

Механизмы экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов пеночек — веснички *Phylloscopus trochilus*, теньковки *Ph. collybita* и трещотки *Ph. sibilatrix*

Е.И.Хлебосолов, А.В.Барановский, Е.А.Марочкина,
С.И.Ананьева, И.В.Лобов, Н.В.Чельцов

Рязанский государственный педагогический университет,
ул. Свободы, д. 46, Рязань, 392150, Россия. E-mail: khei@ttc.ryazan.ru

Поступила в редакцию 29 января 2003

Европейские пеночки относятся к числу наиболее обычных и хорошо изученных птиц. Поскольку они очень сходны экологически и морфологически, в литературе часто встаёт вопрос об их конкурентных отношениях и механизмах, делающих возможным их совместное обитание. Помимо многочисленных работ по изучению отдельных сторон биологии пеночек, неоднократно предпринимались попытки провести сравнительный анализ и выявить принципиальные отличия в поведении, экологии и морфологии этих видов (Ticehurst 1938; Lack 1971; Edington, Edington 1972; Gaston 1974; Cody 1978; Рябицев и др. 1980; Tiainen 1982; Sæther 1983; Tiainen *et al.* 1983; Преображенская, Лазарева 1987; Украинская и др. 1993; Паевский 1994; Дубровский и др. 1995; Payevsky 2000; Конторщиков 2001). Были обнаружены многие видоспецифические черты образа жизни пеночек, но вопрос об экологических отличиях между видами остаётся открытым. До сих пор неизвестны механизмы разделения ресурсов, расхождения по нишам и экологической сегрегации совместно обитающих видов пеночек.

Трудности в изучении структуры экологической ниши пеночек имеют концептуальный характер и обусловлены преобладанием редукционного подхода в биологии, в том числе в орнитологии. Изучение взаимоотношений птиц в сообществах проводится преимущественно в рамках концепции многомерной ниши Хатчинсона, и сравнительный анализ затрагивает не ниши как таковые, а лишь отдельные показатели экологической ниши птиц, входящих в данное конкретное сообщество (Hutchinson 1957). Эти показатели могут широко варьировать в разных условиях в зависимости от места, времени и характера взаимоотношений птиц. При таком подходе трудно выявить специфические адаптации, позволяющие птицам занимать характерные экологические ниши и сосуществовать с другими видами.

В настоящее время в орнитологических исследованиях получил широкое распространение целостный подход к изучению структуры экологической ниши птиц, основанный на концепции одномерной иерархической ниши (James *et al.* 1984; Schoener 1989; Wiens 1989; Хлебосолов 1996, 1999, 2002). В рамках этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой

видом функции в экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении птиц. Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у птиц формируются разнообразные экологические, морфологические, физиологические и другие приспособления. При этом кормовое поведение, как особый биологический феномен, не ставится в один ряд с другими признаками вида, а рассматривается как системный признак, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и целостно характеризует специфику экологической ниши вида (Хлебосолов 1993, 1996, 1999, 2001, 2003).

Цель данной работы — выявить различия в поведении и экологии трёх совместно обитающих видов пеночек (*Phylloscopus trochilus*, *Ph. collybita* и *Ph. sibilatrix*) и проанализировать механизмы их экологической сегрегации.

Материал и методика

Исследования проводили в течение трёх летних полевых сезонов в тундре северо-восточной Якутии (бассейн р. Коньковая, 1987), на Звенигородской биологической станции Московского университета (Московская обл., 1989) и в национальном парке “Мещерский” (Рязанская обл., 2002). Изучали особенности пространственного распределения, состава пищи и кормового поведения пеночек.

Пространственное распределение. Биотическую приуроченность определяли путём регистрации встреч птиц в тех или иных местообитаниях, а также с помощью подробного анализа структуры растительности на гнездовых территориях пеночек. Описание проводили в круге площадью 500 м². На каждой территории проводили от 1 до 3 описаний в зависимости от степени неоднородности растительности. Использовали следующие показатели: вид деревьев, густота древостоя и подлеска, высота деревьев и кустарников, число ярусов, проективное покрытие и объём крон деревьев, проективное покрытие и густота травянистого покрова, наличие полян и опушек. Было проведено 14 описаний гнездовых территорий веснички, 15 — теньковки, 9 — трещотки. Статистическую обработку полученных данных проводили методом факторного анализа.

При встрече кормящейся птицы регистрировали её микростациональную приуроченность. Отмечали вид дерева или кустарника, положение птицы в кроне. По вертикальной оси выделяли верхнюю, среднюю и нижнюю части кроны, по горизонтальной — ствол, внутреннюю, среднюю и наружную части кроны. Описывали архитектонику кроны (форма кроны, густота и направление роста веток и листьев). Зарегистрировано 153 встречи птиц трёх видов (33 для веснички, 39 для теньковки и 81 для трещотки).

Кормовое поведение. Наблюдения за кормовым поведением птиц проводили совершая регулярные экскурсии в места их обитания и подробно записывая с помощью диктофона все элементы кормовой активности. Отмечали последовательность выполнения кормовых маневров (прыжок, полёт, осматривание, трепещущий полёт на одном месте, подвешивание к веткам, полёт-погоня за насекомыми, клевок). Длину и направление прыжков и полётов определяли на глаз. В течение сезона наблюдали за поведением не менее 10 особей каждого вида. Продолжительность отдельных непрерывных наблюдений за кормовым поведением составляла от 3 с до 2.5 мин. Используя секундомер, хронометрировали полученные данные и составляли интегрированную картину кормового поведения каждого вида, которая включала данные о наборе используемых птицами кормовых маневров, соотношении прыжков и полётов различной длины и на-

правлений, продолжительности осматривания (Хлебосолов 1999). Одним из наиболее специфических показателей кормового поведения воробышных птиц служит последовательность выполнения ими кормовых движений (Хлебосолов 1993; Дубровский и др. 1995). Поэтому строили графические схемы кормового поведения птиц, которые показывают частоту и последовательность выполнения ими характерных кормовых движений. Для того, чтобы упростить схему и выделить наиболее существенные последовательности, мы как правило включали в графическое изображение лишь те из них, которые следовали друг за другом с частотой не менее 10% (более подробно о способе построения графических схем кормового поведения птиц см.: Хлебосолов 1999). При обозначении различных элементов кормовых маневров пользовались терминологией, предложенной в работах Холмса с соавторами (Holmes *et al.* 1979), Фитцпатрика (Fitzpatrick 1980), Ремсена и Робинсона (Remsen, Robinson 1990).

Состав пищи. Для выяснения состава пищи мы проанализировали содержимое 199 пищевых проб (весничка — 64, теньковка — 65, трещотка — 70), полученных от птенцов методом наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников 1953). Определение беспозвоночных проводили до уровня семейств. Для характеристики состава пищи использовали следующие показатели: встречаемость тех или иных пищевых объектов (в %), среднее число экземпляров в пищевой пробе, масса и размер приносимых птенцам пищевых объектов.

Результаты

Пространственное распределение

Анализ пространственного распределения пеночек показывает, что характер предпочитаемых биотопов несколько варьирует в разных районах исследования. При этом некоторые показатели изменяются существенно, другие остаются устойчивыми.

С помощью факторного анализа мы попытались определить наиболее значимые переменные среды, влияющие на выбор местообитаний пеночками в национальном парке “Мещерский”. На рисунке 1 показано распределение признаков в системе ординат, определяемых первыми двумя факторами. Первый фактор показывает переход от открытых местообитаний к сомкнутому лесу. По этому фактору имеются чёткие различия между весничкой, предпочитающей держаться в сравнительно открытых местообитаниях (опушки леса, заросли ивы), и двумя другими видами пеночек, которые населяют преимущественно лесные стации. Второй фактор отражает изменение состава древостоя от лиственных к хвойным видам деревьев. У теньковки обнаруживается склонность к сосновому и еловому лесу, у трещотки — к берёзовому. При этом пространственное распределение веснички положительно коррелирует с наличием опушек (51%) и другими показателями, характеризующими открытые местообитания, теньковки — с наличием полян в лесу (61%), высотой деревьев первого яруса (40%) и густотой подлеска (35%). Распределение трещотки положительно связано с большой сомкнутостью крон деревьев (62%), высотой подлеска (40%) и густотой деревьев первого яруса (31%).

Факторный анализ выявил определённую взаимосвязь птиц с разными видами деревьев. Но это не является типичным для пеночек, т.к. в национальном парке “Мещерский” в районе исследований структура хвойного и

лиственного леса существенно отличались друг от друга, и биотопическое распределение пеночек было обусловлено не видовым составом деревьев, а структурой лесной растительности в целом. В зависимости от конкретных условий, все три вида пеночек могут обитать в хвойном, лиственном или смешанном лесу. В тундре Якутии веснички встречались в зарослях ивы по берегам рек. На Звенигородской биостанции и в Мещерском парке все три вида пеночек одинаково часто кормились на хвойных и лиственных деревьях (табл. 1).

Сравнительный анализ местообитаний пеночек в разных районах выявляет наиболее специфические показатели их пространственного распределения. Весничка, как правило, придерживается открытых мест (опушки, рощицы или отдельно стоящие деревья, заросли кустарников). Теньковка и трещотка обитают в лесу, но их местообитания существенно различаются по структуре растительности. Теньковка предпочитает сравнительно разреженные участки леса, где есть полянки с густым подлеском или подростом. Трещотка, наоборот, держится под пологом сомкнутого леса с редким подлеском (рис. 2). В нашем случае тесная связь пространственного распределения пеночек со структурой лесной растительности и отсутствие предпочтения тех или иных пород деревьев и кустарников особенно хорошо выражены на Звенигородской биостанции. В её окрестностях преобладает смешанный лес, а расположенная недалеко Шиховская дубрава — чисто лиственный лес. Пеночки были обычны в обоих типах леса, и их пространственное распределение подчинялось описанной выше закономерности.

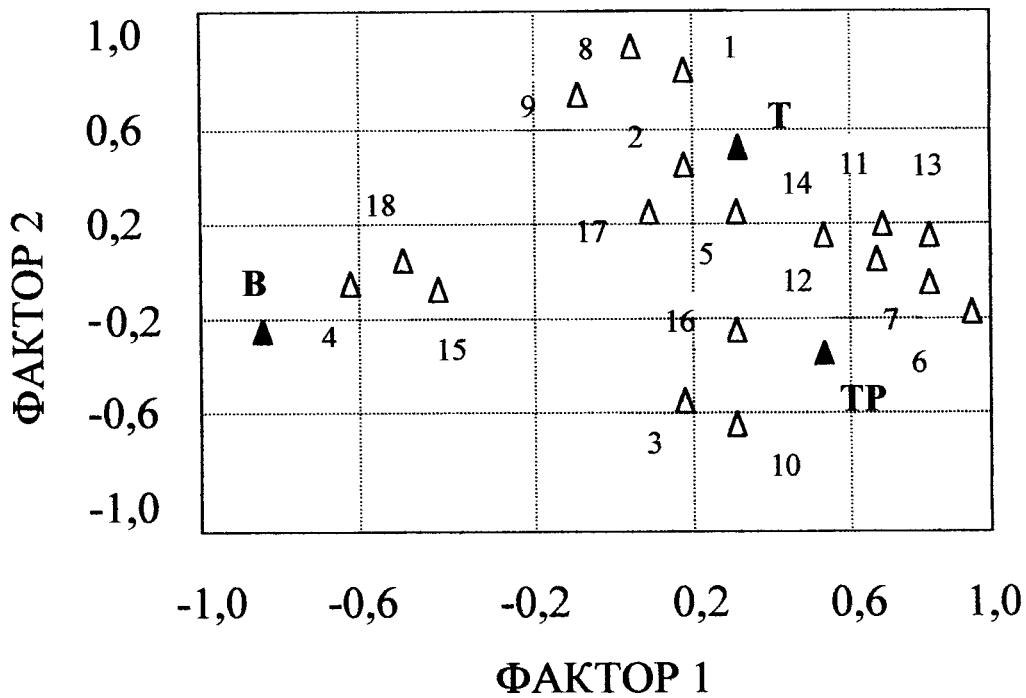


Рис. 1. Факторный анализ для переменных среды, влияющих на выбор местообитаний весничкой (В), теньковкой (Т) и трещоткой (Тр).

1 – густота сосен; 2 – густота елей; 3 – густота берёз; 4 – густота ивы; 5 – густота деревьев первого яруса; 6 – высота деревьев первого яруса; 7 – сомкнутость крон деревьев первого яруса; 8 – объём крон сосны; 9 – объём крон ели; 10 – объём крон берёзы; 11 – наличие деревьев второго яруса; 12 – густота деревьев второго яруса; 13 – высота деревьев второго яруса; 14 – густота подлеска; 15 – высота подлеска; 16 – густота высокой травы; 17 – наличие полян в лесу; 18 – опушки леса.

Таблица 1. Деревья и кустарники, используемые разными видами пеночек во время кормёжки в тундре Якутии (а), на Звенигородской биостанции (б) и национальном парке “Мещерский” (в)

Порода	Весничка			Теньковка		Трещотка	
	а	б	в	б	в	б	в
Ель	—	33	3	13	9	35	5
Сосна	—	3	10	15	31	—	22
Берёза	—	11	16	3	14	2	20
Ива	45	1	18	—	2	—	—
Липа	—	24	2	—	3	28	4
Клён	—	—	2	29	4	5	9
Осина	—	3	—	—	—	8	3
Дуб	—	—	—	—	2	—	2
Рябина	—	2	—	27	—	8	4
Лещина	—	4	—	28	—	—	—
Крушина	—	3	—	29	—	—	3
Малина	—	—	—	11	—	—	—

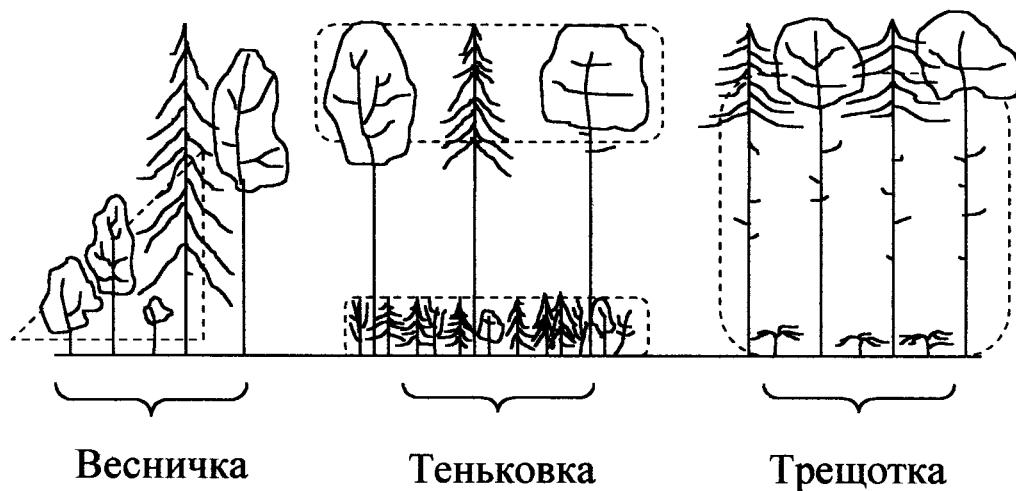


Рис. 2. Пространственное распределение трёх видов пеночек в европейском лесу. Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц.

Характер местообитаний пеночек определяется распределением предпочтаемых кормовых субстратов, или микростаций птиц. Наблюдения показывают, что весничка и теньковка кормятся практически во всех участках крон деревьев и кустарников, тогда как трещотка чаще кормится в нижней части кроны и в подкроновом пространстве (рис. 3). При этом каждый вид пеночек выбирает для кормёжки растения с определенной архитектоникой кроны.

Весничка предпочитает отдельно стоящие деревья, где хорошее солнечное освещение способствует равномерному росту веток и листьев в разные стороны без вертикальной или горизонтальной ярусности (рис. 3А). Теньковка кормится в густых зарослях подроста и подлеска с хорошо выраженной горизонтальной ярусностью веток и листьев. Такая структура

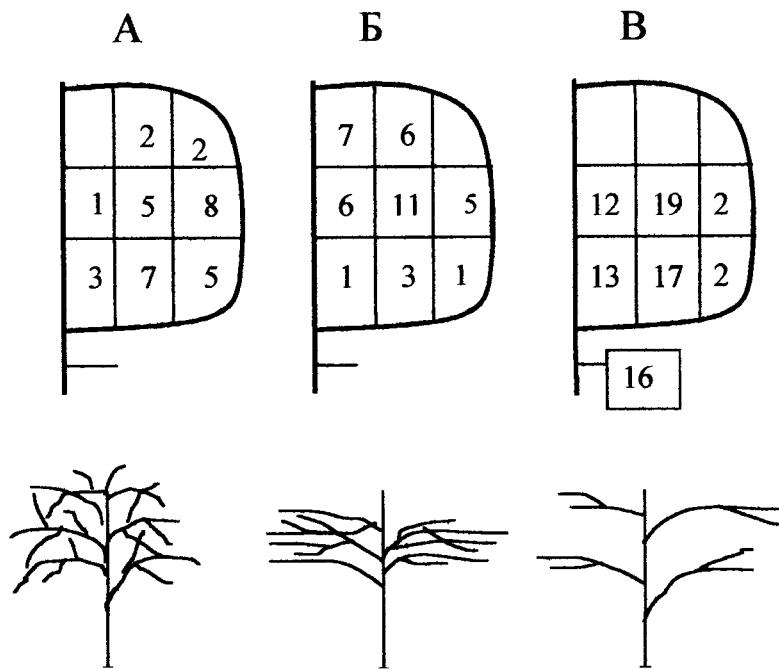


Рис. 3. Архитектоника крон деревьев и кустарников, используемых для кормёжки весничкой (А), теньковкой (Б) и трещоткой (В).

Числа — количество встреч в разных участках кроны (национальный парк "Мещерский").

крон растений образуется в условиях достаточного, но преимущественно вертикального освещения (рис. 3Б). Трещотка держится под пологом сомкнутого леса среди негустого подлеска или в нижней части крон деревьев, где недостаток света способствует формированию разреженной растительности, а ветки и листья растут преимущественно в горизонтальном направлении (рис. 3В).

Иногда пеночки населяют, на первый взгляд, совершенно не свойственные им местообитания. Это обусловлено тем, что предпочитаемая каждым видом архитектоника кроны может формироваться не только в типичных местообитаниях, но и в других биотопах. Например, в тундре веснички держались в пойменных кустарниках высотой всего 0.5-1.5 м. В европейском лесу эти птицы населяли широкий спектр местообитаний от густых кустарниковых зарослей до высоких лиственных и смешанных насаждений. Они встречались не только на окраине, но и в глубине леса. Несмотря на отличия в биотопах, пеночки во время кормёжки на разных породах деревьев и кустарников и в разных местообитаниях выбирали сходные по архитектонике участки кроны. В обоих районах птицы кормились в тех местах, где кроны кустарников и деревьев образуют достаточно равномерно заполненное ветками и листьями пространство, без выраженной горизонтальной или вертикальной ярусности.

В тундре пойменные кустарники представляют собой оптимальные местообитания для веснички (рис. 4А). В лесной зоне наиболее подходящим местом для их кормёжки служили кроны кустов и невысоких лиственных деревьев на опушках леса (рис. 4Б). В елово-берёзовом лесу пеночки часто кормились на елях и высоких берёзах. На елях они держались во внутренних или нижних частях кроны, где образуются сравнительно раз-

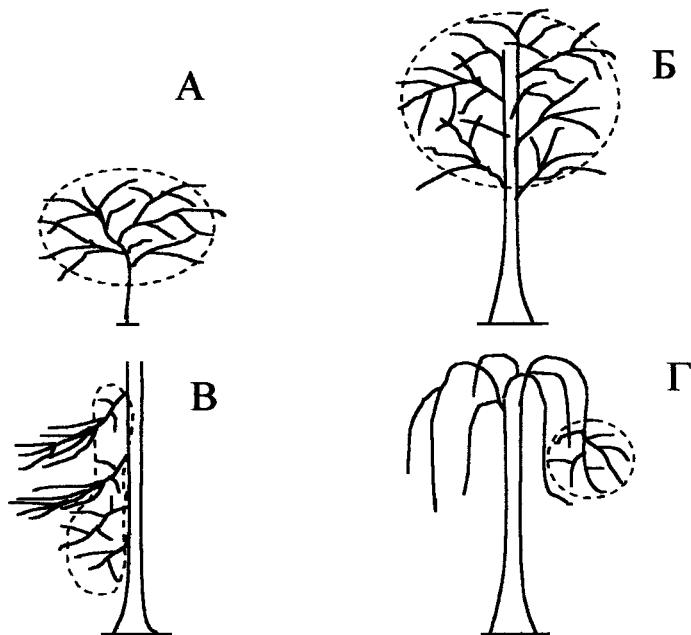


Рис. 4. Участки крон, используемые весничкой при кормёжке на разных видах деревьев и кустарников.

А – кусты ивы в тундре; Б – лиственные деревья на опушке леса;
В – ели в лесу; Г – высокие берёзы в лесу.

реженные, но равномерно заполненные ветвями участки (рис. 4В). На берёзах подходящие для весничек микростации находились во внешней части кроны (рис. 4Г).

Состав пищи

Веснички, теньковки и трещотки выкармливали птенцов сходными по таксономическому составу беспозвоночными (табл. 2). В пищевых пробах наиболее часто встречались цикады и тли (Homoptera), жуки Coleoptera, пилильщики Hymenoptera, мухи Diptera, гусеницы Lepidoptera, пауки Aranei. Соотношение разных групп в питании каждого вида несколько различалось. Однако эти различия были слишком незначительными для того, чтобы можно было говорить о какой-либо специализации в добывании тех или иных таксономических групп беспозвоночных.

В то же время у пеночек имеется избирательность по отношению к величине кормовых объектов. Трещотка добывает наиболее крупных, а теньковка — самых мелких беспозвоночных. Весничка в этом отношении занимает промежуточное положение (рис. 5, 6). Различия в размере и массе пищевых объектов статистически значимы для всех видов ($\chi^2 = 20.0-121.9$, $P < 0.01$), за исключением пары весничка—трещотка, у которых не выявлено статистически значимых различий в размере пищи ($\chi^2 = 8.1$, $P > 0.05$).

Ещё одно отличие касается среднего числа пищевых объектов в пробе. Трещотки обычно приносят птенцам лишь по одному крупному экземпляру беспозвоночных, тогда как в пищевых пробах веснички и теньковки часто встречается несколько мелких беспозвоночных. Это особенно хорошо заметно при использовании в питании тлей, цикад, клопов, комаров, пауков, моллюсков (табл. 2).

Таблица 2. Состав пищи гнездовых птенцов пеночек в июне 2002
(национальный парк "Мещерский")

Таксон, стадия	Весничка (64 порции)		Теньковка (65 порций)		Трещотка (70 порций)	
	а	б	а	б	а	б
INSECTA						
Dermoptera						
Forficulidae, имаго	—	—	—	—	2.9	1.0
Homoptera						
Cicadidae, имаго	32.8	2.1	29.2	3.5	25.7	2.3
Aphididae, имаго	12.5	5.1	21.5	5.1	7.1	4.0
Hemiptera						
Miridae, имаго	9.4	1.2	3.1	1.0	1.4	1.0
Coleoptera						
Cantharidae, имаго	—	—	—	—	2.9	1.0
Elateridae, имаго	6.3	1.0	—	—	4.3	1.0
Coccinellidae, личинки	1.6	1.0	4.6	1.3	1.4	1.0
Curculionidae, имаго	1.6	1.0	—	—	—	—
Lepidoptera						
Tineidae, имаго	7.8	1.0	7.7	1.0	10.0	1.0
Sphingidae, личинки	—	—	1.5	1.0	—	—
Geometridae, личинки	4.7	1.0	3.1	1.0	1.4	1.0
Noctuidae, имаго	—	—	—	—	2.9	1.5
Неопределённая, имаго	4.7	1.0	7.7	1.0	7.1	1.0
То же, личинки	21.9	1.0	26.2	1.0	24.3	1.0
Hymenoptera						
Tenthredinidae, имаго	1.6	1.0	1.5	1.0	4.3	1.0
То же, личинки	7.8	1.0	—	—	1.4	1.0
Ichneumonidae, имаго	—	—	—	—	2.9	1.0
Diptera						
Tipulidae, имаго	6.3	1.0	—	—	7.1	1.0
Culicidae, имаго	4.7	1.7	7.7	1.8	2.9	1.0
Tabanidae, имаго	—	—	—	—	1.4	1.0
Muscidae, имаго	12.5	1.0	13.9	1.1	21.4	1.0
То же, личинки	3.1	1.5	3.1	1.0	2.9	1.0
Empididae, имаго	—	—	1.5	1.0	1.4	1.0
ARANEI						
	18.8	1.3	27.7	1.1	22.9	1.1
MOLLUSCA						
	6.3	1.5	7.7	1.0	8.6	1.0

Обозначения: а - встречаемость (%); б – среднее число экземпляров на одну порцию.

Кормовое поведение

Наши наблюдения показывают, что пеночки кормятся разными способами. Наиболее характерная черта кормового поведения веснички, отличающая этот вид от других видов пеночек, состоит в том, что во время поиска пищи птицы не придерживаются определённого направления передвижения, а совершают прыжки и перелёты в самых разных направлениях (рис. 7-9). На рисунке 7 показана схема кормового поведения веснички в тундре (А) и в смешанном лесу умеренной зоны (Б). В целом манера кормо-

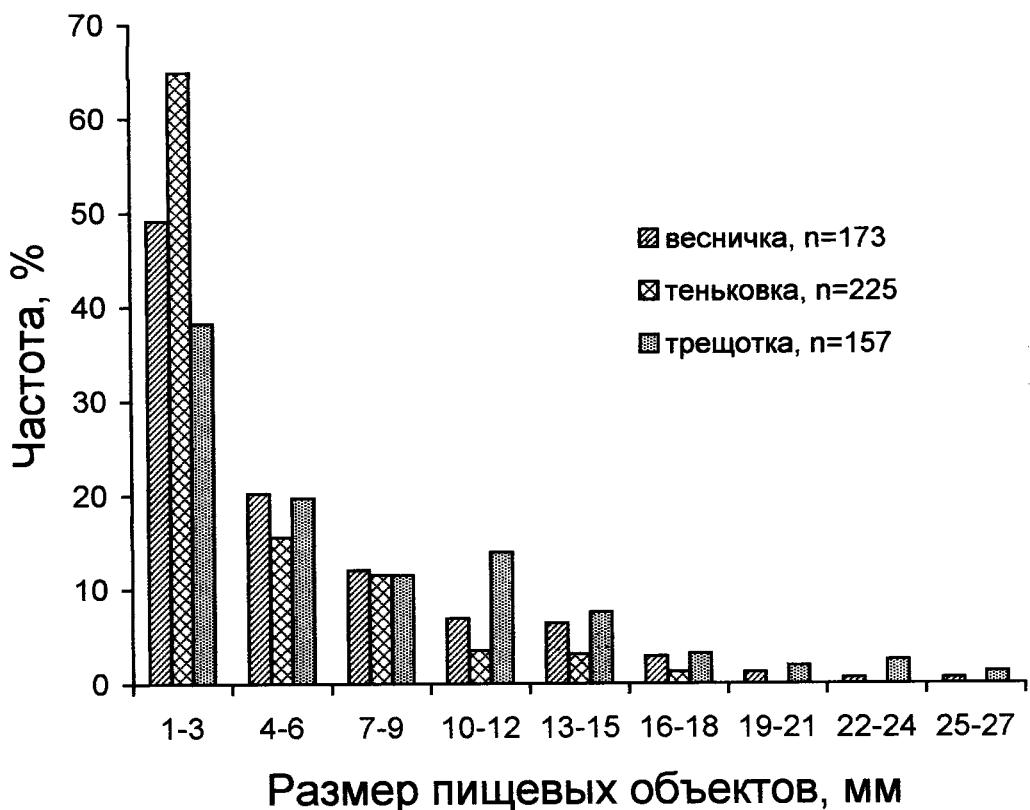


Рис. 5. Размер пищевых объектов гнездовых птенцов пеночек в июне 2002 (национальный парк "Мещерский").

n — число пищевых объектов. Значимость различий для пар: весничка-теньковка ($\chi^2 = 20.04, P < 0.01$), теньковка-трещотка ($\chi^2 = 40.71, P < 0.001$), весничка-трещотка ($\chi^2 = 8.1, P > 0.05$).

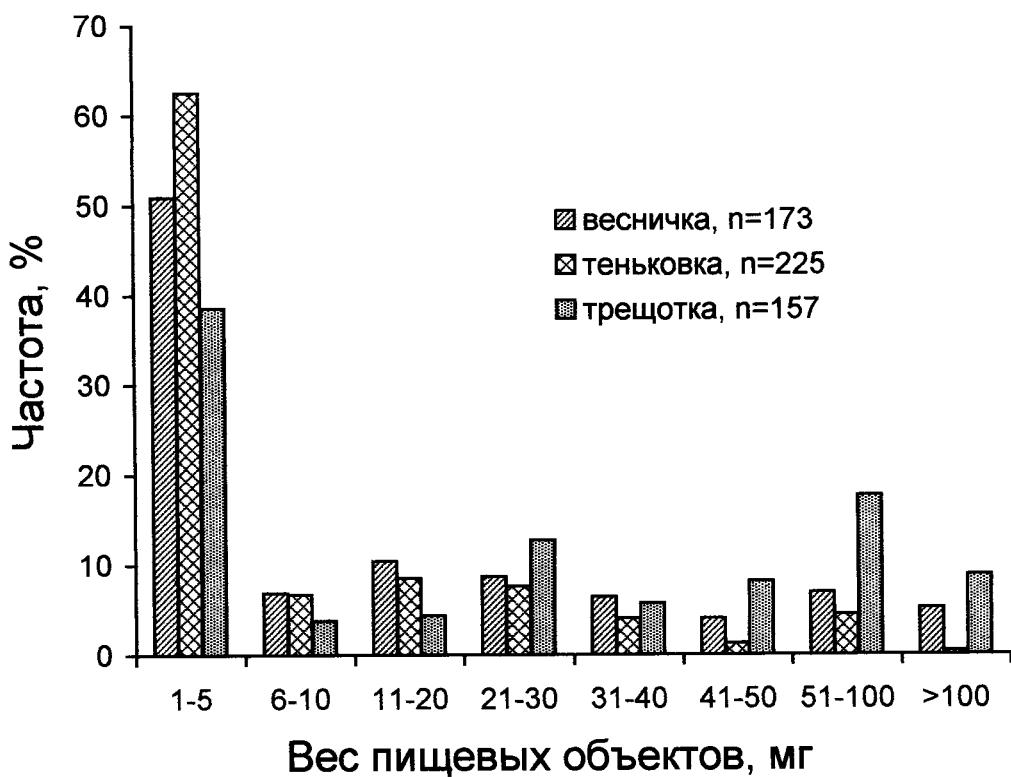


Рис. 6. Масса пищевых объектов гнездовых птенцов пеночек в июне 2002 (национальный парк "Мещерский").

n — число пищевых объектов. Значимость различий для пар: весничка-теньковка ($\chi^2 = 24.15, P < 0.01$), весничка-трещотка ($\chi^2 = 21.38, P < 0.01$), теньковка-трещотка ($\chi^2 = 68.65, P < 0.001$).

мового поведения веснички в тундре и лесной зоне одинакова. В лесу пеночки чаще, чем в тундре, при передвижении в вертикальном направлении используют полёты и реже прыжки. Очевидно, это связано с тем, что в тундре они ищут корм в невысоких кустах, а в лесной зоне охотятся в подлеске и в кронах деревьев на значительной высоте и поэтому вынуждены больше перемещаться в вертикальном направлении. В лесной зоне пеночки часто склёвывали пищу во время зависания в трепещущем полёте у кончиков веточек. Однако этот приём не является специфичным для них. В подходящих условиях этот приём используют многие виды птиц, собирающих корм среди листвы деревьев и кустарников. Частота использования этого приёма птицами широко варьирует в зависимости от типа и обилия пищи, вида дерева и стадии репродуктивного периода (Nystrom 1991).

Главная особенность кормового поведения теньковки заключается в том, что птицы во время кормёжки перемещаются преимущественно в горизонтальном направлении, совершая короткие прыжки или перепархивания (рис. 7-9). Подобно весничке, теньковка иногда склёвывает насекомых, зависая в трепещущем полёте у кончиков веток, но и для неё этот кормовой маневр не является специфичным.

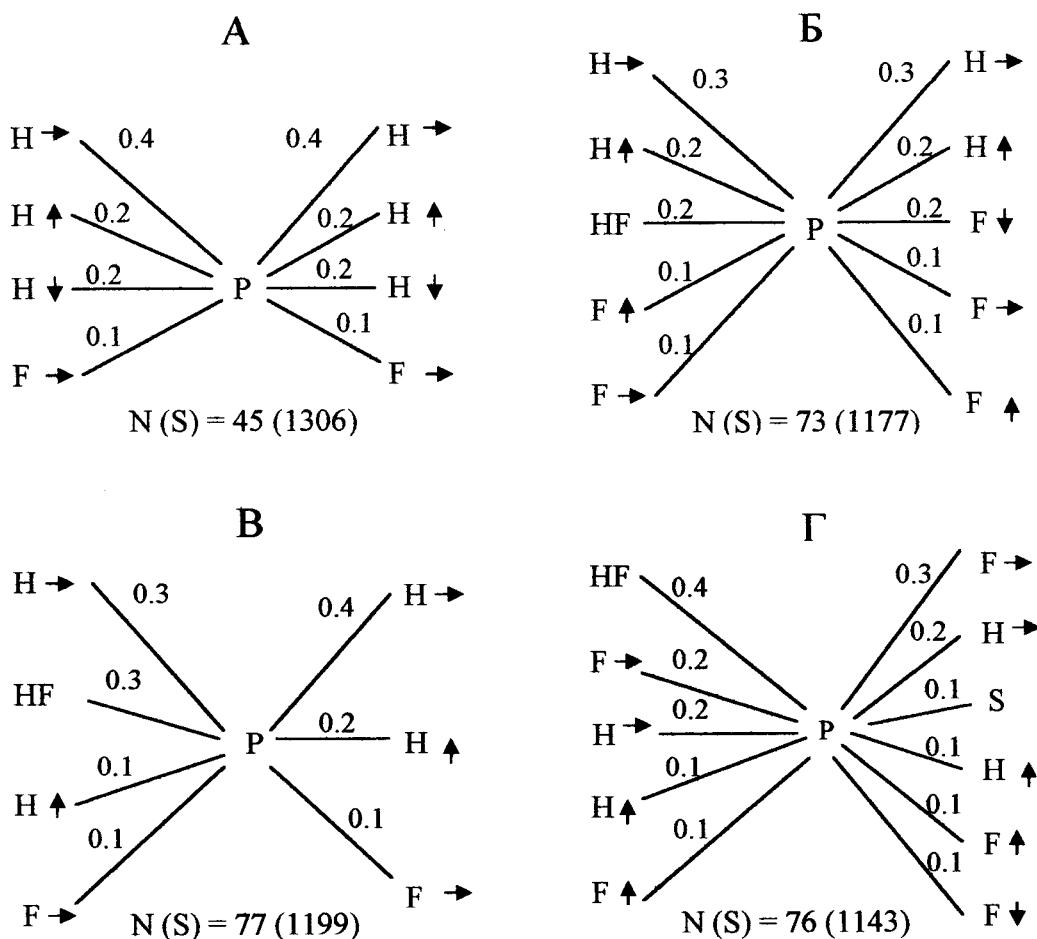


Рис. 7. Последовательность и частота кормовых маневров веснички в тундре (А) и европейском лесу (Б), теньковки (В) и трещотки (Г).

P – клевок; H – прыжок; F – полёт; HF – трепещущий полёт; S - осматривание;
 N(S) – число последовательностей кормовых движений, в скобках дано общее время наблюдений, с.
 Числа на схеме обозначают выраженную в долях вероятность следования кормовых маневров после предыдущих, стрелки – направление прыжков и полётов.

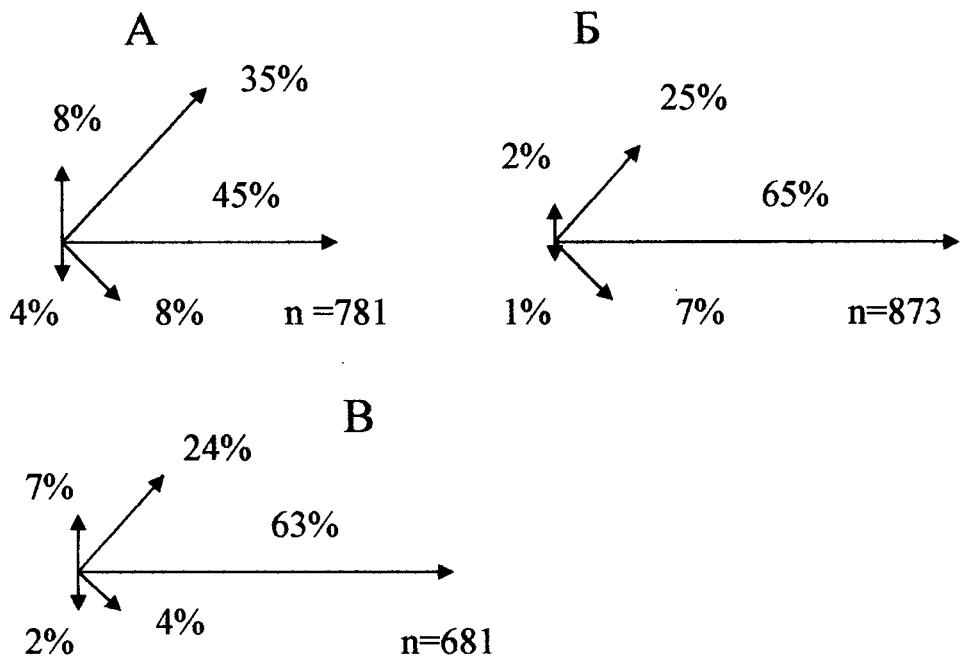


Рис. 8. Направление прыжков и полётов у веснички (А), теньковки (Б) и трещотки (В). Числа обозначают процентное соотношение передвижений в разных направлениях; *n* — число наблюдений.

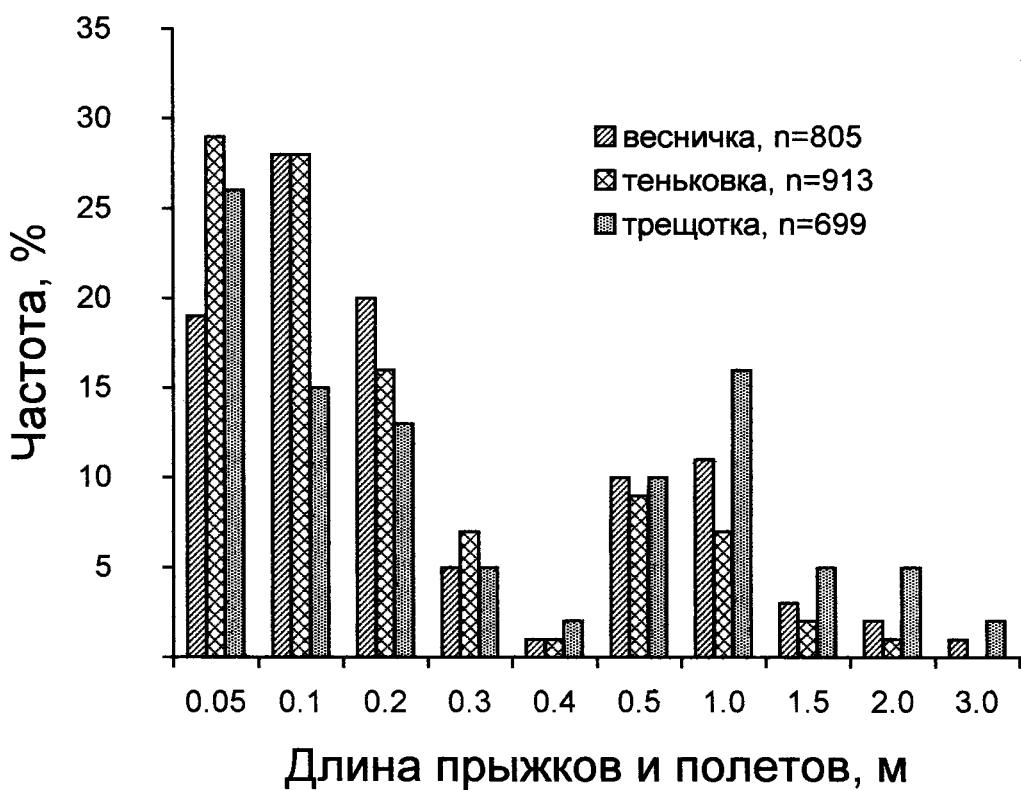


Рис. 9. Распределение частот прыжков и полётов разной длины у веснички, теньковки и трещотки.

n — число наблюдений. Значимость различий для пар: весничка-теньковка ($\chi^2 = 46.64, P < 0.001$), весничка-трещотка ($\chi^2 = 73.8, P < 0.001$), теньковка-трещотка ($\chi^2 = 121.92, P < 0.001$).

Трещотка, как и теньковка, во время кормёжки перемещается преимущественно в горизонтальном направлении (рис. 7, 8). Однако, в отличие от теньковки, передвигающейся короткими прыжками и перепархиваниями, трещотка совершает много далёких горизонтальных прыжков и полётов (рис. 9). Трещотка чаще, чем весничка и теньковка, использует трепещущий полёт при добывании пищи. По-видимому, для неё этот кормовой маневр является специфичным. Птицы часто пользуются им для склёвывания пищи с листьев, веток и стволов деревьев. Ещё одной важной особенностью кормового поведения трещотки является то, что после клевка она часто осматривает ветки и листья в поисках следующей жертвы (рис. 7).

Обсуждение

Анализ пространственного распределения, состава пищи и кормового поведения пеночек показывает, что они существенно различаются по всем этим показателям. Наши наблюдения хорошо согласуются с результатами других исследователей и носят, по-видимому, общий характер.

Это касается, в первую очередь, пространственного распределения пеночек. Многие авторы отмечают существование у разных видов чёткой избирательности в выборе местообитаний. Весничка заметно отличается от теньковки и трещотки тем, что избегает селиться в глубине леса и держится преимущественно на опушках, вырубках и других открытых местах (Yapp 1951; Haila *et al.* 1980; Tiainen *et al.* 1983; Tomialojc *et al.* 1984; Nilsson 1986; Cramp 1992; Конторщиков 2001). Теньковка и трещотка обитают в лесу, но населяют разные биотопы. Теньковка встречается вблизи полян, просветов, просек и других небольших открытых мест в лесу, поросших густым кустарником или подростом (Tomialojc *et al.* 1984; Бурский 1987; Piotrowska, Wesolowski 1989; Симкин 1990; Cramp 1992; Паевский 1994; Конторщиков 2001). Трещотка предпочитает старые сомкнутые леса с наличием открытого пространства под кронами деревьев (Yapp 1951; Cody 1978; Haila *et al.* 1980; Tiainen *et al.* 1983; Tomialojc *et al.* 1984; Nilsson 1986; Cramp 1992; Симкин 1990; Украинская и др. 1993; Конторщиков 2001). В то же время птицы не оказывают предпочтения тем или иным видам деревьев и кустарников. Весничка чаще всего встречается в лиственном лесу (Hogstad 1975; Pearson 1979; Angel-Jacobsen 1980; Tiainen *et al.* 1983), но вполне обычна в ельниках (Haila *et al.* 1980) и сосняках (Nilsson 1986). Теньковка и трещотка обитают в разных типах лиственного, хвойного или смешанного леса (Lack 1971; Tiainen 1979; Haila *et al.* 1980; Tiainen *et al.* 1983; Tomialojc *et al.* 1984).

В большинстве работ по поведению и экологии пеночек отсутствуют данные по структуре кормовых субстратов, или микростаций птиц. По нашим наблюдениям, пеночки проявляют чёткую избирательность в выборе микростаций, отличающихся между собой архитектоникой крон деревьев и кустарников. Весничка и теньковка держатся во всех участках крон деревьев и кустарников среди довольно густых ветвей и листьев (рис. 3). При этом весничка предпочитает кроны без выраженной ярусности веток и листьев. Теньковка, наоборот, кормится в местах с хорошо выраженной горизонтальной ярусностью растительности. Трещотка отличается от этих двух видов тем, что держится среди негустой растительности, преимущественно в

нижних участках крон деревьев и подкроновом пространстве (рис. 2, 3). Поскольку характерные для каждого вида микростации формируются в разных типах леса, пеночки населяют разные биотопы и в наиболее типичных местообитаниях отчётиливо разделены пространственно.

Известно, что таксономический состав беспозвоночных, используемых пеночками в пищу, существенно варьирует в зависимости от сезона, биотопа и географического района. Рацион птиц в значительной степени определён тем набором потенциальных жертв, с которыми они сталкиваются во время кормёжки. Соответственно, он меняется от сезона к сезону, год от года и различен в разных районах. Птицы легко переходят с одного вида корма на другой в зависимости от их обилия и доступности (Laursen 1978; Nilsson, Ebenman 1982; Schonfeld 1982; Чернов, Хлебосолов 1989; Головатин 1992; Хлебосолов 1993, 1995).

Питаясь в целом сходной пищей, пеночки обнаруживают определённую избирательность в отношении размера пищевых объектов: трещотка добывает наиболее крупных, весничка средних, а теньковка мелких беспозвоночных (Нейфельдт 1956; Прокофьева 1973; Бардин и др. 1991; Паевский 1994). С этим хорошо согласуются результаты наших исследований (рис. 5, 6). При росте пищевых потребностей птенцов трещотка увеличивает массу порции, охотясь за более крупной добычей, а весничка и теньковка — преимущественно путём сбора дополнительного количества пищевых объектов (Бардин и др. 1991) (табл. 2). Различия в размере кормовых объектов обусловлены особенностями кормового поведения птиц и структурой микростаций. Трещотка используют энергетически дорогие способы добывания пищи (трепещущий полёт, прыжки и перелёты на далёкое расстояние) и тратит много времени на высматривание жертвы. Поэтому она стремится охотиться на более крупную добычу, чем теньковка и весничка, которые используют менее энергоёмкие приёмы охоты — прыжки по веткам и перепархивания (Дольник, Дольник 1987; Ильина, Грачева 1991) (рис. 7). Кроме того, весничка и теньковка, обитающие среди густой растительности, не могут выбирать крупных жертв из-за ограниченного обзора и вынуждены брать любую встретившуюся на их пути пищу.

В литературе существует мнение, что кормовое поведение разных видов пеночек сходно, а поведение особей одного и того же вида может заметно изменяться в разных биотопах, на разных древесных породах, в разные сезоны и при разных погодных условиях (Edington, Edington 1972; Gaston 1974; Nilsson, Ebenman 1982; Nystrom 1991; Головатин 1992; Конторщиков 2001). Однако наши наблюдения свидетельствуют о том, что каждый вид пеночек кормится своим характерным способом, и стереотип кормового поведения птиц сохраняется в течение гнездового сезона (Хлебосолов, 1993, 1999) (рис. 7). Стохастический анализ кормового поведения пеночек как случайного процесса, рассматриваемого в рамках теории марковских цепей, показал, что характерная для каждого вида последовательность выполнения кормовых маневров устанавливается уже после 5-7 последовательных маневров (Дубровский и др. 1995). Это свидетельствует о высокой степени устойчивости кормового поведения птиц. Отличия в кормовом поведении трёх изученных видов пеночек касаются в основном направления и дальности прыжков и полётов. Весничка во время кормёжки передвига-

ется в разных направлениях. Два других вида пеночек используют преимущественно горизонтальные перемещения. При этом у трещотки по сравнению с теньковкой значительно больше длина прыжков и полётов (Конторщиков 2001) (рис. 7-9). Кроме того, трещотка существенно отличается от веснички и теньковки тем, что после клевка высматривает следующую жертву и чаще добывает пищу во время трепещущего полёта (Там же) (рис. 7). В кормовом поведении целостно выражаются различия в пространственном распределении и составе пищи разных видов. Исходя из свойственного каждому из них стереотипа поведения, пеночки выбирают характерные местообитания, микростации и пищу.

Сравнительный анализ результатов наших исследований и литературных данных позволяет понять механизмы экологической сегрегации обитающих совместно видов пеночек. В обобщённом виде специфичные особенности поведения и экологии каждого вида можно охарактеризовать следующим образом. Весничка предпочитает открытые местообитания, где хорошее освещение с разных сторон способствует равномерному росту веток и листьев в разные стороны. Такая структура крон деревьев и кустарников хорошо отвечает характеру кормового поведения птиц, которые во время поиска и добывания пищи перемещаются в разных направлениях и добывают разнообразную пищу.

Теньковка придерживается участков леса, на которых сплошные насаждения чередуются с небольшими открытыми пространствами, поросшими густым подлеском или подростом. Преимущественно вертикальное освещение способствует формированию густых крон с хорошо выраженной горизонтальной ярусностью веток и листьев. В таких местах птицы во время кормёжки передвигаются короткими прыжками или перепархиваниями преимущественно в горизонтальном направлении. Обитание в густой растительности ограничивает обзор и возможность дальних охотничьих полётов. Это лишает птиц возможности выбора крупной добычи и вынуждает их собирать всё, что встречается на их пути.

Трещотка держится под пологом сомкнутого леса. Недостаток света способствует формированию здесь разреженной растительности. Птицы кормятся преимущественно в нижней части крон деревьев, у стволов или среди негустого подлеска, добывая пищу во время зависания в трепещущем полёте или далёких горизонтальных прыжков и полётов. Поскольку трещотка обитает среди негустой растительности и использует дорогостоящие методы кормёжки, она стремится добывать крупную пищу.

Рассмотренные выше данные свидетельствуют о существовании чётких экологических отличий между весничкой, теньковкой и трещоткой. Совместное обитание птиц без выраженного конкурентного исключения обусловлено специфическим способом использования ресурсов. Пеночки кормятся характерными методами, придерживаются свойственных микростаций и проявляют избирательность в пище. Поскольку предпочтаемые каждым видом микростации обычно расположены в разных биотопах, в наиболее типичных местообитаниях пеночки отчётливо разделены пространственно. В переходных местообитаниях, в которых есть подходящие микростации для всех трёх видов, пространственная сегрегация разных видов пеночек выражены не столь ярко и может даже полностью отсутствовать.

Авторы выражают глубокую благодарность А.В.Андрееву, А.В.Кондратьеву, А.Б.Керимову, И.А.Шилову, В.Н.Хлесткину, Е.В.Иванкиной, Ю.И.Темешову, О.А.Хлебосоловой за помощь в организации и проведении полевых исследований, обработке данных и подготовке публикации. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 01-04-48235), Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Московского университета, Рязанского педагогического университета, национального парка "Мещерский".

Литература

- Бардин А.В., Ильина Т.А., Литвинова Е.О., Смирнова Т.В. 1991. Питание гнездовых птенцов веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) на Куршской косе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 231: 3-25.
- Бурский О.В. 1987. Гнездовое размножение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // *Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири*. М.: 108-142.
- Головатин М.Г. 1992. *Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов*. Екатеринбург: 1-103.
- Дольник В.Р., Дольник Т.В. 1987. Затраты времени и энергии на добывание пищи у птиц в природе. 1. Цена различных приёмов питания // *Экология* 1: 27-35.
- Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. 1995. Математическая модель описания кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* 115, 1: 97-105.
- Ильина Т.А., Грачева Т.И. 1991. Бюджеты времени и энергии двух видов пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) в гнездовой период // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 231: 31-42.
- Конторщикова В.В. 2001. Взаимосвязь кормового поведения, морфологии и выбора местообитаний у пеночек – теньковки, веснички и трещотки // *Орнитология* 29: 112-124.
- Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* 32, 2: 227-282.
- Нейфельдт И.А. 1956. Материалы по питанию гнездовых птенцов некоторых насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* 35, 3: 434-440.
- Паевский В.А. 1994. Сравнительно-экологический анализ трёх симпатрических видов пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) // *Современная орнитология* 1992. М.: 187-197.
- Преображенская Е.С., Лазарева Н.С. 1987. Численность и пространственное распределение пеночек (род *Phylloscopus*) в связи с динамикой растительных сообществ // *Научн. докл. высшей школы. Биол. науки* 4: 41-51.
- Прокофьева И.В. 1973. Питание пеночек в лесах Ленинградской области // *Научн. докл. высшей школы. Биол. науки* 4: 22-28.
- Рябцев В.К., Шутов С.В., Ольшванг В.Н. 1980. Анализ конкурентных отношений пеночки-веснички и пеночки-таловки (с обсуждением специфики экосистем) // *Экология* 1: 83-92.
- Симкин Г.Н. 1990. *Певчие птицы*. М.: 1-400.
- Украинская У.А., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. 1993. Структура и компоновка пространственных экологических ниш четырех видов пеночек Приветлюжья // *Экология* 2: 68-76.
- Хлебосолов Е.И. 1993. Стереотип кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* 113, 6: 717-730.
- Хлебосолов Е.И. 1995. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // *Успехи совр. биол.* 115, 1: 75-96.
- Хлебосолов Е.И. 1996. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // *Успехи совр. биол.* 116, 4: 447-462.
- Хлебосолов Е.И. 1999. *Экологические факторы видообразования у птиц*. М.: 1-284.
- Хлебосолов Е.И. 2001. Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида // *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии*. Казань: 618.

- Хлебосолов Е.И. 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние // *Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 203*: 1019-1037.
- Хлебосолов Е.И. 2003. Функциональная концепция вида в биологии // *Экология и эволюция животных* / Н.В.Чельцов (ред.). Рязань: 3-22.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. 1989. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц // *Птицы в сообществах тундровой зоны*. М.: 39-51.
- Angel-Jacobsen B. 1980. Overlap in feeding pattern between Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*, and Brambling, *Fringilla montifringilla*, in two forest habitats in Western Norway // *Ornis scand.* **11**: 146-154.
- Cody M.L. 1978. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden // *Ecol. Monogr.* **48**: 351-396.
- Cramp S. (ed) 1992. *The Birds of the Western Palearctic. Vol. 6*. Oxford Univ. Press: 1-728.
- Edington J.M., Edington M.A. 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood // *J. Anim. Ecol.* **41**: 331-357.
- Fitzpatrick J.W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // *Condor* **82**: 43-57.
- Gaston A.J. 1974. Adaptation in the genus *Phylloscopus* // *Ibis* **116**: 432-450.
- Haila Y., Jarvinen O., Vaisanen R. 1980. Habitat distribution and species associations of land bird populations on the Aland Islands, SW Finland // *Ann. zool. fenn.* **17**: 87-106.
- Hogstad O. 1975. Interspecific relations between Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) and Brambling (*Fringilla montifringilla*) // *Norw. J. Zool.* **23**: 223-234.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W.. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // *Ecology* **60**: 512-520.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**: 415-427.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush // *Amer. Naturalist* **124**: 17-47.
- Lack D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Harvard Univ. Press: 1-404.
- Laursen K. 1978. Interspecific relationships between some insectivorous passerine species, illustrated by their diet during spring migration // *Ornis scand.* **9**: 178-192.
- Nilsson S.G. 1986. Different patterns of population fluctuation in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* and the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* // *Vår fågelvart* **11**. Suppl. 5: 161-164.
- Nilsson S.G., Ebenman B. 1982. Density changes and niche differences in island and mainland Willow Warblers, *Phylloscopus trochilus* at a lake in southern Sweden // *Ornis scand.* **12**: 62-67.
- Nystrom K.G.K. 1991. On sex-specific foraging behaviour in the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus* // *Can. J. Zool.* **69**: 462-470.
- Pavlovsky V.A. 2000. Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* on the Courish Spit, Eastern Baltic: demographic parameters, breeding biology, and comparison of adaptations in the genus *Phylloscopus* // *Avian Ecol. Behav.* **5**: 1-26.
- Pearson R. 1979. Distribution of Willow Warbler according to habitat in a forestry plantation // *Ring. and Migration* **2**: 156-157.
- Piotrowska M., Wesolowski T. 1989. The breeding ecology and behaviour of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* in primaeval and managed stands of Bielowieza Forest (Poland) // *Acta ornithol.* **25**: 25-76.
- Remsen J.V.Jr., Robinson S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior in terrestrial habitats // *Studies in Avian Biology* **3**: 144-160.
- Sæther B.E. 1983. Habitat selection, foraging niches and horizontal spacing of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaff *P. collybita* in an area of sympatry // *Ibis* **125**: 24-32.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche // *Ecological Concepts* / J.M.Cherret (ed.). Oxford: 79-113.
- Schonfeld M. 1982. *Der Fitislaubsänger*. Wittenberg Lutherstadt: 1-184.

- Tiainen J. 1979. Habitat preference by breeding forest passerines in an area in S. Finland //Proc. sec. nordic congr. ornith.: 38-42.
- Tiainen J. 1982. Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers //Ann. zool. fenn. **19**: 285-295.
- Tiainen J., Vickholm M., Pakkala T., Piironen J., Virolainen E. 1983. The habitat and spatial relations of breeding *Phylloscopus* warblers and the Goldcrest *Regulus regulus* in Southern Finland //Ann. zool. fenn. **20**: 1-12.
- Ticehurst C.B. 1938. A systematic review of the genus *Phylloscopus*. London: 1-192.
- Tomialojc L., Wesolowski T., Walankiewicz W. 1984. Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland) //Acta ornithol. **20**: 241-310.
- Wiens J.A. 1989. The Ecology of Bird Communities. Cambridge Univ. Press, 1: 1-487, 2: 1-316.
- Yapp W.B. 1951. Ecological speciation in the genus *Phylloscopus* //Proc. 10th inter. ornithol. congr. Uppsala, June 1950. Uppsala; Stockholm: 173-175.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 267-273

О ВЛИЯНИИ ЖИВОТНЫХ на растительность Таймырской тундры

Б.А. Тихомиров

*Второе издание. Первая публикация в 1955**

1. О влиянии леммингов[†]

Воздействие животных, в частности грызунов, на почву и растительность тундры почти не затронуто изучением. При исследованиях в Центральном и Северном Таймыре были проведены наблюдения над влиянием обского лемминга *Lemmus obensis* Brants на растительность[‡]. Зимние гнёзда лемминг устраивает в местах с глубоким и рыхлым снежным покровом. Около каждого гнезда весной обозначается район действия семьи лемминга в зимнее время, приблизительно равный 100-200 м², где растительность бывает выгрызена почти сплошь. Главная зимняя пища обского лемминга — почки возобновления, молодые листья и корневища *Eriophorum angustifolium* и отчасти *Carex stans*. Следует отметить и растения, поедаемые в малых количествах: зелёные части злаков (*Arctophila fulva*, *Pleuropogon sabini*, *Dupontia fischeri*), листья *Dryas punctata* и *Sieversia glacialis*, верхушки побегов ив (*Salix arctica*, *S. polaris*, *S. reptans*), карликовой берёзки *Betula exilis*, кассиопеи *Cassiope tetragona*, а также верхушки стеблей *Polytrichum strictum*. По-видимому, последние виды употребляются леммингом для упражнения резцов.

* Тихомиров Б.А. 1955. О влиянии животных на растительность Таймырской тундры //Бюл. МОИП. Отд. биол. **60**, 5: 147-151.

† Сообщение, заслушанное на зоологической секции МОИП 3 февраля 1955.
‡ Копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* Pall. в связи с ограниченным распространением в районе работ при оценке влияния на растительность не учитывался.

- Tiainen J. 1979. Habitat preference by breeding forest passerines in an area in S. Finland //Proc. sec. nordic congr. ornith.: 38-42.
- Tiainen J. 1982. Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers //Ann. zool. fenn. **19**: 285-295.
- Tiainen J., Vickholm M., Pakkala T., Piironen J., Virolainen E. 1983. The habitat and spatial relations of breeding *Phylloscopus* warblers and the Goldcrest *Regulus regulus* in Southern Finland //Ann. zool. fenn. **20**: 1-12.
- Ticehurst C.B. 1938. A systematic review of the genus *Phylloscopus*. London: 1-192.
- Tomialojc L., Wesolowski T., Walankiewicz W. 1984. Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland) //Acta ornithol. **20**: 241-310.
- Wiens J.A. 1989. The Ecology of Bird Communities. Cambridge Univ. Press, 1: 1-487, 2: 1-316.
- Yapp W.B. 1951. Ecological speciation in the genus *Phylloscopus* //Proc. 10th inter. ornithol. congr. Uppsala, June 1950. Uppsala; Stockholm: 173-175.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 267-273

О ВЛИЯНИИ ЖИВОТНЫХ на растительность Таймырской тундры

Б.А. Тихомиров

*Второе издание. Первая публикация в 1955**

1. О влиянии леммингов[†]

Воздействие животных, в частности грызунов, на почву и растительность тундры почти не затронуто изучением. При исследованиях в Центральном и Северном Таймыре были проведены наблюдения над влиянием обского лемминга *Lemmus obensis* Brants на растительность[‡]. Зимние гнёзда лемминг устраивает в местах с глубоким и рыхлым снежным покровом. Около каждого гнезда весной обозначается район действия семьи лемминга в зимнее время, приблизительно равный 100-200 м², где растительность бывает выгрызена почти сплошь. Главная зимняя пища обского лемминга — почки возобновления, молодые листья и корневища *Eriophorum angustifolium* и отчасти *Carex stans*. Следует отметить и растения, поедаемые в малых количествах: зелёные части злаков (*Arctophila fulva*, *Pleuropogon sabini*, *Dupontia fischeri*), листья *Dryas punctata* и *Sieversia glacialis*, верхушки побегов ив (*Salix arctica*, *S. polaris*, *S. reptans*), карликовой берёзки *Betula exilis*, кассиопеи *Cassiope tetragona*, а также верхушки стеблей *Polytrichum strictum*. По-видимому, последние виды употребляются леммингом для упражнения резцов.

* Тихомиров Б.А. 1955. О влиянии животных на растительность Таймырской тундры //Бюл. МОИП. Отд. биол. **60**, 5: 147-151.

† Сообщение, заслушанное на зоологической секции МОИП 3 февраля 1955.
‡ Копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* Pall. в связи с ограниченным распространением в районе работ при оценке влияния на растительность не учитывался.

В связи с тем, что на осоково-пушищевых сообществах *Eriophorum angustifolium* и отчасти *Carex stans* выедаются почти сплошь (до 90-94% всего количества побегов), остатки корневищ этих видов весной не могут восстановить генеративных почек возобновления.

Оставленные после зимней кормёжки леммингов неиспользованные сухие части растений иногда в значительных количествах (от 10 до 20 ц/га) сносятся талыми водами вниз по склону лощин и депрессий и пластами отлагаются в виде валов. Накапливаясь за многие годы, залежи сена образуют своеобразный мелкобугорчатый микрорельеф зоогенного происхождения в виде удлинённых торфяных бугров длиной 10-15 м, шириной 20-30 см и высотой 20-40 см. Если залежи сена не сносятся полыми водами, а остаются на месте, то они задерживают таяние вечной мерзлоты, а также отрастание отавы.

По мере затопления весенними водами мест зимних гнездовий обского лемминга особи последнего выходят на более возвышенные местообитания для постройки летних гнёзд. Движение леммингов по тундре в это время приводит к образованию густого лабиринта ходов, которыми иногда бывает занято до 20% площади тундры.

Ходы леммингов способствуют выработке мелкобугорчатого тундрового микрорельефа и усиливают пестроту мозаичности растительного покрова. При постройке летних гнездовых нор на повышенных элементах рельефа лемминги нарушают поверхность почвы и делают выгребы площадью 20×40×30 см. Вес почвы, выбрасываемой около норы, колеблется от 200 до 800 г в воздушно-сухом состоянии. Вес земли, извлекаемой леммингами в годы массового размножения, колеблется от 6 до 250 кг/га. Почва на выгребах имеет ореховато-комковатую структуру при преобладающем диаметре комков от 0.5 до 1.5 см. Структурные отдельности обладают достаточной прочностью, так как после смачивания водой в течение 24 ч количество агрегатов в 6 исследованных образцах по-прежнему составляло основную массу почвы. На выгребах леммингов создаются дренированные свободные от растительности участки, которые заселяются видами внеценотического существования, свойственными голым пятнам. Это способствует образованию мозаичности растительного покрова тундры.

Таким образом, популяции обского лемминга оказывают существенное воздействие на динамику растительного покрова таймырских тундр. Это воздействие происходило в течение длительного времени, по крайней мере с момента формирования тундрового ландшафта, и оно не должно исключаться при рассмотрении смен и динамики растительного покрова тундры.

2. Новые данные о питании тундровой куропатки*

Изучение исторически сложившихся кормовых взаимосвязей между растительным покровом и орнитофауной является важным звеном в углублённом познании биогеоценозов тундры. Попутно с изучением растительного покрова центрального и северного районов Таймыра проведено исследование 346 зобов тундровой куропатки *Lagopus mutus* Mont., в которых

* Сообщение, заслушанное на зоологической секции МОИП 3 февраля 1955.

обнаружено 86 видов растений, из них мхов 8 и лишайников 11. Количественные соотношения определялись глазомерно, по массе.

В весенне время, в момент прилёта тундровых куропаток* с юга, их пища состоит главным образом из листьев *Dryas punctata*, почек и окончаний ветвей *Salix polaris* и *S. arctica* с небольшой примесью зелёных частей других растений (виды рода *Saxifraga*, *Sieversia glacialis* и др.), а также обрывков мхов и лишайников, которые следует рассматривать как механическую примесь. По мере таяния снега и увеличения проталин, количество видов растений в пище куропаток увеличивается. В летнем рационе остаются листья и почки упомянутых выше основных кормовых растений, но к ним присоединяются бутоны и цветки *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *R. rugosa*, *Saxifraga hirculus* и др., листья *Oxyria digyna*, *Salix reptans* и др., а также живородящие почки *Saxifraga cernua*, *Polygonum viviparum* и семена *Juncus biglumis*.

В летнем рационе куропаток полностью отсутствуют мхи и лишайники, что подтверждает вывод о том, что они являются механической примесью к другим кормам, с которыми весной заглатываются в мёрзлом состоянии. Молодые птенцы несколько дней питаются насекомыми, а потом довольно скоро переходят на растительные корма.

К осени в связи с огрубением листьев у *Dryas punctata*, количество этого вида в пище куропаток уменьшается, однако почки и молодые листья и в по-прежнему преобладают. В осеннем корме куропаток отмечается значительное участие семян (*Papaver lapponicum*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, виды рода *Draba*, виды рода *Saxifraga*, *Oxytropis nigrescens*, виды рода *Ranunculus* и др.), а также живородящих почек. Осенью в рацион входят также листья поздно развивающихся растений (*Astragalus umbellatus*, *Senecio frigidus*, *Cardamine pratensis*, *Saxifraga hieracifolia* и др.). В осеннем корме куропаток отмечается как увеличение количества видов, так и веса зоба.

Таким образом, корма тундровой куропатки довольно разнообразны. В кормовой рацион этой птицы вовлечено несколько десятков видов растений. Большинство этих видов характерно для сухих малоснежных местообитаний; растения сырьих и повышенного увлажнённых местообитаний практически отсутствуют в рационе тундровой куропатки. Исключение составляют, например, приснеговые виды лютиков *Ranunculus*.

Огромные количества тундровой куропатки, проводящие лето в центральных и северных районах Таймыра, потребляя различные части растений, оказывают не малое воздействие и на растительность, которое, правда, мало заметно при экскурсионных наблюдениях. Во всяком случае, массовое уничтожение цветочных почек и верхушек ветвей у кустарников (*Dryas*, *Salix*) уменьшает семенную продукцию этих видов и оказывает содействие выработке определённых архитектурных форм. С места ранневесенних кормёжек куропаток ветер разносит семена, плоды и вегетативные зародыши, что способствует размножению растений. По-видимому, семена растений, проходящие через пищеварительный тракт, теряют всхожесть, так как перетираются в мускульном желудке. В проанализированных 87 пробах помёта

* На Таймыре встречается и белая куропатка *Lagopus lagopus* L., но предел её распространения ограничивается южным побережьем Таймырского озера.

целых семян не оказалось. Поэтому можно говорить о ничтожной роли тундровой куропатки в качестве переносчика семян при перелётах с юга на север и обратно.

В кормах белой куропатки преобладают бореально-болотные лесные и отчасти опушечные виды, напротив, преобладающие кормовые виды тундровой куропатки — аркто-альпийцы. Это обстоятельство нельзя признать случайным. Можно говорить о взаимосвязях и сопряжённости в динамике и развитии отдельных компонентов биогеоценозов (в смысле В.Н.Сукачёва), а также об известной пищевой специализации даже у видов с очень обширным кормовым диапазоном, какими являются *Lagopus lagopus* и *L. mutus*.

3. Влияние гусей на динамику растительного покрова

Начиная с первых весенних дней, ещё при сплошном снежном покрове, прилетающие на север гуси находят себе пищу в виде подснежной зелени на проталинах наиболее выпуклых элементов рельефа (южные склоны береговых яров, вершины бугров — байджарахов, склоны гор и т.д.). Наряду с другой зеленью, в это время гуси питаются почками и молодыми листьями бобовых (*Oxytropis nigrescens*, *O. middendorffii* и др.). Приходилось наблюдать, как гуси-гуменники *Anser fabalis* целиком выедали куртины бобовых, используя в пищу и их мощные подземные органы.

По мере оттаивания снега на пологих склонах и плоских равнинах, занятых пушицево-моховыми тундрами (*Eriophorum angustifolium* + мхи), основной пищей гусей становится зелёные листья, зимующие почки и главным образом крахмалоносные утолщения у основания стебля пушицы узколистной *E. angustifolium**. Выдернутые вместе с молодым побегом старые огрубевшие листья и стебли (а также часть корней и корневищ) гуси оставляют неиспользованными. Они следующей весной сносятся текущими по склонам снеговыми водами в депрессии рельефа. По этим “остаткам” представляется возможным судить о степени нарушения пушицевой дерновины. Иногда ранней весной некоторые достаточно хорошо оттаявшие участки пушицево-моховых тундр бывают выбиты и использованы “до черна”. На мало оттаявших местообитаниях гуси с большим трудом извлекают побеги пушицы из мёрзлой почвы. Бывает, что вместе с пушицей гуси выдирают и побеги осоки гиперборейской *Carex hyperborea*, но последняя, по-видимому, не используется в пищу.

О степени повреждения гусями пушицево-моховых тундр могут дать представление следующие цифры. Нами учтено в разное время (после весенних кормёжек) 5 метровых площадок в пушицево-моховой тундре, использованной гусями (см. таблицу). Как показывают цифры, нарушения пушицево-моховых тундр гусями бывают значительными, и они не остаются без существенного влияния на строй этих сообществ. В результате постоянного уничтожения травянистой части сообщества в отдельных местах образуются значительные участки чисто моховых тундр (*Hylocomium prolife-*

* Меньшее значение в пище гусей в районах центрального Таймыра имеет пушица короткопыльниковая *Eriophorum brachyantherum* в связи с малым распространением этого вида. Однако иногда приходилось наблюдать случаи поедания гусями молодых побегов пушицы короткопыльниковой и разбивание ими её кочек.

Повреждение гусями пушицево-моховой тундры

Показатель	Нумерация площадок в 1 м ²				
	1	2	3	4	5
Количество побегов пушицы, выдернутых гусями	69	91	98	80	50
Количество побегов, оставшихся в почве	50	80	20	32	50
Процент повреждения	57.7	53.2	83.0	78.5	50.0

rum, Camptothecium trichoides, Aulacomnium turgidum, A. palustre, Ptilidium ciliare, Polytrichum strictum, P. juniperinum, Drepanocladus uncinatus и др.).

Уничтожение травяного яруса (частично или полностью) лишает сообщество защиты от прогревания лучами солнца. Некоторое нарушение поверхности дерновины при выдергивании побегов пушиц с корнями и корневищами вызывает усиление аэрации, лучшее просушивание верхних частей почвы и более глубокое оттаивание вечной мерзлоты. Создаются благоприятные условия для более активной деятельности вод (замерзание, таяние, движение вод по склону), а также для проявления процессов сползания грунтов (солифлюкции), особенно на склонах.

Все эти процессы, связанные с тепловым режимом почв в сочетании с морозной трещиноватостью грунтов, приводят к разрыву растительной дерновины и образованию трещин и голых пятен. Таким образом, ослабление сопротивления дерновины, вызванное повреждением пушицево-моховых тундр гусями, во многих случаях приводит к значительным переменам в режимах местообитаний.

В соответствии с изменением экологических условий происходит и смена растительного покрова.

Пушицево-моховые тундры через моховую стадию переходят в осоково-пушицевые моховые пятнистые группировки (*Carex hyperborea + Eriophorum angustifolium* + мхи), а последние в осоково-моховые пятнистые сообщества. Пушица *E. angustifolium* в последних остаётся в виде редких цветущих экземпляров лишь на голых пятнах. В составе этих группировок (на повышенных бровках голых пятен) также появляется дриада точечная *Dryas punctata*. Наконец, на голых пятнах, особенно в период дождей, в значительных количествах разрастается водоросль *Stratostoc cattine*, которая, обогащая поверхностный слой почвы азотистыми веществами, создаёт благоприятные условия для появления на голых пятнах высших сосудистых растений.

Таким образом, нарушение пушицево-моховых тундр биогенным фактором способствует значительной перестройке растительного покрова. Если принять во внимание, что ежегодно площади пушицево-моховых тундр центрального Таймыра будут нарушаться гусями на долю процента, то через несколько столетий эти формации должны претерпеть существенные изменения. Но если учесть, что одновременно и непрерывно происходит процесс застарания нарушенных гусями участков оставшимися в почве зародышами (в виде корневищ и т.д.), то, конечно, длительность этого процесса должна значительно увеличиться. Во всяком случае на протяжении тысячелетия облик пушицево-моховых тундр Таймыра, даже под воздействием

одного рассмотренного нами биогенного фактора, должен существенно измениться. Тот же процесс непрерывного изменения пушицево-моховых тундр под воздействием гусей, безусловно, происходил и в прошлом. Надо отметить, что прилёт гусей на север разграничивается на два этапа. Первый — ранневесенний, во время которого прилетают преимущественно взрослые особи для размножения. Из значительных стай первого прилёта к моменту схода снега большая часть гусей распределяется по парам и воздействие их на растительный покров становится менее заметным, чем весной.

Второй прилёт гусей в общем совпадает с окончанием ледохода на озёрах и реках Крайнего Севера. Стai второго прилёта более многочисленны и состоят из гусей, прилетающих на север для линьки. Сразу же после прилёта они распределяются по берегам озёр и рек. Концентрация гусей в огромных количествах около тундровых водоёмов существенным образом влияет на растительность прибрежий. Прибрежно-водные заросли из *Arctophila fulva*, *Dupontia fischeri*, *Pleuropogon sabini* и отчасти *Carex stans* бывают обычно сплошь потравлены гусями. Генеративные побеги упомянутых растений, как правило, отсутствуют*, а вегетативные — низко подстрижены словно ножницами. Сравнительно продолжительное пребывание гусей около водоёмов изменяет и местообитания побережий, на которых скапливается значительное количество гусиного помёта.

Многие повышенные иловато- песчаные берега тундровых водоёмов, занятые группировками бескильницы с примесью дюпонтии (*Atropis angustata* + *Dupontia fischeri*), также являются любимыми пастбищами гусей. Воздействие гусей на эти группировки оказывается в появлении своеобразного мелкокочковатого нанорельефа (кочки 10-12 см высоты и приблизительно такого же диаметра), напоминающего кочки на сырых пастбищах лесной зоны. После окончания линьки гуси “поднимаются на перо” и до отлёта на юг крупными стаями совершают местные осенние миграции, во время которых опять делают значительные и беспорядочные потравы. В связи с постоянным уничтожением отрастающего травостоя, цветочные почки возобновления упомянутых пастбищных растений подвергаются уничтожению, а поэтому, как правило, среди этих растительных сообществ, подверженных влиянию биогенного фактора, отсутствуют особи с генеративными побегами.

Приспособленность гусей к определённым растениям — излюбленным кормам — не является случайной, а тесным образом связана с биогеоценозами прошлого. Как показывает ботанико-географический анализ растительности прошлого, начиная с конца третичного времени и в течение всего четвертичного периода, в растительном покрове Севера Евразии происходило широкое развитие сырых болотистых группировок (в том числе из *Eriophorum angustifolium* или её предков), а также прибрежно-водных группировок из *Arctophila fulva*, *Dupontia fischeri*, *Pleuropogon sabini* и др. на берегах многочисленных водоёмов (межледниковые эпохи, периоды трансгрессий и первые этапы после трансгрессий). Хотя в настоящее время дериваты этих группировок на Крайнем Севере сокращены, а болота из *E.*

* За несколько лет работы в центральных районах Таймыра полноценные экземпляры этих видов для гербария мы находили лишь как исключение.

angustifolium закованы в вечную мерзлоту, гуси продолжают поедать издавна излюбленные ими растения, оказывая существенное воздействие на современный растительный покров тундры.

Изложенные выше материалы весьма кратко характеризуют лишь некоторые черты связей между растительностью и животным миром в тундровом биогеоценозе. К сожалению, следует отметить, что эти вопросы почти совершенно не затронуты изучением применительно к Крайнему Северу СССР. Задача всестороннего познания закономерностей становления и динамики тундровых биогеоценозов вызывает необходимость обязательного изучения отмеченных взаимосвязей. Автор будет считать свою задачу выполненной, если данное сообщение послужит хотя бы в малой степени новым стимулом для совместных работ зоологов и ботаников в научном познании различных природных зон СССР.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 273-275

Перепелятник *Accipiter nisus* в северной Белоруссии

В. В. Ивановский

Второе издание. Первая публикация в 1998*

Перепелятник *Accipiter nisus* является обычной хищной птицей молодых и средневозрастных лесов Витебщины, отсутствуя на гнездовании только в сфагновых сосняках верховых болот. В белорусской орнитологической литературе удивительно мало данных о биологии размножения этого вида в Витебской обл. (удалось отыскать упоминания только о 6 гнёздах).

В 1972-1994 годах на 22 гнездовых участках было найдено 45 гнёзд, как занятых, так и старых. На одном участке находили до 8 гнёзд, в среднем 2.0. Перепелятники редко занимают свои старые гнёзда, предпочитая каждый год строить новые. В ельниках располагалось 60% всех гнездовых участков, в смешанных лесах — 20%, в сосняках — 13% и в березняках — 7%. Большинство гнездовых участков располагались во влажных и заболоченных насаждениях, нередко в переходной зоне от суходола к болоту. Все обследованные гнёзда были построены самими перепелятниками на боковых ветвях у ствола в средней части крон средневозрастных и молодых елей (96%) и сосен. Высота расположения гнёзд колеблется от 4 до 12 м и в среднем составляет 6 м. Гнёзда, как правило, располагаются вблизи мелиоративных канав, просек, заброшенных лесных дорог. Не избегает перепелятник и близости населённых пунктов, даже крупных. Нам известен гнездовой участок в заболоченном сосняке, непосредственно примыкающем к крайним домам крупного дачного массива Улановичи под Витебском.

* Ивановский В. В. 1998. Ястреб-перепелятник в северной Беларуси //3-я конф. по хищным птицам Вост. Европы и Сев. Азии. Ставрополь: 48-50.

angustifolium закованы в вечную мерзлоту, гуси продолжают поедать издавна излюбленные ими растения, оказывая существенное воздействие на современный растительный покров тундры.

Изложенные выше материалы весьма кратко характеризуют лишь некоторые черты связей между растительностью и животным миром в тундровом биогеоценозе. К сожалению, следует отметить, что эти вопросы почти совершенно не затронуты изучением применительно к Крайнему Северу СССР. Задача всестороннего познания закономерностей становления и динамики тундровых биогеоценозов вызывает необходимость обязательного изучения отмеченных взаимосвязей. Автор будет считать свою задачу выполненной, если данное сообщение послужит хотя бы в малой степени новым стимулом для совместных работ зоологов и ботаников в научном познании различных природных зон СССР.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 273-275

Перепелятник *Accipiter nisus* в северной Белоруссии

В.В.Ивановский

Второе издание. Первая публикация в 1998*

Перепелятник *Accipiter nisus* является обычной хищной птицей молодых и средневозрастных лесов Витебщины, отсутствуя на гнездовании только в сфагновых сосняках верховых болот. В белорусской орнитологической литературе удивительно мало данных о биологии размножения этого вида в Витебской обл. (удалось отыскать упоминания только о 6 гнёздах).

В 1972-1994 годах на 22 гнездовых участках было найдено 45 гнёзд, как занятых, так и старых. На одном участке находили до 8 гнёзд, в среднем 2.0. Перепелятники редко занимают свои старые гнёзда, предпочитая каждый год строить новые. В ельниках располагалось 60% всех гнездовых участков, в смешанных лесах — 20%, в сосняках — 13% и в березняках — 7%. Большинство гнездовых участков располагались во влажных и заболоченных насаждениях, нередко в переходной зоне от суходола к болоту. Все обследованные гнёзда были построены самими перепелятниками на боковых ветвях у ствола в средней части крон средневозрастных и молодых елей (96%) и сосен. Высота расположения гнёзд колеблется от 4 до 12 м и в среднем составляет 6 м. Гнёзда, как правило, располагаются вблизи мелиоративных канав, просек, заброшенных лесных дорог. Не избегает перепелятник и близости населённых пунктов, даже крупных. Нам известен гнездовой участок в заболоченном сосняке, непосредственно примыкающем к крайним домам крупного дачного массива Улановичи под Витебском.

* Ивановский В.В. 1998. Ястреб-перепелятник в северной Беларуси //3-я конф. по хищным птицам Вост. Европы и Сев. Азии. Ставрополь: 48-50.

На гнездовом участке ястреба появляются в середине апреля и сразу же приступают к постройке гнезда. На одном участке в Шумилинском р-не 25 апреля 1991 и 27 апреля 1992 были обнаружены, соответственно, достроенное гнездо без выстилки и пустое совсем готовое гнездо. Кладка начинается на рубеже апреля и мая. В Миорском р-не 29 апреля 1990 в гнезде было 2 яйца. Средняя величина кладки в северной Белоруссии составляет 4.71 яйца ($n = 14$). Размеры яиц в среднем 39.7×31.7 мм ($n = 16$).

Продолжительность периода насиживания — около 33 сут, выплление отмечали с 8 по 17 июня. В первые дни после выплления выводки состоят из 1-5 птенцов, в среднем 3.67. С 23 июня по 4 июля в гнёздах находили начинающих оперяться птенцов. В это время некоторые птенцы выпрыгивают из гнёзд при их осмотре. Благодаря кольцеванию полуоперённых птенцов удалось установить, что среди них преобладают самки (67% из 27).

При утрате кладки перепелятники способны отложить повторную и даже успешно вывести птенцов. Один такой случай отмечен в Шумилинском районе в 1992 году. 31 мая была обнаружена брошенная кладка из 2 яиц, под гнездом лежала скорлупа 3-го яйца, а 12 июля в том же гнезде находились недавно выплыившийся пуховичок и 3 яйца. Эти яйца оказались болтушами, а слёток (самка) 2 августа покинул гнездо при его осмотре, преодолев в первом полёте расстояние около 20 м.

Нормальные сроки вылета молодых перепелятников из гнёзд приходятся на конец первой - вторую декаду июля. Средняя величина выводка накануне вылета составила 3.11 птенца. В 90% гнёзд, где были отложены яйца, гнездование завершилось успешно. После вылета птенцов из гнезда выводок ещё не менее месяца держится в окрестностях гнезда, получая корм от взрослых птиц. К концу августа выводки распадаются, и молодые птицы начинают кочевать. Молодая самка была поймана в сеть на манного голубя в Бешенковичском районе 26 сентября 1987.

Нам известны 4 случая поимки зимующих перепелятников в середине ноября-январе в разные годы. По наблюдениям А.К.Тишечкина, в 1984-1989 эти ястреба регулярно зимовали в Березинском заповеднике, в основном придерживаясь деревень и их ближайших окрестностей. Остаётся открытый вопрос о происхождении зимующих у нас перепелятников: нет ни одного возврата от 45 окольцованных в Белоруссии особей; найденные в Витебской обл. окольцованные перепелятники были помечены в Германии, Прибалтийских странах и Финляндии (Миграции птиц... 1982).

На кормовых столиках и в гнёздах были собраны остатки от 151 жертвы перепелятника. Из них птицы составили 96%, мелкие грызуны 4%. Насекомые отмечались только в желудках съеденных жертв, которые ястреб обычно оставляет на кормовых столиках. Подавляющая часть добычи (82%) представлена мелкими воробышками. Крупная добыча изредка приносится в гнездо самками. В наших сборах она представлена единичными особями *Dendrocopos major*, *Cuculus canorus*, *Scolopax rusticola*, *Garrulus glandarius*, *Vanellus vanellus* и *Tetrastes bonasia*. Средняя масса птиц, добытых перепелятником, составила 26 г. Из 129 птиц, возраст которых удалось определить, 76% были недавно покинувшими гнездо слётками.

В северной Белоруссии перепелятник по численности уступает только канюку *Buteo buteo*. Плотность его гнездования на Козьянском стационаре

(Шумилинский р-н, площадь 120 км²) в 1993 составила 10 пар на 100 км²; как кажется, она стабильна в последние годы



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 275-276

Пустельга *Falco tinnunculus* в степном Зауралье

В.А.Коровин, А.П.Воронин, Т.А.Суслова

Второе издание. Первая публикация в 1998*

Стационарные исследования проводили в Брединском районе Челябинской области в 1988-1993 годах. В степном агроландшафте пустельга *Falco tinnunculus* — наиболее многочисленный вид хищных птиц. Гнездится в колках и, особенно охотно, в полезащитных лесных насаждениях, где плотность в разные годы составляла от 2 до 7, в среднем 4.1 пары на 10 км лесополос. На участках с относительно регулярным размещением лесополос (1.3 км на 1 км² пашни) плотность гнездования пустельги в годы наблюдений составляла 34-90, в среднем 54 пары на 100 км². По району в целом протяжённость лесополос на единицу площади ниже — 0.5 км на 1 км², и плотность пустельги составила 13-35, в среднем 21 пару на 100 км². В заповеднике Аркаим в год высокой численности мышевидных грызунов (1993) на площади 40 км² в колках и лесополосах гнездились 30 пар.

В лесополосах 78% гнёзд пустельги обнаружено в постройках сороки *Pica pica*, 22% — серой вороны *Corvus cornix*. В колках она занимала гнёзда этих видов, не проявляя заметной избирательности. Гнёзда грачей *Corvus frugilegus* пустельга занимала по окраинам их гнездовых колоний, в наиболее разреженных их частях. Среди занятых пустельгой гнёзд 19% было построено в текущем году. В лесополосах в 78% случаев пустельги гнездились на вязе мелколистном, в 17% — на берёзе и в 5% — на клёне. Высота расположения занятых пустельгой гнёзд варьировала от 3.6 до 8.5 м, в среднем 5.1 м. В колках гнёзда располагались выше. В каркасе занятых пустельгой гнёзд (как правило, сорочьих) нередко поселяются полевые воробы *Passer montanus*, гнёзда которых обнаружены в 29% всех гнёзд пустельги.

Начало откладки яиц у разных пар отмечали с 24 апреля по первую декаду июня. В период с 26 апреля по 15 мая приступает к размножению около 70% всех пар. В отдельные годы растянутость сроков начала размножения различалась более чем вдвое — от 15 дней в “мышином” 1989 году до 38 дней в 1990 году, бедном грызунами. Отмечены повторные кладки после гибели первой. Яйца обычно откладываются с интервалом в 48 ч. Полные кладки содержали от 3 до 7 яиц, наиболее часто 5 или 6. Общая средняя величина кладки — 5.17 яйца ($n = 64$), в разные годы она изменя-

* Коровин В.А., Воронин А.П., Суслова Т.А. 1998. Обыкновенная пустельга в степном Зауралье //3-я конф. по хищным птицам Вост. Европы и Сев. Азии. Ставрополь: 66-68.

(Шумилинский р-н, площадь 120 км²) в 1993 составила 10 пар на 100 км²; как кажется, она стабильна в последние годы



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2003, Экспресс-выпуск 215: 275-276

Пустельга *Falco tinnunculus* в степном Зауралье

В.А.Коровин, А.П.Воронин, Т.А.Суслова

Второе издание. Первая публикация в 1998*

Стационарные исследования проводили в Брединском районе Челябинской области в 1988-1993 годах. В степном агроландшафте пустельга *Falco tinnunculus* — наиболее многочисленный вид хищных птиц. Гнездится в колках и, особенно охотно, в полезащитных лесных насаждениях, где плотность в разные годы составляла от 2 до 7, в среднем 4.1 пары на 10 км лесополос. На участках с относительно регулярным размещением лесополос (1.3 км на 1 км² пашни) плотность гнездования пустельги в годы наблюдений составляла 34-90, в среднем 54 пары на 100 км². По району в целом протяжённость лесополос на единицу площади ниже — 0.5 км на 1 км², и плотность пустельги составила 13-35, в среднем 21 пару на 100 км². В заповеднике Аркаим в год высокой численности мышевидных грызунов (1993) на площади 40 км² в колках и лесополосах гнездились 30 пар.

В лесополосах 78% гнёзд пустельги обнаружено в постройках сороки *Pica pica*, 22% — серой вороны *Corvus cornix*. В колках она занимала гнёзда этих видов, не проявляя заметной избирательности. Гнёзда грачей *Corvus frugilegus* пустельга занимала по окраинам их гнездовых колоний, в наиболее разреженных их частях. Среди занятых пустельгой гнёзд 19% было построено в текущем году. В лесополосах в 78% случаев пустельги гнездились на вязе мелколистном, в 17% — на берёзе и в 5% — на клёне. Высота расположения занятых пустельгой гнёзд варьировала от 3.6 до 8.5 м, в среднем 5.1 м. В колках гнёзда располагались выше. В каркасе занятых пустельгой гнёзд (как правило, сорочьих) нередко поселяются полевые воробы *Passer montanus*, гнёзда которых обнаружены в 29% всех гнёзд пустельги.

Начало откладки яиц у разных пар отмечали с 24 апреля по первую декаду июня. В период с 26 апреля по 15 мая приступает к размножению около 70% всех пар. В отдельные годы растянутость сроков начала размножения различалась более чем вдвое — от 15 дней в “мышином” 1989 году до 38 дней в 1990 году, бедном грызунами. Отмечены повторные кладки после гибели первой. Яйца обычно откладываются с интервалом в 48 ч. Полные кладки содержали от 3 до 7 яиц, наиболее часто 5 или 6. Общая средняя величина кладки — 5.17 яйца ($n = 64$), в разные годы она изменя-

* Коровин В.А., Воронин А.П., Суслова Т.А. 1998. Обыкновенная пустельга в степном Зауралье //3-я конф. по хищным птицам Вост. Европы и Сев. Азии. Ставрополь: 66-68.

лась от 4.12 до 5.37 яйца. Насиживание начинается с откладки первого яйца. В период насиживания самец приносит самке добычу в среднем 3 раза в день. Самка 5-6 раз в день покидает гнездо на 10-15 мин, поедая на присаде принесённую добычу или ухаживая за оперением. Самец на время отлучки самки сменяет её на гнезде и насиживает кладку.

В 6 гнёздах из 8, для которых зафиксированы даты откладки первого яйца и вылупления птенцов, первый птенец появился на 28-31-й день насиживания. В двух случаях вылупление началось позже — не ранее 32-го дня и на 36-й день. Обычно птенцы вылупляются последовательно, по одному в день, лишь в одном гнезде последний — 6-й — птенец вылупился через 3-4 дня после пятого и вскоре погиб. В первые 2 недели жизни птенцов самка почти неотлучно находится в гнезде, и добыванием корма занимается один самец. Начиная с двухнедельного возраста птенцов самка прекращает постоянные дежурства у гнезда и также летает за кормом. По данным 5 суточных наблюдений у гнёзд, “рабочий день” взрослых птиц длится около 17 ч, средняя частота приноса корма птенцам — 1.5 раза в час.

Период пребывания птенцов в гнезде составляет около 30 сут. Успешность размножения в годы наблюдений варьировала от 23 до 62%, в среднем составив 50%. Успешность вылупления — 78%. Из 70 гнёзд в 13 случаях кладки целиком погибли при разорении гнёзд хищниками, кроме того, отмечены случаи пропажи отдельных яиц. Судя по всему, основным гнездовым врагом пустельги является серая ворона, с высокой плотностью гнездящаяся в лесополосах. Неоплодотворённые яйца и яйца с погибшими эмбрионами составили 2.6% от всех яиц, прослеженных до вылупления. Гибель птенцов в 1.6 раза превышает уровень эмбриональной смертности. В 70% гнёзд отмечены исчезновение или гибель отдельных птенцов, что составило, по сути, единственную статью их отхода. Наряду с гибеллю отстающих в развитии, наблюдали сравнительно нередкие случаи выпадения из гнёзд пуховых птенцов, связанные как с разрушением гнёзд, так и с двигательной активностью самих птенцов.

По результатам анализа 559 погадок, собранных у 41 гнезда, 55% всей добычи составили мышевидные грызуны, среди которых преобладали обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* и степная пеструшка *Lagurus lagurus*, отмечены полевая *Apodemus agrarius* и домовая *Mus musculus* мыши. Птицы являлись случайной добычей: лишь в 2 погадках найдены остатки мелких воробыиных. Пряткая ящерица *Lacerta agilis* составила 4.9% всех жертв, около 40% приходится на насекомых, главным образом жуков и прямокрылых. Соотношение основных групп жертв существенно изменяется на протяжении гнездового периода: доля млекопитающих от мая к июля сократилась с 79 до 29%, ящериц — с 12 до 2%, тогда как доля насекомых возросла с 8 до 69%. Межгодовые вариации в составе добычи проявились в год низкой численности грызунов, когда их доля в рационе уже в мае оказалась на 20-26% ниже обычной, но при этом в 4 раза увеличилась доля насекомых.



Птицы, наблюдавшиеся в окрестностях хутора Кум-Сая, Актюбинского уезда Тургайской области

А.Н.Карамзин

Второе издание. Первая публикация в 1917*

На основании правил 13 декабря 1912 года, мною был снят в аренду для скотоводческого хозяйства участок казённой земли под названием Кум-Сай в Актюбинском уезде Тургайской области. Арендованная степь находится в юго-восточном углу Актюбинского уезда, близ границ Уральской области, под $49^{\circ}25'$ с.ш. и $58^{\circ}30'$ в.д., на высоте 318.4 м н.у.м.

Хутор расположен на берегу реки Чийли, составляющей верховья Ори, притока Урала. Кроме выстроенных флигеля и скотного двора, на хуторе сложен разный строительный материал: камень, лес, хворост и камыш, а по берегу Чийли разбросаны полуразрушенные, сделанные из дёрна киргизские зимовки.

Местность представляет довольно ровную с песчаной почвой ковыльную степь, с пятнами солонцов, кое-где поросшую кустами чилиги *Caragana frutescens*, ракитника *Cytisus biflorus* и бобовника *Amygdalus nana*. В степи всюду, преимущественно по возвышенностям, разбросаны киргизские могилы, представляющие сложенные, большей частью беспорядочно, кучи камней. Эти могилы и зимовки служат пристанищем и гнездовьем многих птиц. На востоке, верстах в 25 от хутора, тянется ясно выраженная цепь Мугоджарских гор.

Лесной растительности на арендованном участке нет, но верстах в 30 на юго-запад от него, по дороге к станции "Джурун" Ташкентской железной дороги, встречается несколько лесных колков, называемых Уркачами. В этих лесочках в 5-10 десятин растут берёзы, осины, ивы и кустарники: шиповник, крушина, тальники и другие. Лес молодой, не толще 2-3 вершков в отрубе, и сильно искривлён снежными сугробами. Лесочки кольцом окружают площади барханных песков, расположенных на водоразделе бассейнов Ори и Эмбы, и, как верно объяснил П.П.Сушкин ("Птицы Средней Киргизской степи", стр. 36), обязаны своим существованием этим пескам. Действительно, бугры песков, поросшие шелюгой, задерживают и пропускают в более глубокие слои почвы воду, образующуюся от выпадающих на них зимних и летних осадков. Скопленная барханами вода увлажняет настолько почву, что кругом их растут леса, расстилаются сырье, местами топкие луга и бьют родники. П.П.Сушкин сообщает, что условия существования деревьев в Уркачах ухудшились, и ухудшение это произошло в весьма недавнее время, но мне этого не показалось; напротив, я видел местами разрастание берёз самосевом, а осин — корневыми отпрысками. Кроме Уркачей, есть древесная растительность в оврагах Мугоджарских гор.

* Карамзин А.Н. 1917. Птицы, наблюдавшиеся в окрестностях хутора Кум-Сая, Актюбинского уезда, Тургайской области //Орнитол. вестн. 8, 2: 117-124.

Я посетил Кум-Сай раз в сентябре 1913 года и два раза — в начале мая в 1914 и 1915 годах. В Актюбинском уезде я встретил то же приволье, и даже большее, чем 40 лет тому назад мне пришлось наблюдать в степях Самарских и Уфимских, исчезнувшее теперь безвозвратно. Не надо быть пророком, чтобы предсказать скорое исчезновение приволья и в Тургайской области, благодаря усиленной её колонизации. Всего далее я пробыл в Кум-Сае в мае 1915 года. В это время в его ближайших окрестностях и на пути к станции “Джурун” мною сделаны кое-какие наблюдения над птицами, которые, думаю, будут интересны для орнитологов, даже после капитального труда П.П. Сушкина, исследовавшего птиц Киргизской степи.

Podiceps cristatus L. Большая поганка встречена 8 мая 1915 на озере, в 12 верстах на восток от Кум-Сая.

Larus cachinnans Pall. и *Larus ridibundus* L. Оба эти вида чаек гнездятся на окрестных озёрах и часто летают взад и вперёд вдоль реки Чийли.

Hydrochelidon leucoptera Sch. Светлокрылая мартышка наблюдалась 5-6 мая 1915 небольшими стаями, летевшими через степь с запада на восток; встречена также на озере за рекой Чийли.

Hydrochelidon nigra L. Чёрная мартышка встречена в то же время и там же, где и предыдущая.

Limosa melanura Leisl. Веретенник очень обыкновенен; встречается в большом числе по всем окрестным травяным болотам и луговинам, окружающим озёра. 3 мая 1915 я застал веретенников на местах гнездовий. 13 сентября 1913 их на реке Чийли уже не было. На некоторых болотах веретенников много, и здесь по нескольку птиц сразу расхаживают на крышах близлежащих зимовок.

Totanus hypoleucus L. Перевозчика встречал между 2 и 12 мая 1915 по берегам рек Джуруна, Чийли и Аще-Сая.

Totanus glareola L. Фифи найден на гнездовые 8 мая 1915 на близлежащем озере.

Totanus stagnatilis Bechst. Поручейник по сырым травяным болотам встречается чаще других улитов.

Totanus calidris L. Встречено несколько экземпляров 8 мая 1915 на озере за Кум-Саем.

Numenius arquatus L. Большой кроншнеп обыкновенен по всем степям.

Glareola melanoptera Nordm. Обыкновенная птица описываемой местности. 2 мая 1914 и 3 мая 1915 я застал тиркушек на реке Чийли уже прилетевшими.

Vanellus gregarius Pall. Кречёток встречал небольшими, до 10 особей, стайками, летевшими над степью и бегающими преимущественно по солонцеватым местам.

Vanellus cristatus Meyer. Чибис встречается всюду по сырым лугам и болотам.

Grus cinereus Bechst. Видел гнездящуюся пару журавлей на озере за рекой Чийли 8 мая 1915; 13-15 сентября 1913 наблюдал много пролётных стай, летевших на запад.

Otis tetrix L. Стрепет пока очень обыкновенен в Кум-Сае. Проездом по ковыльным степям всюду вспугивали этих птиц, преимущественно самцов; самок находили сидящими на яйцах. 7 мая нашли гнездо — простое углубление в земле,— в котором лежало 3 яйца; 9 мая на этом же гнезде опять видели сидящую самку, позволившую себя долго рассматривать и даже погладить по спине, после чего она слетела с яиц; число последних в гнезде не прибавилось. Количество птиц этих здесь, вероятно, скоро очень уменьшится, благодаря заселению степи, как это наблюдается теперь в Самарской губернии, где не спасла стрепетов от гибели более роскошная степная растительность, чем в Тургайской области. Степная птица не боится лошадей и экипажей, а потому наехавшая косилка на сидящую на гнезде самку не спугивает, а режет её. Так гибнут стрепета, кулики, перепела, жаворонки и другие степные птицы.

Otis tarda L. Дроф очень много в степях по Кум-Саю, где они гнездятся прямо на земле в довольно редкой траве. Гнёзда находил в начале мая (3-го) в 1914 и 1915 годах. Оба раза в гнёздах было по 3 яйца. Самки подпускали очень близко, сажени на 3, после чего слетали и старались отводить от гнезда, кривляясь и бегая кругом. Большие, особей до 50, стаи дудаков я наблюдал по всей степи между 13 и 15 сентября 1913.

Fulica atra L. Лысуха обыкновенна по озёрам.

Crex pratensis Bechst. Коростеля слышал в лугах по пути между "Джуруном" и Кум-Саем.

Coturnix coturnix L. Бой перепелов слышал здесь ежедневно со 2 по 12 мая 1915.

Syrrhaptes paradoxus Pall. Видел стайку копыток в 5 особей, пролетавшую близ песчаных барханов Уркачей.

Turtur turtur L. Горлинка гнездится в киргизских зимовках и Уркаческих лесочках.

Columba livia Briss. Сизый голубь гнездится в киргизских зимовках и во вновь выстроенных русских посёлках.

Anas clypeata L., *A. circia* L., *A. crecca* L., *A. strepera* L., *A. boschas* L., *A. acuta* L. и *A. penelope* L. Все перечисленные виды уток обыкновенны по здешним озёрам. По-видимому, чаще всего из них встречаются кряква, серая утка и чирок-трескунок; реже попадается свиязь. 8 мая на озере за рекой Чийли наблюдал большие стаи уток гнездящимися; посланный к озеру за водой киргиз через 10 минут набрал полные карманы утиных яиц.

Tadorna rutila Pall. Красную утку наблюдал в мае 1914 и 1915 и между 12 и 15 сентября 1913.

Anser cinereus Meyer. Серый гусь наблюдался гнездящимся в числе 6 пар на озере за рекой Чийли 8 мая 1915. Видел большие стаи на другом озере 13, 14 и 15 сентября 1913. Первое озеро представляет плоскую впадину между двумя небольшими возвышенностями, из которых одна — восточная — выше, круче и с выходами камней на гребне. Длина озера 5 вёрст, а ширина 2 версты; наиболее глубокая (около 2 аршин) часть водоёма — его середина — кольцом окружена камышами, которые в свою очередь окружены полосой сырых лугов.

Tinunculus cenchris Naum. Степная пустельга здесь очень обыкновенна. Гнездится в степи по выходам камней, киргизским могилам и зимовкам. На хуторе Кум-Сай, несмотря на его необстроенность, степные пустельги успели поселиться в числе 2 пар: одна — в сложенных кучах камней, другая — под крышей овчарного сарая. Между 3 и 12 мая 1915 я наблюдал брачные игры этих птиц и как они понимались — значит, кладка яиц только что началась.

Lithofalco aesalon Briss и *L. aesalon pallidus* Suschkin. В описываемой местности встречаются обе эти формы дербника. Часто видел 1, 13, 14 и 15 сентября 1913 и одного у озера 8 мая 1915, охотившегося за трясогузками.

Milvus ater Gm. и *M. ater melanotis* Temm. et Schl. Обоих этих коршунов наблюдал летающими над степью и Уркачами.

Aquila nipalensis orientalis Cab. Степной орёл здесь очень обыкновенен. Приходилось видеть их ежедневно по несколько раз, то кружащимися над степью, то сидящими на киргизских могилах или на каменистых и других возвышенностях. Орёл этот много доверчивее других и близко подлетает к жилью. 7 мая 1915 было замечено, что один из крутившихся невдалеке 2 орлов сел около кустов чилиги и быстро вошёл в их середину. Оказалось, что здесь, среди кустов чилиги не более 1 аршина вышины, на каменистом южном склоне к оврагу располагалось гнездо. Оно имело 1 аршин в диаметре и состояло из набросанных невысокой кучей довольно тонких прутиков; его плоский лоток был обмазан внутри навозом. В гнезде оказался только что вылупившийся слабый птенец; около него лежали скорлупки яиц, из которого он выклонился, и 2 яйца белого цвета с мелкими бурыми пятнами. Родители крутились недалеко и после нашего удаления один из них опять подлетел к гнезду. Последнее я снова посетил 9 мая на закате солнца. Орёл — судя по величине, самка — подпустил наш экипаж на 1 сажень. Это был старый экземпляр тёмной окраски с ясным рыжим пятном на затылке. В гнезде на этот раз оказалось 2 орлёнка и 1 яйцо с наклонувшимся третьим птенцом. Старший орлёнок, появившийся на свет 7 мая, подрос, окреп и смело смотрел на меня. Кругом гнезда валялись объедки сурчиков *Spermophilus mugodzaricus*, водящихся здесь во множестве. Интересно, что в 30 саженях от описываемого орлиного гнезда находилось гнездо стрепета с самкой, насиживавшую 3 яйца.

Circus cineraceus Mont., *C. macrourus* Gm и *C. cyaneus* L. Все эти три вида луней наблюдались здесь и по дороге в "Джурун", но полевой лунь значительно реже двух первых. Особенно много луней держалось по самой Кум-Сайской лощине, где травы выше, растут кустарники и есть сырье луга.

Circus aeruginosus L. Болотный лунь всюду обыкновенен по озёрам и болотам.

Bubo bubo sibiricus Schl. et Sus. Одного очень светлого филина спутнул здесь осенью 1913 года в каменоломне.

Asio accipitrinus Pall. Болотных сов я встречал по всей степи, особенно по Кум-Сайской лощине.

Cuculus canorus L. 3 мая 1915 рано утром я услыхал кукование, которое странно было слышать в такой безлесной местности. Оказалось, что кукушка куковала, сидя на коньке железной крыши флигеля. Впоследствии я видел куковавших кукушек на омётах сена, киргизских зимовках, камнях; наблюдал и слышал её в Уркачских лесочках.

Caprimulgus europeus L. Козодой был замечен 7 мая 1915 сидящим на земле в степи, под кустом ковыля.

Upupa epops L. Удод встречается здесь повсюду по русским посёлкам и киргизским зимовкам.

Melanocorypha tatarica Pall. Чёрный жаворонок здесь обыкновенен. По-видимому, предпочитает солонцы ковыльным степям.

Melanocorypha sibirica Gm. Белокрылый жаворонок во множестве водится здесь в ковыльной степи. Излюбленная пища его — разные виды кобылок. 12, 13, 14 и 15 сентября 1913 наблюдал громадные стаи по дороге между Кум-Саем и “Джуруном”.

Calandrella brachydactyla Leisl. Видел малого жаворонка 2 мая 1915 близ станции “Джурун”.

Alauda arvensis L. Полевой жаворонок встречается здесь по всем степям.

Corvus frugilegus L. Грачей встречал в степи между 3 и 12 мая 1915; вероятно, гнездятся в Уркаче.

Corvus cornix L. Серую ворону встретил гнездящейся в Уркаче. Она часто попадается в посёлках, особенно в Джеруне.

Corvus monedula collaris Drumm. Галка гнездится по русским посёлкам, особенно в посёлке Джерун, у железнодорожной станции того же названия.

Pica pica L. и *P. pica leucoptera* Gould. Привожу обе формы сорок, но полагаю, что их давно пора соединить в один вид, как это теперь сделано многими орнитологами. Встретил здесь гнездящихся в Уркаче 15 мая 1915.

Pastor roseus Briss. Одного розового скворца видел 9 мая 1915 здесь на хуторе.

Sturnus vulgaris L., *S. v. sophiae* Bianchi и *S. v. menzbieri* Sharpe. Какая из этих трёх форм скворцов встречается в описываемой местности, сказать не могу, так как в руках птиц не имел. Видел в Джерунском посёлке, где есть скворечницы, в других русских посёлках и в Уркаче.

Emberiza hortulana L. Садовую овсянку здесь наблюдал по чилижным зарослям.

Passer domesticus L. Домашний воробей встречается здесь в посёлках.

Passer montanus Briss. Полевой воробей попадается чаще домашнего; гнездится по русским посёлкам, киргизским зимовкам, в Уркачах и в камнях.

Cotile riparia Briss. Береговая ласточка здесь обыкновенна; гнездится в береговых обрывах.

Hirundo rustica L. Живёт в русских посёлках и киргизских зимовках.

Anthus campestris L. Полевой конёк здесь гнездится всюду по ковыльным степям.

Motacilla campistris Pall., *M. flava* L., *M. flava beema* Sykes, *M. flava leucocephala* Przew. Все эти формы жёлтых трясогузок ежедневно наблюдал с 3 по 15 мая 1915 на хуторе, а 8 мая 1915 — и в лугах по озеру за рекой Чийли.

Motacilla alba L. Белую трясогузку видел ежедневно на берегу реки Чийли.

Hypolais caligata Licht. Бормотушка обыкновенна в степи, поросшей кустарниками.

Phylloscopus trochilus L. Пеночка-весничка наблюдалась между 4 и 6 мая 1915 на хуторе на куче хвороста.

Sylvia cinerea Bechst. Серая славка встречалась в Уркаче, по степным кустарникам и в хворосте на хуторе.

Sylvia curruca L. Пересмешка наблюдалась там же, где и серая славка, но реже её.

Ruticilla phoenicurus L. Горихвостку видел ежедневно на хуторе и по близлежащим киргизским зимовкам.

Saxicola oenanthe L. Каменку наблюдал часто на хуторе и по киргизским зимовкам.



Дополнение на основании позднейших наблюдений.

Emberiza luteola Sparmm. Овсянка желчная впервые замечена мною 25 мая 1916 по Аще-Саю, притоку Чийли, в зарослях чилиги *Caragana frutescens*.

Chelidon urbica L. Несколько особей видел вместе с береговыми ласточками, гнездящимися по береговым обрывам речек.

Aquila nipalensis orientalis Cab. 27 мая 1916 в вершине Кум-Сая, на омёте прошлогоднего сена, найдено гнездо с двумя пуховыми птенцами величиною немного больше перепела.



Необычный случай с козодоем *Caprimulgus europaeus*

Ю.Н.Киселёв

Второе издание. Первая публикация в 1978*

25 июля 1973 на опушке преимущественно соснового леса близ центральной усадьбы Окского заповедника мне довелось стать свидетелем необычного случая с козодоем *Caprimulgus europaeus*.

Птица, как обычно, вспорхнула почти из-под ног, но сразу же упала на землю. Как выяснилось, козодой не мог улететь потому, что проглотил вершинку полутораметрового стебля щавеля малого *Rumex acetosella* L., и таким образом оказался “на привязи”. Возможно, так произошло потому, что на вершине стебля сидела какая-то ночная бабочка и раскачивалась с ним под ветром. (Накануне ночью был довольно сильный ветер). Это движение привлекло внимание охотящейся птицы, и козодой проглотил насекомое вместе с вершинкой. А может быть, он принял качающуюся метёлку невзрачных цветков на вершине стебля за порхающее насекомое.

Растение не поддалось осторожным попыткам извлечь его из глотки. Поэтому пришлось оборвать стебель как можно ближе к ней, после чего козодой улетел.



* Киселёв Ю.Н. 1978. Необычный случай с козодоем //Тр. Окского заповедника 14: 358.