

Экспресс-выпуск • Express-issue

1998 № 52

СОДЕРЖАНИЕ

- 3-19** Простой способ расчёта истинной средней продолжительности остановки у мигрирующих птиц.
В.Г.ВЫСОЦКИЙ
- 19-20** Случай последовательного гнездования самки крапивника *Troglodytes troglodytes* на территориях двух самцов в течение одного репродуктивного периода.
М.Ю.ДОРОФЕЕВА, М.Ю.КУДРЯВЦЕВА
- 21-22** Случаи аномального количества полётных перьев у *Alauda arvensis*, *Saxicola rubetra* и *Parus major*.
В.М.ЧЕРНЫШОВ
- 22-27** Сборник “Орнитология”, выпуск 28;
сборник “Современная орнитология 1998”:
Авторский указатель статей
-
-

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

Express-issue

1998 № 52

CONTENTS

- 3-19** The simplest method for estimation true stopover length
in migratory birds. V.G.VYSOTSKY
- 19-20** Successive breeding of one female wren *Troglodytes*
troglodytes at the territories of two males
during one reproductive period.
M.Yu.DOROFJEVA, M.Yu.KUDRJAVCEVA
- 21-22** The cases of aberrant flight feather counts
in *Alauda arvensis*, *Saxicola rubetra* and *Parus major*.
V.M.CHERNYSHOV
- 22-27** "Ornithologia", volume 28;
"Modern Ornithology 1998":
Author index
-

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

Простой способ расчёта истинной средней продолжительности остановки у мигрирующих птиц

В.Г.Высоцкий

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 30 апреля 1998

Отлов птиц в одном и том же месте с помощью паутинных сетей или рыбачинских ловушек широко используется в изучении миграций. Чаще всего таким способом исследуют сезонные миграции и поведение птиц в предмиграционный период, а также послегнездовые перемещения молодых особей. Как правило, отловы проводят ежедневно в течение определенного сезона на постоянном участке. По крайней мере часть окольцованных птиц на некоторое время задерживается на участке отлова и может быть поймана более одного раза. Разность между календарными датами ухода и появления особи на исследуемом участке будет равняться истинной продолжительности остановки. Однако истинная продолжительность остановки есть величина ненаблюдаемая, поскольку точные даты прихода и ухода особи практически всегда остаются неизвестными.

В большинстве публикаций частного и обзорного характера время остановки птиц оценивается как средняя разность между датами последнего и первого отловов (Biebach 1985, 1990; Biebach *et al.* 1986; Berthold 1996; Lavee *et al.* 1991; Maitav, Izhaki 1994 и др.). Этот показатель легко вычислить, его часто называют “средним минимальным временем остановки” птиц. В некоторых исследованиях к разности между последним и первым отловом каждой особи добавляют один день и вычисляют среднее. Многие авторы оговаривают, что истинная продолжительность остановки при этом остаётся неизвестной и что она — больше наблюдаемой (Biebach *et al.* 1986; Berthold 1996 и др.). В редких случаях допускают, что промежуток времени между первым и последним отловом особи близок к истинной продолжительности её остановки (см., например: Biebach 1985). Очевидно, что практическая ценность такого параметра, как среднее минимальное время остановки, невелика. Определённо сказать о нём можно только то, что эта измеряемая величина не может превышать истинное среднее время остановки. В зависимости от того, какие гипотезы проверяются, для одних исследований необходимо знать истинное время остановки птиц, тогда как для других вполне приемлемо использование среднего минимального времени. Будем далее называть среднее минимальное время остановки просто *средним измеренным*

временем остановки. Соотношение между средним измеренным и истинным средним временем остановки неизвестно. Если такое соотношение удастся найти, то станет возможным оценка истинного среднего времени остановки по среднему измеренному.

Разными авторами предлагались заметно отличающиеся друг от друга способы расчёта времени остановки (Borror 1948; Blake 1950; Rabøl, Petersen 1973; Maisonneuve, Bedard 1992; Holmgren *et al.* 1993). В принципе, существуют достаточно сложные способы расчёта длительности остановки мигрирующих птиц. Два схожих метода основаны на применении стохастических моделей мечения и повторного отлова (модели Кормака-Джолли-Себера). Работы, в которых применяются эти методы, единичны (Lavee *et al.* 1991; Kaiser 1993, 1994). Легко заметить, что рассчитанное в них среднее время остановки составляет скорее половину истинного среднего значения, поскольку эти методы позволяют оценить ожидаемое время пребывания птицы на исследуемом участке *от момента мечения*, а не от момента её появления. Кроме того, данные методы могут применяться не для всех наборов исходных данных. В дальнейшем на основе моделей Кормака-Джолли-Себера был разработан метод "обращения истории отловов в прошлое" (Pradel 1996), позволяющий вычислять время от момента появления особей до их первого отлова (Schaub 1998). Измеряемые продолжительности остановок являются не чем иным, как данными типа "времени жизни" (Кокс, Оукс 1988), и могут анализироваться соответствующими методами.

Предлагаемый в настоящей статье способ оценки среднего времени остановки основан на выводе простого соотношения между средней измеренной (наблюдаемой) и средней истинной (ненаблюдаемой) длительностью остановки мигрирующих* птиц. Метод является достаточно общим и пригоден для оценки продолжительности пребывания на одном участке любых мигрирующих животных. Птицы выбраны в качестве примера лишь для удобства, а также потому, что подобные методы разрабатывались преимущественно на них.

Будем считать, что интересующие нас средние относятся к достаточно большой группе (выборке) птиц. Действительно, статистические закономерности, а не поведение отдельных особей, составляют предмет исследования. Отлавливаемые в больших количествах мелкие воробьиные более всего подходят для дальнейших рассуждений. Построим простую и адекватную вероятностную модель рассматриваемого явления. Чтобы модель была хорошей, необходимо исходя из опыта сформулировать представления о реальных закономерностях поведения птиц и сделать ряд допущений о существенных сто-

* Термин миграция применяется здесь в широком смысле и служит для обозначения самых разнообразных типов перемещений.

ронах рассматриваемого явления. Сразу заметим, что приведенные ниже допущения в той или иной формулировке были сделаны разными авторами и лежат в основе разнообразных моделей мечения и повторного отлова (Cormack 1964; Jolly 1965, 1982; Seber 1965; Brownie *et al.* 1985; Clobert *et al.* 1987; Burnham *et al.* 1987; Pollock *et al.* 1990; Lebreton *et al.* 1992, 1993; Schwarz, Arnason 1996). Сложные модели базируются на большем числе допущений, чем наша простейшая модель. Также очевидно, что чем больше исходных допущений (в случае сложных моделей), тем чаще они могут нарушаться на практике. Если же исходных данных мало или они не соответствуют этим допущениям, то применение любых моделей — как *простых*, так и *сложных* — сможет привести только к неверным результатам.

Рассматриваемое явление соответствует понятию случайного процесса (Бендат, Пирсол 1989) и может анализироваться соответствующими методами. Будем считать, что каждая птица перемещается одиночно, а не в составе стаи или выводка, т.е. независимо от других особей (условие независимости). Говоря иначе, все птицы должны иметь равные шансы быть отловленными, а факт отлова одной особи не должен влиять на вероятность отлов других особей. Условие независимости будет отчасти нарушаться, если птица перемещается в составе стаи или выводка. Следует также ожидать, что птицы из одной "миграционной волны" будут иметь сходные поведение и судьбу (в смысле их отлова). При значительном числе пойманных особей некоторое нарушение этого условия, по всей видимости, не повлияет заметным образом на итоговые расчёты.

За время своей остановки птица может быть поймана либо единственный раз, либо два раза и более. Модель предполагает, что как уже ловившиеся (окольцованные), так и ещё ни разу не пойманные птицы должны иметь равные шансы быть пойманными. Для оценки продолжительности остановки количество отловов каждой особи может быть использовано по-разному. Если птица ловилась более одного раза, то допускается независимость каждого последующего отлова от предыдущих. Точно так же отлов не должен влиять на дальнейшее время пребывания особи на исследуемом участке. Эти допущения будут в той или иной степени нарушаться, если птица может запомнить орудие отлова и научиться избегать его. Нарушение данных допущений можно минимизировать путем планирования и проведения отловов по специальной схеме.

Время остановки, строго говоря, имеет отношение только к тому участку, на котором располагаются орудия отлова. Заметим, что самостоятельную проблему представляет определение формы и размеров территории, на которой птицы обитают во время миграционной остановки (Borror 1948). Лишь в некоторых случаях (оазис в пусты-

не, островок в море, изолированная группа тростников) облавливаемый участок будет совпадать с участком обитания птиц. Очень существенным является условие, что границы облавливаемого участка не должны меняться в течение всего периода исследования.

Суть рассматриваемого процесса сводится к тому, что в заранее неизвестный для наблюдателя момент птица *появляется* на участке, где производятся отловы, и в неизвестный же момент *исчезает*. Подразумевается, что период проведения отловов должен быть значительно больше, чем время остановки птиц. На контрольном участке не должно быть *особей-резидентов* исследуемого вида или, по крайней мере, их число должно быть ничтожным. Присутствие оседлых особей в отловах приведёт к неправдоподобному (завышенному) среднему значению времени остановки.

Моменты прихода и ухода не могут быть точно предсказаны каким-либо известным способом и определяются игрой случая, т.е. являются реализациями случайного процесса (случайными переменными величинами). Для описания этих процессов потребуются вероятностные понятия и соответствующие статистические характеристики. Разность между моментами появления и исчезновения особи есть истинная продолжительность остановки, которая является также не чем иным, как случайной переменной величиной, недоступной для прямого измерения. Как истинное время остановки, так и измеренное время остановки здесь моделируются непрерывной случайной величиной. Это допущение реалистично, поскольку отловы осуществляются непрерывно в течении большей части суток. Это допущение необходимо для разрабатываемой здесь идеальной модели. На практике измеренное время остановки особи, как правило, выражают в сутках, то есть в дискретном (целочисленном) виде. Однако, зная час первого и второго отлова птицы, нетрудно выразить измеренное время остановки в виде числа с десятичной частью.

Обозначим истинную длительность остановки особи как случайную переменную T и представим её как отрезок с координатой с началом в точке 0 на временной числовой оси. Каждой особи будет соответствовать свой индивидуальный отрезок T_i . Сперва рассмотрим простейший случай, когда особь ловилась всего *один раз* за время T своего пребывания на участке. Заранее нельзя предсказать, в какой момент своего присутствия данная особь будет поймана: в начале, конце или ближе к середине периода остановки,— поскольку вероятность отлова одинакова для всех моментов рассматриваемого интервала времени. Это допущение является наиболее важным для дальнейших рассуждений и служит основой для построения вероятностной модели изучаемого явления. Правдоподобность указанного допущения будет обсуждаться ниже на материале реальных отловов.



Рис. 1. Среднее ожидаемое положение на временной шкале точки единственного отлова особи (Х) относительно моментов её появления (О) и исчезновения (Т)

Приняв данное допущение, мы можем утверждать, что точка отлова конкретной особи (обозначим ее как Х) может с равной вероятностью попасть в любое место отрезка ОТ и разбивает его на два отрезка: ОХ и ХТ (рис.1)*. Каким же будет распределение длин этих двух отрезков? Существует общий принцип симметрии, согласно которому при случайном бросании n точек на отрезок распределение длин $(n+1)$ получающихся при этом отрезков одинаково. Последнее справедливо, разумеется, для очень большого числа отловов очень большой совокупности особей. В нашем случае $n = 1$, то есть точка Х делит отрезок ОТ в среднем (для многих наблюдений) пополам (Кендалл, Моран 1972: 2.1-2.5). В руководствах по статистике (см., например: Бендат, Пирсол 1989; Гнеденко 1988) приводится доказательство, что математическое ожидание попадания равномерно распределенной случайной переменной величины в интервал равно $1/2$ этого интервала. В нашем случае это практически означает, что для большого числа птиц, отловленных только по одному разу, момент отлова в среднем приходится на середину истинного времени остановки, что и отражено на рисунке 1. Если каким-либо способом удастся получить среднее время от момента единственного отлова до момента ухода (отрезок ХТ), то истинное среднее время остановки вычисляется просто умножением этой величины на 2. К этому результату мы ещё вернемся при обсуждении расчетов времени остановки птиц на основе моделей Кормака-Джолли-Себера.

Теперь рассмотрим аналогичный, но более сложный тип исходных данных: достаточно большую группу особей, каждая из которых отлавливалась *по два раза*. Первую и вторую точки отлова обозначим, соответственно, как X_1 и X_2 , которые суть случайные переменные величины. На случайном отрезке ОТ оси времени (рис. 2), который является истинным временем остановки особи, выберем случайным образом момент первого отлова X_1 , затем — момент второго X_2 . Точка X_2 может лежать, разумеется, только правее точки X_1 . Разность $(X_2 - X_1)$ есть ни что иное, как наблюдаемое (измеренное) время остановки особи. Нас интересует отношение средней длины случай-

* Для наглядности мы используем геометрическую интерпретацию вероятности (Кендалл, Моран 1972).

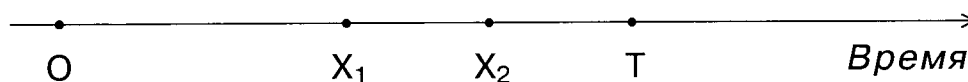


Рис. 2. Среднее ожидаемое положение на временной шкале точек двух последовательных отловов особи (X_1 и X_2) относительно моментов её появления (O) и исчезновения (T)

ного отрезка X_1X_2 к длине всего случайного отрезка OT. Опираясь на принцип симметрии снова повторим следующие рассуждения: для большого числа особей точка первого отлова X_1 в среднем приходится на середину случайного отрезка OT, а точка второго отлова X_2 в среднем попадет на середину отрезка X_1T . Таким образом, отрезок X_1X_2 составит в среднем половину от половины, или $1/4$ отрезка OT. Итак, для получения истинного среднего времени остановки особей необходимо умножить на 4 среднее измеренное (наблюдаемое) время остановки. Заметим, что было бы ошибкой выбирать случайные точки X_1 и X_2 на отрезке OT без соблюдения условия $X_2 > X_1$, тогда длина отрезка между точками X_1 и X_2 составила бы в среднем $1/3$, а не $1/4$ от длины всего отрезка OT. На рис.2 отрезок X_1X_2 изображен лежащим в правой половине отрезка OT. Разумеется, для различных особей отрезок X_1X_2 будет иметь неодинаковую длину и может оказаться на любом месте внутри отрезка OT. Сходные задачи рассматривались разными авторами (например, Мостеллер 1985; Гмурман 1997).

Повторяя аналогичные рассуждения с использованием геометрических вероятностей и учитывая, что вероятность попадания точки на отрезок пропорциональна длине этого отрезка, найдем вероятность того, что длина отрезка X_1X_2 окажется меньше половины отрезка OT (рис. 2). Искомая вероятность равна $3/4$. Практически это значит, что для 75% отловленных птиц наблюдаемое (измеренное) время остановки будет меньше половины истинного времени остановки. Иными словами, распределение наблюдаемых времен остановки будет заметно скошено влево, в сторону малых значений. Теоретически показано (Кендалл, Моран 1972: 2.22), что расстояния между случайными соседними точками на отрезке прямой имеют экспоненциальное распределение. Ниже мы обсудим соответствие реальных данных и этого теоретического предсказания.

Интуитивно понятно, что особь, ловившаяся многократно, скорее всего делает более длительную остановку, чем особь, ловившаяся только один или два раза. При расчете истинной средней продолжительности остановки может возникнуть необходимость дополнительного учёта времени остановки многократно ловившихся птиц. Повторяя приведенные выше рассуждения легко рассмотреть случаи, когда особь ловилась три ($X_1 < X_2 < X_3 < T$) и более раз.

В общем случае выражение

$$\frac{1}{2} - \frac{1}{2^m}, \text{ при } m = 2, 3, \dots, n \quad (1)$$

задает ту часть истинной продолжительности, которую составляет промежуток между первым и последним отловами особи. Здесь m есть число отловов одной и той же особи. Необходимо заметить, что в реальных отловах содержится, как правило, очень незначительное число многократно пойманных индивидуумов.

Соотношения, полученные выше через геометрические вероятности, могут быть легко подтверждены имитационным моделированием на компьютере методом Монте-Карло (Ермаков 1975). Будем имитировать случайные величины (истинное время остановки, моменты времени первого и второго отловов) с целью получения численного решения задачи о соотношении истинного и наблюдаемого времени остановки. Смоделируем случай, когда каждая из большого количества особей ловилась по два раза и вычислим соотношение между истинным и наблюдаемым временем остановки. Для этого нужно выполнить следующее.

Шаг 1. С помощью генератора равномерно распределенных случайных чисел $[0,1]$ получить число и принять его за истинное время остановки особи T . Исключительно ради наглядности можно умножить полученное число, скажем, на 10 или 50, тогда оно будет очень походить на результат реального отлова.

Шаг 2. Таким же путем выбрать момент первого отлова X_1 , причем $X_1 < T$.

Шаг 3. Таким же путем выбрать момент второго отлова X_2 , сперва выбрать $X_2 < T$, затем выбрать $X_2 > X_1$.

Шаг 4. Вычислить наблюдаемое время остановки как разность $(X_2 - X_1)$.

Шаг 5. Имитировать большое число особей повторением N раз ($N > 100$) шагов 1-4. Каждый раз накапливать суммы всех значений T и всех значений $(X_2 - X_1)$.

Шаг 6. Вычислить среднее истинное время остановки как сумму всех значений T , деленную на N . Вычислить среднее наблюдаемое время остановки как деленную на N сумму всех значений $(X_2 - X_1)$. Данный шаг не является обязательным и может быть реализован только ради наглядного представления средних.

Шаг 7. Вычислить искомое соотношение как частное от деления суммы всех значений T на сумму всех значений $(X_2 - X_1)$. Вместо сумм можно использовать соответствующие средние, которые были получены на шестом шаге. Далее остается многократно (например, 1000 раз) повторить шаги 1-7 для изучения случайных отклонений вычисленного соотношения от числа 4. Величина отклонений будет в сильной степени зависеть от качества случайных чисел, поэтому, следует пользоваться высококачественными генераторами случайных чисел. Показанная имитационная процедура может быть легко модифицирована для любого произвольного числа поимок одной и той же особи.

Практически для вычисления истинного среднего времени остановки птиц можно предложить четыре способа.

Способ первый. Для птиц, которые ловились *два раза или более*, вычислить среднее арифметическое значение времени остановки

(в сутках) как среднее значение разности между датами первого и второго отловов, затем умножить его на 4. Полученное число будет оценкой истинного среднего значения именно *для данной подвыборки* птиц. Если часть птиц ловилась более двух раз, то это никак не учитывается в данном способе расчёта. Заметим, что в этом способе никак не используется информация о особях, которые ловились только один раз и которые обычно составляют большинство в реальных отловах. Вполне естественно полагать, что ловившиеся только один раз птицы остановились на более короткий срок по сравнению с теми, кто был пойман два раза или более. Поэтому, первый способ расчёта будет давать завышенное истинное среднее время остановки относительно всех остановившихся птиц.

Способ второй. Для птиц, пойманных два раза или более, вычислить среднее измеренное время остановки как среднюю разность между первым и вторым отловами. Полученное значение умножить на 4, что даст значение промежуточной величины T_2 . Для птиц, пойманных только один раз, принять измеренное время остановки равным 1 сут. Вычислить среднее взвешенное арифметическое значение истинной продолжительности остановки T по формуле

$$T = \frac{n_1 \cdot T_1 + n_2 \cdot T_2}{n}, \quad (2)$$

где n_1 есть объём подвыборки птиц, пойманных только один раз, а T_1 — измеренное время их остановки ($T_1 = 1$); n_2 — объём подвыборки птиц, пойманных два раза или более, T_2 — рассчитанное выше истинное среднее время их остановки. Общее число анализируемых птиц $n = n_1 + n_2$. Данный способ учитывает *всех отловленных* особей, но не учитывает отловы тех птиц, которые ловились более двух раз.

Способ третий. Позволяет учитывать продолжительность остановки индивидуумов, которые ловились *три или большее* число раз. Для этого используется формула (1). Как и в способе первом, для подвыборки птиц численностью n_2 , которые ловились только два раза ($m = 2$), вычисляется среднее арифметическое значение измеренной длительности остановки как средняя разность между датами *первого и второго* отловов. По формуле (1) для $m = 2$ находим, что данное измеренное среднее составляет 1/4 от истинного среднего значения. Далее получаем истинное среднее T_2 , разделив измеренное среднее на 1/4. Для подвыборки птиц численностью n_3 , которые ловились по три раза ($m = 3$), вычисляется среднее арифметическое значение измеренной длительности остановки как средняя разность между датами *первого и третьего* отловов. Подставляя $m = 3$ в формулу (1) находим, что измеренное среднее для этой подвыборки

птиц составляет $3/8$ от истинного среднего. Истинное среднее T_3 получается после деления измеренного среднего на $3/8$. Аналогично, для подвыборки птиц численностью n_4 , которые ловились по четыре раза, вычисляется измеренная средняя длительность остановки как разность между датами *первого и четвертого* отловов. По формуле (1) при $m = 4$ находим, что измеренное среднее составляет $7/16$ от истинного среднего времени остановки. Истинное среднее T_4 для данной подвыборки получается делением измеренного среднего на $7/16$. Далее сходным образом вычисляются истинные значения средней продолжительности остановки для птиц, ловившихся пять, шесть и более раз. В завершение вычисляется истинная средняя продолжительность остановки T для всех проанализированных птиц (численностью n) как взвешенное арифметическое среднее по формуле

$$T = \frac{n_2 \cdot T_2 + n_3 \cdot T_3 + \dots + n_m \cdot T_m}{n}. \quad (3)$$

Здесь n_2 — объём подвыборки птиц, которые ловились по два раза, n_3 — объём подвыборки птиц, ловившихся по три раза и т.д., причем $n = n_2 + n_3 + \dots + n_m$. Соответственно, T_2 — рассчитанная истинная средняя длительность остановки птиц, ловившихся по два раза, T_3 — рассчитанная средняя длительность остановки птиц, которые ловились по три раза и т.д. В общем случае индекс $m = 2, 3, 4, \dots, k$ есть номер подвыборки, указывающий, сколько раз ловилась каждая особь из данной подвыборки.

Способ четвертый. Для птиц, которые ловились только один раз, принять измеренное время остановки равным 1 сут. Для всех остальных птиц вычислить истинное среднее время остановки точно так же, как в третьем способе. Истинная средняя продолжительность остановки T для всех пойманных n птиц вычисляется как взвешенное арифметическое среднее по формуле

$$T = \frac{n_1 \cdot T_1 + n_2 \cdot T_2 + \dots + n_m \cdot T_m}{n}, \quad (4)$$

где n_1 — объём подвыборки птиц, которые ловились один раз, $T_1 = 1$ есть время их остановки. Число всех анализируемых птиц $n = n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_m$. Остальные обозначения такие же, как в третьем способе.

Формально третий и четвертый способы расчётов наиболее полно учитывают информацию о всех отловах. На практике количество многократно пойманных птиц оказывается очень незначительным. Например, из 200 тыс. воробьиных птиц 58 видов, пойманных во время миграционной остановки на территории Германии, 90% особей ловились только один раз (Kaiser 1996). Поэтому следует отдать

предпочтение первому и/или второму способам расчётов. Вопрос о том следует или не следует учитывать однократно отловленных птиц и приравнивать время их остановки к 1 сут (или какому-либо другому значению), есть дело вкуса исследователя. В каждом случае решение должно быть основано на особенностях поведения птиц, их видовой специфики и т.п. Указанные способы могут быть легко модифицированы в зависимости от потребностей конкретного исследования. Например, иногда к измеренному значению времени остановки особи прибавляют 1 сут (считается, что к моменту первого отлова птица уже присутствовала здесь как минимум 1 сут). Данный способ расчетов не совместим с разработанными здесь методами и может применяться только как вариант вычисления измеренного среднего значения остановки. В любом случае способ расчётов должен быть подробно описан. Если имеется (например, в публикациях) рассчитанное указанным способом среднее время остановки, то из него следует вычесть 1, а полученную разность затем умножить на 4. Полученное значение будет *приблизительно* соответствовать истинному среднему времени остановки, рассчитанному по предложенному здесь первому способу. Следует исключить из анализа больных и раненых особей, остановившихся на аномально длительный срок. Погибшие в результате отлова птицы также не должны включаться в расчёты.

Способы вычисления стандартного отклонения для рассчитанного истинного среднего значения продолжительности остановки здесь сознательно не приводятся. Значения стандартных отклонений оказываются большими для данных такого типа. Использование стандартных отклонений для последующего сравнения средних значений с применением основанных на нормальном распределении традиционных параметрических критериев привело бы к неверным результатам, потому что времена остановки распределены, скорее всего, приблизительно экспоненциально. Для относительного сравнения выборочных значений длительности остановки следует брать измеренные значения и применять непараметрические критерии (например, критерии Манна-Уитни или Уилкоксона). Заметим, что далеко не всегда следует вычислять истинную длительность остановки, особенно если нужно просто ответить на вопрос: дольше или нет задерживается на исследуемом участке одна группа птиц по сравнению с другой. В этом случае нельзя провести абсолютное сравнение, т.е. ответить, на сколько дольше была длительность остановки.

Как отмечалось выше, из теоретических соображений следует, что расстояния между случайными соседними точками на прямой имеют экспоненциальное распределение. Практически это означает, что измеренное время остановки птиц (расстояние между случайной точкой 1-го отлова и случайной точкой 2-го отлова) должно быть

распределено экспоненциально. Так будет, если моменты отловов действительно случайны. На рис. 3 приведено распределение имитированных методом Монте-Карло (шаг 4, см. выше) 160 времён остановки (разность между датами 1-го и 2-го отловов) со средним значением 2.3 сут. Кривая — это идеальная экспонента для указанного среднего значения, которая хорошо согласуется с имитированными данными.

Распределение реальных данных должно иметь распределение, близкое к экспоненциальному, что легко проверить с помощью критериев согласия. По крайней мере, по своей форме распределение измеренных значений должно походить на изображённое на рис. 3. В этом необходимо убедиться перед расчётом истинной средней продолжительности остановки предложенными здесь методами.

На опубликованных материалах рассмотрим вопрос о том, сколько хорошо реальные данные соответствуют экспоненциальному распределению. На большом числе отловленных мигрирующих мелких воробьиных птиц на острове около берегов Дании (Rabøl, Petersen 1973) показано, что у веснички *Phylloscopus trochilus* и зарянки *Erithacus rubecula* распределение времени между первым и последующим отловами хорошо описывается экспоненциальным распределением. Для ряда других видов указанное распределение внешне походило на экспоненциальное, но отличалось от такового при строгой проверке (см. рисунки в цитируемой работе). В Германии у мигрирующих зарянок распределение измеренной продолжительности остановки оказалось внешне весьма близко к экспоненциальному (Kaiser 1993: рис. 33), тогда как в предмиграционный период соответствующее распределение было сходно с равномерным.

Внешне близко к экспоненциальному распределение измеренного времени остановки в оазисе для большого количества мелких воробьиных, относящихся к 28 видам (см. ориг. рис. в: Viebach *et al.* 1986; Lavee *et al.* 1991; Maitav, Izhaki 1994). Цитируемые авторы не проверяли, какому виду распределения соответствуют данные, а ограничились подачей материала в форме гистограмм.

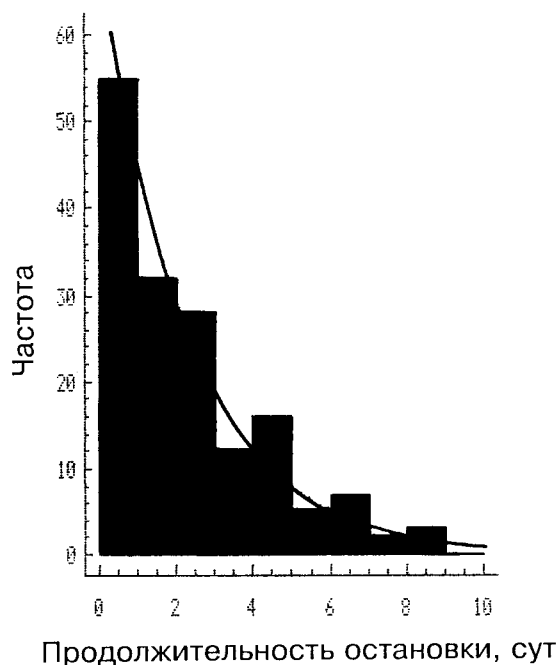


Рис. 3. Распределение измеренных значений продолжительности остановки (имитация методом Монте-Карло)

Распределение наблюдаемого времени миграционной остановки белых гусей *Chen caerulescens* в Канаде (см. табл 1 в: Maisonneuve, Bedard 1992) оказалось близким к экспоненциальному.

Следует заключить, что многие реальные данные часто похожи, по крайней мере по внешней своей форме, на экспоненциально распределённые величины. Последнее является хорошим доводом в пользу справедливости допущений, лежащих в основе предлагаемого здесь метода расчётов.

На практике данные большого числа отловов разных видов воробьиных птиц хорошо описываются вариантом D модели Джолли-Себера (Lavee *et al.* 1991). Для дальнейших рассуждений важно, что этот вариант основан на допущении о постоянстве вероятности поимки P для всех особей и для всего периода проведения отловов. Причём, кроме всего прочего, в процессе подбора "наилучшей" модели имеет место и проверка предположения о постоянстве P . Подбор модели является сложной теоретически обоснованной статистической процедурой (Brownie *et al.* 1985; Burnham *et al.* 1987; Pollock *et al.* 1990). То, что конкретные данные хорошо описываются моделью с постоянной P , ещё не есть доказательство действительного постоянства P . Просто эти данные не противоречат данному предположению. Предположение о постоянстве P подтвердилось на многочисленных наборах данных по многим видам мигрирующих воробьиных птиц (Lavee *et al.* 1991). В случае нашей простейшей модели постулируется допущение о равномерном распределении моментов отлова особи для всего периода её остановки. Это допущение связано с понятием постоянной вероятности отлова P . Очевидно, что при проведении исследований подобного рода нужно предпринимать усилия для обеспечения постоянной вероятности отлова. Последнее может быть достигнуто применением постоянного числа орудий лова одинакового качества.

В нашей модели нет строгой процедуры тестирования допущения о равномерном распределении моментов времени отловов. Приблизительно экспоненциальная форма распределения измеренных значений продолжительности остановки птиц может использоваться для грубой проверки указанного допущения. Постоянство P , установленное на большом материале (Lavee *et al.* 1991), служит хорошим доводом в пользу правомерности нашего постулата. Вместе с тем, в другом случае на материалах массового отлова (Kaiser 1993, 1994) часто оказывались подходящими модели, предполагающие непостоянство вероятности отлова.

Вопрос о величине вероятности отлова P представляет особый интерес. Применение стохастических моделей Кормака-Джолли-Себера к данным отловов птиц позволяет наиболее достоверно оце-

нить этот параметр. В оазисе в Сахаре вероятность отлова паутиными сетями пролётных воробьиных птиц 14 видов изменялась от 0.008 до 0.37 и в среднем составила 0.13 для осеннего и 0.26 для весеннего периодов (Lavee *et al.* 1991). Сходной оказалась вероятность отлова птиц ловушками "рыбачинского" типа в летний период на Куршской косе Балтийского моря (Payevsky *et al.* 1997), которая изменялась от 0.09 до 0.35 и составила в среднем 0.24 для 6 наборов данных для 3 видов воробьиных. На местах остановок на севере Африки в период пролёта средняя вероятность отлова для 2 видов воробьиных была около 0.03 (Biebach *et al.* 1986). В последнем случае P вычислялась более простым путём, чем в стохастических моделях.

Сделанный краткий обзор показывает, что вероятность отлова обычно очень низка. При этом, исходя из нашей модели, особь с равной вероятностью может быть поймана в любое время периода её остановки. Поэтому маловероятно, что птицу удастся поймать именно в начале (или, наоборот, в конце) периода её остановки.

Специальный интерес представляет соотношение между измеренной средней продолжительностью остановки и продолжительностью, рассчитанной по стохастической модели Кормака-Джолли-Себера для одних и тех же исходных данных. Очевидно, что по стохастической модели рассчитывается среднее ожидаемое время остановки *от момента первого или единственного отлова птицы, а не от момента их появления* (в принципе ненаблюдаемого). По нашему мнению, ситуация соответствует схеме на рисунке 1. Таким образом, оценка, полученная по этой модели, составляет лишь 1/2 от истинной продолжительности остановки. Как было показано выше, измеренная средняя продолжительность остановки (см. рис. 2 и объяснения к нему) составляет 1/4 от истинного значения. (Особи, ловившиеся 3 раза и более в соответствии с формулой (1) в действительности увеличат измеренную среднюю продолжительность, и последняя будет несколько больше, чем 1/4 истинного значения. Однако таких особей мало, и ими можно пренебречь). Следовательно, для одних и тех же исходных данных оценка, полученная по стохастической модели, будет *в 2 раза больше* т.н. измеренной средней продолжительности остановки.

Теперь посмотрим, сколь хорошо это сугубо теоретическое предсказание соответствует реальным расчётным данным. На одном и том же материале были рассчитаны среднее измеренное время остановки и продолжительность остановки по модели Кормака-Джолли-Себера для 21 набора данных по 14 видам пролётных воробьиных (Lavee *et al.* 1991: см. рис. 5 и уравнение). Среднее измеренное время остановки составило для этих птиц от 1 до 3 сут, тогда как продолжительность остановки, рассчитанная по стохастической модели,

оказалась в среднем в 2.07-2.48 раза выше. В другом случае для одних и тех же данных (птицы из 7 видов воробьиных, которые во время миграции остановились не менее чем на 2 дня) были рассчитаны такие же показатели (Kaiser 1993: см. табл. 30, 31). Рассчитанное по стохастической модели время остановки превышало среднюю измеренную продолжительность остановки в 1.29-3.15 раза у разных видов, а в среднем по всем видам — в 2.01 раза.

Для молодых *Acrocephalus scirpaceus* во время осенней миграции на Куршской косе Балтийского моря было рассчитано среднее измеренное время остановки, а также оценена продолжительность остановки по модели Кормака-Джолли-Себера (Н.Чернецов, в печати). Вторая оценка для разных периодов оказалась в 1.9-3.1, в среднем в 2.5 раза больше, чем первая. Дополнительно по стохастической модели была рассчитана средняя ожидаемая *продолжительность времени от момента появления птицы до её первого отлова* (см. табл. 2 в цит. работе). Согласно нашим представлениям, средние ожидаемые продолжительности пребывания птицы на месте остановки от появления до первого отлова и от последнего отлова до исчезновения должны быть равны. Для 16 наборов данных полученные результаты в половине случаев хорошо согласуются с этим. Таким образом, имеется хорошее соответствие между теоретическим предсказанием и реальными данными. Указанное соответствие следует трактовать как весомый довод в пользу правомерности метода, разработанного в данной статье.

В заключение кратко остановимся на вопросе планирования процедуры проведения отловов. На словах, кажется, все согласны, что любое исследование должно преследовать хорошо сформулированные цели и быть тщательно спланировано ещё до начала работы. Эксперименты по отлову и мечению птиц, разумеется, не составляют исключения. Однако на практике орнитологи часто годами и десятилетиями ведут рутинные работы по отлову и кольцеванию птиц, похоже, даже не задумываясь о научных целях своей работы. Главенствует в таких коллективах лишь “принцип заготовителя” — кольцевать как можно больше птиц и не рассуждать. При этом имплицитно считается, что главная ценность “научного исследования” заключается в накоплении огромной массы материала, якобы придающей работе большую ценность и убедительность. Естественно, что в разные годы применяются разные по качеству и количеству орудия отлова и изменяется форма и размеры облавливаемого участка. Впоследствии уже никто не помнит и не в состоянии учесть вышеупомянутые особенности отлова в разные периоды работы. При обработке такого “труднопереваримого” архивного материала будут получены, скорее всего, неверные выводы. Приведённые рассужде-

ния имеют непосредственное отношение и к расчёту продолжительности остановки мигрирующих птиц.

Остановимся на примерах хорошо спланированных исследований по отлову и мечению мигрирующих птиц. Про выбор участка, на котором будут вестись отловы, говорилось выше. Сначала необходимо хотя бы примерно разграничить периоды до и после начала перемещений. Предлагаемые здесь методы применимы именно для перемещающихся птиц. Для оседло живущих птиц распределение времён между первым и последующим отловами будет приблизительно равномерным, что можно использовать в качестве ориентировочного критерия. Наилучшие результаты могут быть получены, когда планируется постоянное усилие отлова. Для этого разработаны специальные схемы отлова птиц паутинными сетями (Peach *et al.* 1996). В этой же работе приводятся многочисленные ссылки на другие статьи по данному вопросу. Типичным примером могут служить многолетние исследования (Kaiser 1993, 1994), при которых постоянно действующими паутинными сетями, размещёнными по линейным трансектам, покрыт значительный участок (1 км²). Более изящно был организован многолетний отлов мигрирующих птиц в одном из оазисов Сахары (Lavee *et al.* 1991): ориентация и положение паутинных сетей здесь постоянно изменялись, чтобы предотвратить запоминание их птицами. Ещё более привлекательной будет схема отловов, когда не все сети стоят одновременно, а поднимаются и опускаются по расписанию. В любом случае следует исключить возможность как отрицательной, так и положительной реакции птиц на орудия лова. Так, отлов синиц на искусственных прикормках можно привести в качестве примера положительной реакции на орудие лова. Действительно, синицы находят прикормку, ориентируясь на поведение других особей, запоминают ее месторасположение и посещают систематически. Поэтому поведение одних особей зависит от поведения других, а отловы нельзя считать случайными и независимыми. Применение предложенных методов расчетов для оценки времени задержки синиц на прикормках даст неверные результаты.

Итак, в данном сообщении предложен простейший способ приблизительной оценки истинной продолжительности остановки перемещающихся животных. На примерах эмпирических данных по птицам показано, что имеется хорошее соответствие между оценками по нашему методу и по стохастическим моделям Кормака-Джолли-Себера. Последние на сегодняшний день являются самыми сложными как для понимания, так и в вычислительном отношении.

Автор благодарит Н.Чернецова за предоставленную возможность ознакомиться с переводом с немецкого языка работы А.Кайзера, а А.В.Бардина за обсуждение данной проблемы.

Литература

- Бендат Дж., Пирсол А. 1989. *Прикладной анализ случайных данных*. М.: 1-540.
- Гнеденко Б.В. 1988. *Курс теории вероятностей*. М.: 1-448.
- Гмурман В.Е. 1997. *Руководство к решению задач по теории вероятностей и математической статистике*. М.: 1-400.
- Ермаков С.М. 1975. *Метод Монте-Карло и смежные вопросы*. М.: 1-471.
- Кендалл М., Моран П. 1972. *Геометрические вероятности*. М.: 1-192.
- Кокс Д.Р., Оукс Д. 1988. *Анализ данных типа времени жизни*. М.: 1-191.
- Мостеллер Ф. 1985. *Пятьдесят занимательных вероятностных задач с решениями*. М.: 1-88.
- Berthold P. 1996. *Control of bird migration*. Chapman & Hall. London: 1-355.
- Biebach H. 1985. Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program // *Experientia* 41: 695-697.
- Biebach H. 1990. Strategies of trans-sahara migrants // E.Gwinner (Ed.). *Bird migration*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg: 352-367.
- Biebach H., Friedrich W., Heine G. 1986. Interaction of bodymass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds // *Oecologia* 69, 3: 370-379.
- Blake C.H. 1950. Length of stay of migrants // *Bird-Band*. 21, 4: 151-152.
- Borror D.J. 1948. Analysis of repeat records of banded white-thoated sparrows // *Ecol. Monogr.* 18, 3: 411-430.
- 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. Resour. Publ.* 156: 1-305.
- 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 // *Amer. Fisheries Soc. Monogr.* 5: 1-437.
- Clobert J., Lebreton J.D., Allaine D. 1987. A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds // *Ardea* 75, 1: 133-142.
- Cormack R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika* 51, 3/4: 429-438.
- Holmgren N., Ellegren H., Pettersson J. 1993. Stopover length, body mass and fuel deposition rate in autumn migrating adult dunlins *Calidris alpina*: evaluating the effects of moulting status and age // *Ardea* 81, 1: 9-20.
- 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: 301-321.
- Kaiser A. 1993. *Rast- und Durchzugsstrategien mitteleuropäischer Singvögel*. Dissertation. Univ. Konstanz: 1-244.
- Kaiser A. 1994. Length of stopover and population size of migratory passerines — estimates using the Jolly-Seber model for open populations // *J. Ornithol.* 135, 3: 397.
- Kaiser A. 1996. Zugdisposition mitteleuropäischer Kleinvögel: Mauser, Körpermasse, Fettdeposition und Verweildauer // *J. Ornithol.* 137, 2: 141-180.
- Lavee D., Safriel U.N., Meilijson I. 1991. For how long do trans-Saharan migrants stop over at an oasis? // *Ornis scand.* 22, 1: 33-44.
- 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 in Ecology and Evolution* 8, 3: 91-95.
- Maisonneuve C., Bedard J. 1992. Chronology of autumn migration by greater snow geese // *J. Wildl. Manage.* 56, 1: 55-62.
- Maitav A., Izhaki I. 1994. Stopover and fat deposition by blackcaps *Sylvia atricapilla* following spring migration over the Sahara // *Ostrich* 65, 2: 160-166.
- Rabøl J., Petersen D. 1973. Length of resting time in various night-migrating passerines at Hesselø, southern Kattegat, Denmark // *Ornis scand.* 4, 1: 33-46.
- 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 // *Zh. Obshch. Biol.* 58, 6: 5-20.
- Peach W.J., Buckland S.T., Baillie S.R. 1996. The use of constant effort mist-netting to measure between-year changes in the abundance and productivity of common passerines // *Bird Study* 43, 2: 142-156.
- Pollock K.H., Nichols J.D., Brownie C., Hines J.E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments // *Wildlife Monogr.* 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.
- Seber G.A.F. 1965. A note on the multiple-recapture census // *Biometrika* 52, 1/2: 249-259.
- Schaub M. 1998. How long do birds stop at a resting place during migration? // *Ostrich* 69, 3/4: 197.
- 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.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 1998, Экспресс-выпуск 52: 19-20

Случай последовательного гнездования самки крапивника *Troglodytes troglodytes* на территориях двух самцов в течение одного репродуктивного периода

М.Ю.Дорофеева, М.Ю.Кудрявцева

Кафедра зоологии позвоночных, Биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 19 октября 1998

С 1995 года в окрестностях дер. Коваши (59°54' с.ш., 29°15' в.д., Ленинградская обл.) мы ведём стационарные исследования биологии крапивника *Troglodytes troglodytes* с использованием т.н. биографического метода — прослеживания судеб меченых особей.

В 1998 нам удалось зафиксировать случай последовательного размножения самки на двух гнездовых участках самцов-соседей.

Эти два территориальных самца были отловлены 2 мая и помечены кольцами красного и чёрного цвета. 16 мая на участке “чёр-

ного” самца обнаружили гнездо с кладкой из 7 яиц, из которых 30 мая вылупились птенцы. 7 июня птенцы были окольцованы, а самка поймана с помощью установленного на гнезде бойка и помечена. В середине второй декады июня птенцы покинули гнездо. Их кормила одна самка, “черный” самец не принимал участия в кормлении, но беспокоился около выводка. 22 июня выводок ещё держался на территории “чёрного” самца. 24 июня в пределах этого участка обнаружить выводок не удалось.

В тот же день, 24 июня, в одном из гнёзд на территории соседнего “красного” самца появилось первое яйцо. Последующие наблюдения показали, что кладку в этом гнезде насиживала та же самка, что гнездилась с “чёрным” самцом. Расстояние между первым и вторым гнёздами самки — 50 м. 13 июля вылупились 5 птенцов, 22 июля они были окольцованы. В 11 ч 2 августа самка кормила вылетевших птенцов недалеко от гнезда. Хозяин гнездового участка — “красный” самец — в выкармливании слётков участия не принимал. В конце июля он перестал петь. По-видимому, в это время у него уже началась послебрачная линька. В 13 ч этого же дня выводок с самкой был отмечен на территории “чёрного” самца. Птенцы прятались в вывороте, где находилось первое гнездо самки. “Чёрный” самец не проявлял агрессии по отношению к выводку, беспокоился (трещал), в кормлении слётков не участвовал.

Согласно данным других исследователей, у крапивника верность самки первому партнёру при втором или повторном размножении — явление крайне редкое. В Германии из 184 окольцованных самок только одна второй раз размножалась с тем же самцом (Dallmann 1987). Клюйвер с коллегами (Kluyver *et al.* 1940) за четыре года исследований отметили только три таких случая. По мнению Армстронга (Armstrong 1955), даже успешное размножение и хорошее качество гнездового биотопа не являются для самки стимулами, побуждающими её второй раз размножаться на одной территории. Скорее всего, такое поведение самок обусловлено отсутствием у них связи с территорией, ведь даже во время сбора корма для птенцов они постоянно нарушают границы гнездовых участков самцов.

Литература

- Armstrong E.A. 1955. *The Wren*. London, Collins: 1-312.
Dallmann M. 1987. *Der Launkönig Troglodytes troglodytes*. Wittenberg Lutherstadt, Ziemsen: 1-95.
Kluyver H.N., Ligtoet J., Ouwelant C. van den, Zegwaard F. 1940. De Levenswijze van den winterkoning *Troglodytes t. troglodytes* (L.) // *Limosa* 13: 1-51.



Случаи аномального количества полётных перьев у *Alauda arvensis*, *Saxicola torquata* и *Parus major*

В.М.Чернышов

Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН,
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091, Россия

Поступила в редакцию 26 марта 1998

Известно, что у большинства воробьиных количество рулевых и первостепенных маховых перьев стабильно и равняется, соответственно, 12 и 10*. Тем не менее, иногда встречаются и отклонения от нормального числа перьев, обусловленные как внешними, так и генетическими факторами (Casto 1973). Во время многолетних исследований в Новосибирской обл. мы наблюдали три случая ненормального количества полётных перьев у воробьиных птиц.

4 августа 1980 в Здвинском р-не добыта взрослая самка полевого жаворонка *Alauda arvensis* на 6-й стадии линьки (выделение стадий по: Носков, Гагинская 1972), у которой оказалось 13 рулевых: 6 с левой и 7 с правой стороны. 1-я и 3-я пары рулевых были в виде трубочек, 2-я отросла на 1/3, остальные — старые. По окраске крайние рулевые правой и левой сторон не отличались, однако крайнее (7-е) правое было на 5 мм короче крайнего (6-го) левого.

11 августа 1984 здесь же добыта взрослая самка черноголового чекана *Saxicola torquata* на 3-й стадии линьки, у которой на обоих крыльях обнаружено только по 9 первостепенных маховых, включая 1-е (дистальное) уменьшенное. 9-е перо (соответствующее нормальному 10-му) уже перелиняло, 8-е отросло на 9/10, а 7-е было в виде трубочки. Остальные первостепенные были старыми, обношенными, причём формула крыла типичная: $4 > 3 > 5 > 6 > 2$. Перьевой сумки на месте недостающих перьев на обоих крыльях не обнаружено.

30 октября 1986 в Новосибирске отловлен молодой самец большой синицы *Parus major*, у которого было только 10 нормальных рулевых. Левое крайнее (6-е) редуцировано до тонкого короткого стержня, правое 6-е отсутствовало вовсе, не обнаружено никаких следов и его перьевой сумки.

Нужно отметить, что подобные отклонения в количестве полётных перьев, возможно, встречаются не редко, поскольку подсчёт перьев проводится главным образом при описании полной линьки, а полевые исследования этого явления пока немногочисленны. Опи-

* Дистальное маховое у некоторых видов сильно редуцировано.

санные экземпляры хранятся в зоологическом музее Института систематики и экологии животных СО РАН.

Литература

- Носков Г.А., Гагинская А.Р. 1972. К методике описания состояния линьки у птиц // *Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц* 7: 154-163.
- Casto S.D. 1973. Albinism and aberrant feather counts of House Sparrows on the Texas-south plains // *Bull. Tex. Ornithol. Soc.* 6, 1: 7-8.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 1998, Экспресс-выпуск 52: 22-27

Сборник “Орнитология”, выпуск 28 Сборник “Современная орнитология 1998” Авторский указатель статей



- Аксёнов А.П. 1998. Водоплавающие птицы на рисовых системах в дельте Волги // *Современная орнитология 1998*. М.: 312-316. (рус., рез. англ.)
- Андрусенко Н.Н. 1998. Некоторые аспекты социального поведения обыкновенного фламинго // *Орнитология* 28: 236. (рус.)
- Антипина Ек.Е. 1998. Антропогенное изменение ландшафтов Крымского полуострова и его авифауны на протяжении последних ста лет // *Орнитология* 28: 60-65. (рус., рез. англ.)
- Ануфриев В.М., Вартапетов Л.Г. 1998. Случай раннего прилёта дубровника в северной тайге на реке Таз // *Орнитология* 28: 236. (рус.)
- Афанасьев В.Т. 1998. О вертлявой камышевке в пойме реки Десны // *Орнитология* 28: 237. (рус.)
- Афанасьев В.Т. 1998. О гнездовании некоторых видов птиц в Шосткинском районе Сумской области на Украине // *Современная орнитология 1998*. М.: 103-107. (рус., рез. англ.)
- Бабенко В.Г., Поярков Н.Д. 1998. Население птиц острова Чкалова (Залив Счастья, Амурский лиман) // *Орнитология* 28: 219-220. (рус.)
- Белик В.П. 1998. Исторические изменения и современная динамика авифауны степного Подонья // *Современная орнитология 1998*. М.: 39-66. (рус., рез. англ.)
- Березовиков Н.Н. 1998. Материалы к авифауне Курчумских гор (Южный Алтай) // *Современная орнитология 1998*. М.: 108-126. (рус., рез. англ.)
- Блохин Ю.Ю., Руденко Ф.А., Блохин А.Ю. 1998. Редкие и интересные птицы Подмосковья на территории Шаховского и Сергиево-Посадского районов // *Орнитология* 28: 220-221. (рус.)

- Бобков Р.Б. 1998.** Первая регистрация гнездования длиннохвостой неясыти в Окском заповеднике // *Современная орнитология 1998*. М.: 340-341. (рус., рез. англ.)
- Букреев С.А. 1998.** Материалы по гнездованию ястребиного орла (*Hieraaetus fasciatus*) в Копетдаге // *Орнитология 28*: 154-158. (рус., рез. англ.)
- Волков С.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Смирнова Е.В., Коновалова Т.В. 1998.** Современное распространение и численность болотной совы, борода-той и длиннохвостой неясытей в Московской области // *Орнитология 28*: 92-99. (рус., рез. англ.)
- Воронецкий В.И. 1998.** Материалы к авифауне Звенигородской биостанции МГУ и её окрестностей: изменения авифауны воробьиных птиц открытых биото-пов // *Орнитология 28*: 76-81. (рус., рез. англ.)
- Воронецкий В.И. 1998.** Сипуха (*Tyto alba guttata* Brehm) и западный домовый сыч (*Athene noctua noctua* Scop.) — кандидаты на включение в Красную книгу Рос-сии // *Орнитология 28*: 136-139. (рус., рез. англ.)
- Гаврилов В.В. 1998.** Возможная формула для оценки энергии машущего полёта у куликов // *Современная орнитология 1998*. М.: 291-299. (рус., рез. англ.)
- Гаврилов В.В. 1998.** Встреча белобровика на острове Южном Новой Земли // *Ор-нитология 28*: 221. (рус.)
- Гаврилов В.В. 1998.** Морфометрические параметры куликов, гнездящихся на северо-востоке Якутии // *Орнитология 28*: 200-207. (рус., рез. англ.)
- Гаврилов В.В. 1998.** Половой диморфизм в размерах и линька у взрослых песча-нок, мигрирующих в июле через Югорский полуостров // *Орнитология 28*: 237-239. (рус.)
- Гаврилов В.М. 1998.** Общий характер влияния температуры на энергетику зяб-лика как энергетическая модель гомойотермного животного // *Орнитология 28*: 172-191. (англ., рез. рус.)
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Голубева Т.Б., Иванкина Е.В., Ильина Т.А. 1998.** Популяционный и экологический эффект стай и групповых поселений на примере большой синицы // *Орнитология 28*: 59. (англ., рез. рус.)
- Гаврилов Э.И. 1998.** Индивидуальные сроки пролёта индийского и черногрудого воробьёв в предгорьях Западного Тянь-Шаня // *Современная орнитология 1998*. М.: 204-223. (рус., рез. англ.)
- Герасимов Н.Н. 1998.** О гнездовании в неволе сибирского горного вьюрка — *Leucosticte arctoa brunneonucha* (Brandt, 1842) // *Современная орнитология 1998*. М.: 246-252. (рус., рез. англ.)
- Герасимов Ю.Н. 1998.** Весенняя миграция куликов в устье реки Большой (Западная Камчатка) // *Орнитология 28*: 222. (рус.)
- Герасимов Ю.Н., Мацина А.И., Рыжков Д.И. 1998.** О весенней миграции куликов в устье реки Вахиль (юго-восточная Камчатка) // *Орнитология 28*: 222-223. (рус.)
- Главан Т., Цибуляк Т., Манторов О. 1998.** Новые сведения о редких дятлах Молдавии // *Орнитология 28*: 239-240. (рус.)
- Голубев С.В. 1998.** Об уточнении статуса некоторых видов птиц в авифауне Яро-славской области // *Современная орнитология 1998*. М.: 90-96. (рус., рез. англ.)
- Голубева Т.Б. 1998.** Определение возраста и хронология акустически направляе-мого поведения у птенцов галок // *Орнитология 28*: 160-167. (англ., рез. рус.)
- Горецкая М.Я., Корбут В.В. 1998.** Структурно-функциональные особенности песни пеночки-веснички // *Орнитология 28*: 46-51. (рус., рез. англ.)

- Гулай В.И. 1998. Экология чирка-трескунка в верховьях Южного Буга // *Современная орнитология 1998*. М.: 180-192. (рус., рез. англ.)
- Дугинцов В.А., Панькин Н.С. 1998. О залёте серого чибиса на Зейско-Буреинскую равнину // *Современная орнитология 1998*. М.: 342. (рус., рез. англ.)
- Дьяченко В.П. 1998. Популяционные различия в циркадных ритмах активности у зябликов: влияние миграционного состояния // *Орнитология 28*: 208-211. (англ., рез. рус.)
- Зубакин В.А. 1998. Распределение и численность чайковых птиц Московской области // *Орнитология 28*: 66-75. (рус., рез. англ.)
- Иваницкий В.В. 1998. Пространственно-ориентированное поведение птиц // *Орнитология 28*: 6-25. (рус., рез. англ.)
- Иванова М.Н. 1998. Взаимозависимость типа окраски, возраста и акустических характеристик песни у самцов мухоловки-пеструшки // *Орнитология 28*: 126-135. (рус., рез. англ.)
- Иванчев В.П. 1998. Гнездостроительная деятельность большого пёстрого дятла // *Современная орнитология 1998*. М.: 157-180. (рус., рез. англ.)
- Ильина Т.А. 1998. Оценка расхода энергии на вокализацию у птиц // *Орнитология 28*: 240-241. (рус.)
- Ильина Т.А., Иванкина Е.Б., Керимов А.Б. 1998. Пространственная организация рекламного поведения и выбор микроместообитаний самцами разных цветовых морф у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // *Орнитология 28*: 242. (англ.)
- Ильичёв В.Д., Рустамов А.К., Курочкин Е.Н. 1998. Георгий Петрович Дементьев (1898-1969) // *Современная орнитология 1998*. М.: 7-14. (рус., рез. англ.)
- Ирисов Э.А., Ирисова Н.Л. 1998. Распространение и биология беркута на Алтае // *Современная орнитология 1998*. М.: 139-157. (рус., рез. англ.)
- Карпов Ф.Ф. 1998. Реакция на хищника — причина гибели степных жаворонков // *Современная орнитология 1998*. М.: 338-339. (рус., рез. англ.)
- Кисленко Г.С., Леонович В.В., Николаевский Л.А. 1998. Дополнения и исправления к статье “Материалы по изучению птиц Амурской области”, 1990 // *Орнитология 28*: 223-224. (рус.)
- Китайский А.С. 1998. К вопросу о гнездовой биологии очкового чистика // *Современная орнитология 1998*. М.: 229-239. (рус., рез. англ.)
- Коблик Е.А., Цветков А.В. 1998. Наблюдение гибридной поганки в Подмосковье // *Орнитология 28*: 242-243. (рус.)
- Коновалова Т.В., Зубакин В.А., Смирнова Е.В., Волков С.В., Свиридова Т.В. 1998. О некоторых редких видах птиц севера Московской области // *Орнитология 28*: 224-226. (рус.)
- Константинов В.М. 1998. Алексею Васильевичу Михееву — 90 лет // *Орнитология 28*: 89-91. (рус.)
- Конюхов Н.Б. 1998. Биология американской конюги (*Ptychoramphus aleuticus*) на острове Булдырь, Алеутские острова, Аляска // *Орнитология 28*: 148-153. (англ., рез. рус.)
- Конюхов Н.Б. 1998. Распространение и биология тихоокеанского чистика (*Serphus columba*) на Чукотском полуострове // *Орнитология 28*: 140-147. (рус., рез. англ.)
- Косенко С.М. 1998. Гнездование сирийского дятла в Брянской области // *Орнитология 28*: 226. (рус.)

- Косенко С.М., Калякин М.В. 1998. Заметки к фауне редких птиц пойменных ландшафтов Брянской области // *Орнитология* 28: 226-228. (рус.)
- Кошелев А.И., Лобков В.А. 1998. О наследовании родительских признаков в оперении гибрида кряквы и свиязи (*Anas platyrhynchos* × *Anas penelope*) // *Современная орнитология* 1998. М.: 322-332. (рус., рез. англ.)
- Кузнецов А.В. 1998. Крупная ночёвка ласточек // *Орнитология* 28: 243. (рус.)
- Кузнецов А.В. 1998. О характере биоценотических связей между серой вороной и обыкновенной пустельгой // *Современная орнитология* 1998. М.: 193-203. (рус., рез. англ.)
- Кучин А.П. 1998. К распространению и численности куликов в Кулунде и пойме Оби // *Орнитология* 28: 228. (рус.)
- Лебедева Н.В., Цемпулик П., Бетлея Я. 1998. Поведение камышницы на зимовке // *Орнитология* 28: 38-45. (рус., рез. англ.)
- Леонович В.В. 1998. Биологические особенности двух географических рас пеночки-теньковки — *Phylloscopus collybita caucasicus* Loskot и *Phylloscopus collybita abietinus* Nilsson (к вопросу об использовании голосов птиц для систематики) // *Орнитология* 28: 168-171. (рус., рез. англ.)
- Лунина Г.А. 1998. К гнездовой экологии буланой совки // *Орнитология* 28: 243. (рус.)
- Мельников В.Н., Сальников Г.М. 1998. Соколообразные Ивановской области: распределение, численность, тенденции её динамики // *Орнитология* 28: 100-103. (рус., рез. англ.)
- Мельников Ю.И. 1998. Орнитологические находки в дельте реки Селенги (юго-западное Забайкалье) // *Орнитология* 28: 104-107. (рус., рез. англ.)
- Мельников Ю.И. 1998. Распространение и численность иволговых в Восточной Сибири // *Современная орнитология* 1998. М.: 126-130. (рус., рез. англ.)
- Мельников Ю.И., Мельников Н.И., Клименко Н.М. 1998. О насиживании сдвоенной кладки широконосой и шилохвостью // *Орнитология* 28: 244. (рус.)
- Мельников Ю.И., Щербаков И.И., Тестин А.И., Бойко А.В., Раднаева Е.А., Мельникова Н.И. 1998. Морянка на “холодных зимовках” околородных птиц Прибайкалья // *Современная орнитология* 1998. М.: 224-228. (рус., рез. англ.)
- Миноранский В.А., Добринов А.В., Бозаджиев В.Ю. 1998. Большой баклан в дельте Дона // *Современная орнитология* 1998. М.: 317-321. (рус., рез. англ.)
- Молодовский А.В., Бакка С.В. 1998. О гнездовании чайковых птиц на Ситниковских торфяных карьерах // *Современная орнитология* 1998. М.: 240-243. (рус., рез. англ.)
- Мордвинов Ю.Е. 1998. Энергетические траты при плавании под водой у некоторых водных птиц // *Современная орнитология* 1998. М.: 281-291. (рус., рез. англ.)
- Москвитин С.С., Москвитина Н.С. 1998. Питание птенцов хищных птиц в подтаёжной зоне Западной Сибири // *Современная орнитология* 1998. М.: 263-265. (рус., рез. англ.)
- Николаев В.И. 1998. Предварительные результаты орнитологической оценки болот Тверской области // *Современная орнитология* 1998. М.: 300-311. (рус., рез. англ.)
- Паевский В.А., Шаповал А.П. 1998. Результативность кольцевания птиц в зависимости от их вида, пола, возраста, сезона и места кольцевания // *Орнитология* 28: 212-218. (англ., рез. рус.)
- Патрикеев М.В. 1998. О гнездовании бородатой неясыти в Нижне-Свирском заповеднике // *Современная орнитология* 1998. М.: 243-246. (рус., рез. англ.)

- Перерва В.И. 1998. Особенности индивидуальной и групповой избирательности в питании хищных птиц // *Современная орнитология* 1998. М.: 253-262. (рус., рез. англ.)
- Поярков Н.Д., Розанов Г.С. 1998. Материалы по фауне птиц открытых ландшафтов Северного Сахалина // *Орнитология* 28: 108-113. (рус., рез. англ.)
- Придатко В.И., Стишов М.С. 1998. Тонкоклювая кайра на острове Геральд в Чукотском море // *Современная орнитология* 1998. М.: 130-134. (рус., рез. англ.)
- Рюрик Львович Бёме (к 70-летию со дня рождения) // *Орнитология* 28: 123-125. (рус.)
- Рябцев В.В. 1998. Балобан (*Falco cherrug*) в Предбайкалье // *Современная орнитология* 1998. М.: 266-275. (рус., рез. англ.)
- Савинецкий А.Б. 1998. Орнитологические наблюдения на востоке Чукотки // *Современная орнитология* 1998. М.: 134-138. (рус., рез. англ.)
- Сапетина И.М. 1998. Инвазии свиристелей в районе Окского заповедника в период с 1954 по 1993 гг. // *Орнитология* 28: 245-248. (рус.)
- Сапетина И.М. 1998. Сизоворонка в Окском заповеднике // *Орнитология* 28: 244-245. (рус.)
- Свиридова Т.В., Авилова К.В. 1998. Антропогенная трансформация Дединовской поймы реки Оки и её влияние на фауну и население птиц // *Орнитология* 28: 82-88. (рус., рез. англ.)
- Сметанин В.Н. 1998. О путях формирования авифауны Хэнтэй-Чикойского нагорья (Южное Забайкалье) // *Современная орнитология* 1998. М.: 26-39. (рус., рез. англ.)
- Степанян Л.С. 1998. Залёты птиц на научно-исследовательское судно "Каллисто" во время VI и XII рейсов в юго-западную часть Тихого океана // *Орнитология* 28: 228-230. (рус.)
- Степанян Л.С. 1998. Материалы к орнитологической фауне Корейского полуострова // *Орнитология* 28: 114-119. (рус., рез. англ.)
- Стишов М.С. 1998. Сравнительная характеристика фауны и населения птиц северной и средней полос субарктических тундр в районе мыса Шалаурова Изаба и в низовьях реки Пегтымель (Западная Чукотка) // *Современная орнитология* 1998. М.: 67-89. (рус., рез. англ.)
- Турчин В.Г., Соболев С.Л., Сотникова Е.И. 1998. Хищные птицы долины р. Битюг // *Современная орнитология* 1998. М.: 96-103. (рус., рез. англ.)
- Урядова Л.П. 1998. Успех размножения некоторых вьюрковых птиц // *Орнитология* 28: 192-198. (рус., рез. англ.)
- Фильчагов А.В. 1998. Случай вероятного нарушения репродуктивной изоляции между бургомистром (*Larus hyperboreus*) и западносибирской чайкой (*Larus heuglini*) // *Орнитология* 28: 120-122. (рус., рез. англ.)
- Флинт В.Е. 1998. Константин Александрович Воробьёв // *Современная орнитология* 1998. М.: 14-25. (рус., рез. англ.)
- Флинт В.Е. 1998. Памяти Владимира Владимировича Леоновича // *Орнитология* 28: 252-255. (рус.)
- Флинт В.Е. 1998. Памяти Саввы Михайловича Успенского // *Орнитология* 28: 249-251. (рус.)
- Харитонов С.П. 1998. Структура колонии околородных птиц: системный подход // *Орнитология* 28: 26-37. (англ., рез. рус.)
- Швец О.В. 1998. Зимняя авифауна естественных и трансформированных ландшафтов Тульской области // *Орнитология* 28: 231-235. (рус.)

- Швец О.В. 1998.** Мухоловка-белошейка в Тульской области // *Орнитология* **28**: 230-231. (рус.)
- Шкаран В.И. 1998.** Зимовка лебедей-шипунцов на реке Турия (Волынская область) // *Орнитология* **28**: 235. (рус.)
- Шутова Е.В. 1998.** Встречаемость морских беспозвоночных в питании насекомоядных птиц на островах Кандалакшского залива // *Современная орнитология 1998*. М.: 276-280. (рус., рез. англ.)
- Ялыгин П.И. 1998.** О гибридизации белокрылого клеста с канарейкой // *Современная орнитология 1998*. М.: 332-337. (рус., рез. англ.)

