

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2013
XXII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
227
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том ХХІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2013 № 927

СОДЕРЖАНИЕ

- 2751-2770 Значение исследований по демографии
гусеобразных для общей демографии животных.
В. Г. ВЫСОЦКИЙ
- 2770-2777 О птицах острова Кярпясенсаари
в Ладожских шхерах. Е. А. СОРИНА
- 2778-2782 Яков Александрович Слащёв-Крымский
(1886-1929) – боевой генерал и птицелюб.
Е. Э. ШЕРГАЛИН
- 2783-2784 Формы репродуктивного поведения
обыкновенного зимородка *Alcedo atthis*.
Ю. В. КОТЮКОВ
- 2784-2787 Гнездование сапсана *Falco peregrinus* в бассейне
Большой Роговой (юг Большеземельской тундры).
Р. Н. ВОРОНИН
- 2787 Лебедь-кликун *Cygnus cygnus*
в Павлодарской области в 1970-1980 годах.
А. О. СОЛОМАТИН
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X X I I
E x p r e s s - i s s u e

2013 № 927

CONTENTS

- 2751-2770 Importance of demographical studies of waterfowl
for the general problems of animal demography.
V . G . V Y S O T S K Y
- 2770-2777 On the birds of Kärpäsensaari in Ladoga Skerries.
E . A . S O R I N A
- 2778-2782 Yakov Alexandrovich Slashchev (1886–1929) –
a fighting general and bird lover.
E . E . S H E R G A L I N
- 2783-2784 Forms of mating in the common kingfisher
Alcedo atthis. Y u . V . K O T Y U K O V
- 2784-2787 Breeding of the peregrine falcon *Falco peregrinus*
in the Bolshaya Rogovaya Basin (south of the
Bolshezemelskaya tundra). R . L . V O R O N I N
- 2787 The whooper swan *Cygnus cygnus* in the Pavlodar
Oblast in 1970-1980. A . O . S O L O M A T I N
-

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

Значение исследований по демографии гусеобразных для общей демографии животных

В.Г.Высоцкий

*Второе издание. Первая публикация в 2008**

Термин «демография» в соответствии со своим происхождением означает перепись народонаселения. Несмотря на нелогичность и семантическое несоответствие, такие словосочетания как «демография животных», «демография птиц», «демография растений» и т.п. прочно вошли в научную литературу. В современном значении под демографией животных понимается статистическое изучение природных популяций с целью получения показателей, так или иначе отражающих численность и её изменения. В практических исследованиях, в отличие от теоретических построений, под популяцией понимают население животных одного и того же вида, обитающих на некоторой конкретной территории в определённый момент времени. Границы такой территории (участка исследования) проводятся, как правило, весьма произвольно и в каждом конкретном случае зависят от целей и задач исследования, физической возможности выполнения работ, удобства и других субъективных причин. В некоторых случаях границы исследуемого участка (популяции) совпадают с естественными границами местообитаний. Высокоподвижные животные (например, птицы) могут свободно пересекать условные границы изучаемых популяций, что создаёт дополнительные трудности для демографических исследований. В большинстве практических орнитологических работ размеры изучаемых популяций очень малы, если их мыслить в географическом масштабе или соотносить с ареалом вида. Строго говоря, демографические показатели могут вычисляться именно для той популяции, которую изучают. Гораздо реже некоторые показатели могут быть определены для регионального уровня.

Численность животных (в абсолютном или относительном выражении) в определённый момент времени является наиболее фундаментальным популяционным показателем. Существует всего четыре процесса, приводящие к изменению во времени численности открытой природной популяции. Это процессы **гибели, размножения, эмиграции и иммиграции**, которые являются предметом изучения в демографии животных. Часто демография животных ошибочно сводится

* Высоцкий В.Г. 2008. Значение исследований по демографии гусеобразных для общей демографии животных // *Казарка* 11, 2: 13-36.

только к двум процессам: гибели и размножения. У таких подвижных животных, как птицы, эмиграция и иммиграция могут иметь решающее значение для изменения численности и качественного состава небольших популяций. Эмиграция и иммиграция – результат явления дисперсии, которое свойственно всем животным.

Изменения численности популяции во времени можно выразить с помощью простого балансового уравнения (Williams *et al.* 2002), содержащего прибыль и убыль населения:

$$N_{i+1} = N_i - D_i - E_i + B_i + I_i,$$

где N_{i+1} – абсолютная (в особях) численность популяции в момент времени $(i + 1)$; N_i – численность в предыдущий момент времени (i) ; D_i – число особей, умерших за время от (i) до $(i + 1)$; E_i – число особей, эмигрировавших из популяции за время от (i) до $(i + 1)$; B_i – число особей, родившихся в популяции за время от (i) до $(i + 1)$; I_i – число прибывших в популяцию иммигрантов за время от (i) до $(i + 1)$. Для позвоночных животных чаще всего за промежуток времени принимают один год, хотя может быть взята любая другая единица времени. Для изолированных популяций географического масштаба, или в тех случаях, когда процессами эмиграции и иммиграции можно пренебречь, динамика численности определяется процессами гибели и размножения (Siriwardena *et al.* 1999; Williams *et al.* 2002). Подчеркнём, что для маленьких изучаемых популяций птиц такое упрощение нереалистично.

По чисто методическим причинам практически всегда в природных популяциях оказывается невозможным проследить судьбу каждой особи. Соответственно, невозможно прямым способом подсчитать величины D_i , E_i , B_i , I_i . В большинстве случаев в природе для высокоподвижных животных практически невозможно отличить иммигранта от родившийся в популяции особи, а эмигрантов не удаётся отличить от погибших особей. Разными авторами были разработаны специальные модели для оценивания демографических параметров, которые отражают слагаемые из указанного уравнения или комбинации этих слагаемых (Cormack 1964, 1968; Jolly 1965, 1982; Seber 1965, 1970; Brownie *et al.* 1978, 1985; Pollock 1982; Burnham *et al.* 1987; Pollock *et al.* 1990; Lebreton *et al.* 1992; Pradel 1996; Schwarz, Arnason 1996; White, Burnham 1999; Nichols *et al.* 2000; Nichols, Hines 2002; Cooch, White 2005; и др.). Демографические параметры широко применяются в самых разных областях экологии и смежных дисциплин (как чисто теоретических, так и практических), часто используются для мониторинга природных популяций. В исследованиях высокого уровня через демографические параметры проверяются сложные гипотезы, выясняются причины изменения численности и ответственные за это факторы.

Существенно, что исторически разработкой демографических методов занимаются математики и профессиональные статистики, специа-

лизирующиеся в области популяционной экологии. Соответственно, указанные методы являются хорошо обоснованными теоретически. Современные демографические модели базируются на ясно сформулированных предпосылках, которые реалистичны именно с точки зрения биолога. Модели адаптированы для анализа самых разнообразных полевых экспериментов по мечению и повторной регистрации животных из различных систематических групп. Фактически, в наше время демография животных является быстро развивающимся специализированным разделом математической статистики. С.Баклэнд с соавторами (Buckland *et al.* 2000), К.Шварц и Дж.Себер (Schwarz, Seber 1999) описывают наиболее важные результаты и современные направления развития демографии животных. Большинство теоретических разработок и практических приложений выполнены в Северной Америке. Среди позвоночных наибольшее число демографических исследований выполнено на птицах. На гусеобразных Anseriformes собран максимальный по объёму многолетний и наиболее качественный исходный материал, выполнены самые сложные демографические исследования и получены наиболее надёжные выводы.

Материал и методы демографических исследований

Рассмотрим часто применяемые в современных демографических исследованиях животных параметры и практические методы их получения. Особое внимание будет уделено приложениям для гусеобразных птиц.

Популяционный рост λ_i в принципе определяется как отношение численности животных в последующий момент времени ($i + 1$) к численности в предыдущий момент времени (i):

$$\lambda_i = \frac{N_{i+1}}{N_i}.$$

Оценка популяционного роста позволяет ответить на вопросы: увеличивалась, уменьшалась или была постоянной численность популяции за некоторый промежуток времени. На практике определение численности животных в природе с приемлемой точностью является очень сложной задачей. Поэтому были разработаны способы вычисления λ_i непрямым путём, без вычисления численности (Nichols *et al.* 2000; Nichols, Hines 2002; Pradel 1996).

Смертность (mortality rate) обозначается как M_i и в принципе определяется отношением

$$M_i = \frac{D_i}{N_i},$$

то есть это пропорция погибших животных за единицу времени от (i) до ($i + 1$) от числа имевшихся N_i в момент времени (i). Здесь и далее индекс i означает, что параметр вычисляется для промежутка времени

между (i) и ($i + 1$). Говоря иначе, смертность – это вероятность того, что животное погибнет за определённый промежуток времени. Для природных популяций оказывается невозможным вычислить смертность через отношение численности в конечный и начальный моменты рассматриваемого промежутка времени, так как практически нельзя подсчитать количество особей в числителе и знаменателе. Оценивание смертности производится посредством специальных демографических моделей по выборке из индивидуально меченых особей, часть из которых нашли погибшими. Чаще всего вычисляется годовая смертность (annual mortality rate).

Выживаемость существует в двух формах, отличающихся по своему смыслу и содержанию. **Выживаемость** (survival rate) обозначается как S_i и в принципе равна отношению

$$S_i = \frac{N_i - D_i}{N_i},$$

т.е. это пропорция оставшихся в живых особей в момент времени ($i + 1$) от числа имевшихся N_i в момент времени (i). Иначе, это вероятность того, что особь проживёт единицу времени. За эту единицу времени часть выживших особей может эмигрировать из популяции. Иногда в терминологии подчёркивается, что речь идёт именно об истинной (физической) выживаемости (true survival rate). Оценивание выживаемости, чаще всего годовой (annual survival rate), производится по демографическим моделям типа Брауни (Brownie *et al.* 1978, 1985; Seber 1970; White, Burnham 1999; Cooch, White 2005; и др.). Смертность и истинная выживаемость находятся в простом соотношении:

$$M_i = 1 - S_i$$

и вычисляются, как правило, для популяций регионального масштаба.

В популяционных исследованиях чаще приходится иметь дело с другой формой выживаемости, которая в англоязычной литературе обозначается символами φ или *Phi* и фигурирует под несколькими названиями: local survival rate, area-specific survival rate, site-specific survival rate, patch-specific survival rate, minimal survival rate, apparent survival rate, current survival rate. В принципе

$$\varphi_i = \frac{N_i - D_i - E_i}{N_i},$$

т.е. пропорция имеющих в наличии в популяции особей в момент времени ($i + 1$) и числа имевшихся N_i в момент времени (i). Говоря иначе, это вероятность того, что особь сохранится в популяции через единицу времени (т.е. не погибнет и не эмигрирует). В отечественной орнитологической литературе выживаемость в форме φ_i получила название **сохраняемость** (Высоцкий и др. 1988; Бардин 1990). Термин был введён для того, чтобы подчеркнуть принципиальное отличие от истинной выживаемости. Строго говоря, сохраняемость имеет смысл

только для конкретной популяции (участка исследования), тогда как истинная выживаемость характеризует население достаточно большого региона. Сохраняемость зависит сложным образом как от формы и размеров исследуемой популяции, так и от подвижности животных, обуславливающей процесс эмиграции. Соответственно, в отличие от истинной выживаемости, сохраняемость зависит от отношения животных к изучаемой территории. Оценивание сохраняемости производится по демографическим моделям на основании многократного повторного отлова индивидуально меченых особей (Cormack 1964, 1968; Jolly 1965, 1982; Seber 1965; Burnham *et al.* 1987; Pollock *et al.* 1990; Lebreton *et al.* 1992). Величина $(1 - \varphi_i)$ характеризует убыль населения, т.е. вероятность того, что животное выйдет из состава популяции по причине гибели или необратимой эмиграции.

Истинная выживаемость и сохраняемость находятся в известном соотношении. Самоочевидно, что для того, чтобы животное снова оказалось в популяции через некоторую единицу времени, необходимо, во-первых, физически выжить за эту единицу времени (вероятность такого события равна S_i). Во-вторых, проявить «верность» популяции, т.е. не покинуть её (в случае строго оседлых видов) или возвратиться в популяцию (для совершающих миграции животных). Обозначим показатель «верности» символом F_i (fidelity rate, site fidelity, иногда homing rate). Это вероятность того, что выжившая особь через единицу времени останется в пределах популяции (или вернётся в популяцию), то есть не эмигрирует. Соответственно, вероятность того, что оставшийся в живых индивидум окажется вне популяции (эмигрирует) будет равна $(1 - F_i)$. Сохраняемость есть произведение вероятностей того, что особь выживет и проявит «верность» популяции:

$$\varphi_i = S_i \times F_i.$$

Если сильно выражен процесс эмиграции, то φ_i будет гораздо меньше, чем S_i . Для высокоподвижных животных (например, размножающихся популяций перелётных птиц) следует ожидать заметного расхождения между φ_i и S_i . Для малоподвижных животных и изолированных популяций φ_i и S_i будут почти совпадать (при $F_i \approx 1$). Говоря иначе, территориальное поведение может оказывать значительное влияние на значение φ_i . Вычисление параметра F_i возможно в сравнительно немногочисленных исследованиях при комбинировании двух разных типов исходных данных. Непонимание различий между истинной выживаемостью и сохраняемостью является серьёзной методологической ошибкой в популяционных исследованиях.

Возможность оценивания тех или иных демографических параметров для природных популяций критическим образом зависит от типа исходных данных. Целесообразно выделить три типа исходных данных. Кроме того, существуют очень разнообразные методы проведения

учётов птиц (см. обзор: Gregory *et al.* 2004), позволяющие получать оценки относительной численности. Собственно демографические методы гораздо сложнее учётов, основаны на индивидуальном распознавании меченых особей, дают наиболее точные значения абсолютной численности и позволяют вычислять ряд других параметров.

Кратко остановимся на современном и наиболее хорошо обоснованном (Buckland *et al.* 1993, 2004) методе проведения учётов (distance sampling). Исходными данными является количество учтённых объектов и расстояния до них. Обязательно измеряется расстояние по перпендикуляру от каждого объекта до прямой, по которой движется учётчик (для линейных трансектов). Или измеряется расстояние от учётчика до объекта и азимут (при точечных учётах). Далее определяется зависимость вероятности обнаружения объекта от расстояния до него и вычисляется количество объектов на единицу площади (плотность). Интересно заметить, что одним из первых примеров приложения указанной техники было определение плотности утиных гнёзд (Burnham *et al.* 1980).

Мечение – повторный отлов (I тип данных) в англоязычной литературе известен под названием capture-recapture и является распространённым способом проведения полевых орнитологических работ. Обычно изучают одну популяцию (участок исследования, пробную площадку, экспериментальный участок и т.п.), границы которой, как правило, выбираются произвольно и должны выдерживаться неизменными. В сложных исследованиях одновременно работают с несколькими популяциями. В течение некоторого промежутка времени (сессии отлова) в популяции производится отлов особей, мечение и выпуск их обратно. Каждая пойманная особь получает индивидуальную метку (например, кольцо) или регистрируется уже имеющаяся метка. Обязательно чередование сессии отловов с периодами, когда отловы не проводятся. Длительность сессии должна быть значительно меньше промежутка времени между сессиями. Сессии проводятся многократно, желательно через равные промежутки времени. Для орнитологии типичны многолетние исследования с проведением сессии отлова один раз в году, например, в период размножения. Техника отлова должна быть такой, чтобы за время одной и той же сессии каждая особь из одной и той же половозрастной группы имела одинаковые шансы быть пойманной. Особи из разных половозрастных групп могут иметь существенно неодинаковую вероятность отлова в пределах одной и той же сессии. В разные сессии может быть разной вероятность поимки особей из одной и той же половозрастной группы. Практически невозможно поймать всех особей в популяции, соответственно, регистрация меченых и немеченых особей является неполной. Исходным материалом для анализа является совокупность индивидуальных историй отловов

меченых особей. В индивидуальной истории фиксируется: была или не была поймана данная особь для каждой сессии отлова.

Для анализа рассмотренного типа данных созданы хорошо теоретически обоснованные стохастические модели (Cormack 1964, 1968; Jolly 1965, 1982; Pollock 1982; Burnham *et al.* 1987; Pollock *et al.* 1990; Lebreton *et al.* 1992; Pradel 1996; Schwarz, Arnason 1996; Nichols *et al.* 2000; Nichols, Hines 2002; Cooch, White 2005; и др.), известные теперь под именами первоначальных разработчиков (Cormack-Jolly-Seber или просто Jolly-Seber models, сокращённо CJS или JS models). Имеется много модификаций этих моделей (Williams *et al.* 2002). В зависимости от структуры исходных данных, по моделям можно оценить сохраняемость ϕ_i , вероятность поймать присутствующее в популяции животное p_i , абсолютную численность популяции N_i и некоторые её составляющие, популяционный рост λ_i , вероятность перемещения особи из одной популяции в другую. Вычислить истинную выживаемость S_i по этим моделям невозможно, так как невозможно отличить гибель животного от необратимой эмиграции. Подчеркнём, что определение абсолютной численности популяции по моделям Джолли-Себера является самым точным (но и наиболее трудоёмким) из всех существующих способов (Высоцкий 2001).

Регистрация погибших меченых животных (II тип данных) в английской литературе часто встречается под названиями dead recovery, ring recovery. При первичной регистрации производится индивидуальное мечение по возможности большого числа птиц, во второй раз регистрируются погибшие по разным причинам меченые особи. Погибшие особи составляют малую долю от первично помеченных. Оба случая регистрации, как правило, разобщены пространственно. Первичное мечение обычно проводится раз в году по возможности в сжатые сроки в одном или нескольких местах (в масштабах региона, страны и т.п.). Сообщения о метках с погибших по разным причинам особей поступают в центры кольцевания через разных людей и в принципе из любого места, где птицы могут оказаться (с мест зимовок, с трассы пролёта, из гнездовой части ареала). Накопление данных длится годами. Исходным материалом для анализа является количество первично помеченных в каждом году птиц и число найденных впоследствии погибших особей (с датами гибели), о которых сообщили в центры кольцевания. По моделям типа Брауни (Brownie *et al.* 1985; Cooch, White 2005) оценивают выживаемость S_i и относительную частоту возврата меток (recovery или reporting rate), которая существует в двух формах (Seber 1970; White, Burnham 1999). Среднее значение выживаемости используется для расчёта средней ожидаемой продолжительности жизни (после момента мечения). В оригинальных моделях Брауни (Brownie *et al.* 1978, 1985) частота возврата колец f_i от убитых

охотниками особой служит относительным показателем интенсивности промыслового изъятия. Используя f_i , можно сравнивать подверженность прессу охоты разных половых и возрастных групп птиц. Обычно молодые особи промысловых видов птиц более уязвимы для охоты, чем взрослые (Williams *et al.* 2002), то есть молодых птиц в добыче будет непропорционально больше, чем имеется в природе. Соответственно, взятое из охотничьей статистики простое соотношение добытых взрослых и молодых птиц не будет правильно отражать возрастную структуру популяции.

Далеко не все кольца от убитых птиц возвращаются охотниками в центры кольцевания, из-за чего невозможно определить пропорцию и количество добытых птиц от числа живущих в природе. На крякве *Anas platyrhynchos* был разработан метод, позволяющий добиться от североамериканских охотников практически полного возврата колец от убитых ими птиц. Непосредственно перед сезоном охоты производится мечение разных особей двумя типами колец (Nichols *et al.* 1991). Стандартные кольца образуют контрольную группу, в экспериментальную группу входят кольца с надписью, согласно которой за возвращение такого кольца будет выплачено денежное вознаграждение. Размер вознаграждения устанавливается таким образом, что охотники начинают возвращать почти 100% колец из экспериментальной группы (Nichols *et al.* 1991). После этого рассчитывается пропорция добываемых птиц (harvest rate), исходя из количества помеченных экспериментальными кольцами. Сравнение возврата колец из экспериментальной и контрольной групп позволяет определить долю колец, которую охотники не возвращают от добытых ими окольцованных птиц. Если имеются дополнительные сведения по численности для соответствующего региона, тогда через harvest rate оценивается количество добытых птиц. Существуют усложнённые схемы анализа данных с использованием выплаты вознаграждения за возвращённые кольца (Williams *et al.* 2002).

Разработаны модели, в которых используется информация о географическом распределении находок колец от добытых птиц (Schwarz *et al.* 1988, 1993). Эти модели являются эффективным методом изучения миграций и применялись, в первую очередь, для гусеобразных.

Следует подчеркнуть, что модели Брауни (Brownie *et al.* 1978, 1985) изначально были созданы для анализа возвратов колец от разных видов гусеобразных. Возникновение этих моделей было обусловлено, в первую очередь, необходимостью оценки состояния и управления популяциями охотничье-промысловых птиц. До изобретения моделей Брауни для вычисления смертности обычно пользовались методом демографических таблиц (life tables). Именно на материале кольцевания разных видов уток было показано, что метод демографических таблиц даёт в принципе неверные результаты, так как основан на нереали-

стичных изначальных предпосылках. Для этого использовались 45 наборов данных кольцевания североамериканских видов уток разных возрастно-половых групп из разных мест и временных периодов (Burnham, Anderson 1979). В современных исследованиях использовать метод демографических таблиц (в том числе метод Лэка) настоятельно не рекомендуется (Lebreton 2001; Williams *et al.* 2002).

Полная регистрация как живых, так и мёртвых особей (III тип данных) возможна для помеченных радиопередатчиками птиц, для сравнительно коротких периодов времени и небольшой территории. Через определённые промежутки времени (ежедневно, раз в неделю и т.п.) по радиосигналу определяют, жива или мертва каждая особь. По таким данным вычисляют выживаемость птиц за небольшой временной период. Много работ выполнено на утках, для которых вычислялась смертность в первые дни или недели жизни. Визуальные метки иногда могут заменить радиопередатчики. В качестве примера можно привести экспериментальное исследование, в котором сравнивалась выживаемость утят кряквы в зависимости от количества пищи (Gunnarsson *et al.* 2005).

Для анализа разных типов данных существует множество компьютерных программ, обзор которых и ссылки на интернет-ресурсы даёт Уильямс с соавторами (Williams *et al.* 2002). Одной из наиболее универсальных является программа MARK (Cooch, White 2005; White, Burnham 1999). С помощью этих программ исследователь может конструировать практически любое необходимое число моделей для вычисления разнообразных демографических параметров в разных формах. Существенно, что демографические параметры вычисляются со своими стандартными ошибками (*SE*). Стандартные ошибки являются мерой точности оценённых значений параметров и позволяют проводить на строгом уровне их статистические сравнения.

Не всегда рассмотренные типы данных используют в чистом виде, в сложных исследованиях одновременно получают и совместно анализируют комбинации данных (часто это данные I и III, I и II типов). Совместный анализ данных разных типов позволяет получить наиболее «сильные» результаты, что в полной мере реализовано на различных видах гусеобразных. Существуют два подхода к совместному моделированию данных I и II типов (Burnham 1993; Barker 1997), которые включены в программу MARK (White, Burnham 1999). Разработана методология совместного анализа учётных материалов с данными I и II типов (Besbeas *et al.* 2002).

Серьёзные методологические проблемы в демографии животных возникают из-за свойств самих индивидуальных меток. Разные типы индивидуальных меток имеют, во-первых, неодинаковую или недостаточную надёжность и долговечность, во-вторых, могут оказывать нега-

тивное влияние на меченых особей. Эти проблемы рассматривались для разных систематических групп животных и детально исследовались на гусеобразных. Птицы могут индивидуальные метки частично терять, что существенно искажает результаты демографического анализа. Разработана сложная модель, позволяющая совместно анализировать разные типы данных с учётом частичной потери меток (Conn *et al.* 2004), которая применялась на белых гусах *Chen caerulescens*. Разными авторами было показано, что ошейниковые метки могут снижать выживаемость и репродуктивный успех у некоторых видов гусей и казарок. Краткий обзор данной проблемы и детальное исследование влияния ошейниковых меток на выживаемость и репродуктивный успех белых гусей содержится в статье Е.Рида с соавторами (Reed *et al.* 2005).

В орнитологии особое внимание уделяется разработке **методов анализа выживаемости гнёзд**. Один из продвинутых вариантов этих методов разработан на гусах (Manly, Schmutz 2001).

Современное демографическое исследование состоит из нескольких этапов, которые в сильно упрощённом виде приводятся ниже. Во-первых, это сбор первичного материала, который может быть как тщательно спланированным процессом, так и пассивным долговременным накоплением данных. Для орнитологии типично массовое кольцевание с последующей регистрацией погибших особей или повторным отловом живых птиц. Во-вторых, необходимо создать исходный набор демографических моделей (от нескольких штук до нескольких десятков или сотен), в которые включаются или не включаются интересующие исследователя факторы (Lebreton *et al.* 1992; Burnham, Anderson 2002). Формулирование моделей является логически наиболее важной и ответственной частью исследования. Здесь в полной мере проявляется искусство выдвижения содержательных гипотез об изучаемом явлении. Исходный набор моделей должен быть сформулирован до начала проведения исследований, или, по крайней мере, до начала анализа полученных материалов. Например, выживаемость может моделироваться как зависящая или не зависящая от пола, возраста, времени (года исследования), региона, особенностей окружающей среды, индивидуальных показателей особи и различных комбинаций указанных факторов с учётом взаимодействия между ними. Говоря иначе, созданные модели выступают в роли конкурирующих гипотез о влиянии тех или иных факторов на те или иные демографические параметры. В третьих, с помощью специальной вычислительной техники (Lebreton *et al.* 1992; Burnham, Anderson 2002) решается вопрос об адекватности моделей, т.е. соответствии имеющихся данных тем исходным предположениям, на которых модели основаны. Если нет адекватности, то применение моделей не имеет смысла. На последнем этапе проводятся вычисления для всех моделей и выбирается «наилучшая» (та, которая

лучше других описывает данные). Процедура выбора окончательной («наилучшей») модели основана на наиболее современных статистических алгоритмах с использованием информационно-теоретического подхода (Lebreton *et al.* 1992; Burnham, Anderson 2002). Обычно «наилучшая» модель имеет минимальное значение информационного критерия. Из окончательной модели берут вычисленные значения демографических показателей и делают выводы о существенных сторонах изучаемого явления. Например, выводы могут быть следующими: выживаемость исследованного вида птиц сильно изменялась год от года и определялась метеоусловиями на местах зимовок.

Среди птиц именно на пластинчатоклювых собран самый большой многолетний материал для демографических исследований. Число окольцованных североамериканских видов уток и гусей превышает 10 млн. особей, а число возвратов колец от погибших птиц составляет более миллиона (Franklin *et al.* 2002). Больше всего данных собрано по крякве. Согласно обзорным работам по выживаемости и смертности птиц (Payevsky *et al.* 1997; Franklin *et al.* 2002; Liker, Szekely 2005), значительное число видов (в относительном выражении) исследовано среди пластинчатоклювых, а для некоторых видов уток имеется много наборов данных для разных мест и периодов времени.

Некоторые важные результаты, полученные для гусеобразных

Для разных видов гусеобразных по многолетним данным надёжно установлена географическая, временная и связанная с полом изменчивость выживаемости (Chu, Hestbeck 1989; Johnson *et al.* 1992; Krementz *et al.* 1997; Schmutz, Ely 1999; Franklin *et al.* 2002; Sheaffer *et al.* 2004; и др.). Представители противоположных полов одного и того же вида птиц в разные периоды времени, в разных местах и в зависимости от условий среды могут иметь заметно неодинаковую выживаемость. Это заключение далеко не тривиально, как может показаться с первого взгляда. Нередко в явной или неявной форме безосновательно полагают, что существует некий видовой уровень выживаемости. Иногда предпринимаются попытки экстраполировать полученные для одной популяции значения выживаемости на другие части ареала.

Общеизвестно, что из-за процессов старения у человека и некоторых других млекопитающих выживаемость заметно снижается по достижении больших возрастов. Часто подразумевают, что у птиц существует такая же закономерность. Уникальное для орнитологии исследование процесса старения в природных популяциях выполнено на красноголовом нырке *Aythya ferina*, для которого было показано, что особи предельных возрастов выживают не хуже, чем средневозрастные (Nichols *et al.* 1997).

Временная изменчивость природных явлений составляет предмет специального изучения. Не всем известно, что наблюдаемая временная вариация некоторого процесса часто имеет две составляющие. Одна составляющая определяется естественными причинами и представляет наибольший интерес. Вторая (искусственная) составляющая возникает из-за действий самого исследователя при сборе наблюдений или выборочных данных и может по размаху быть сопоставима с естественной изменчивостью процесса. Специальные методы анализа многолетних данных по численности кряквы (Buckland *et al.* 2004), выживаемости уток и других видов птиц (Gould, Nichols 1998; Franklin *et al.* 2002) являются хорошим примером вычисления и устранения искусственной компоненты временной изменчивости.

С помощью кольцевания на 16 североамериканских видах гусеобразных были документированы и проанализированы данные по максимальной продолжительности жизни в природе (Krementz *et al.* 1989). Было показано, что максимальная продолжительность жизни сложным образом зависит от числа изначально окольцованных птиц, продолжительности исследования, вероятности обнаружения помеченной особи, значения годовой выживаемости, физиологического предела максимальной продолжительности жизни (если таковой действительно существует). Рекордное значение продолжительности жизни во многом зависит от случайности и может быть просто ошибкой в записях при хранении информации в центрах кольцевания. По максимальной продолжительности жизни в принципе и только в некоторых случаях можно рассчитать годовую выживаемость, но результат будет ненадёжным (Krementz *et al.* 1989). Лучше всего годовую выживаемость получать по моделям типа Брауни (Brownie *et al.* 1985). По указанным причинам максимальная продолжительность жизни является малоинформативным и ненадёжным показателем. Тем не менее, рекорды долгожительства по-своему очень любопытны и их часто приводят в различных сводках и с энтузиазмом переписывают из одного обзора в другой как некую важную биологическую характеристику.

Показатели верности птиц некоторой территории разрабатывались и чаще всего применялись на американских и европейских утках и казарках (Anderson, Sterling 1974; Hepp *et al.* 1987; Diefenbach *et al.* 1988; Lokemoen *et al.* 1990; Hestbeck *et al.* 1991; Szymczak, Rextad 1991; Blums *et al.* 1996, 2002, 2003; Nichols, Kaiser 1999; Robertson, Cooke 1999; Flint *et al.* 2000; Anderson *et al.* 2001; Lindberg *et al.* 2001; Arnold *et al.* 2002). Современный подход состоит в том, что верность изучаемой территории F_i можно оценить, используя соотношение

$$\varphi_i = S_i \times F_i.$$

Для этого получают и совместно анализируют данные двух типов: «мечения – повторного отлова» и возвратов колец от погибших особей. Гу-

сеобразные являются практически уникальной группой птиц, для которой реально получение сразу двух указанных типов данных. Установлено, что самки уток проявляют высокую верность территории предыдущего размножения. Например, вероятность того, что самка красноголового нырка вернётся в то же место, где размножалась на первом году жизни (Blums *et al.* 2002), составляет 0.88. Это означает, что 88% всех выживших самок размножаются там же, где и в прошлом году, а 12% эмигрируют на другую территорию.

Сравнительно недавно начали разрабатываться модели, позволяющие количественно характеризовать перемещения птиц из одного географического региона в другой на основе визуальной регистрации меток (цветных колец, ошейников и т.п.). Например, для канадской казарки *Branta canadensis* с помощью одной из современных моделей (Pradel 2005) рассчитана вероятность изменения одного района зимовки на другой.

Гипотезы аддитивной (additive hunting mortality) и компенсаторной смертности (compensatory hunting mortality) по причине охоты были изначально сформулированы для кряквы (Anderson, Burnham 1976). Рассмотрим два источника гибели животных в природе: в результате охоты и по всем остальным причинам. При чисто аддитивной гипотезе оба источника смертности действуют независимо и общая смертность является просто результатом их суммирования. Охотники, соответственно, увеличивают общую смертность на величину промыслового изъятия, увеличение охотничьего изъятия приводит к снижению выживаемости. При гипотезе о чисто компенсаторной смертности общая смертность не увеличивается из-за охотничьего изъятия. На основании зависящих от плотности (density dependent) механизмов после окончания сезона охоты снижается смертность среди оставшихся в популяции особей. Говоря иначе, среди оставшихся особей погибнет меньше на столько, на сколько было убито охотниками. После окончания охотничьего сезона повышение выживаемости оставшихся особей компенсирует число изъятых из-за охоты. Практически это будет означать, что охотничья эксплуатация (до некоторого предела) не будет сопровождаться снижением численности популяции. Речь идёт о численности после закрытия сезона охоты через некоторый достаточный промежуток времени. Следует ожидать, что возникновение явления компенсаторной смертности будет зависеть от уровня численности (Williams *et al.* 2002). При высокой численности и, соответственно, плотности популяции, можно ожидать наличие компенсаторной смертности.

Для решения вопроса о том, является ли смертность в результате охоты аддитивной или компенсаторной, на базе моделей Брауни были разработаны (Burnham *et al.* 1984; Burnham, Anderson 1984; Barker *et al.* 1991; Rexstad 1992) и продолжают разрабатываться (Otis, White

2004; Schaub, Lebreton 2004) специальные тесты, которые изначально применялись на разных видах гусеобразных. Существование компенсаторной смертности было установлено для ряда североамериканских популяций кряквы. Разумеется, наличие явления аддитивной или компенсаторной смертности у некоторого промыслового вида должно проверяться для каждого конкретного региона и промежутка времени. Было бы совершенно необоснованным, например, для России принимать гипотезу о компенсаторной смертности только на основании того, что явление было обнаружено у некоторых североамериканских уток.

На крякве в Северной Америке был разработан метод адаптивного регулирования охоты (adaptive harvest management), основанный на применении демографических моделей к результатам кольцевания и данным учётов численности (Cowardin, Johnson 1979; Johnson *et al.* 1997; Williams *et al.* 2002). Целью адаптивного регулирования является долговременное устойчивое охотничье изъятие из природы максимального числа животных. Адаптивное регулирование охоты основано на двух фундаментальных вопросах: (1) является ли эффект охоты аддитивным или компенсаторным по отношению к естественным причинам гибели, (2) в какой степени успешность размножения зависит от плотности популяции.

Для получения ответов на эти вопросы более 50 лет в Северной Америке собираются и анализируются следующие данные: (1) численность – по учётам в начале каждого сезона размножения, (2) годовая выживаемость, величина охотничьего изъятия и уязвимость по отношению к охоте взрослых и молодых птиц – по возвратам колец, (3) репродуктивный успех – по соотношению молодых и взрослых птиц. Динамика численности описывается на полученных данных через различные альтернативные модели. Среди этих моделей выбирается та, которая наилучшим образом описывает численность по результатам мониторинга. Предсказания по этой модели каждый год сравниваются с учётными данными. При необходимости производится корректировка или выбор другой наилучшей модели. С помощью наилучшей модели производится выбор способа регулирования охоты. В каждом году и для каждого региона применяется та или иная стратегия регуляции охоты (ограничение сроков охоты и/или продолжительности охотничьего сезона).

Большой практический интерес представляет также вопрос об обратной связи между регулирующими охоту законодательными актами и количеством реально добытых птиц. На примере выбранной для этих исследований американской чёрной кряквы *Anas rubriceps* на возвратах колец разработан и апробирован сложный метод предсказания того, как регуляция законодательства в действительности влияет на объём добычи (Conroy *et al.* 2005).

Обсуждение

Итак, именно на гусеобразных птицах развивались многие современные подходы к анализу демографических данных и продолжают разрабатываться новейшие методики. На этой же группе птиц было показано, что некоторые традиционные методы дают в принципе неверные результаты и не могут использоваться в современных исследованиях. Полученные на гусеобразных результаты имеют исключительное значение как для фундаментальных исследований, так и для решения чисто прикладных задач, связанных с природопользованием и охраной природы. Многие демографические исследования на гусеобразных служат образцом и примером для применения на других группах птиц и позвоночных животных.

Следует подчеркнуть, что демография животных относится к очень быстроразвивающимся областям знания. Например, только для методов типа «мечение – повторный отлов» ежегодно появляется 100-150 журнальных статей, содержащих новейшие разработки сложного уровня (Cooch, White 2005). Арсенал современных методов чрезвычайно богат и может удовлетворить практически любую потребность полевого исследования. Практическое применение явно не успевает за появлением новых методов. Быстрое развитие новых методов приводит к ускоренному старению уже существующих методов. Рассмотренные в данной статье современные методы лет через 15-20 вполне могут перейти в категорию устаревших.

Субъективные факторы – традиция и недостаточная осведомлённость – препятствуют внедрению современных демографических методов в отечественную орнитологию. Кратко рассмотрим лишь один важный вопрос о применении очень популярного показателя – «процента возврата». Этот показатель традиционно использовался для оценки верности птиц месту предыдущего гнездования (рождения, зимовки, миграционной остановки и т.п.). На «проценте возврата» основано старинное представление о том, что все птицы возвращаются к местам своего рождения (натальная филопатрия) или предыдущего размножения (гнездовой консерватизм). Неадекватность «процента возврата» как статистического показателя достаточно давно была показана разными авторами (Pollock *et al.* 1990; Бардин 1993; Lebreton *et al.* 1993; Martin *et al.* 1995; Cooch, White 2005). А.В.Бардин (1993) подробно разбирает ошибки, обусловленные применением «процента возврата» в отечественной орнитологии. Существующий парадокс заключается в том, что представление о филопатрии (верности птиц «родине») основано на неверном методе («проценте возврата»).

Применение корректных (в современном понимании) демографических показателей может привести к получению принципиально нового знания и к изменению традиционных представлений в орнитоло-

гии. Сохраняемость φ_i является современной хорошо теоретически обоснованной альтернативой «проценту возврата». В отличие от «процента возврата», сохраняемость содержит в себе поправку на неполноту контроля и может сильно не совпадать с «процентом возврата». Соответственно, выводы могут существенно различаться в зависимости от того, какой из этих двух показателей применялся. Показатель верности территории F_i является мерой филопатрии и позволяет дать строго количественные ответы на вопросы: какая часть из выживших птиц вернулась в изучаемую популяцию и какая часть от числа выживших оказалась вне популяции. Для многих случаев может оказаться, что вернулась в популяцию меньшая часть из выживших особей. Посредством современных методов исследователь может вычислить показатель верности птиц именно той территории, которую сам же произвольно выбрал для изучения. Не имеет особого смысла приписывать этой территории функцию «родины». По существу, явление филопатрии есть частный случай проявления явления дисперсии (точнее, филопатрия – это дисперсия на малые дистанции). Дисперсия на средние и большие дистанции наиболее трудна для изучения. Используя показатель верности территории и две градации дальности дисперсии особей можно точно указать, какая часть животных F_i переместилась на малые дистанции (т.е. осталась на изучаемой территории) и какая часть $(1 - F_i)$ переместилась на средние и большие дистанции.

Большинство демографических работ на гусеобразных с использованием прогрессивных методик выполнено в Северной Америке. В области разработки и применения демографических методов европейская орнитология исторически всегда заметно отставала от американской. В пределах постсоветского пространства наиболее весомые демографические работы на утках выполнены в Латвии (Blums *et al.* 1996, 2002, 2003; Nichols *et al.* 1997), что не в последнюю очередь обусловлено применением американских методик. В обзоре современного состояния отечественных исследований водоплавающих (Сыроечковский, Рогачева 2001) нет упоминаний о работах по демографии. Несомненно, значительный прогресс в российской орнитологии может быть достигнут за счёт внедрения современных демографических методов.

Л и т е р а т у р а

- Бардин А.В. (1990) 2009. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика *Fringilla coelebs* на Куршской косе // *Рус. орнитол. журн.* **18** (520): 1835-1851.
- Бардин А.В. 1993. Филопатрия, дисперсия и процент возврата // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 1: 109-118.
- Высоцкий В. Г. 2001. Использование данных по индивидуальному мечению и повторной регистрации для оценки абсолютной численности птиц на исследуемом участке с помощью специальных стохастических моделей // *Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России*. Тамбов: 15-26.

- Высоцкий В.Г., Бардин А.В., Соколов Л.В. (1988) 2013. Сохраняемость взрослых особей мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе // *Рус. орнитол. журн.* **22** (917): 2454-2456.
- Сыроечковский Е.Е., Рогачёва Э.В. 2001. Наука о водоплавающих птицах России: этапы развития, очередные задачи и перспективы // *Казарка* **7**: 21-28.
- Anderson D.R., Burnham K.P. 1976. Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival // *U.S. Fish Wildl. Serv. Resour. Publ.* **128**: 1-66.
- Anderson D.R., Sterling R.T. 1974. Population dynamics of molting pintail drakes banded in south-central Saskatchewan // *J. Wildlife Manage.* **38**, 2: 266-274.
- Anderson M.G., Lindberg M.S., Emery R.B. 2001. Probability of survival and breeding for juvenile female canvasbacks // *J. Wildlife Manage.* **65**, 3: 385-397.
- Arnold T.W., Anderson M.G., Sorenson M.D., Emery R.B. 2002. Survival and philopatry of female redheads breeding in southwestern Manitoba // *J. Wildlife Manage.* **66**, 1: 162-169.
- Barker R.J. 1997. Joint modeling of live-recapture, tag-resight, and tag-recovery data // *Biometrics* **53**, 2: 666-677.
- Barker R.J., Hines J.E., Nichols J.D. 1991. Effect of hunting on annual survival of grey ducks in New Zeland // *J. Wildlife Manage.* **55**, 2: 260-265.
- Besbeas P., Freeman S.N., Morgan B.J.T., Catchpole E.A. 2002. Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters // *Biometrics* **58**, 3: 540-547.
- Blums P., Mednis A., Bauga I. 1996. Age-specific survival and philopatry in three species of European ducks: a long-term study // *Condor* **98**, 1: 61-74.
- Blums P., Nichols J.D., Hines J.E., Mednis A. 2002. Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks // *J. Anim. Ecol.* **71**, 2: 438-450.
- Blums P., Nichols J.D., Lindberg M.S., Hines J.E., Mednis A. 2003. Factors affecting breeding dispersal of European ducks on Engure Marsh, Latvia // *J. Anim. Ecol.* **72**: 292-307.
- Brownie C., Anderson D.R., Burnham K.P., Robson D.S. 1978. Statistical Inference from Band Recovery Data – a Handbook // *U.S. Fish and Wildl. Serv. Res. Publ.* **131**: 1-212.
- Brownie C., Anderson D.R., Burnham K.P., Robson D.S. 1985. Statistical Inference from Band Recovery Data – a Handbook. 2nd ed // *U.S. Fish and Wildl. Serv. Res. Publ.* **156**: 1-305.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L. 1993. *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. London: 1-446.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L., Thomas L. 2004. *Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford Univ. Press: 1-416.
- Buckland S.T., Goudie I.B.J., Borchers D.L. 2000. Wildlife population assessment: past developments and future directions // *Biometrics* **56**, 1: 1-12.
- Burnham K. P. 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data // *Marked Individuals in the Study of Bird Population*. Basel: 199-213.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 1979. The composite dynamic method as evidence for age-specific waterfowl mortality // *J. Wildlife Manage.* **43**, 2: 356-366.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 1984. Tests of compensatory vs. additive hypotheses of mortality in mallards // *Ecology* **65**, 1: 105-112.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Informatio-theoretic Approach*. 2nd ed. New York: 1-488.
- Burnham K.P., Anderson D.R., Laake J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations // *Wildlife Monographs* **72**: 1-202.
- Burnham K.P., Anderson D.R., White G.C., Brownie C., Pollock K.H. 1987. *Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture*. Maryland:1-437.
- Burnham K.P., White G.C., Anderson D.R. 1984. Estimating the effect of hunting on annual survival rates of adult mallards // *J. Wildlife Manage.* **48**, 2: 350-361.

- Chu D.S., Hestbeck J.B. 1989. *Temporal and Geographic Estimates of Survival and Recovery Rates for the Mallard, 1950 through 1985*. Washington: 1-57.
- Conn P.B., Kendall W.L., Samuel M.D. 2004. A general model for the analysis of mark-resight, mark-recapture and band-recovery data under tag loss // *Biometrics* **60**, 4: 900-909.
- Conroy M.J., Fonnesbeck C.J., Zimpfer N.L. 2005. Modeling regional waterfowl harvest rates using Markov Chain Monte Carlo // *J. Wildlife Manage.* **69**, 1: 77-90.
- Cooch E., White G. 2005. *Program MARK: «A Gentle Introduction»*. 4th ed. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cormack R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika* **51**, 3/4: 429-438.
- Cormack R.M. 1968. The statistics of capture-recapture methods // *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **6**: 455-506.
- Cowardin L.M., Johnson D.H. 1979. Mathematics and mallard management // *J. Wildlife Manage.* **43**, 1: 18-35.
- Diefenbach D.R., Nichols J.D., Hines J.E. 1988. Distribution patterns during winter and fidelity to wintering areas of American black ducks // *Can. J. Zool.* **66**: 1506-1513.
- Flint P.L., Petersen M.R., Dau C.P., Hines J.E., Nichols J.D. 2000. Annual survival and site fidelity of Steller's eiders molting along the Alaska Peninsula // *J. Wildlife Manage.* **64**, 1: 261-268.
- Franklin A.B., Anderson D.R., Burnham K.P. 2002. Estimation of longterm trends and variation in avian survival probabilities using random effects models // *J. Applied Statistics* **29**, 1/4: 267-287.
- Gregory R.D., Gibbons D.W., Donald P.F. 2004. Bird census and survey techniques // *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford Univ. Press: 17-55.
- Gould W.R., Nichols J.D. 1998. Estimation of temporal variability of survival in animal populations // *Ecology* **79**, 7: 2531-2538.
- Gunnarsson G., Elmberg J., Sjöberg K., Pöysä H., Nummi P. 2004. Why are there so many empty lakes? Food limits survival of mallard ducklings // *Can. J. Zool.* **82**, 11: 1698-1703.
- Hepp G.R., Hoppe R.T., Kennamer R.A. 1987. Population parameters and philopatry of breeding female wood ducks // *J. Wildlife Manage.* **51**, 2: 401-404.
- Hestbeck J.B., Nichols J.D., Malecki R.A. 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese // *Ecology* **72**, 2: 523-533.
- Johnson D.H., Nichols J.D., Schwartz M.D. 1992. Population dynamics of breeding waterfowl // *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. Univ. Minnesota Press: 446-485.
- Johnson F.A., Moore C.T., Kendall W.L., Dubovsky J.A., Caithamer D.F., Kelley J.R., Jr., Williams B.K. 1997. Uncertainty and management of mallard harvests // *J. Wildlife Manage.* **61**, 1: 202-216.
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model // *Biometrika* **52**, 1/2: 225-247.
- Jolly G.M. 1982. Mark-recapture models with parameters constant in time // *Biometrics* **38**, 1: 301-321.
- Krementz D.G., Sauer J.R., Nichols J.D. 1989. Model-based estimates of annual survival rate are preferable to observed maximum lifespan statistics for use in comparative life-history studies // *Oikos* **56**, 2: 203-208.
- Krementz D.G., Barker R.J., Nichols J.D. 1997. Sources of variation in waterfowl survival rates // *Auk* **114**, 1: 93-102.
- Lebreton J.-D. 2001. The use of bird rings in the study of survival // *Ardea* **89**, 1: 85-100.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecol. Monogr.* **62**, 1: 67-118.
- Lebreton J.-D., Pradel R., Clobert J. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations // *Trends Ecol. Evol.* **8**, 1: 91-95.

- Liker A., Szekely T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds // *Evolution* **59**, 4: 890-897.
- Lindberg M.S., Kendall W.L., Hines J.E., Anderson M.G. 2001. Combining band recovery data and Pollock's robust design to model temporary and permanent emigration // *Biometrics* **57**, 1: 273-281.
- Lokemoen J.T., Duebbert H., Sharp D.E. 1990. Homing and reproductive habits of mallards, gadwalls, and blue-winged teal // *Wildlife Monographs* **106**: 1-28.
- Manly B.F.J., Schmutz J.A. 2001. Estimation of brood and nest survival: comparative methods in the presence of heterogeneity // *J. Wildlife Manage.* **65**, 2: 258-270.
- Martin T.E., Clobert J., Anderson D.R. 1995. Return rates in studies of life history evolution: are biases large? // *J. Applied Statistics* **22**, 5/6: 863-875.
- Nichols J.D., Blohm R.J., Reynolds R.E., Trost R.E., Hines J.E., Bladen J.P. 1991. Band reporting rates for Mallard with reward bands of different dollar values // *J. Wildlife Manage.* **55**, 1: 119-126.
- Nichols J.D., Kaiser A. 1999. Quantitative studies of bird movement: a methodological review // *Bird Study* **46** (suppl.): 289-298.
- Nichols J.D., Hines J.E. 2002. Approaches for the direct estimation of λ , and demographic contributions to λ , using capture-recapture data // *J. Applied Statistics* **29**, 1/4: 539-568.
- Nichols J.D., Hines J.E., Blums P. 1997. Test for senescent decline in annual survival probabilities of Common Pochards, *Aythya ferina* // *Ecology* **78**, 4: 1009-1018.
- Nichols J.D., Hines J.E., Lebreton J.-D., Pradel R. 2000. Estimation of contributions to population growth: a reverse-time capture-recapture approach // *Ecology* **81**, 12: 3362-3376.
- Otis D.L., White G.C. 2004. Evaluation of ultrastructure and random effects band recovery models for estimating relationships between survival and harvest rates in exploited populations // *Anim. Biodiversity and Conservation* **27**, 1: 157-173.
- Payevsky V.A., Vysotsky V.G., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Morozov Y.G., Shapoval A.P. 1997. Sex-specific survival rates in birds // *Журн. общ. биол.* **58**, 6: 5-20.
- Pollock K.H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture // *J. Wildlife Manage.* **46**: 757-760.
- Pollock K.H., Nichols J.D., Brownie C., Hines J.E. 1990. Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments // *Wildlife Monographs* **107**: 1-97.
- Pradel R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate // *Biometrics* **52**, 2: 703-709.
- Pradel R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states // *Biometrics* **61**, 2: 442-447.
- Reed E.T., Gauthier G., Pradel R. 2005. Effects of neck bands on reproduction and survival of female Greater Snow Geese // *J. Wildlife Manage.* **69**, 1: 91-100.
- Rexstad E.A. 1992. Effect of hunting on annual survival of Canada Geese in Utah // *J. Wildlife Manage.* **56**, 2: 297-305.
- Robertson G.J., Cooke F. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl // *Auk* **116**, 1: 20-34.
- Schaub M., Lebreton J.-D. 2004. Testing the additive versus the compensatory hypothesis of mortality from ring recovery data using a random effects model // *Anim. Biodiversity and Conservation* **27**, 1: 73-85.
- Schwarz C.J., Arnason A.N. 1996. A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations // *Biometrics* **52**, 3: 860-873.
- Schwarz C.J., Seber G.A.F. 1999. Estimating Animal Abundance: Review III // *Statistical Science* **14**, 4: 427-456.
- Schwarz C.J., Burnham K.R., Arnason A.N. 1988. Post-release stratification in band-recovery models // *Biometrics* **44**: 765-785.
- Schwarz C.J., Schweigert J.F., Arnason A.N. 1993. Estimation migration rates using tag recovery data // *Biometrics* **49**, 1: 177-193.

- Schmutz J.A., Ely C.R. 1999. Survival of greater white-fronted geese: effects of year, season, sex, and body condition // *J. Wildlife Manage.* **63**, 4: 1239-1249.
- Seber G.A.F. 1965. A note on the multiple-recapture census // *Biometrika* **52**, 1/2: 249-259.
- Seber G.A.F. 1970. Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns // *Biometrika* **57**: 313-318.
- Sheaffer S.E., Rusch D.H., Humborg D.D., Lawrence J.S., Zenner G.G., Gillespie M.M., Caswell F.D., Wilds S., Yaich S.C. 2004. Survival, movements, and harvest of eastern prairie population Canada geese // *Wildlife Monographs* **156**: 1-54.
- Siriwardena G.M., Baillie S.R., Wilson J.D. 1999. Temporal variation in the annual survival rates of six granivorous birds with contrasting population trends // *Ibis* **141**: 621-636.
- Szymczak M., Rexstad E.A. 1991. Harvest distribution and survival of a gadwall population // *J. Wildlife Manage.* **55**, 4: 592-600.
- White G.C., Burnham K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study* **46** (suppl.): 120-139.
- Williams B.K., Nichols J.D., Conroy M.J. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*. San Diego: 1-817.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск 927: 2770-2777

О птицах острова Кярпясенсаари в Ладожских шхерах

Е.А.Сорина

Елена Александровна Сорина. ГБОУ ДОД «Молодёжный творческий Форум Китеж плюс», Клуб «Шаги в природу», Санкт-Петербург, 197374, Россия. E-mail: lena_severyanka@mail.ru

Поступила в редакцию 4 октября 2013

Остров Кярпясенсаари – один из многочисленных островов Ладожских шхер, дугообразной полосой шириной 8-10 км опоясывающих побережье в северо-западной глубоководной части Ладожского озера. Остров входит в охранную зону природного парка «Ладожские шхеры». Длина его 4.23 км, ширина – 2 км. К северу от Кярпясенсаари лежит превосходящий его по размерам остров Кухка, отнесённый к буферной зоне парка, к югу – несколько более мелких островов (Сависалонсаари, Руокосалонсаари, Миеккасаари и др.), входящих в заповедную зону, к востоку – также более мелкие острова (Каувонсаари, Кюксаари), относящиеся к охранной зоне парка.

В рамках экспедиции петербургского юннатского клуба «Шаги в природу» мы с 20 июня по 10 июля 2013 проводили изучение видового состава птиц в разных частях острова Кярпясенсаари. Наша стоянка находилась в восточной части острова (61°21.511' с.ш., 30°21.416' в.д.).

На острове представлен характерный сельговый ландшафт (рис. 1 и 2). Среди древесной растительности преобладает сосна *Pinus sylvestris*.



Рис. 1. Побережье южной части острова Кярпясенсаари. 2 июля 2013.



Рис. 2. Юго-восточная часть острова Кярпясенсаари. 2 июля 2013.

Ель *Picea* spp. встречается в виде подроста в сосняках, образуя небольшие участки насаждений в восточной и северо-западных частях острова (рис. 3). На северо-западе острова ель росла вместе с берёзой *Betula pendula*, реже *B. pubescens*, рябиной *Sorbus aucuparia* и осиной *Populus tremula*. Юго-западная часть занята молодым сосняком. Осина

встречается более часто, чем берёза. В подросте по всему острову растёт можжевельник *Juniperus communis*. На севере Кярпясенсаари в бухте на побережье (со стороны острова Кухка) растёт ольха чёрная *Alnus glutinosa* (на заболоченном участке). Там же много вывернутой сосны, молодой березняк с осинкой. Здесь был сильный пожар, много почерневших деревьев. Каменистые части покрывают мхи и лишайники. В центральной части Кярпясенсаари есть внутреннее озеро (рис. 4).



Рис. 3. Ельник в восточной части острова Кярпясенсаари. 28 июня 2013.

Всего на Кярпясенсаари мы отметили 47 видов птиц, из них 39 постоянно держались на острове, а 8 – периодически залетали. Нашли 38 гнёзд 14 видов птиц, из них 9 – жилые.

Anas platyrhynchos. Гнездится. Найдено гнездо кряквы с кладкой в восточной части острова.

Anas penelope. Видели у восточного берега острова. На Валаамском архипелаге, расположенном примерно в 30 км восточнее, связь обычный пролётный и гнездящийся вид, но в конце июня – начале июля численность резко снижается (Медведев, Сазонов 1994; Михалёва, Биринина 1997).

Somateria mollissima. Пара обыкновенных гаг держалась у восточного берега Кярпясенсаари. С конца 1980-х годов отмечается гнездование гаги на Валаамском и Западном архипелагах Ладожского озера (Медведев, Сазонов 1994; Михалёва, Биринина 1996, 1997). На 2000 год

ладожская популяция обыкновенной гаги на этих архипелагах оценивалась более чем в 20 пар (Кондратьев, Лапшин 2004). Возможно, гаги расширяют район своего распространения на севере Ладоги.

Mergus merganser. Большого крохала видели у северо-восточного берега острова.

Pandion haliaetus. Скопу наблюдали над проливом между островами Кярпясенсаари и Кухка.

Accipiter gentilis. Видели на севере острова.

Accipiter nisus. Отмечен также на севере Кярпясенсаари.

Buteo buteo. В северной части острова наблюдали пару канюков, летящих в сторону острова Кухка.



Рис. 4. Внутреннее озеро на острове Кярпясенсаари. 2 июля 2013.

Lyrurus tetrix. Обычный вид. В восточной части острова находили порхалища и зимний помёт, вспугивали самцов и самок.

Tetrao urogallus. При обследовании юго-восточной части острова подняли глухарку.

Actitis hypoleucos. Многочислен. На восточном побережье недалеко от лагеря мы нашли яйца перевозчика, расклёванные, по-видимому, серой вороной. У юго-восточного берега острова найден мёртвый птенец этого кулика.

Gallinago gallinago. Токование в центральной части острова.

Scolopax rusticola. Вальдшнепы регулярно тянули через восточную часть острова.

Larus argentatus. Залетающих к острову серебристых чаек видели у северо-восточного берега. При посещении луд к северо-востоку от Кярпясенсаари встречали колонии с птенцами.

Larus canus. Сизых чаек постоянно встречали вдоль всего побережья острова. На лудах к северо-востоку от острова Кухка осматривали колонии с яйцами и птенцами.

Hydroprogne caspia. Залетающих одиночных особей регистрировали у восточного и южного берегов острова. На одной из луд к северо-востоку от острова Кухка, в проливе между островами Ма-Рускеасаари I и Петъяясаари I обнаружили гнездо чегравы в точке с координатами 61°22.660' с.ш., 30°21.975' в.д. 21 июня в нём находился один маленький птенец, 4 июля мы его окольцевали. Пара чеграв гнездилась одиночно среди небольшой (5-6 пар) колонии сизых чаек. На соседних лудах гнездились также речные и полярные крачки. По всей видимости, чегравы именно от этого гнезда и залетали к острову Кярпясенсаари. Гнездование этого вида на Ладожском озере впервые было обнаружено в 1986 году на острове Палинсаари (Валаамский архипелаг), где чегравы продолжали гнездиться и в последующие годы (Кучко и др. 1988; Бирина 1994; Медведев, Сазонов 1994; Михалёва, Бирина 1997).

Sterna hirundo. Видели вдоль всего побережья острова. На лудах к северо-востоку от острова Кухка осматривали колонии речных крачек с яйцами и птенцами.

Sterna paradisaea. Полярных крачек видели у восточного берега острова Кярпясенсаари. Среди гнездящихся речных крачек на лудах к северо-востоку от острова Кухка отмечено несколько гнездящихся пар полярных крачек.

Columba palumbus. Гнездящийся вид. В центральной части острова найдено пустое гнездо вяхиря этого года.

Cuculus canorus. Обычна. Голоса самки и самца регулярно слышали в восточной и центральной части острова.

Caprimulgus europaeus. По-видимому, гнездящийся вид. Козодой постоянно держался в районе нашего лагеря, каждую ночь мы наблюдали его токование.

Dendrocopos major. Обычный гнездящийся вид. В восточной и центральной частях острова были найдены два дупла большого пёстрого дятла с птенцами (21 и 29 июня).

Anthus trivialis. Лесной конёк встречается в южной части острова. На соседнем острове Каувонсаари 1 июля нашли гнездо конька с 3 яйцами, самка насиживала (рис. 5).

Motacilla alba. Обычна, чаще встречается на берегу. На восточной оконечности острова встречены слётки белой трясогузки.

Corvus cornix. Обычна, чаще встречается в восточной части острова.

Troglodytes troglodytes. Гнездящийся вид острова. В центральной и юго-восточной частях нами найдены два старых гнезда. Крапивник отмечен также в восточной части острова в ельнике.

Sylvia atricapilla. Встречается на северо-западе острова.



Рис. 5. Гнездо лесного конька *Anthus trivialis*.
Остров Каувонсаари, 1 июля 2013.

Sylvia borin. Обычный, очевидно, гнездящийся вид. Отмечен в восточной части острова, где найдены «набросы» гнёзд.

Sylvia communis. По-видимому, гнездится. Встречается на севере и северо-западе острова по опушке леса.

Sylvia curruca. Обычный гнездящийся вид. Встречается в северной части острова в молодых березняках. Там были найдены два гнезда (пустых), располагавшиеся на можжевельниках. На соседнем острове Руокосалонсаари (к югу от изучаемого) также нашли пустое гнездо.

Phylloscopus trochilus. Встречается в восточной части острова.

Phylloscopus sibilatrix. Встречается в южной части острова.

Ficedula hypoleuca. Наблюдалась в южной и юго-западных частях.

Muscicapa striata. Обычный гнездящийся вид. Мы нашли два гнезда, одно – 28 июня в восточной части острова (с кладкой из 4 яиц), другое – 3 июля в северо-западной (с 5 птенцами, готовыми к вылету). Оба гнезда располагались на высоких трухлявых пнях. На соседних островах Кухка и Руокосалонсаари были найдены ещё 2 гнезда серой мухоловки с 6 и 4 яйцами (рис. 6).

Erithacus rubecula. Обычный гнездящийся вид. Встречается чаще в восточной части острова. В центральной части острова было найдено пустое гнездо зарянки с выстилкой из перьев крохале, располагавшееся на упавшем дереве.

Turdus pilaris. Обычный гнездящийся вид. Пустое гнездо рябинника найдено в центральной части острова. На соседнем острове Кухка нашли разорённое гнездо с 5 пробитыми яйцами и жилое гнездо с 2 яйцами и 3 птенцами. Видели и слышали в разных частях острова.

Turdus merula. Обычный гнездящийся вид. Отмечен в восточной части острова, в ельнике, и в северной части. Нашли пустое гнездо в центральной части острова.

Turdus iliacus. Обычный, по-видимому, гнездящийся вид. Встречается в восточной и юго-западной части острова. Интересно, что пение белобровика на востоке острова отличалось от пения на его западе.



Рис. 6. Гнездо серой мухоловки *Muscicapa striata* на вершине соснового пня. 30 июня 2013.

Turdus philomelos. Певчий дрозд – многочисленный гнездящийся вид. В разных частях острова мы находили как старые (10 гнёзд), так и жилые. 2 июля в гнезде в центральной части острова шло вылупление (1 яйцо, 3 птенца). Чаще всего гнёзда певчего дрозда располагались на кустах можжевельника на высоте 1.2-2.5 м. На острове Кухка 26 июня было найдено гнездо на сосне с насиживающей самкой (2 яйца). На маленьком острове Киесаари (с юго-западной стороны) 24 июня было найдено два жилых гнезда – с 5 птенцами и с 2 птенцами, готовыми к вылету.

Turdus viscivorus. Дерябу видели в восточной части острова.

Parus montanus. Обычный гнездящийся вид. Наблюдались выводки пухляка в юго-восточной части острова.

Parus cristatus. Обычна. Небольшие группы хохлатых синиц отмечены в восточной части острова.

Parus major. Обычный гнездящийся вид. Чаще встречается в восточной и юго-восточной частях острова. Отмечены выводки.

Fringilla coelebs. Многочисленный гнездящийся вид.

Fringilla montifringilla. В северной части Кярпясенсаари постоянно пел один самец юрка. Нерегулярное гнездование этого вида отмечено для Валаамского архипелага (Михалёва, Бирин 1997). В 1998 году юрки в значительном числе гнездились на островах залива Лехмалахти (Бояринова, Кавокин 1998).

Spinus spinus. Обычный гнездящийся вид. Отмечены выводки в восточной части острова.

Carpodacus erythrinus. Гнездящийся вид. Встречается по опушкам леса в южной, северной и северо-западной частях острова. Нашли пустое гнездо чечевицы в северной части острова.

Поскольку длительность экспедиций со школьниками ограничена по времени, мы смогли встретить далеко не все виды птиц, обитающих на Кярпясенсаари. Для сравнения укажем, что на Валаамском архипелаге всего зарегистрировано 220 видов птиц, включая пролётных (Михалёва 1997). Автор надеется, что эти исследования будут продолжены в последующих экспедициях в этот район Ладожских шхер.

Автор выражает искреннюю благодарность Е.Н.Рясной и С.В.Байдиной за помощь в организации и проведении нашей экспедиции, а также другим её участникам: А.В.Мясниковой, А.Бриллиантовой, М.Градобоевой, А.Рязанцевой, Е.Курышеву, Н.Курышеву, И.Ожиговой, Г.Савон, А.Юргенсон за участие в сборе данных.

Литература

- Бирин У.А. 1994. Гнездование чегравы *Hydropogon caspia* на Ладожском озере // *Рус. орнитол. журн.* 3, 2/3: 276-277.
- Бояринова Ю.Г., Кавокин К.В. 1998. Заметки по птицам залива Лехмалахти (северо-западный берег Ладожского озера) // *Рус. орнитол. журн.* 7 (51): 23-27.
- Кондратьев А.В., Лапшин Н.В. 2004. Новые данные о гнездовании обыкновенной гаги *Somateria mollissima* на Ладожском озере // *Рус. орнитол. журн.* 13 (273): 902-903.
- Кучко А.А., Белоусова Н.А., Курхинен Ю.П. и др. 1988. Валаам – феномен природы. Петрозаводск: 1-108.
- Медведев Н.В., Сазонов С.В. 1994. Водные и околоводные птицы Валаамского и Западного архипелагов Ладожского озера // *Рус. орнитол. журн.* 3, 1: 71-81.
- Михалёва Е.В., Бирин У.А. 1996. Летние встречи и случаи гнездования гаги *Somateria mollissima* на Валаамском архипелаге (Ладожское озеро) // *Рус. орнитол. журн.* 5 (3): 18-20.
- Михалёва Е.В., Бирин У.А. 1997. Птицы Валаамского архипелага (аннотированный список видов) // *Рус. орнитол. журн.* 6 (9): 11-21.
- Михалёва Е.В. 1997. Дополнение к списку птиц Валаамского архипелага // *Рус. орнитол. журн.* 6 (28): 20-21.



Яков Александрович Слащёв-Крымский (1886-1929) – боевой генерал и птицелюб

Е.Э.Шергалин

Евгений Эдуардович Шергалин. Мензбирское орнитологическое общество. E-mail: zoolit@mail.ru

Поступила в редакцию 7 октября 2013

Яков Александрович Слащёв прожил очень яркую, но очень недолгую жизнь. О нем написаны статьи, книги и снято уже несколько телевизионных документальных фильмов. Поэтому нам нет необходимости подробно пересказывать его биографию. Кадровый потомственный военный, родившийся и получивший образование в Санкт-Петербурге, участник Великой и Гражданской войн, один из активнейших руководителей Белого движения на юге России, герой обороны Крыма, эмигрант и «возвращенец», трагически погибший от руки своего ученика.



Яков Александрович Слащёв (1885–1929).
1918 год. Из Википедии.

Биография Я.А.Слащёва продолжает приковывать к себе внимание людей самых разных политических взглядов, нередко диаметрально противоположных. Мнения о нём сильно разнятся от очень положительных и восторженных до самых негативных. Но кто бы и как бы к

нему не относился, он был, безусловно, яркой личностью, способной на нестандартные, даже экстравагантные поступки, всю жизнь идя наперекор общественному мнению. Он был очень талантливым человеком.

Большинство публикаций о Слащёве посвящено военной службе. Нас же интересует его увлечение птицами. Об этом есть всего несколько фрагментарных, но очень любопытных свидетельств. Ещё в годы учёбы молодой Яша был не похож на окружающих. Биограф Слащёва Андрей Сергеевич Кручинин пишет: «И если он чем-то выделялся в это время на общем фоне своих однополчан, так тем, что, по рассказу одного из них, “редко участвовал в кутежах, водки не пил, а любил сладкое, принося с собой в офицерское собрание плитки шоколада. Товарищи добродушно над ним подтрунивали, называя его красной девицей”» (Кручинин 2003, с. 487). Однако на фронтах Великой войны Яков Александрович умудрился пять раз быть раненым, получить несколько наград за мужество и храбрость и быстро дорасти до полковника. Генералом «красна девица» стал в 33 года.

Крым, 1920 год, гражданская война. Осаждённый красными полуостров продолжает удерживаться белыми войсками под командованием генерала Слащёва. Вот как описывает окружение Я.А.Слащёва в своих «Записках» Главнокомандующий Вооружёнными силами Юга России генерал Пётр Николаевич Врангель.

«В тот же день генерал Слащёв с женой был у моей жены с визитом. На следующий день мы поехали отдавать визит. Слащёв жил в своём вагоне на вокзале. В вагоне царил невероятный беспорядок. Стол, уставленный бутылками и закусками, на диванах – разбросанная одежда, карты, оружие. Среди этого беспорядка Слащёв в фантастическом белом ментике, расшитом жёлтыми шнурами и отороченном мехом, окружённый всевозможными птицами. Тут были и журавль, и ворон, и ласточка, и скворец. Они прыгали по столу и дивану, вспархивали на плечи и на голову своего хозяина» (Врангель 2003).

Едва ли не языческо-окультурная фантазмагория! Интересно, что в армии Древнего Рима была должность гарусника – гадателя по полёту птиц или по их внутренностям, к сему предсказателю перед походом и сражением обязательно обращались военачальники. (Черкасов-Георгиевский 2004).

Белоэмигрант Михаил Николаевич Горбов (1898-1961) в воспоминаниях, опубликованных журналом «Звезда» в 2003 году, рассказывает про попугая, с которым не расставался Я.А.Слащёв: «За его непонятную храбрость он получил название Слащёв-Крымский. Этот странный человек всегда был одет в белую, им придуманную форму – что-то вроде белой черкески. На голове – странная, белая же кубанка, на левом плече – белый попугай. Его адъютантом была большой красоты девушка, в чине поручика, и всегда в мужской форме. [...] И много раз

я сам его видел впереди своего конвоя с попугаем на левой руке, весь в белом, с развевающимся русским флагом, он объезжал наш фронт далеко впереди наших окопов» (Горбов 2003).

Этот штабной попугай запечатлён на фотографии штаба Слащёва. Попугай сидит на спинке стула (не в клетке!) между вторым и третьим человеком слева, позади и выше их.



Генерал-лейтенант Слащёв (третий справа), справа от него начальник штаба – генерал-майор Дубяго (друг Слащёва) и начальник оперативного отдела – полковник Орлов. Слева от Слащёва – его жена ординарец Нечволодова (была дважды ранена в боях и лично спасла Слащёва от гибели). Крым, Севастополь, 1920 год. Фото с сайта: <http://lj.rossia.org/users/kazagrandy/365644.html?thread=1117516>

Про этого же попугая есть также воспоминания сотрудника военной британской миссии в Крыму (Фильм «Генералы против генералов, серия 3. Генерал Слащёв», 2012. 24-я минута фильма):

«Представитель английской миссии с удивлением рассказывал о своей встречи с генералом. Разговор происходил в штабном вагоне Слащёва. Весь пол салона был усыпан ореховой скорлупой, а в глаза бросалась большая клетка. Слащёв вышел к англичанину с попугаем на плече и во время обсуждения стратегических вопросов не переставал с попугаем советоваться».

Когда Красная Армия под командованием Михаила Васильевича Фрунзе взяла штурмом Перекоп и прорвалась в Крым, наш герой в октябре 1920 года одним из последних кораблей покинул Родину. В эмиграции в Константинополе он влачил жалкое существование, жил на грани нищеты в районе Скутери, по улице Де-Руни в доме Мустафа

Эфенди, дом 15/17, занимался огородничеством и разведением индеек и прочей живности.



Генерал Я.А.Слащёв кормит индюшат.
Константинополь, 1921 год.
Фото с сайта: <http://topwar.ru/12833-general-yasha.html>

Уже в эмиграции конфликт Слащёва с генералом Врангелем, начавшийся ещё в Крыму, ещё более обострился, и спустя несколько месяцев Яков Александрович решается на необыкновенный шаг – он секретно возвращается на Родину. Встречать его в Севастополь прибывает из Москвы на специальном поезде лично сам Феликс Эдмундович Дзержинский. Слащёв пишет мемуары и начинает работать преподавателем тактики в военном училище комсостава «Выстрел». У себя дома он снова держит птиц, пока проникшая в квартиру кошка не передушила всех его пернатых питомцев (Мельник 2005). Яков Александрович учит военному делу красноармейцев, но 11 января 1929 года у себя в квартире его убивает один из его учеников, Лазарь Львович Колленберг, брат которого был казнён в Николаеве во время Гражданской войны по приказу Слащёва. Так обрывается жизнь этого незаурядного человека, крупного военачальника и большого любителя птиц. А среди его учеников в школе «Выстрел» тем временем учились такие будущие маршалы Победы в Великой Отечественной войне, как Александр Михайлович Василевский, Леонид Александрович Говоров и Родион Яковлевич Малиновский. Любили Слащёва и в Белой армии – подчинённые за глаза называли его генералом Яшей.

Яков Слащёв стал прототипом Романа Хлудова – героя знаменитой пьесы Михаила Афанасьевича Булгакова «Бег». Е.А.Митруль, один из корреспондентов М.А.Булгакова, которая помогала ему собирать материал для этого произведения, пишет 14 мая 1929 года в одном из пи-

сем Михаилу Афанасьевичу, что когда Слащёв исполнял обязанности коменданта в Николаеве во время Гражданской войны, он «распорядился поставить часовых у входа в городской аквариум и выделить средства на содержание зверей и птиц...» ([http://bogdanclub.info/...](http://bogdanclub.info/)).

По мнению же историка и писателя Владимира Георгиевича Черкасова-Георгиевского, «на самом же деле Слащёв птиц сильно любил, причём родной полосы: журавля, ворона, ласточку, скворца,— посему начал приручать их ещё на фронте. Эта появившаяся у него от чрезмерного напряжения страсть, скорее всего, и загнала генерала снова на родину» (Черкасов-Георгиевский 2004).

Якову Александровичу Слащёву на момент гибели шёл всего лишь 44-й год. Тело его было кремировано и где находится урна с прахом — неизвестно.

Л и т е р а т у р а

- Врангель П.Н. 2003. Записки. Гл. 7. На Кубань. <http://militera.lib.ru/memo/russian/vrangel1/12.html>
- Горбов М. 2003. Война // Звезда 311. Публикация Марина Горбовой. <http://magazines.russ.ru/zvezda/2003/11/gorbov.html>
- Кручинин А.С. 2003. Генерал-лейтенант Я.А.Слащёв-Крымский // *Исторические портреты. Том 1. Л.Г.Корнилов, А.И.Деникин, П.Н.Врангель...* М.: 485-536.
- Черкасов-Георгиевский В.Н. 2004. *Генерал П.Н.Врангель – последний рыцарь Российской империи*. М. (Сер. «Россия забытая и неизвестная»).
- Фильм Мифы без грифа. Диктатор Крыма. Генерал Слащёв. 2003. <http://my.mail.ru/video/bk/delovuvremia/4656/6622.html#video=/bk/delovuvremia/4656/6622>
- Фильм «Генералы против генералов. Серия 3. Генерал Слащёв» 2012. <http://serialu.net/generalu-protiv-generalov/>
- Мельник Д.И. И в стане белых, и в Советской России он оказался не ко двору. Русская народная линия. 24.12.2005. http://ruskline.ru/analitika/2005/12/24/i_v_stane_belyh_i_v_sovetskoj_rossii_on_okazalsya_ne_ko_dvoru/

Ссылки в Интернетe

- <http://rovs.atropos.spb.ru/index.php?view=publication&mode=text&id=167>
- <http://bogdanclub.info/showthread.php?13740-%D0%AF%D0%BA%D0%BE%D0%B2-%D0%90%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D1%81%D0%B0%D0%BD%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%B2%D0%B8%D1%87-%D0%A1%D0%BB%D0%B0%D1%89%D0%BE%D0%B2>
- <http://voencomuezd.livejournal.com/511219.html?title=%D0%9F%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B5%D0%B4%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D1%82%D0%B5%D0%BB%D1%8C%20%D0%BA%D0%B0%D0%BF%D0%B8%D1%82%D0%B0%D0%BD%D0%B0%20%D0%A4%D0%BB%D0%B8%D0%BD%D1%82%D0%B0,%20%D1%81%D0%BB%D0%B0%D0%B2%D0%BD%D1%8B%D0%B9%20%D0%BA%D0%BE%D1%80%D1%81%D0%B0%D1%80%20%D0%A1%D0%BB%D0%B0%D1%89%D0%B5%D0%B2!&hashtags=>
- http://clubs.ya.ru/zh-z-l/replies.xml?item_no=4169
- <http://lj.rossia.org/users/kazagrandy/365644.html?thread=1117516>



Формы репродуктивного поведения обыкновенного зимородка *Alcedo atthis*

Ю.В.Котюков

Второе издание. Первая публикация в 1991*

В течение 15 лет (1976-1990) изучали популяцию обыкновенного зимородка *Alcedo atthis*, гнездящуюся в обрывистых берегах реки При у южной границы Окского заповедника. Наблюдениями за гнездованием 411 самок и 357 самцов установлено наличие 5 основных форм репродуктивного поведения, отличающихся друг от друга соотношением числа особей разного пола в гнездящихся группах.

Моногамия, при которой сохраняющаяся на протяжении всего сезона пара имеет от 1 до 3 кладок и 0-3 выводка (224 случая).

Бигиния, при которой самец, гнездящийся одновременно или последовательно с 2 самками, имеет 2-5 кладок и до 4 выводков (83 случая). Самки одного самца, гнездясь синхронно, откладывали по 1-3 кладки или, гнездясь последовательно, по 1-2 кладки, что и определяло число кладок самца.

Тригиния (6 случаев). Самец имеет от 3 (3 самки последовательно откладывают по кладке) до 6 кладок и 2-6 выводков.

Тетрагиния (1 случай). При этом 3 самки одного самца почти одновременно отложили свои первые кладки и вывели птенцов. Одна из самок на гнездовании больше не отмечена, другая самка отложила вторую кладку в паре с другим самцом, третья самка отложила в паре с прежним самцом вторую и третьи кладки. Четвёртая самка, занимавшая соседнюю территорию, отложила свою вторую кладку в паре с самцом, гнездившимся до этого с тремя самками. Таким образом, самец имел в течение сезона 6 кладок и 4 выводка.

Биандрия, при которой самка гнездится последовательно с 2 самцами (43 случая). Можно различать естественную биандрию, когда самка оставляет нормально развивающийся выводок на попечение самца и откладывает вторую кладку в паре с другим самцом, и вынужденную биандрию. При этом самка меняет самца лишь после гибели кладки или выводка.

На тех участках ареала, где сезон гнездования зимородка более растянут (например, в Западной Европе), известны случаи четырёхкратного нормального гнездования. Там у зимородка можно предпола-

* Котюков Ю.В. 1991. Репродуктивное поведение обыкновенного зимородка // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 1, 2: 313-314.

гать существование и других форм репродуктивного поведения – размножение в более крупных семейных группах.

Не выявлено преобладающего влияния той или иной формы репродуктивного поведения. Существование нескольких циклов гнездования способствует появлению полигамных групп, особенно биандрии. Между числом самок, гнездящихся дважды и трижды, и числом полигамных самок и самцов имеется тесная связь (r соответственно равно 0.85 и 0.84). Как правило, в гнездящейся популяции самки преобладают (разница между числом самок и числом самцов в отдельные годы от 2 до 12), в среднем ежегодно самок на 3.6 особи больше, чем самцов. Между числом самок и числом случаев полигинии существует сильная положительная корреляция ($r = 0.80$). Все это, казалось бы, подтверждает мнение некоторых исследователей о том, что полигамия у зимородка – следствие преобладания в популяциях самок. В действительности же соотношение полов близко к 1:1, так как ежегодно некоторое число самцов хотя и занимает гнездовые участки, но к размножению не приступает.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск 927: 2784-2787

Гнездование сапсана *Falco peregrinus* в бассейне Большой Роговой (юг Большеземельской тундры)

Р.Н.Воронин

Второе издание. Первая публикация в 1988*

Сапсан *Falco peregrinus* – редкий гнездящийся вид бассейна реки Большая Роговая, но его биология здесь слабо изучена. Имеющиеся в литературе сведения о его распространении и биологии касаются в основном других районов Большеземельской тундры (Успенский 1965; Воронин 1977; Минеев 1980; Воронин и др. 1983).

Материал собран в июне-июле 1981-1984 годов в среднем течении Большой Роговой, где ежегодно гнездилось две пары сапсанов (под наблюдением находилась территория тундры примерно в 50 км²).

В 1981 году одно гнездо сапсана было на крутом склоне глубокого оврага, прилегающего к реке Сяттейвис, а другое – на склоне обрыва-

* Воронин Р.Н. 1988. Гнездование сапсана (*Falco peregrinus*) в бассейне р. Большая Роговая (юг Большеземельской тундры) // *Экология и поведение птиц*. М.: 67-70.

стого берега Большой Роговой. Расстояние между гнёздами 8 км. В 1982 году одна пара гнездилась вновь на реке Сяттейвис (в 400 м от прошлогоднего места), а второе гнездо было обнаружено на склоне коренного берега ручья Воркатывис. На реке Большая Роговая сапсаны в этот год не гнездились (по-видимому, отсюда они переместились в 1982 году на ручей Воркатывис, поскольку их гнездо располагалось в 2 км от прошлогоднего места). В 1983-1984 годах гнёзда сапсанов находились: одно на ручье Воркатывис (на одном и том же месте), а другое – на Большой Роговой. Расстояние между ними – 6 км.

Размеры обследованных гнёзд сапсанов в бассейне Большой Роговой таковы, см: диаметр лотка 18-21, его глубина 5.3-6.5. Гнёзда представляли собой ямку в земле, выстланную небольшим количеством сухой травы. В 1983 году одна пара (на ручье Воркатывис) отложила яйца в старом гнезде зимняка *Buteo lagopus*.

Откладка яиц у сапсана в бассейне Большой Роговой начинается в первой половине июня. 13 июня 1982 сапсаны уже насиживали яйца. В 1984 году 9 июня в гнезде сапсана на Большой Роговой было 1 яйцо, а 13 июня в том же гнезде – 3 яйца. В другом гнезде на ручье Воркатывис 17 июня 1984 птицы уже насиживали кладку. Примерно такие же сроки откладки яиц у сапсанов наблюдаются и в сопредельных регионах (Данилов и др. 1984).

В бассейне Большой Роговой в 1981-1984 годах в обследованных кладках ($n = 8$) было от 1 до 4 яиц (в среднем 2/2).

Интересно, что в 1982-1984 годах общее количество отложенных яиц двумя парами было одинаковое – 5. Величина кладки у пар по годам изменялась также незначительно. В то же время у обеих пар ежегодно отмечался эмбриональный отход (яйца, в которых эмбрион не развивался). Наличие в кладках сапсанов яиц-«болтунов» характерно и для других районов его гнездования (Спангенберг, Леонович 1958; Данилов и др. 1984).

Величина кладки яиц у сапсана в бассейне Большой Роговой сходна с таковой птиц, гнездящихся на сопредельной территории. С.М. Успенский (1965) отмечал, что в 1957 году на Югорском полуострове в кладках сапсанов было по 2-3 яйца. На полуострове Канин в этот же год в их кладках было также по 2-3 яйца (Спангенберг, Леонович 1958). На Ямале в разные годы в гнёздах сапсанов находили от 1 до 4 яиц (Осмоловская 1948; Данилов и др. 1984).

Средние размеры яиц сапсана, гнездящегося в бассейне Большой Роговой, были следующими ($n = 14$), мм: длина 55.6 ± 0.34 (*S.E.*), *S.D.* = 1.28, *CV* = 2.4; ширина, соответственно, 42.4 ± 0.40 , *S.D.* = 1.51, *CV* = 3.5.

Сапсаны насиживают яйца более месяца. Так, в гнезде на Большой Роговой в 1984 году от момента откладки первого яйца (8-9 июня) до проклёва первого птенца (12 июля) прошло 34 дня, а от откладки по-

следнего яйца (в кладке было 3 яйца) до появления первого птенца — 30 дней. Так как у хищных птиц насиживание начинается с первого отложенного яйца, то общий срок насиживания у данной пары составил 34 дня.

Птенцы у сапсана в бассейне реки Большая Роговая появляются в первой половине июля. В 1981 году в гнезде, расположенном на реке Сяттейвис, первый птенец появился 14 июля. В 1982 году только что вылупившийся птенец (скорлупа от яйца ещё лежала в гнезде) отмечен 12 июля в 17 ч. Птенец был почти слепой (веки были полуоткрыты, просматривалась лишь узкая щель). Во втором яйце в это же время начинался проклёв. Разница между появлением двух птенцов в данном гнезде составила около суток. В 1984 году птенцы у сапсана появились в первой половине июля. 10 июля в гнезде на ручье Воркатывис находились птенцы примерно 3-4-дневного возраста. В другом гнезде начало проклёва отмечено 12 июля. Подобные различия в сроках появления птенцов в отдельных кладках сапсана характерны и для других районов. Так, на Канине 30 июня 1957 в гнезде сапсана были уже птенцы (Спангенберг, Леонович 1958). На острове Вайгач в 1960 году вылупление птенцов наблюдалось в 5-20 числах июля (Карпович, Коханов 1967). В 1974 году на Ямале первые птенцы у сапсанов появились 18 июля (Данилов и др. 1984).

Таким образом, в среднем течении Большой Роговой в 1981-1984 годах отмечено стабильное гнездование двух пар сапсанов. Птицы ежегодно предпочитали использовать одни и те же гнездовые территории. На реке Сяттейвис гнездовую территорию сапсанов в 1982 году занял кречет *Falco rusticolus*.

В связи с сельскохозяйственным освоением тундры, изменением мест, пригодных для гнездования, возрастает опасность исчезновения сапсанов в данном районе. Поэтому было бы полезно организовать заказник с целью сохранения редких птиц в бассейне реки Большая Роговая, ведь здесь, кроме сапсана и кречета, встречаются также беркут *Aquila chrysaetos*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* и пискулька *Anser erythropus*, занесённые в Красные книги МСОП, СССР и РСФСР.

Литература

- Воронин Р.Н. 1977. Материалы по биологии сапсана и кречета в Большеземельской тундре // Тез. докл. 7-й Всесоюз. орнитол. конф. Киев: 2: 203-204.
- Воронин Р.Н., Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. 1983. Материалы по биологии беркута, сапсана и кречета на европейском Северо-Востоке СССР // Охрана хищных птиц. М.: 108-114.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. Птицы Ямала. М.: 1-332.
- Карпович В.Н., Коханов В.Д. 1967. Фауна птиц острова Вайгач и северо-востока Югорского полуострова // Тр. Кандалакшского заповедника 5: 268-335.
- Минеев Ю.Н. 1980. Редкие хищные птицы в тундрах европейского Северо-Востока СССР // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М.: 133-134.

- Осмоловская В.И. 1948. Экология хищных птиц полуострова Ямал // *Тр. Ин-та геогр. АН СССР* 41: 5-77.
- Спангенберг Е.П., Леонович В.В. 1958. Экология птиц-хищников полуострова Канин // *Орнитология* 1: 49-60.
- Успенский С.М. 1965. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач // *Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР* 38: 65-102.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск 927: 2787

Лебедь-кликун *Cygnus cygnus* в Павлодарской области в 1970-1980 годах

А.О.Соломатин

Второе издание. Первая публикация в 1991*

В лесостепи и степи правобережья Иртыша и в степной зоне левобережья к югу от канала Иртыш–Караганда, согласно обследования в 1983 году, кликун *Cygnus cygnus* гнездится. Левобережье к северу от канала занимает лебедь-шипун *Cygnus olor*. Эта граница лишь отчасти перекрывается кликуном в районе Иртышска, а шипун залетает к востоку от села Железинка. Распашка земель привела к высыханию многих тростниковых озёр, поэтому численность лебедей в крае падает, а на севере, в Иртышском районе, происходит замена кликуна шипуном. По сведениям охотоведа А.А.Абросимова, в 1970-х годах в Иртышском и Краснокутском районах доминировали кликуны. На озере Шиганак в 1979 году держалось 7 особей и пара с выводком, на водоёмах совхоза «Коскольский» – 8 пар, а в 1983 году там были одни шипуны. Сейчас в области гнездится по несколько пар каждого вида лебедей. В 1983 году мне было известно о гнездовании кликуна на озёрах Кунек, в 70 км западнее Иртышска – 3 пары, в окрестностях сёл Озёрное и Антоновка Железинского района – 7, близ села Песчаного Качирского района – 3, вблизи села Орловка Щербактинского района – 1; в 1976 году в 15 км севернее гор Желтау – 1. В Железинском районе в 1985 году по одному гнезду кликуна обнаружено близ села Михайловка (озёра Малое Белое, Джалманды, Тетен) и в Качирском районе возле села Калиновка на озере Аманколь.



* Соломатин А.О. 1991. Краткие сообщения о лебеде-кликуне [Павлодарская область] // Редкие птицы и звери Казахстана. Алма-Ата: 85.