обозначения: а – прыжки, б – полёты, в – общее направление передвижений.

Цифрами обозначена частота направлений передвижений (в % от n). n – количество регистраций.

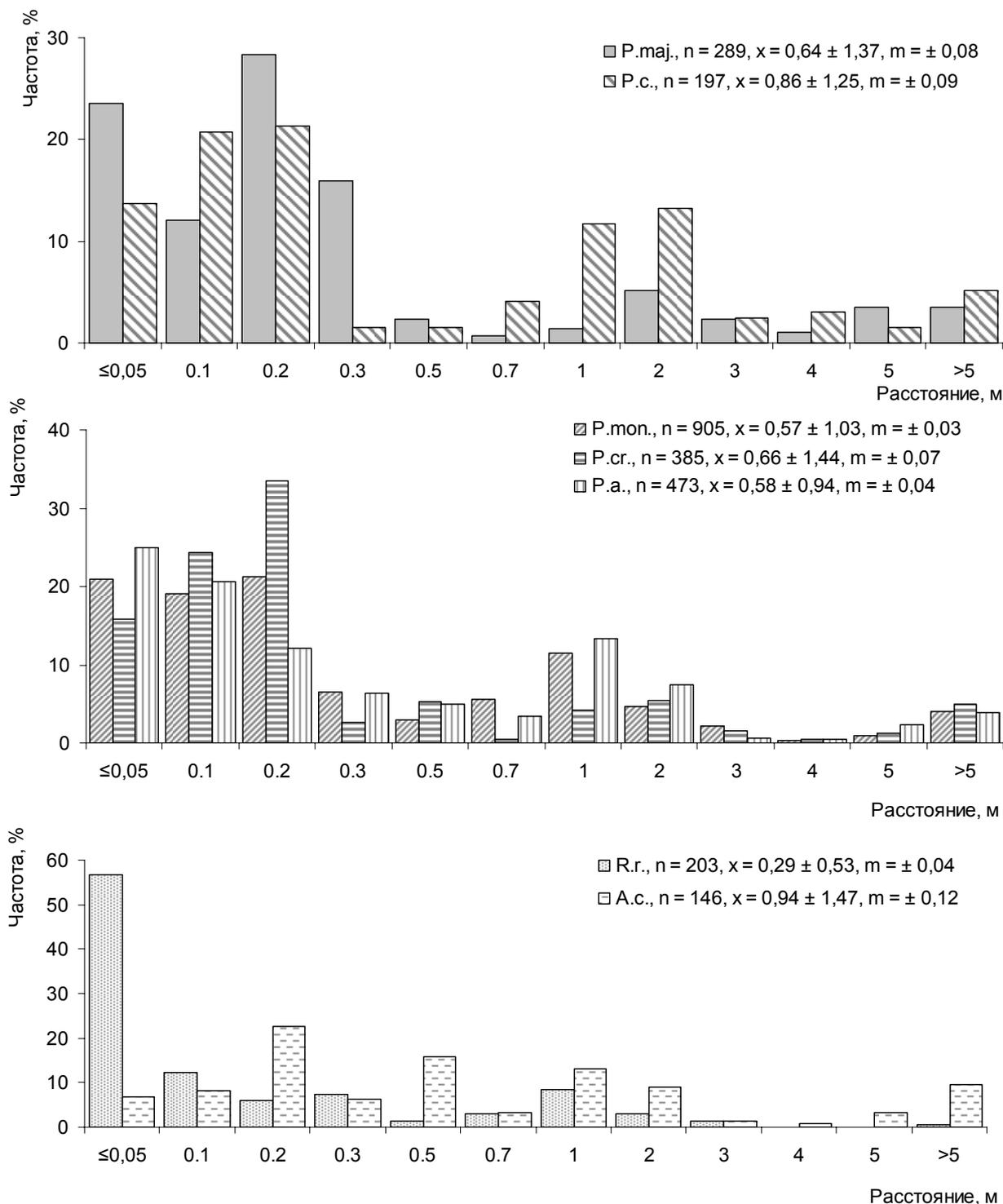


Рис. 7. Распределение частот передвижений различной длины у птиц во время охоты. Значения даны в % от общего числа наблюдений (n), x – среднее значение признака \pm стандартное отклонение признака, m – ошибка средней. Обозначение видов: см. рис. 1.

Хохлатая синица в поисках корма передвигалась прыжками вдоль ветвей, обследуя крону дерева ярус за ярусом. Птица склёвывала (71%) или извлекала (29%) кормовые объекты после серии прыжков, осмотра поверхности ветви или подвешивания к ней снизу (рис. 5). После клевка синица продолжала поиск корма, прыгая вдоль ветви. Завершив осмотр одного «горизонтального яруса ветвей», птица поднималась

на уровень выше или спускалась на уровень ниже и продолжала поиск корма, передвигаясь вдоль ветви (рис. 5). Во время охоты хохлатая синица обычно использовала прыжки, среди которых преобладали горизонтальные (70.8%, рис. 6). Полёты обычно имели направление «горизонтально» или «выше» (33.8% и 32.3%, рис. 6). Длина прыжков во время охоты составляла преимущественно 5-20 см, полётов – 0.5-2.0 м (рис. 7).

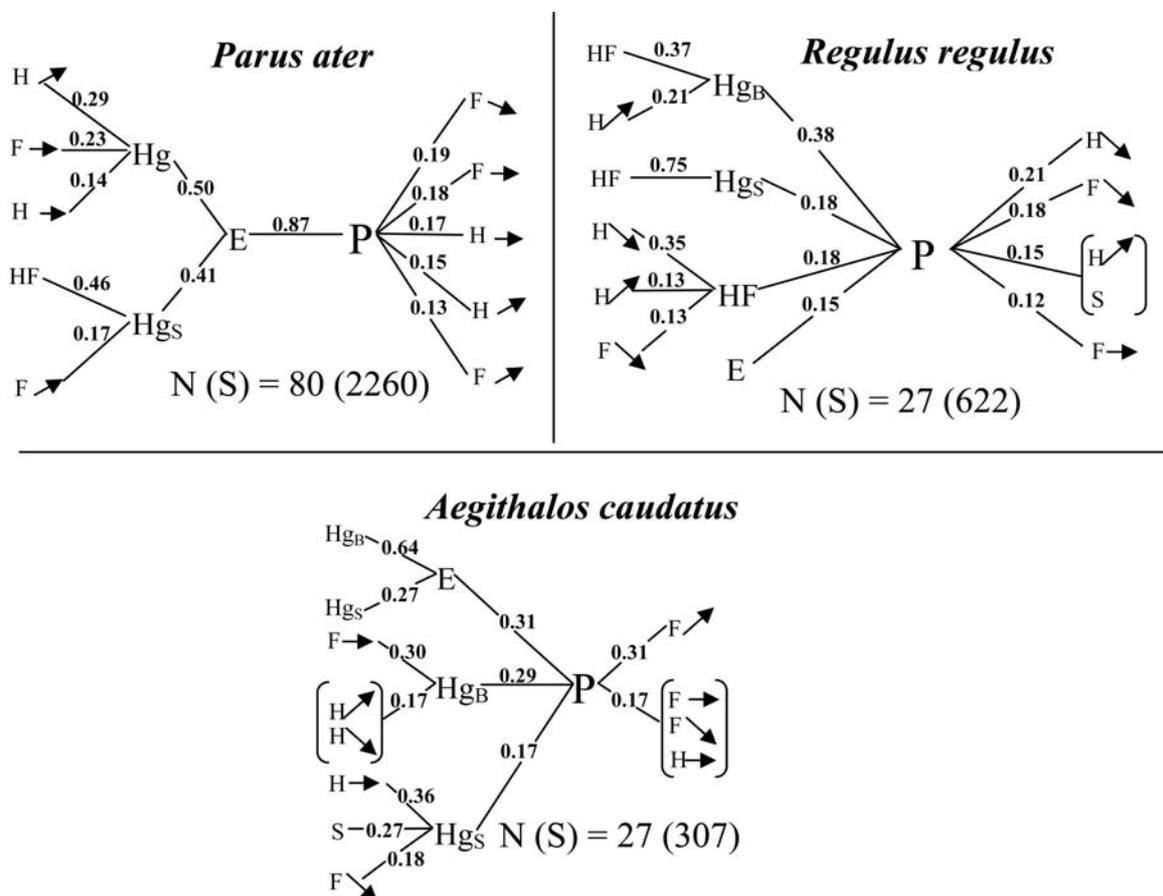


Рис. 8. Последовательность и частота кормовых маневров, используемых птицами (продолжение). Обозначения: см. рис. 5.

Московка во время охоты передвигалась прыжками и полётами между дистальными, покрытыми хвоей, участками ветвей. Синица извлекала (87%) или склёвывала (13%) кормовые объекты после подвешивания к ветви снизу (50%) или сбоку (41%, рис. 8). При кормёжке на соснах птица чаще использовала подвешивания сбоку. На елях, наоборот, была выше доля подвешиваний снизу (Зацаринный 2005). Вероятно, это связано с тем, что хвоя сосны длиннее, чем хвоя ели, поэтому московка при осмотре дистальных участков ветвей хватается лапками за хвою и удерживает равновесие трепещущим полётом. В этом случае птица находится «лицом» к концевой части ветви и извлекает пищевые объекты между почками или склёвывает корм с поверхности ветви между хвоинками. Во время охоты на ели, имеющей меньшую длину

хвои, московке достаточно подвеситься к ветви снизу, хватаясь за неё или за хвою ближе к основанию хвоинок (Зацаринный 2005). После клевка птица продолжала поиск корма на соседних ветвях, передвигаясь между ними короткими прыжками или полётами (рис. 8). Во время охоты московка практически в равной мере использовала прыжки и полёты. Они обычно имели направление «горизонтально» или «выше» (рис. 6). Длина прыжков и полётов московки во время охоты редко превышала 2 м (рис. 7).

Желтоголовый королёк в поисках корма передвигался короткими прыжками и полётами между тонкими ветвями. Птица склёвывала (85%) или извлекала (15%) пищевые объекты после подвешивания к ветви снизу (38%) или сбоку (18%), либо зависания у субстрата в трепещущем полёте (18%, рис. 8). Подвешиванию обычно предшествовал трепещущий полёт или прыжок «выше». После клевка королёк продолжал поиск добычи и передвигался между тонкими ветвями или по ним (рис. 8). Во время охоты внутри густых участков, имеющих много тонких ветвей и хвои, королёк чаще использовал прыжки. Полётами и перепархиваниями птица пользовалась для смены места кормёжки – небольшого густого участка. Различия в частоте использования во время охоты передвижений разных направлений («выше», «горизонтально», «ниже») невелики (рис. 6), а длина перемещений более чем в половине случаев не превышала 10 см (рис. 7).

Длиннохвостая синица во время охоты перемещалась прыжками и полётами между группами тонких ветвей в наружных участках кроны. Птица склёвывала (69%) или извлекала (31%) кормовые объекты после подвешивания к ветви снизу или сбоку (рис. 8). Обычно, подвешиванию предшествовали прыжки или полёты в направлениях «горизонтально» или «ниже». После клевка длиннохвостая синица продолжала поиск корма на соседних тонких ветвях, совершая короткие полёты (рис. 8). В поисках корма в равной степени использовала прыжки и полёты. Прыжки обычно имели направления «горизонтально» (40.5%) или «ниже» (30.5%), а полёты – «горизонтально» (43.8%) или «выше» (25.0%, рис. 6). Длина прыжков длиннохвостой синицы обычно составляла 10-20 см, полётов – 0.5-2.0 м (рис. 7).

Обсуждение

Проведённые исследования показали, что изучаемые виды птиц чётко различаются по особенностям кормового поведения и характеру использования кормовых субстратов.

Хорошо известно, что разные типы леса имеют специфическое зимнее птичье население. Результаты наших исследований и данные литературы показывают, что изучаемые виды птиц достигают высокой численности в разных типах леса. Так, большая синица населяет пре-

имущественно лиственные и смешанные леса и реже встречается в хвойных (Лэж 1957; Второв, Дроздов 1960; Равкин 1972; Лазарева и др. 1988; Зимин и др. 1993). Наиболее высокая плотность населения этого вида в широколиственных лесах – дубравах, ясенево-дубовых и др. (Иноземцев 1962; Вильбасте 1967; Литвиненко, Шибаев 1971; Поливанов 1971; Альба 1979; Морозов 1987). Лазоревка ещё сильнее, чем большая синица, связана с лиственными лесами, в хвойных она редка (Птушенко, Иноземцев 1968; Морозов 1987; Симкин 1990; Бышнёу та інш. 1995), а наиболее оптимальными для нее являются широколиственные леса (Иноземцев 1962; Вильбасте 1967; Альба 1979; Косенко, Кайгородова 2000). Буроголовая гаичка пластична в выборе мест обитания. Она заселяет разнообразные типы лесных стадий, но отдаёт предпочтение хвойным и смешанным лесам (Второв, Дроздов 1960; Севастьянов 1961; Ивантер 1962; Поливанов 1971; Пантелеев 1972; Равкин 1972; Бардин 1975, 1983; Зимин и др. 1993; Бышнёу та інш. 1995; Коровин 1995). Хохлатая синица обитает преимущественно в хвойных лесах – сосновых, еловых, елово-сосновых и реже встречается в смешанных (Второв, Дроздов 1960; Иноземцев 1960; Гаврилюк 1977; Бардин 1983, 1986; Зимин и др. 1993; Коровин 1995). Московка населяет различные типы хвойных и смешанных лесов (Иноземцев 1961; Поливанов 1971; Коровин 1995), но тяготеет к стадиям с преобладанием ели (Ивантер 1962; Поливанов 1971; Бардин 1983; Никифоров и др. 1989; Симкин 1990). Однако следует отметить, что в некоторых районах московка заселяет и лиственные леса. Так, в Финляндии она живёт в берёзовых лесах (Perrins 1979), в Англии – в дубравах (Perrins 1979), в Карпатах и на Кавказе – в буковых лесах (Владышевский 1980; Карелин, Поливанов 1992). Желтоголовый королёк, так же как и московка, предпочитает селиться в хвойных лесах с преобладанием ели (Второв, Дроздов 1960; Ивантер 1962; Мальчевский, Пукинский 1983; Бышнёу та інш. 1995; Прокофьева 2002) и реже встречается в смешанных лесах и сосняках (Бышнёу та інш. 1995; Косенко, Кайгородова 2000; Прокофьева 2002). Длиннохвостая синица, в отличие от королька, предпочитает лиственные и смешанные пойменные и припойменные леса (Кирпичев 1959; Ивантер 1962; Мальчевский, Пукинский 1983; Дьяконова 2000; Мельников 2003) и многочисленна в березняках и дубравах (Поливанов 1971; Альба 1979).

Таким образом, в каждом конкретном местообитании формируются смешанные синичьи стаи определённого состава. В хвойных лесах эти стаи в основном составляют буроголовая гаичка, хохлатая синица, московка и желтоголовый королёк. В лиственных смешанные стаи образуют большая синица, лазоревка, длиннохвостая синица и буроголовая гаичка. В смешанных хвойно-лиственных участках лесов в состав стай могут входить все эти виды птиц.

Анализ микробиотопического распределения и кормового поведения рассматриваемых видов позволил выявить чёткие различия между ними. **Большая синица** разыскивает корм на хвойных и лиственных деревьях. Она обследует внутренние, средние и нижние участки крон, стволы деревьев и подкрановое пространство (рис. 3). В поисках пищи большая синица передвигается по толстым и сухим ветвям, осматривает ветви среднего диаметра (таблица). Во время охоты она обследует участки крон, где ветви расположены далеко друг от друга, поэтому использует сравнительно длинные прыжки и полёты (рис. 7) и затрачивает относительно много времени на высматривание добычи (Шемякина и др. 2007; Зацаринный, Константинов 2008).

Лазоревка ищет корм в кронах лиственных деревьев и, в отличие от большой синицы, чаще охотится в периферических участках крон. Во время охоты она передвигается в основном по тонким ветвям (диаметром в среднем 0.4 см) и использует короткие прыжки и полёты. Лазоревка, как и большая синица, приостанавливается в процессе поиска пищи и осматривает кормовые субстраты. Однако этот маневр не так отчётливо выражен, и длительность высматривания добычи у лазоревки меньше, чем у большой синицы (Шемякина и др. 2007; Зацаринный, Константинов 2008).

Хохлатая синица кормится в кронах хвойных деревьев и передвигается вдоль ветвей небольшими прыжками. Она обследует «горизонтальный ярус» ветвей, передвигаясь от ствола к концевым участкам или наоборот. Высматривает кормовые объекты, локализованные на ветвях и хвое. Завершив осмотр одного «горизонтального яруса ветвей», птица поднимается на уровень выше или спускается на уровень ниже и продолжает поиски корма по описанной выше схеме. Предпочтение хвойных деревьев с большой концентрацией ветвей, растущих в горизонтальном направлении, по-видимому, влияет на выбор хохлатой синицей подходящих кормовых станций – хвойных лесов.

Московка кормится в кронах хвойных деревьев, но в отличие от хохлатой синицы, ищет пищу преимущественно в периферических участках кроны. Осматривает концевые охвоенные участки ветвей, передвигаясь между ними короткими прыжками или полётами. Московка подвешивается к концам ветвей, зависает с трепетанием в воздухе у пучков хвои и высматривает корм на дистальных участках ветвей. После осмотра концевого участка ветви или клевка птица совершает короткий прыжок или перелёт на концевой участок соседней ветви и продолжает осмотр субстрата. Московка предпочитает охотиться в периферических участках крон, что, вероятно, связано, во-первых, с обилием пространства, в котором птица может реализовать характерные кормовые маневры – короткие полёты, прыжки, зависания в воздухе, во-вторых, с высокой концентрацией кормовых субстратов – дистальных

участков ветвей. Среди хвойных деревьев Европейской части России наиболее массовые – ель и сосна. У ели крона более объёмна, чем у сосны, и содержит большее количество ветвей на периферии кроны – необходимого кормового субстрата москвки. В то же время небольшая длина хвои ели (по сравнению с сосной) даёт больше пространства для маневров и позволяет без дополнительных усилий (трепещущий полёт) осматривать и добывать корм на концевых участках (Зацаринный 2005). По-видимому, выбор деревьев с определённой структурой кроны сказывается на характере биотопического распределения этого вида в таёжной зоне, где москвка предпочитает еловые и смешанные леса с преобладанием ели.

Буроголовая гаичка кормится на разных видах деревьев и разыскивает пищу в различных участках кроны и на стволе. Птица тщательно осматривает ветви, передвигаясь по ним небольшими прыжками. Гаичка обладает неспециализированным кормовым поведением, использует широкий спектр кормовых маневров и собирает корм в местах с невысокой концентрацией пищевых объектов или «добирает» пищу в тех местах, где её не обнаружили более специализированные виды: лазоревка и большая синица (в лиственных лесах) или хохлатая синица и москвка (в хвойных лесах). Гаичка использует различные по длине перемещения. В густых участках на периферии кроны она совершает небольшие прыжки и полёты. В более разреженных внутренних участках крон длина перемещений птицы возрастает, т.к. внутри кроны увеличивается и расстояние между ветвями. Во время охоты эта синица практически не останавливается для предварительного высматривания добычи (Шемякина и др. 2007; Зацаринный, Константинов 2008). Неспециализированные способы добывания пищи и широкий спектр обследуемых кормовых субстратов позволяет этому виду населять различные типы лесных стадий и образовывать смешанные стаи со многими другими видами птиц.

Желтоголовый королёк охотится преимущественно на хвойных деревьях. Как и москвка, ищет корм в периферических участках кроны, но часто обследует и средние участки. Осматривает густые участки с большим количеством тонких ветвей. Передвигается вдоль веточек и между ними короткими прыжками и полётами. Осмотрев одну группу ветвей, королёк продолжает поиски корма в другом густом участке. Он предпочитает средние и периферические участки, часто кормится в нижних частях кроны. Вероятно, это связано с особенностями архитектуры крон сосны и ели, у которых в нижних и средних периферических участках кроны формируются локальные участки с большим количеством тонких ветвей, где охотятся эти птицы.

Длиннохвостая синица ищет корм в основном в кронах лиственных деревьев. Птица постоянно перемещается короткими прыжками и

полётами между группами тонких ветвей (диаметром в среднем 0.2 см). Длиннохвостая синица, в отличие от лазоревки, кормится на самых тонких концевых ветвях. После осмотра одного дистального участка птица быстро перелетает на соседнюю тонкую ветвь. Охотится в густых участках кроны, где много тонких ветвей. Подобные сгущения формируются у молодых и средневозрастных мелколиственных деревьев и кустарников, но могут быть и внутри крон сосен, где мало хвои, но много тонких сухих ветвей. Использование длиннохвостой синицей и лазоревкой тонких ветвей разного диаметра приводит к расхождению этих птиц в разные типы лиственных лесов. Лазоревка тяготеет к широколиственным лесам (дубовым, ясеневым), а длиннохвостая синица – к мелколиственным (березнякам, ольшаникам, ивнякам).

Анализ имеющихся материалов показывает, что различия в пространственном распределении и кормовом поведении рассматриваемых синиц и сопутствующих им видов воробьиных птиц позволяют им в осенне-зимний период объединяться в смешанные стаи и кормиться в одних и тех же местообитаниях и даже на одних и тех деревьях, не мешая друг другу. Пространственное разделение видов, образующих смешанные стаи, может обеспечиваться различиями в выборе разных видов деревьев, высоты кормёжки, участка кроны или конкретного кормового субстрата.

Хорошо известно, что у изученных видов существуют определённые предпочтения в выборе того или иного типа леса. Соответственно, в каждом из них формируется различный состав смешанных кормящихся стай. Так, большая синица, лазоревка и длиннохвостая синица населяют преимущественно лиственные леса, тогда как хохлатая синица, московка и желтоголовый королёк – хвойные. В хвойно-лиственных лесах встречаются все перечисленные выше виды, где каждый из них отдаёт большее предпочтение либо хвойным, либо лиственным деревьям. Отдельно следует выделить буроголовую гаичку, которая населяет различные типы леса.

Исследуемые виды часто можно встретить кормящимися на одних и тех же деревьях. При этом они не мешают друг другу, так как используют для кормёжки разные участки кроны деревьев и кустарников, а также имеют определённые предпочтения в выборе кормовых субстратов (например, ветвей определенного порядка или диаметра). В процессе поиска и добывания пищи каждый вид реализует характерное для него кормовое поведение. Большая синица часто кормится в нижних и средних участках кроны, в которых ветви располагаются сравнительно разреженно. В поисках пищи она использует ветви разного диаметра, с которых склёвывает, реже извлекает добычу. Тонкие ветви посещает относительно редко. Внутри кроны большая синица перемещается длинными прыжками или полётами (рис. 9).

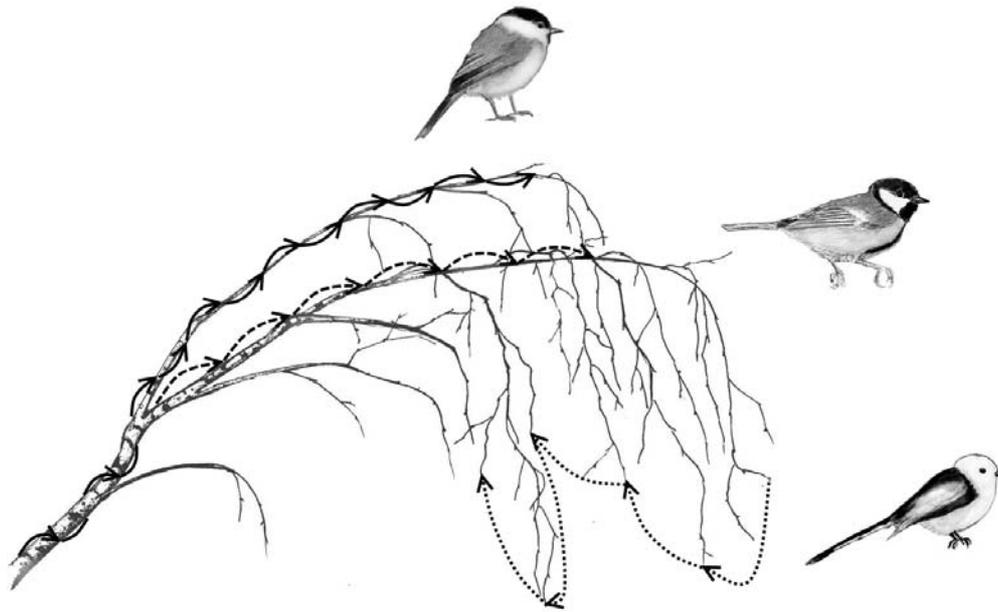


Рис. 9. Схематичное изображение кормового поведения буроголовой гаички, большой и длиннохвостой синиц в кроне лиственных деревьев.

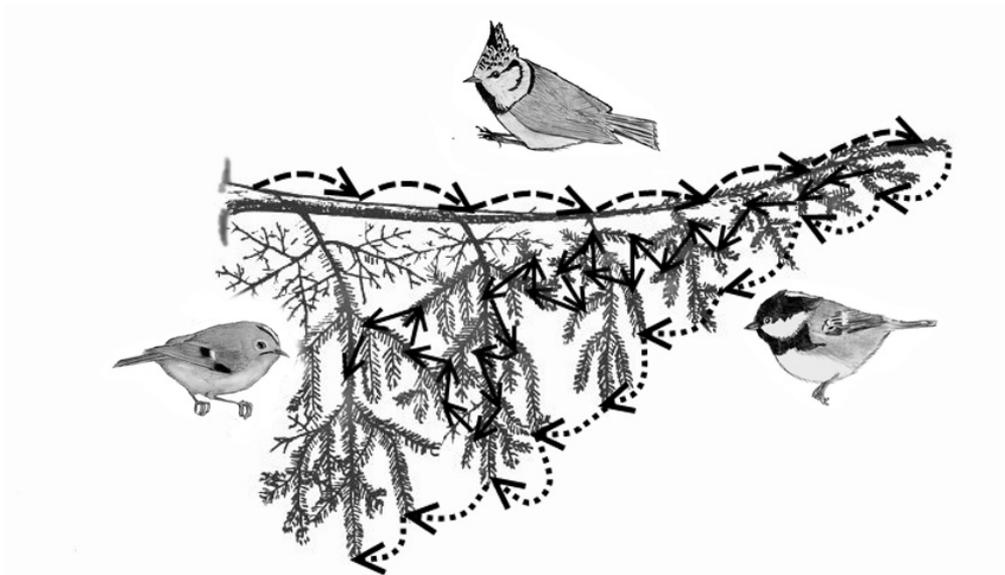


Рис. 10. Схематичное изображение кормового поведения хохлатой синицы, московки и желтоголового королька в кроне хвойных деревьев.

Хохлатая синица в качестве кормового субстрата часто использует горизонтально расположенные ветви разной толщины. Она сравнительно часто посещает тонкие ветви, однако редко обследует их концевые части. Кормясь, перемещается вдоль ветви короткими прыжками (рис. 10). Московка и королёк, в отличие от большой и хохлатой синиц, предпочитают искать пищу в периферических участках крон (рис. 10). Различия между этими двумя видами заключаются в том, что московка осматривает преимущественно тонкие концевые ветви, а королёк — загущенные участки. Московка перелетает или перепрыгивает от ветви

к ветви, периодически подвешиваясь, чтобы добыть пищевой объект, находящийся между хвоинками или почками на дистальных участках ветвей. У королька значительную часть перемещений составляют короткие прыжки между близкорасположенными ветвями и зависания у субстрата в трепещущем полёте (рис. 10).

Лазоревка и длиннохвостая синица, разыскивая корм, часто встречаются на периферии кроны. Однако, в отличие от московки и желтоголового королька, они предпочитают кормиться на листовенных деревьях, при этом длиннохвостая синица обычно кормится на более тонких концевых ветвях, чем лазоревка. В отличие от других видов, входящих в смешанные синичьи стаи, буроголовая гаичка демонстрирует меньшую избирательность в выборе биотопов и микростаций. Она отличается тем, что использует малоспециализированные методы кормодобывания и, тщательно осматривая субстраты, фактически добывает пищу там, где она недоступна другим видам синиц.

Полученные результаты показывают, что между видами имеются существенные различия в выборе мест кормёжки, способах поиска и добывания пищи. Таким образом эти птицы оказываются разделёнными в пространстве, что позволяет им кормиться совместно в составе одной смешанной стаи.

Литература

- Альба Л.Д. 1979. К динамике фауны и населения птиц пойменной дубравы в позднегнездовой период // *Эколого-фаунистическое исследование в нечернозёмной зоне РСФСР*. Саранск, 2.
- Ананьева С.И., Бабкина Н.Г., Бабушкин Г.М., Барановский А.В., Зацаринный И.В., Иванчев В.П., Лобов И.В., Марочкина Е.А., Митин Е.И., Сальников С.В., Фиолина Е.А., Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Чельцов Н.В., Шемякина О.А. 2008. *Птицы Рязанской Мещеры*. Рязань: 1-208.
- Ананьева С.И., Бабушкин Г.М., Зацаринный И.В. 2009. *Кадастр позвоночных животных национального парка «Мещерский»*. Рязань: 1-89.
- Бардин А.В. (1970) 2009. Территория обитания и структура синичьих стай // *Рус. орнитол. журн.* 18 (532): 2185-2188.
- Бардин А.В. 1975. *Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых синиц рода Parus (Paridae, Aves)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-24.
- Бардин А.В. 1982. Структура смешанных синичьих стай // *18-й Междунар. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стенд. сообщ.* М.: 126-127.
- Бардин А.В. 1983. Семейство Синицы – Paridae // *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана* / А.С.Мальчевский, Ю.Б.Пукинский. Л., 2: 269–299.
- Бардин А.В. (1986) 2011. Демография хохлатой синицы *Parus cristatus* в Псковской области // *Рус. орнитол. журн.* 20 (674): 1444-1457.
- Боголюбов А.С. 1988. Зависимость пространственной структуры и численности сообществ птиц от площади поверхности фитоэлементов в лесных биоценозах // *Экология* 5: 57-61.

- Боголюбов А.С. 1986. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмосковья // *Зоол. журн.* **65**, 11: 1664-1674.
- Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. 1987. Зимнее пространственное распределение воробьиных птиц по микро- и макроместообитаниям // *Экология* **3**: 53-57.
- Бышнёв И.И., Стаўроўскі Д.Д., Нікулік М.М., Ціначкін А.К. 1996. *Атлас наземных пазваночных: Бярэзінскі біясферны запаведнік*. Минск: 1-304.
- Вильбасте Х.Т. 1967. Плотность населения птиц в дубравах и осинниках Матсалуского государственного заповедника // *Тр. 5-й Прибалт. орнитол. конф.* Таллин: 82-88.
- Владышевский Д.В. 1980. *Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценологическое значение)*. Новосибирск: 1-264.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 1960. Летне-осеннее население птиц таёжных ландшафтов Вологодской области // *Орнитология* **3**: 131-137.
- Гавлюк Е.В. 1977. Экология хохлатой синицы *Parus cristatus* L. // *Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та им. В.В.Куйбышева* **199**: 19-24.
- Герке А.А. 1932. К биоценологии синичьих стай // *Зоол. журн.* **11**, 3/4: 90-119.
- Джиллер П. 1988. *Структура сообществ и экологическая ниша*. М.: 1-184.
- Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. 1995. Математическая модель описания кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* **115**, 1: 97-105.
- Дьяконова Т.П. 2000. Наблюдения за зимующими стаями ополовников *Aegithalos caudatus* в Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **9** (111): 3-18.
- Жуковский П.М. 1964. *Ботаника*. М: 1-668.
- Зацаринный И.В. 2005. Особенности кормового поведения московки (*Parus ater*, Paridae) в лесных биотопах Мещёрской низменности // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 47-61.
- Зацаринный И.В., Константинов В.М. 2008. Пространственные и трофические связи трёх видов синиц в плодовых садах центра Европейской части России // *Зоол. журн.* **87**, 5: 592-600.
- Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. 1993. *Орнитофауна Карелии*. Петрозаводск: 1-220.
- Ивантер Э.В. 1962. Птицы заповедника Кивач // *Орнитология* **5**: 68-85.
- Иноземцев А.А. 1960. Экология и лесозащитное значение хохлатой синицы в Московской области // *Орнитология* **3**: 146-160.
- Иноземцев А.А. 1961. Об экологии синицы-московки (*Parus ater ater* L.) // *Зоол. журн.* **40**, 12: 1862-1867.
- Иноземцев А.А. 1962. Материалы по экологии лазоревки и большой синицы в Московской области // *Орнитология* **4**: 103-116.
- Иноземцев А.А. 1962. Материалы по экологии синиц Московской области // *Учён. зап. Моск. пед. ин-та* **186**: 169-199.
- Иноземцев А.А. 1987. Динамика экологических ниш синиц и правило конкурентного исключения // *Экология* **5**: 49-56.
- Карелин Д.В., Поливанов В.М. 1992. Популяционная экология московки (*Parus ater michailowski*) на Северо-Западном Кавказе // *Зоол. журн.* **71**, 4: 60-74.
- Кирпичев С.П. 1959. Опыт количественного учёта зимующих птиц северо-восточного Забайкалья // *Орнитология* **2**: 188-191.
- Коровин В.А. 1995. Структура зимнего населения птиц южнотаёжных сосновых лесов Урала // *Сиб. экол. журн.* **2**: 129-136.

- Косенко С.М., Кайгородова Е.Ю. 2000. Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника «Брянский лес» // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **105**, 1: 21-25.
- Лазарева Н.С., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. 1988. Географическая изменчивость пространственных ниш видов синичьих стай зимой // *Экология* **4**: 34-38.
- Литвиненко Н.М., Шибаев Ю.В. 1971. К орнитофауне Судзухинского заповедника и долины реки Судзухе // *Экология и фауна птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 127-186.
- Лэк Д. 1957. *Численность животных и её регуляция в природе*. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., **2**: 1-504.
- Мельников Ю.И. 2003. К вопросу о зимнем населении птиц западного макросклона Байкальского хребта // *Рус. орнитол. журн.* **12** (246): 1387-1401.
- Морозов Н.С. 1987. Структура пространственных ниш большой синицы (*Parus major*), лазоревки (*P. caeruleus*) и обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris*) в дубраве московского парка зимой // *Зоол. журн.* **66**, 10: 1529-1539.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. 1989. *Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнезд и яиц*. Минск: 1-479.
- Пантелеев П.А. 1972. Материалы к количественной авифауне южной тайги Зауралья // *Орнитология* **10**: 374-377.
- Пианка Э. 1981. *Эволюционная экология*. М.: 1-400.
- Поливанов В.М. 1971. Некоторые вопросы осенне-зимней биологии синичьих стай // *Тр. заповедника «Кедровая падь»* **2**: 43-68.
- Прокофьева И.В. 2002. Особенности питания москочки *Parus ater* и желтоголового короля *Regulus regulus* в лесах Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **11** (197): 819-827.
- Прокофьева И.В. 2007. Состав корма птиц разных видов, входящих в одни и те же стаи // *Рус. орнитол. журн.* **16** (350): 398-402.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-462.
- Равкин Ю.С. 1972. К характеристике весеннего населения птиц северо-восточного Алтая // *Орнитология* **10**: 384-387.
- Резанов А.Г. 1996. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // *Рус. орнитол. журн.* **5**, 1/2: 53-63.
- Севастьянов Г.Н. (1961) 2003. Состав и станции синичьих стай // *Рус. орнитол. журн.* **12** (235): 1006-1007.
- Симкин Г.Н. 1990. *Певчие птицы*. М.: 1-400.
- Филонов К.П. 1974. Некоторые географические особенности структуры и сезонной динамики синичьих стай // *Орнитология* **11**: 311-316.
- Хлебосолов Е. И. 1993. Стереотип кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* **113**, 6: 717-730.
- Хлебосолов Е. И. 1999. *Экологические факторы видообразования у птиц*. М.: 1-284.
- Шемякина О.А., Марочкина Е.А., Зацаринный И.В., Чельцов Н.В. 2007. Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов си-

ниц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus* // *Рус. орнитол. журн.* **16** (362): 759-783.

- Alatalo R.V. 1980. Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in Northern Finland // *Oecologia* **2**: 190-196.
- Alatalo R.V. 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks // *Oikos* **37**, 3: 335-344.
- Alatalo R.V., Eriksson D., Gustafsson L., Larsson K. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence // *Ecology* **68**, 2: 284-290.
- Eckhardt R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains // *Ecol. Monographs* **49**: 129-149.
- Fitzpatrick J.W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // *Condor* **82**: 43-57.
- Fitzpatrick J.W. 1981. Search strategies of tyrant flycatchers // *Anim. Behav.* **29**: 810-821.
- Holmes R.T., Bonney R.E., Jr., Pacala S.W. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // *Ecology* **60**: 512-520.
- Morse D.H. 1978. Structure and foraging patterns of tits and associated species in an English woodland during the winter // *Ibis* **120**, 3: 298-312.
- Perrins C. 1979. *British Tits*. London: 1-304.
- Robinson S.K., Holmes R.T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // *Ecology* **63**: 1918-1931.
- Rolando A. 1983. Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy // *Monit. zool. ital.* **17**, 1: 1-18.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Science* **185**: 27-39.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **736**: 543-544

Интересная находка длинноносого крохала *Mergus serrator* на Сырдарье

В.М.Антипин

*Второе издание. Первая публикация в 1956**

До последнего времени считалось, что длинноносый, или средний крохаль *Mergus serrator* не бывает на пролёте в южной части Казахстана. Ю.А.Исаков и Е.С.Птушенко (1952), приводя данные о пролёте этой утки, сообщают, что «...по Сырдарье, Или, Тургаю и через сибирские степи пролёта этого крохала не бывает». За последние годы я несколько раз наблюдал длинноносого крохала на озере Базар-Куль в

* Антипин В.М. 1956. Интересная находка // *Охота и охот. хоз-во* 1: 62.

окрестностях города Кызыл-Орды. Они держались парочками. В этом году 30 октября я добыл здесь самку крохали. У добытого экземпляра пищевод и глотка были наполнены мальками сазана *Cyprinus carpio* длиной 5-6 см. По сообщению Е.Ф.Савинова (1955), длинноносый крохаль найден на гнездовье на озере Балхаш. Приведённые данные расширяют к югу гнездовой ареал этой утки и указывают о пролёте в тех местах, где её ранее не наблюдали.

Литература

- Исаков Ю.А., Птушенко Е.С. 1952. Отряд Гусеобразные // *Птицы Советского Союза*. М., 4: 479-488.
- Савинов Е.Ф. (1955) 2005. О гнездовании длинноносого крохали *Mergus serrator* на озере Балхаш // *Рус. орнитол. журн.* 14 (286): 378-379.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 736: 544-546

О перелётах саксаульного воробья *Passer ammodendri*

Е.П.Спангенберг

*Второе издание. Первая публикация в 1959**

Принято считать, что саксаульные воробьи *Passer ammodendri* в пределах нашей страны ведут оседлый образ жизни, предпринимая с наступлением холодного времени года кочёвки в поисках пищи. Как предполагалось, эти кочёвки бывают невелики и носят местный характер. Так, близ северо-восточной окраины пустыни Кызыл-Кум саксаульные воробьи, гнездящиеся в саксаульниках, в ноябре образуют крупные стаи, которые перемещаются в тугайные заросли по берегам Сыр-Дарьи. Здесь они держатся всю зиму, явно тяготея к аулам и более крупным населённым пунктам.

С другой стороны, отмечались редкие случаи, когда саксаульные воробьи были встречены и добывались осенью и незадолго до начала размножения более или менее далеко за пределами гнездового ареала. Так, самка этого вида была добыта 17 октября в дельте Аму-Дарьи, две других самки и самец добыты из различных стаяк 15 и 17 апреля 1950 в Тигровой балке, в низовьях реки Вахш в юго-западном Таджикистане

* Спангенберг Е.П. 1959. О перелётах саксаульного воробья (*Passer ammodendri* Gould) // *Миграции животных* 1: 147-148.

(Попов 1950). Эти встречи птиц до настоящего времени рассматривали как случайные залёты во время кочёвок.

В октябре 1956 года я наблюдал саксаульных воробьёв в юго-восточной части озера Иссык-Куль (ближайшее место гнездовья – долина реки Или). Сделанные наблюдения позволяют мне несколько иначе расценивать факты появления этих птиц далеко за пределами гнездового ареала.

Саксаульные воробьи 17 и 18 октября встречены мной в пустынных горах Орогчор в 20 км к северу от села Покровка. Одна стая отмечена летящей на большой высоте. Видимо, она пересекла восточную окраину озера Иссык-Куль и, достигнув суши, опустилась на глинистые обрывы. Птицы отдыхали недолго и вскоре улетели в юго-западном направлении.

На другой день в тех же пустынных горах я обнаружил новую стаю, в которой насчитывалось не менее 200 особей. Стая кормилась на земле среди скудной сухой травы совместно с монгольскими пустынными снегирями *Bucanetes mongolicus*. Потревоженные мною саксаульные воробьи поднялись высоко в воздух и улетели прямо на юг.

В обоих случаях они вели себя, как настоящие пролётные птицы и, как мне кажется, опускались на склоны пустынных глинистых гор. Наконец, 19 октября я встретил несколько небольших стаяк саксаульных воробьёв на косе Кара-Булун. Они держались на границе пустынных гор и обширных зарослей облепихи и кормились на земле небольших полянок. Необходимо отметить, что во всех случаях саксаульные воробьи вели себя до крайности осторожно, не подпускали на верный выстрел, и мне удалось добыть только один экземпляр. Он оказался молодым самцом. Сопоставляя свои наблюдения и наблюдения Корелова (Шнитников 1949), который отмечает, что численность саксаульных воробьёв, гнездящихся в долине Или, убывает с наступлением зимы, я прихожу к следующему выводу.

Часть той или иной популяции саксаульных воробьёв (вероятно, старые особи) живёт оседло, совершая кормовые кочёвки местного характера. Другая часть птиц (по-видимому, молодые данного года) предпринимает далёкие перемещения, не считаясь, что на их пути встречаются не свойственные им станции и, в частности, такие высокие хребты, как Кунгей Алатау. Судя по встречам в Киргизии и Таджикистане, можно предполагать, что птицы летят в южном направлении. Где стаи проводят зиму, пока остаётся не выясненным. Это, вероятно, связано с крайней осторожностью птиц в зимний период и трудностью их добывания. В зиму 1955/56 года они мне не попадались ни на южном, ни на северном берегах озера Иссык-Куль.

Поведение саксаульных воробьёв в этом отношении – не исключение среди наших пернатых; оно имеет много общего с поведением

серых ворон *Corvus cornix*. Часть ворон ведёт настоящий оседлый образ жизни, другие уже в сентябре пересекают полупустыни и пустыни и в первой декаде октября появляются на юге Средней Азии, а в том числе и на Иссык-Куле, где многие из них проводят зиму.

Следует подчеркнуть, что до настоящего времени саксаульные воробьи никем не были обнаружены не только в котловине Иссык-Куля, но и вообще на территории Киргизской ССР.

Литература

Попов А.В. 1950. О саксаульном воробье в Таджикистане // *Сообщ. Тадж. фил. АН СССР* 28: 11-12.

Шнитников В.А. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 736: 546-547

Связь линьки крыла с особенностями полёта у некоторых голенастых

Н.В.Кокшайский

*Второе издание. Первая публикация в 1959**

Маховые перья составляют важнейшую часть летательного аппарата птицы, поэтому различия в смене этих перьев у отдельных видов естественно связать прежде всего с особенностями их лётных качеств и неодинаковой интенсивностью использования летательного аппарата в разные сезоны. Особенности линьки крыла, которые удалось изучить у двух видов ибисов и семи видов цапель, показывают, что между отдельными видами в каждом из этих семейств существуют значительные различия.

Основные различия лётных качеств у отдельных видов ибисов, цапель обуславливаются в первую очередь их неодинаковыми общими размерами и наиболее ярко проявляются в том, что более крупные птицы в обоих семействах имеют относительно меньший «запас» летательной поверхности (что выражается в большей величине их весовых нагрузок) и менее активный полёт (более редкие взмахи с относительно меньшей амплитудой), т.е. их «резервы» в отношении полёта более ограничены, чем у видов, меньших по общим размерам.

* Кокшайский Н.В. 1959. Связь линьки крыла с особенностями полёта у некоторых голенастых // *2-я Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл.* М., 1: 34-35.

Указанные различия определяют несходство в соотношениях линьки крыла с другими периодическими явлениями и неодинаковый ход процесса линьки у ряда видов (иногда систематически очень близких) в обоих семействах. У мелких представителей ибисов и цапель (каравайка *Plegadis falcinellus* и малая белая цапля *Egretta garzetta*) линька крыла начинается в весьма напряжённый период – во время выкармливания птенцов, тогда как у более крупных птиц: колпицы *Platalea leucorodia*, серой *Ardea cinerea*, рыжей *Ardea purpurea* и большой белой *Casmerodius albus* цапель, имеющих меньшие «резервы» (в частности, летательной поверхности), – линька маховых откладывается до окончания гнездования.

У кваквы *Nycticorax nycticorax* и жёлтой цапли *Ardeola ralloides* линька крыла не начинается до отлёта, хотя по величинам нагрузок они близки к малой белой цапле. Здесь начало линьки лимитируется миграционной фазой, так как кваква и жёлтая цапля улетают значительно раньше малой белой цапли, успевающей сменить маховые до отлёта на зимовку.

Для мелких видов в обоих семействах (каравайка, малая белая цапля) характерна центробежная последовательность смены маховых; у крупных цапель в большей или меньшей степени развита полицентрия, сильнее выраженная у форм с более высокой нагрузкой (минимально – у рыжей, максимально – у большой белой цапли).

Полицентрическая смена маховых позволяет формировать процесс без существенного сокращения площади несущей поверхности, так как используются перекрывающиеся участки смежных перьев. Обычно у крупных цапель сменяется не весь набор маховых; при полицентрической линьке старые перья распределяются в крыле равномернее, что меньше нарушает структуру его поверхности.

У выпи *Botaurus stellaris*, в связи с высокими защитными свойствами обитаемых ею станций, линька маховых протекает интенсивно: перья сменяются значительными группами сразу без строгой последовательности.

Из сказанного следует, что закономерности линьки крыла у рассмотренных птиц имеют ярко выраженный адаптивный характер и не могут считаться важным таксономическим признаком.

