

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2018
XXVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1556
EXPRESS-ISSUE

2018 № 1556

СОДЕРЖАНИЕ

- 207-218 Сезонная изменчивость акустической активности двух ночных видов морских птиц: сизой *Oceanodroma furcata* и северной *O. leucorhoa* качурок.
А. В. К Л Ё Н О В А
- 218-220 Некоторые наблюдения за кормящимися камнешарками *Arenaria interpres* в Казахстане. В. В. Х Р О К О В
- 220-221 К биологии камышницы *Gallinula chloropus* в Белорусском Поозерье. В. В. К У З Ь М Е Н К О
- 222-240 Популяционно-географическая изменчивость песни птиц.
И. М. М А Р О В А, В. А. А Н Т И П О В,
В. В. И В А Н И Ц К И Й
- 240-242 Биология даурской галки *Corvus dauuricus* на Зейско-Буреинской равнине.
Н. С. П А Н Ь К И Н, В. А. Д У Г И Н Ц О В
- 242-246 Редкие птицы Кургальджинского заповедника.
Н. Н. А Н Д Р У С Е Н К О
- 247-248 Кулики Алакольской впадины.
В. А. Г Р А Ч Ё В
- 248-249 Некоторые аспекты питания зимняка *Buteo lagopus* в колымских тундрах. Е. Р. П О Т А П О В
-

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

2018 № 1556

CONTENTS

- 207-218 Seasonal variability of the acoustic activity of two nocturnal species of seabirds: the fork-tailed *Oceanodroma furcata* and the Leach's *O. leucorhoa* storm petrels.
A. V. KLENOVA
- 218-220 Some observations on the feeding of ruddy turnstones *Arenaria interpres* in Kazakhstan. V. V. KHROKOV
- 220-221 To the biology of the common moorhen *Gallinula chloropus* in the Belorussian Poozerie. V. V. KUZMENKO
- 222-240 Population and geographic variation in avian song.
I. M. MAROVA, V. A. ANTIPOV,
V. V. IVANITSKII
- 240-242 Biology of the Daurian jackdaw *Corvus dauuricus* on the Zeya-Bureya Plain. N. S. PANKIN,
V. A. DUGINTSOV
- 242-246 Rare birds of the Kurgaldzhin Reserve.
N. N. ANDRUSENKO
- 247-248 The waders of the Alakol depression.
V. A. GRACHEV
- 248-249 Some aspects of the rough-legged buzzard *Buteo lagopus* feeding in the Kolyma Tundra. E. R. POTAPOV
-

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

Сезонная изменчивость акустической активности двух ночных видов морских птиц: сизой *Oceanodroma furcata* и северной *O. leucorhoa* качурок

А.В.Клёнова

Анна Викторовна Клёнова. Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, ул. Воробьёвы горы, д. 1/12, Москва 119234, Россия.
E-mail: anna.v.klenova@gmail.com

Поступила в редакцию 7 января 2018

Морские птицы являются хорошими индикаторами состояния морских экосистем. Однако особенности поведения на колонии у многих ночных видов морских птиц до сих пор не изучены, поэтому, методы их учёта, как правило, очень сложны и неточны (Bradstreet, Herter 1991; Keitt 2005). Традиционные методы, такие как визуальные учёты птиц с моря или берега, обычно не дают объективных результатов, поскольку вероятность встречи ночных видов около колонии в дневное время очень низка (Ушакова 2008). Поиск нор и оценка их занятости с помощью анализа вокальных ответов на воспроизведение видоспецифических криков дают более точный результат (Ambagis 2004), но очень трудоёмки и в определённых труднодоступных местах попросту неосуществимы. Кроме того, ежедневный поиск и внимательный осмотр нор может беспокоить птиц и снижать успех размножения в популяции (Ambagis 2004; Blackmer *et al.* 2004). Альтернативой данным методам может выступать метод акустического мониторинга, активно используемый в настоящее время для наблюдений за самыми различными группами животных (амфибии: Peterson, Dorcas 1994; китообразные: Marques 1994; птицы: Swiston, Mennill 2009; и др.). Преимущества акустического мониторинга – это относительная простота и доступность, возможность полной автоматизации, минимизация воздействия исследователя на объект наблюдения, экономия времени исследователя и многое другое. В последние годы методы автоматической регистрации вокальной активности млекопитающих и птиц широко применяются для самых разных природоохранных целей, в том числе и для оценки численности и благополучия колоний морских птиц (Williams *et al.* 2010; Buxton, Jones 2012; Mckown *et al.* 2013; Borker *et al.* 2014; Oppel *et al.* 2014).

В данной работе оценивали возможности применения метода автоматического мониторинга для исследования особенностей биологии двух видов качурок – сизой *Oceanodroma furcata* и северной *Oceano-*

droma leucorhoa. Качурки Hydrobatidae – некрупные планктоноядные морские птицы из отряда буревестникообразных Procellariiformes, как правило, размножающиеся в колониях на удалённых, труднодоступных для наблюдателей океанических островах. Качурки прилетают на колонии, строят норы, осуществляют социальные взаимодействия на колониях исключительно в ночное время суток; в это время они также проявляют высокую акустическую активность (Huntington *et al.* 1996; Boersma, Silva 2001). Численность выбранных для исследования видов относительно велика. Для сизой качурки она оценивается в 6.5 млн особей, для северной – в 9.8 млн (Huntington *et al.* 1996; Boersma, Silva 2001), что указывает на их важную роль в трофических сетях морских экосистем. Однако в последние десятилетия во многих популяциях качурок, размножающихся на территории США и Канады, было обнаружено существенное снижение численности (Huntington *et al.* 1996). Что происходит с популяциями данных видов на островах России и какова здесь численность качурок, до сих пор не ясно (Артюхин 1999). Разработка метода автоматического акустического мониторинга выбранных видов качурок имеет, поэтому, большое значение. Однако для разработки такого метода и последующей оценки динамики численности конкретного вида необходимо сначала исследовать параметры акустической активности данного вида, в частности, суточную и сезонную изменчивость, зависимость от абиотических факторов (температуры воздуха, силы ветра, наличия осадков и т.п.) и от плотности поселений. Все эти параметры не были прежде оценены для рассматриваемых видов качурок. Поэтому целью настоящего исследования стало изучение влияния перечисленных факторов на акустическую активность северной и сизой качурок.

Методы

Сбор материала проводили на острове Медный (Командорский архипелаг, Берингово море, 54°40' с.ш., 167°50' в.д.) с 14 июня по 21 августа 2012. На острове Медный оба вида качурок обычны и часто гнездятся совместно (Мараков 1963; Артюхин 1999; личные наблюдения).

Акустическую активность северной и сизой качурок регистрировали с помощью прибора Song Meter 2 Terrestrial Acoustic Package (Wildlife Acoustics, USA), позволяющего проводить автоматическую запись акустических сигналов по заданному расписанию в течение всего сезона размножения. Рекордер был установлен в начале сезона размножения на участке локальной колонии (на плато мыса Чёрный), на котором плотность гнездования обоих видов качурок была одной из наиболее высоких на острове (Мараков 1963) и составляла в 2012 году примерно 0.02 нор на 1 м² (личные наблюдения). Рекордер работал по следующему расписанию: с 21 ч до 5 ч 30 мин аудиозапись происходила в течение 5 мин через каждые полчаса (всего, таким образом, рекордер сохранял по 18 пятиминутных файлов за каждую ночь). Время начала и окончания записи было выбрано таким образом, что период работы рекордера охватывал все тёмное время суток. Общий объём полученных аудиозаписей составил 102 ч.

Просмотр и анализ записей звуков проводили с помощью профессиональной программы Avisoft SASLab Pro v. 4.2. При этом в каждом пятиминутном файле фиксировали общее количество записанных полётных криков каждого вида. Полётные крики сизой и северной качурок хорошо различимы как на слух, так и визуально при анализе спектрограмм (Simons 1981; Taoka *et al.* 1989) (рис. 1), поэтому легко учитывать количество полётных криков каждого вида независимо. В дальнейшем для каждой ночи рассчитывали общее количество записанных полётных криков каждого вида, время, в которое было зафиксированы первые/последние за ночь полётные крики каждого вида (время начала и окончания акустической активности), а также время, в которое было зафиксировано максимальное число полётных криков за пятиминутный файл (время максимальной акустической активности). Время начала, окончания и максимума акустической активности измеряли в минутах после момента захода солнца.

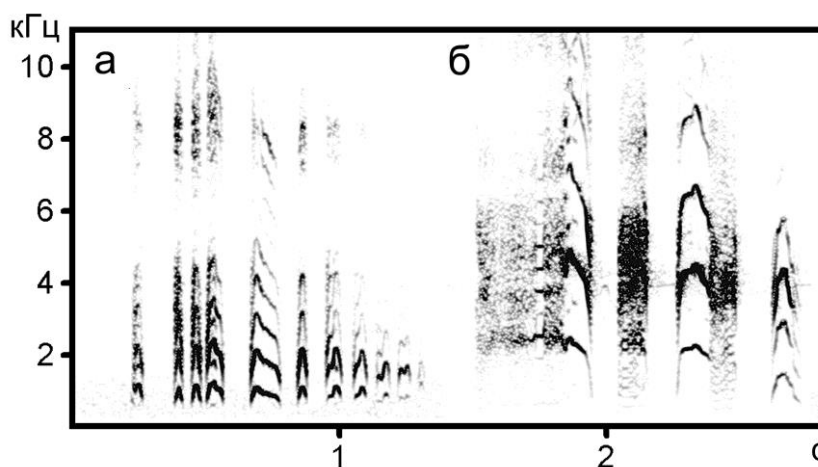


Рис. 1. Спектрограммы полётных криков северной *Oceanodroma leucorhoa* (а) и сизой *Oceanodroma furcata* (б) качурок.

Для анализа влияния абиотических факторов на акустическую активность качурок на колонии учитывали среднюю ночную температуру воздуха, а также силу ветра, облачность, осадки и волнение на море. Средняя ночная температура воздуха автоматически фиксировалась рекордером при каждом включении для аудио-записи; среднее значение за ночь рассчитывали по 18 измерениям за ночь. Остальные показатели регистрировали дважды в день (вскоре после рассвета и на закате) по трёх-балльной шкале, причём единице соответствовало самое слабое проявление признака (отсутствие ветра, почти полное отсутствие облаков и тумана, отсутствие осадков, волнение на море, соответствующее 1-2 баллам по шкале Бофорта), а тройке – самое сильное проявление признака (сильный ветер, полностью закрытое облаками небо или сильный туман, сильный дождь или ливень, волнение на море, соответствующее 5-9 баллам по шкале Бофорта). Затем для каждой ночи рассчитывали средние значения для каждого из признаков по двум регистрациям.

Статистический анализ проводили с использованием пакета STATISTICA 8.0. Для статистического сравнения использовали непараметрические критерии: однофакторный дисперсионный анализ (Крускал-Уоллис ANOVA), тест Манн-Уитни (Mann-Whitney *U*-test) и тест корреляции Спирмана (Spearman rank correlation). Все средние величины приведены как среднее $\pm$ *SD*. Все тесты двусторонние, для оценки статистической значимости множественных сравнений рассчитывали поправку Бонферрони, однако ниже перечислены все различия при $P < 0.05$, даже если после поправки они переставали быть значимыми.

Результаты

Общее количество криков качурок, записанных в течение одной ночи, сильно различалось на протяжении сезона у обоих видов: за весь период наблюдений регистрировали от 0 до 909 криков сизой качурки за ночь и от 0 до 1016 криков северной качурки за ночь (рис. 2, табл. 1). Несмотря на сильные колебания от ночи к ночи всех характеристик акустической активности обоих видов качурок, наблюдались устойчивые тенденции в изменении акустической активности от месяца к месяцу (рис. 3, табл. 1). Так, среднее количество криков за ночь у сизой качурки значимо увеличивалось от июня к июлю (тест Манн-Уитни, $U = 172$, $P = 0.048$), но затем слабо и недостоверно уменьшалось от июля к августу (тест Манн-Уитни, $U = 278$, $P = 0.543$; рис. 3, табл. 1). Среднее количество криков за ночь у северной качурки также значимо увеличивалось от июня к июлю ($U = 160$, $P = 0.026$), затем ещё сильнее возрастало от июля к августу ($U = 187$, $P = 0.018$; рис. 3, табл. 1).

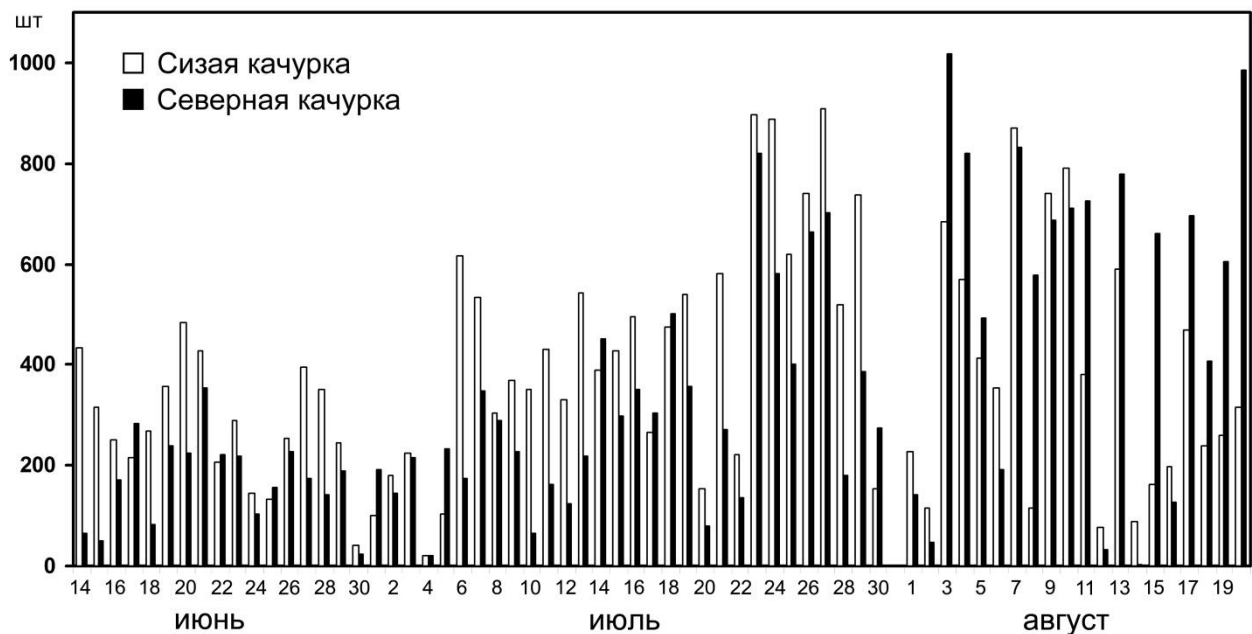


Рис. 2. Общее количество полётных криков сизой и северной качурок, зарегистрированное в ночное время суток в период с 14 июня по 20 августа 2012 на учётной площадке острова Медный.

Время начала акустической активности уменьшалось от июня к августу у обоих видов, однако у сизой качурки это изменение оказалось статистически значимым (Крускал-Уоллис ANOVA, $P < 0.001$), тогда как у северной – незначимым (Крускал-Уоллис ANOVA, $P = 0.141$, табл. 1). Время окончания акустической активности значимо увеличивалось от июня к августу у обоих видов (Крускал-Уоллис ANOVA, $P < 0.001$, табл. 1). Однако время максимальной активности менялось разнонаправленно у сизой и северной качурок: у сизой оно значимо уменьшалось (Крускал-Уоллис ANOVA, $P < 0.001$), тогда как у северной – значимо возрастало ($P < 0.01$, рис. 4, табл. 1).

Таблица 1. Изменения температуры воздуха и характеристик акустической активности сизой и северной качурок в течение сезона размножения (среднее $\pm$ SD; Min–Max), а также результаты сравнения данных характеристик между тремя месяцами (H -отношение), полученные при помощи Крускал-Уоллис ANOVA.

Параметры	Июнь ($n = 17$)	Июль ($n = 30$)	Август ($n = 20$)	Крускал-Уоллис ANOVA
Сизая качурка <i>Oceanodroma furcata</i>				
Средняя ночная температура, °C	5.7 $\pm$ 2.4; 2.7 – 13.2	9.0 $\pm$ 1.6; 5.3 – 12.9	11.3 $\pm$ 2.5; 8.1 – 16.6	$H=34.2$ $P=0.000$
Общее кол-во криков за ночь, шт	282.6 $\pm$ 117.8; 40 – 483	437.3 $\pm$ 244.8; 0 – 909	382.7 $\pm$ 249.0; 76 – 870	$H=3.3$ $P=0.193$
Время начала акустической активности, мин после заката	115.1 $\pm$ 16.1; 92 – 151	98.5 $\pm$ 18.3; 60 – 154	90.0 $\pm$ 11.0; 72 – 107	$H=16.2$ $P=0.000$
Время окончания акустической активности, мин после заката	263.3 $\pm$ 17.6; 241 – 301	275.5 $\pm$ 34.3; 212 – 334	324.0 $\pm$ 40.4; 250 – 393	$H=34.2$ $P=0.000$
Время максимальной акустической активности, мин после заката	173.2 $\pm$ 25.8; 122 – 213	155.0 $\pm$ 26.7; 119 – 223	145.5 $\pm$ 32.4; 91 – 197	$H=22.9$ $P=0.000$
Северная качурка <i>Oceanodroma leucorhoa</i>				
Общее кол-во криков за ночь, шт	171.8 $\pm$ 87.5; 24 – 354	305.7 $\pm$ 193.3; 0 – 820	526.8 $\pm$ 326.8; 4 – 1016	$H=11.5$ $P=0.003$
Время начала акустической активности, мин после заката	130.9 $\pm$ 25.5; 91 – 181	122.5 $\pm$ 32.3; 85 – 232	111.0 $\pm$ 23.3; 79 – 158	$H=3.9$ $P=0.141$
Время окончания акустической активности, мин после заката	289.8 $\pm$ 21.4; 241 – 304	326.5 $\pm$ 28.2; 274 – 390	403.5 $\pm$ 63.3; 156 – 469	$H=46.1$ $P=0.000$
Время максимальной акустической активности, мин после заката	226.2 $\pm$ 33.3; 154 – 301	253.5 $\pm$ 49.7; 154 – 330	286.5 $\pm$ 82.9; 126 – 409	$H=10.9$ $P=0.004$

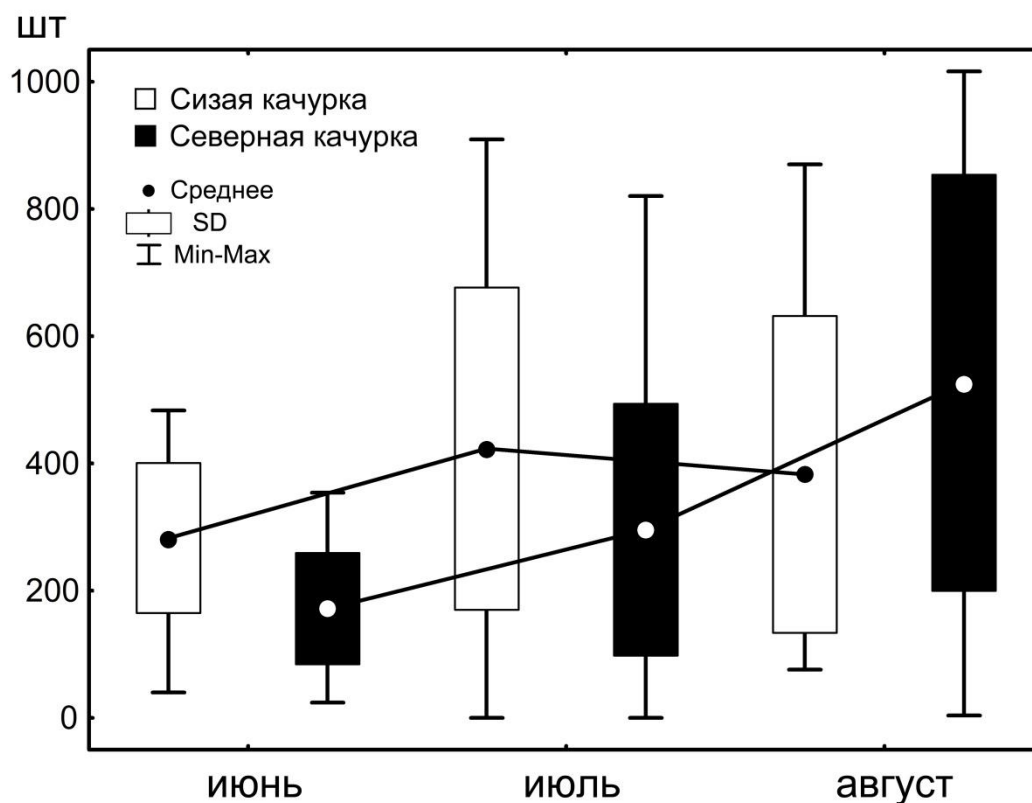


Рис. 3. Изменение среднего количества полётных криков сизой и северной качурок, зарегистрированного в ночное время суток за три летних месяца 2012 года на учётной площадке острова Медный.

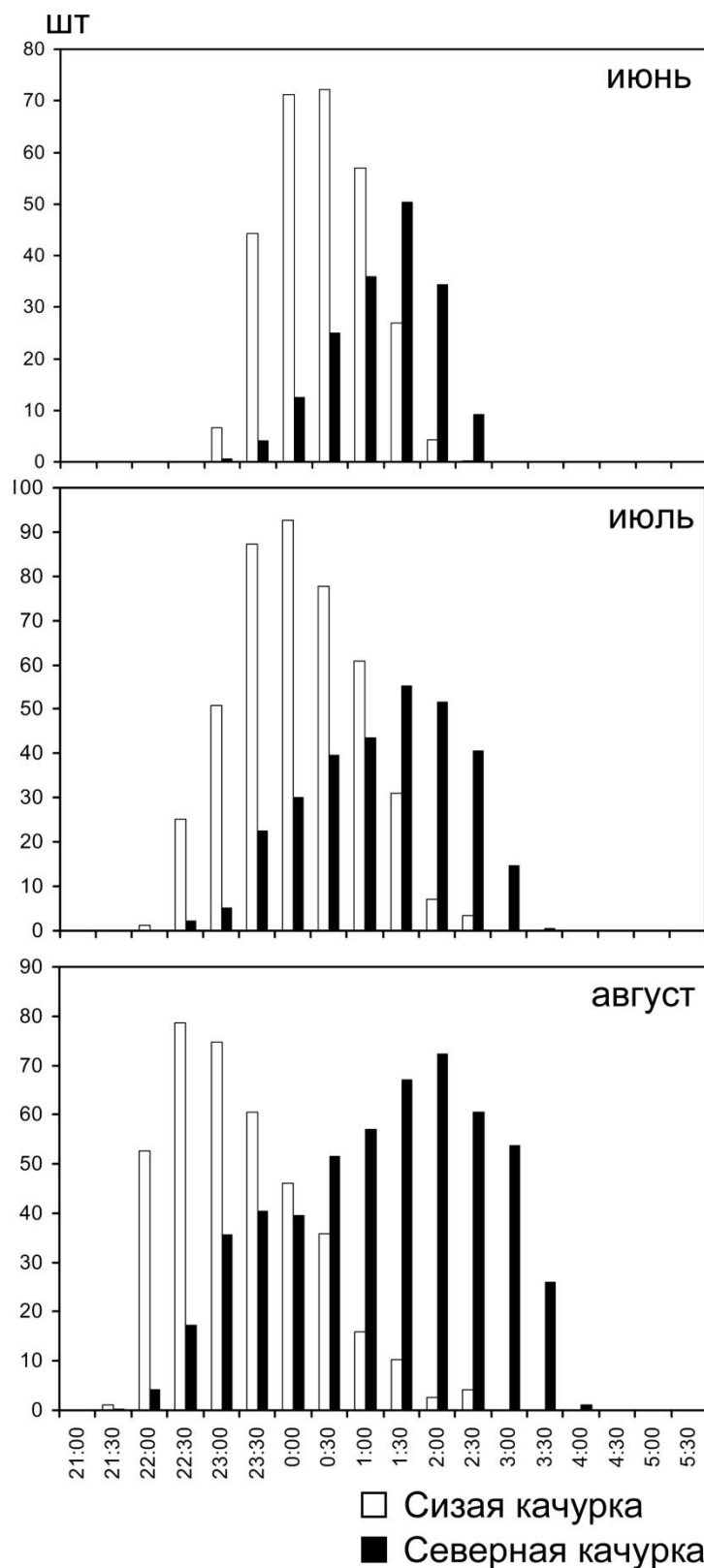


Рис. 4. Изменение среднего количества полётных криков сизой и северной качурок, зарегистрированного за каждый 5-минутный период записи в ночное время суток за три летних месяца 2012 года на учётной площадке острова Медный.

Интересно, что северная и сизая качурки существенно различались между собой по характеристикам акустической активности. Так, сизые качурки раньше начинали и раньше заканчивали вокализировать на

колонии, а также раньше выходили на максимум своей акустической активности, чем северные качурки (табл. 1, рис. 4). Эти соотношения наблюдались как при усреднении данных за весь сезон (например, время максимальной акустической активности у сизой качурки составило 156.8 ± 29.8 мин, у северной качурки – 256.4 ± 62.0 мин после захода солнца), так и на протяжении каждого из трёх летних месяцев в отдельности (табл. 1, рис. 4).

Таблица 2. Корреляция Спирмана (R и P) между характеристиками акустической активности сизой и северной качурок и абиотическими факторами (средней ночной температурой воздуха, силой ветра, облачностью, влажностью и волнением на море).

Параметры	Средняя ночная температура	Ветер	Облачность	Осадки	Волнение на море
Сизая качурка <i>Oceanodroma furcata</i>					
Общее кол-во криков за ночь, шт	-0.11 $P=0.366$	-0.17 $P=0.172$	0.07 $P=0.590$	0.04 $P=0.757$	-0.18 $P=0.132$
Время начала акустической активности, мин после заката	-0.28 $P=0.023$	0.14 $P=0.251$	-0.21 $P=0.089$	-0.21 $P=0.092$	0.00 $P=0.987$
Время окончания акустической активности, мин после заката	0.34 $P=0.005$	-0.15 $P=0.239$	-0.11 $P=0.355$	-0.11 $P=0.356$	-0.03 $P=0.787$
Время максимальной акустической активности, мин после заката	-0.17 $P=0.163$	0.17 $P=0.174$	0.01 $P=0.911$	-0.13 $P=0.298$	0.14 $P=0.247$
Северная качурка <i>Oceanodroma leucorhoa</i>					
Общее кол-во криков за ночь, шт	0.23 $P=0.056$	-0.30 $P=0.014$	-0.20 $P=0.094$	-0.20 $P=0.099$	-0.34 $P=0.005$
Время начала акустической активности, мин после заката	-0.08 $P=0.540$	0.18 $P=0.152$	-0.19 $P=0.129$	-0.22 $P=0.072$	0.24 $P=0.054$
Время окончания акустической активности, мин после заката	0.57* $P=0.000$	-0.05 $P=0.676$	-0.16 $P=0.209$	-0.11 $P=0.357$	0.11 $P=0.364$
Время максимальной акустической активности, мин после заката	0.26 $P=0.033$	0.08 $P=0.509$	-0.04 $P=0.777$	0.07 $P=0.555$	0.08 $P=0.531$

Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения при $P < 0.05$; *звёздочкой* отмечены значения, которые оставались значимыми даже после поправки Бонферрони ($P < 0.0013$).

Лишь некоторые из протестированных абиотических факторов оказывали статистически значимое влияние на характеристики акустической активности обоих видов качурок. Так, величина средней ночной температуры положительно и достоверно коррелировала со временем окончания акустической активности у обоих видов качурок: чем выше была температура воздуха ночью, тем дольше качурки продолжали вокализировать на колонии (корреляция Спирмана, $P < 0.001$ и $P < 0.01$, табл. 2). Также величина средней ночной температуры положительно и слабо значимо коррелировала со временем максимальной акустической активности северной качурки, а также отрицательно и слабо значимо – со временем начала акустической активности сизой качурки, однако эти корреляции становились незначимыми после проведения коррекции Бонферрони (табл. 2). Интересно, что общее число криков, зарегистрированных за ночь от северной качурки, отрицательно и

значимо зависело от силы ветра и волнения на море: чем сильнее был ветер и сильнее волнение, тем меньше криков регистрировалось. Однако эти зависимости также становились незначимыми после проведения коррекции Бонферрони (табл. 2). Все остальные протестированные абиотические факторы не оказывали заметного влияния на характеристики акустической активности двух видов качурок (табл. 2).

Обсуждение

Результаты исследования показали, что акустическая активность качурок существенно варьировала от ночи к ночи, но статистически значимо усиливалась от июня к августу у обоих видов. Прежде регулярных количественных учётов акустической активности качурок в течение всего сезона размножения не проводили, однако, основываясь на общих впечатлениях, сообщали о заметном ослаблении акустической активности у ряда видов после окончания откладки яиц (Huntington *et al.* 1996; Boersma, Silva 2001). С другой стороны, ранее сообщалось также и об усилении акустической активности при увеличении численности птиц, прилетевших на колонию (Huntington *et al.* 1996; Boersma, Silva 2001), на основании чего предпринимались попытки использовать акустическую активность качурок в качестве индекса для оценки численности птиц, присутствующих на колонии (Buxton, Jones 2012; Mckown *et al.* 2013). Поэтому можно предположить, что обнаруженное увеличение акустической активности качурок в течение лета свидетельствует о появлении на колонии молодых и не участвующих в размножении птиц, при этом пик их прилёта у сизой качурки наблюдается в июле, а у северной качурки – в августе (табл. 1, рис. 2, 3).

Было обнаружено также, что время начала и окончания акустической активности существенно различалось у двух исследуемых видов качурок и изменялось на протяжении сезона размножения. Сизая качурка начинала и заканчивала вокализировать на колонии раньше по времени, чем северная качурка, а также раньше выходила на максимум акустической активности (табл. 1). Схожую закономерность, но не в параметрах акустической активности, а в сроках прилёта птиц на колонию в июне-июле, отмечали также на островах Британской Колумбии (Vermeer *et al.* 1988). Интересно заметить, однако, что при увеличении продолжительности тёмного времени суток от июня к августу, разница во времени между пиками акустической активности двух видов качурок увеличивалась (рис. 4). При этом у сизой качурки статистически значимо уменьшалось время начала и время наступления максимума акустической активности, тогда как у северной качурки – время начала акустической активности изменялось незначимо, а время наступления максимума акустической активности – значимо увеличивалось (табл. 1). Интересно также, что время окончания акустической

активности значимо увеличивалось от июня к августу у обоих видов качурок (табл. 1). Тот факт, что оба исследуемых вида увеличивали продолжительность своей акустической активности на колонии по мере увеличения продолжительности ночи, не вызывает удивления, поскольку вся активность птиц данных видов на колонии строго привязана к тёмному времени суток (Watanuki 1980; Simons 1981; Huntington *et al.* 1996; Boersma, Silva 2001).

Одной из основных гипотез, объясняющих возникновение ночной активности на колонии у ряда морских птиц, является гипотеза об избегании ими дневных пернатых хищников (Cody 1973; Конюхов 2010). Чем длиннее ночь, тем больше времени остаётся у таких птиц на социальную активность на колонии.

Куда более интересным является то, что по мере увеличения продолжительности тёмного времени суток пики активности двух видов всё сильнее расходились по времени (рис. 4). Учитывая очень высокую громкость и интенсивность криков обоих видов качурок на наблюдаемом участке колонии (до 3.3 криков в секунду у каждого из видов при максимальной активности), можно предположить, что эти два вида качурок конкурируют друг с другом за периоды тишины и смягчают возникающее напряжение за счёт перераспределения акустической активности по периодам ночи. Эта гипотеза, однако, не подтверждается фрагментарными наблюдениями за колонией на другом участке острова Медный (бухта Глинка), где присутствовал лишь один из исследуемых видов – сизая качурка. Регистрация акустической активности качурок там проводили по той же методике, что и на мысе Чёрный, но только в июле 2012 года. Хотя численность размножающихся сизых качурок в бухте Глинка была, по-видимому, существенно ниже, чем на мысе Чёрный, значимых различий между временем наступления максимума акустической активности между этими двумя участками обнаружено не было (сизые качурки, мыс Чёрный, июль 155.0 ± 26.7 ; сизые качурки, бухта Глинка, июль 167.9 ± 35.6 ; тест Манн-Уитни, $P > 0.05$). Таким образом, вне зависимости от присутствия в поселениях северной качурки, сизые качурки проявляли максимальную акустическую активность в первой половине ночи. Северные качурки на других колониях также, по-видимому, устойчиво проявляют акустическую активность во второй половине ночи, когда на колонии присутствует максимальное количество птиц (Huntington *et al.* 1996).

Было показано также, что такие абиотические факторы, как средняя ночная температура воздуха, сила ветра, облачность, осадки и волнение на море практически не оказывали значимого влияния на параметры акустической активности двух видов качурок. Только средняя ночная температура значимо и положительно была связана со временем окончания акустической активности обоих видов качурок (табл. 2).

Однако средняя ночная температура заметно и устойчиво возрастала и на протяжении лета, от июня к августу (табл. 1), поэтому в данном случае, скорее всего, имеет место сцепленное влияние нескольких признаков (температуры и периода сезона размножения), т.е., возможно, влияние на акустическую активность качурок оказывала не столько температура, сколько период сезона размножения или продолжительность ночи. Все остальные тестируемые абиотические факторы не оказывали значимого влияния на характеристики акустической активности качурок. Ранее было обнаружено, что акустическая активность северной качурки достоверно коррелирует со стадией лунного цикла. В полнолуние, т.е. при большей ночной освещённости, птицы вокализировали куда менее активно и замолкали раньше по времени, чем в новолуние (Watanuki 1980). Было предположено, что при лучшей освещённости качурки могут становиться лёгкой добычей дневных пернатых хищников, в частности тихоокеанской чайки *Larus schistisagus*, чья акустическая активность в лунные ночи, напротив, возрастала (Watanuki 1980). Ранее отмечалось также, что сизые качурки в безоблачные лунные ночи прилетают на колонию на 1-2 ч позже, чем в пасмурные и туманные ночи, хотя количественных доказательств этому факту не приводилось (Boersma *et al.* 1980). Наша работа показывает, таким образом, что акустическая активность качурок не столь однозначно зависит от освещённости в тёмное время суток, как это считалось ранее.

Полученные результаты имеют важное природоохранное значение, поскольку впервые количественно описывают изменчивость акустической активности двух видов качурок на протяжении сезона размножения. Регистрируя год за годом акустическую активность птиц на одних и тех же участках колонии, можно судить об изменениях в численности данных видов на протяжении длительного времени, не производя трудоёмких поисков гнездовых нор. Использование акустической активности в качестве индекса численности популяции уже было предложено ранее как минимум для трёх видов морских птиц, для которых удалось установить чёткую зависимость между числом криков в единицу времени и плотностью гнездовой колонии на узких временных промежутках (McKown *et al.* 2013; Borker *et al.* 2014; Oppel *et al.* 2014). Однако в этих работах не рассматривалась изменчивость акустической активности в течение всего сезона размножения. В нашей же работе показано, что акустическая активность сильно меняется на протяжении сезона размножения, поэтому для проведения акустического мониторинга и оценки численности колоний по крикам птиц, необходимо год от года сравнивать одни и те же периоды сезона размножения, чтобы получать сопоставимые результаты. Однако для использования такого мониторинга ещё требуются дополнительные исследования зависимости численности колоний от величины акустической активности.

Автор выражает глубокую благодарность директору ГПБЗ «Командорский» А.В.Кузнецовой за любезно предоставленную возможность сбора материала на территории заповедника на острове Медный, а также А.В.Бурканову, С.И.Корневу, Е.Г.Мамаеву и М.Е.Гольцману за помощь и организацию транспортной заброски и снятия с острова. Автор также благодарен А.Н.Шиенку, С.В.Загребельному, Э.И.Чекальскому, Д.Захаровой, Л.Дорониной, М.Зимину и А.Шангарееву, С.Рязанову, Н.Ласкиной, Д.Гаеву и Т.Козинец за различную помощь и поддержку во время проведения полевых работ на острове. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ МК-1781-2012-4 и гранта РФФИ 12-04-00414а.

Литература

- Артюхин Ю.Б. 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // *Биология и охрана птиц Камчатки* 1: 25-35.
- Конюхов Н.Б. (2010) 2015. Причины возникновения ночной активности у чистиковых // *Рус. орнитол. журн.* 24 (1219): 4286-4287.
- Мараков С.В. 1963. Птичьи базары острова Медного и возможности их практического использования // *Сб. науч.-техн. информ. ВНИИЖП* 5: 51-65.
- Ушакова М.В. 2008. Наблюдения за активностью тупика-носорога (*Cerorhinca monose-rata*) на Южных Курилах в период размножения // *Зоол. журн.* 87, 6: 710-721.
- Ambagis J. 2004. A comparison of census and monitoring techniques for Leach's Storm Petrel // *Waterbirds* 27: 211-215.
- Blackmer A.L., Ackerman J.T., Nevitt G.A. 2004. Effects of investigator disturbance on hatching success and nest-site fidelity in a long-lived seabird, Leach's Storm-Petrel // *Biol. Conserv.* 116: 141-148.
- Boersma D.P., Silva M.C. 2001. Fork-tailed Storm-Petrel (*Oceanodroma furcata*) // *The Birds of North America Online* / Ed. Poole A. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/569>
- Boersma D.P., Wheelwright N.T., Nerini M.K., Wheelwright E.S. 1980. The breeding biology of the Fork-Tailed Storm-Petrel (*Oceanodroma furcata*) // *Auk* 97: 268-282.
- Borker A.L., Mckown M.W., Ackerman J.T., Eagles-Smith C.A., Tershy B.R., Croll D.A. 2014. Vocal activity as a low cost and scalable index of seabird colony size // *Biol. Conserv.* 28, 4: 1100-1108.
- Bradstreet M.S.W., Herter D.R. 1991. Seabird colonies // *Marine bird and mammals of the Unimak Pass area: abundance, habitat use and vulnerability. Final report.* Anchorage: 1-61.
- Buxton R.T., Jones I.L., 2012. Measuring nocturnal seabird activity and status using acoustic recording devices: applications for island restoration // *J. Field Ornithol.* 83, 1: 47-60.
- Cody M.L. 1973. Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities // *Ecology* 54: 31-44.
- Huntington C.E., Butler R.G., Mauck R.A. 1996. Leach's Storm-Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) // *The Birds of North America Online* / Ed. Poole A. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/233>
- Keitt B.S. 2005. Status of Xantus's Murrelet and its nesting habitat in Baja California, Mexico // *Mar. Ornithol.* 33: 105-114.
- Marques T.A., Thomas L., Ward J., Dimarzio N., Tyack P. L. 2009. Estimating cetacean population density using fixed passive acoustic sensors: an example with Blainville's beaked whales // *J. Acoust. Soc. Amer.* 125: 1982-1994.
- Mckown M.W., Penniman J., Raine A., VanderWerf E., VanZandt M., Young L., Borker A., Tershy B.R., Croll D.A. 2013. Passive acoustic monitoring of nocturnal seabird populations – computer-analyzed mean call rate correlates with abundance at wedge-tailed shearwater breeding colonies // *Proc. of 40th Annual meeting of the Pacific seabird group.* Portland: 47.

- Oppel S., Hervias S., Oliveira N., Pipa T., Silva C., Geraldес P., Goh M., Immler E., McKown M. 2014. Estimating population size of a nocturnal burrow-nesting seabird using acoustic monitoring and habitat mapping // *Nature Conservation* **7**: 1-13.
- Peterson C.R., Dorcas M.E. 1994. Automated data acquisition // *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians* / Eds. Heyer W.R., McDiarmid R.W., Donnelly M., Hayek L. Smithsonian Inst. Press: 47-57.
- Simons T.R. 1981. Behavior and attendance patterns of the Fork-tailed Storm-Petrel // *Auk* **98**: 145-158.
- Swiston K.A., Mennill D.J. 2009. Comparison of manual and automated methods for identifying target sounds in audio recordings of Pileated, Pale-billed, and putative Ivory-billed woodpeckers // *J. Field Ornithol.* **80**: 42-50.
- Taoka M., Sato T., Kamada T., Okumura H. 1989. Sexual dimorphism of Chatter-calls and vocal sex recognition in Leach's Storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*) // *Auk* **106**: 498-501.
- Vermeer K., Devito K., Rankin L. 1988. Comparison of nesting biology of Fork-Tailed and Leach's Storm-petrels // *Colon. Waterbird* **11**, 1: 46-57.
- Watanuki Y. 1980. Moonlight avoidance behavior in Leach's storm-petrels as a defense against slaty-backed gulls // *Auk* **103**: 14-22.
- Williams J.C., Drummond B.A., Buxton R.T. 2010. Initial effects of the August 2008 volcanic eruption on breeding birds and marine mammals at Kasatochi Island, Alaska // *Arct. Antarct. Alp. Res.* **42**, 3: 306-314.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1556: 218-220

Некоторые наблюдения за кормящимися камнешарками *Arenaria interpres* в Казахстане

В.В.Хроков

Валерий Васильевич Хроков. Общество любителей птиц «Ремез», Алматы, Казахстан.
E-mail: vkh.remez@mail.ru

Поступила в редакцию 8 января 2018

Известно, что камнешарка *Arenaria interpres* добывает пищу на берегах водоёмов путём переворачивания слоёв мха, илистой корки, дохой рыбы, камешков и других предметов, под которыми собирает насекомых, их личинок, пауков, моллюсков, червей и др. (Сушкин 1908; Козлова 1961; Долгушин 1962). От этого птица и получила своё название. Некоторые наблюдения за кормовым поведением камнешарок я провёл в августе 1980 и 1983 годов на озере Сорбулак (Алматинская область) и в сентябре 1978 года на восточном берегу Аральского моря (мыс Баян). На Сорбулаке кулики кормились вдоль берега, не удаляясь от воды далее, чем на 5 м, где ворошили подсыхающую солончаковую корку. На Арале камнешарки «перепаживали» слои скоплений зоостеры, сплошной кошмой покрывающие берега (и называемые здесь

«чаланом»). В воду кормящиеся птицы не заходили. Однако имеются сведения о том, что камнешарки изредка заходят в воду на глубины до 4-6 см (Резанов 1978). Наблюдались камнешарки поодиночке и группами от 2-4 до 10 особей.

Отмечено два кормовых метода: собирание добычи с поверхности субстрата и переворачивание солончаковой корки и «чалана». Камнешарки суетливы, при переворачивании слоёв водорослей и солончаковой корки делают энергичные толчки клювом и всем телом, приподнимая и отбрасывая куски вперёд или в сторону боковым ударом. На Аральском море кулики, как бульдозером, пропахивали слои «чалана» на несколько десятков сантиметров. Приподняв пучок водорослей или пласт солончаковой корки, птица делает несколько быстрых шагов вперёд и из-под отвёрнутого куска выбирает добычу, проглатывает её и продолжает «поиск-вспашку». Иногда быстро пробегаёт 0.5-1 м, резко останавливается на 1-2 с, и вновь продолжает кормёжку. Между клевками с поверхности субстрата кулик делает от 1 до 20 шагов, пробегая за 10 мин до 50 м.

За 1 мин камнешарки совершают от 35 до 63 движений клювом (толчки – клевки), в среднем 45.2 ($n = 10$). Эффективность кормодобычания довольно высока, прослежена у двух особей: одна за 1 мин проглотила пищу 40 раз, другая – 34 раза. Делая «поиск-вспашку» и выбирая добычу из-под перевёрнутых пластов, птицы мимоходом склёвывают корм и с поверхности субстрата. Так, одна особь за 1 мин из 63 движений клювом сделала 10 толчков-перевёртываний, остальные – клевки с поверхности, другая из 55 движений 35 раз склонула с поверхности.

Межвидовых конфликтов между кормящимися рядом (в 1-5 м) камнешарками, галстучниками *Charadrius hiaticula*, грязовиками *Limicola falcinellus* и куликами-воробьями *Calidris minuta* не отмечено. А.Г.Резанов (1978) однажды наблюдал, как отдыхающая камнешарка отогнала приблизившегося кулика-воробья. В августе на озере Сорбулак наблюдался внутривидовой конфликт: к двум кормящимся взрослым камнешаркам приблизились ещё 2 особи, и одна из них клюнула в бок подошедшую, после чего последняя сразу отбежала в сторону.

Состав кормов камнешарок был исследован по анализу содержимого желудков 12 птиц, добытых мной в июне-сентябре 1969, 1971 и 1972 годов на озёрах Тенгиз и Кургальджин (Центральный Казахстан). В половине из них найдены только остатки насекомых, в остальных присутствовали смешанные корма животного и растительного происхождения. Пищевой рацион камнешарок в основном состоит из различных жуков (75.0% проб, определены Е.И.Глиняной и А.Г.Креславским): листоеды *Hemonia appardiculata*, щитоноски *Cassida nebulosa*, *C. ubex*, *C. rubiginosa* и *C. prasina*, чернотелки *Penthicus dilectans* и *Opatrum* sp.,

водолюбы Hydrophilidae, блестянки Nitidulidae, златки Buprestidae, тенелюбы *Osphyra* sp., скакуны *Cicindela* sp., стафилины Staphilinidae, земляные блошки *Phyllotreta* sp., кожееды *Dermestes* sp., долгоносики *Stephanophorus strabus* и *Bothynoderes* sp. Поедаются также полужесткокрылые (гребляки *Sigara* sp., клопы *Nubidae* sp.), двукрылые (мухи-журчалки Syrphidae и береговушки Ephydridae), пауки и мелкие рачки *Artemia salina*. Семена растений (рдест *Potamogeton* sp., ситник *Juncus* sp.) обнаружены в 50.0% проб. Гастролиты присутствовали в 9 (75.0%) исследованных желудках в количестве от 1 до 60, в среднем 23.8 шт. Их размеры – от 1 до 4 мм. Сырой вес содержимого желудка составлял 0.4-1.45, в среднем 0.8 г ($n = 9$). Масса 5 взрослых камнешарок, добытых в июне составила в среднем 128.0 г (112.1-143.5 г), 4 молодых особей, добытых в сентябре, – 106.5 г (79.8-150.0 г).

Л и т е р а т у р а

- Долгушин И.А. 1962. Отряд Кулики – Limicolae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 2: 40-245.
- Козлова Е.В. 1961. *Ржанкообразные. Подотряд Кулики*. М.; Л.: 1-501 (Фауна СССР. Птицы. Т. 2, вып. 1, ч. 2).
- Резанов А.Г. 1978. Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // *Фауна и экология позвоночных животных*. М.: 59-83.
- Сушкин П.П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской) // *Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи*. Отд. зоол. 8: I-VIII, 1-803.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1556: 220-221

К биологии камышницы *Gallinula chloropus* в Белорусском Поозерье

В.В.Кузьменко

Второе издание. Первая публикация в 2000*

Камышница *Gallinula chloropus* – немногочисленный гнездящийся и пролётный вид Белоруссии (Никифоров и др. 1997). Его биология здесь, особенно в северной части республики, изучена недостаточно. Специальные исследования, проведённые в марте-сентябре 2000 года на зарастающих водоёмах Витебской области позволили установить некоторые особенности фенологии миграций и размножения этого вида.

* Кузьменко В.В. 2000. К биологии камышницы в Белорусском Поозерье // *Фауна и экология птиц бассейна реки Западная Двина*. Витебск: 57-58.

Весенний прилёт в целом по республике растянут и происходит на протяжении апреля (Федюшин, Долбик 1967). В Белорусском Поозерье массовый прилёт наблюдается с середины апреля и продолжается до начала мая.

К постройке гнезда камышницы приступают во второй половине мая. Начало откладки яиц приходится на конец мая – начало июня, так как в гнёздах, обнаруженных нами на заболоченном пруду под Витебском 30 мая и 2 июня 2000 было по 2 свежих яйца, а интервал откладки яиц составил 24 часа.

Гнезда располагались прямо в воде на сплаvine с высокими зарослями тростника и кустами папоротника и ивы по краю. Гнездовой материал в обоих случаях – листья и стебли тростника. Размеры этих двух гнёзд, см: диаметр гнезда 12.5 и 17; диаметр лотка 6.9 и 13; высота гнезда 4.5 и 12.7; глубина лотка 3.5 и 5.9.

12 июня 2000 в одном из ранее (2 июня) обнаруженных гнёзд было уже 8 яиц. Размеры яиц ($n = 10$), мм: средние 40.31×28.77 (шах 41.8×29.9 ; min 39.3×27.2).

Исследование динамики массы яиц при насиживании было начато 18 июня 2000. Масса каждого яйца ($n = 8$) составляла в среднем 22.05 г (min 19.7 г; шах 23.3 г). В процессе насиживания происходит неуклонное, с небольшим замедлением к концу насиживания, снижение массы всех яиц. За первые 2 сут наблюдений масса каждого яйца снижалась на 2.1-3.1 г, в среднем на 2.59 г (1.3 г в сутки). За последующие 3 суток масса каждого яйца уменьшилась в среднем на 3.11 г (min 2.3 г; max 3.9 г), т.е. 1.04 г в сутки.

26 июня в гнезде был один только что вылупившийся птенец и 4 наклюнутых яйца. Первыми появились 3 птенца, очевидно с первых отложенных яиц. Их в гнезде уже не было. Остальные же яйца оказались наклюнутыми практически одновременно. Так как насиживание начинается с откладкой 4-6-го яйца (Птицы СССР 1987), то продолжительность инкубации составляет 20-23 дня.

До конца августа молодые и взрослые птицы держатся относительно обособленно, образуя небольшие стайки, иногда вместе с лысухами *Fulica atra*. Добытые 14 августа 2000 две молодые птицы имели массу 198.3 и 212 г. Взрослые камышницы держались на исследуемых водоёмах до конца августа – начала сентября, а начиная с 15 сентября здесь отмечались только молодые птицы. Последняя дата наблюдения камышниц в Белорусском Поозерье в 2000 году – 27 сентября.



Популяционно-географическая изменчивость песни птиц

И.М.Марова, В.А.Антипов, В.В.Иваницкий

*Второе издание. Первая публикация в 2017**

Географические вариации в пении певчих птиц Oscines находятся в центре внимания орнитологов, биоакустиков и многочисленных любителей птиц уже свыше ста лет (Шамов 1876; Lucanus 1907; Промптов 1930; Мальчевский 1959, 1976; Симкин, Ильичёв 1965; Thielcke 1969; Catchpole, Slater 2008). Непреходящий интерес к этому предмету вызван многими причинами, в ряду которых можно упомянуть и огромное разнообразие песен у разных видов птиц, и важность биологических функций песни, и её уникальную двойственную природу.

Известно, что рекламная вокализация певчих птиц имеет врождённую основу, однако для полного развития песни молодая птица должна слышать и запоминать пение взрослых особей своего вида. Процесс запоминания (запечатления) и последующего формирования дефинитивной песни сложен и протекает в несколько этапов, продолжительность которых варьирует у разных видов (Hultsch, Todt 2004; Beecher, Brenowitz 2005). Как следствие, структурные особенности песни могут независимо передаваться от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности, т.е. путём обучения. Это порождает сложную и динамичную картину изменчивости песни во времени и в пространстве, которую можно изучать на разных уровнях, начиная от отдельных поселений и локальных популяций до всего пространства ареала данного вида. Не случайно проблема внутривидовой и межвидовой (географической) изменчивости песни птиц в настоящее время привлекает к себе большое внимание и подвергается всестороннему исследованию с применением новейших методов биоакустики, популяционной экологии и молекулярной генетики.

Изменчивость пения типична для многих певчих птиц. Её проявления чрезвычайно многообразны. Во-первых, её можно наблюдать на разных уровнях: внутривидовом и межвидовом (географическом). Во-вторых, изменчивость может носить постепенный (климатический) характер, а может реализоваться в форме хорошо очерченных и обособленных вокальных паттернов, часто именуемых диалектами. В-третьих, разные типы песен из состава репертуара вида могут совершенно по-разному варьировать как внутри популяций, так и на

* Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В. 2017. Популяционно-географическая изменчивость песни птиц // *Тр. Мензбир. орнитол. общ-ва* 3: 121-137.

пространстве ареала. Наконец, вокальные конструкции певчих птиц подвержены изменчивости не только в пространстве, но и во времени.

Межпопуляционная (пространственная) изменчивость песни

В основе современных представлений о пространственной изменчивости песни птиц лежит понятие о вокальных диалектах. По аналогии с языковыми диалектами в лингвистике, вокальными диалектами у птиц принято называть специфические особенности вокализации, распространённые на определённой территории и отсутствующие на прочих территориях, заселённых данным видом. Главным механизмом возникновения диалектов считают аккумуляцию ошибок копирования в процессе обучения песне. Накапливаясь в ряду поколений, они постепенно изменяют репертуар данной популяции по сравнению с сопредельными популяциями. При этом основное внимание в литературе уделяется именно «вертикальной» составляющей эволюции, т.е. трансформации диалекта за счёт ресурсов акустической изменчивости, сосредоточенных исключительно внутри популяции. В то же время процессы «горизонтального» (межпопуляционного) переноса вокальных моделей и их вклад в эволюцию диалектов ныне остаются практически не изученными.

Понимание природы внутривидовой и географической изменчивости песни птиц невозможно без детального изучения механизмов дисперсии особей. В особенности важны возврат перелётных птиц после зимовки к месту рождения, т.е. филопатрия, а также возвращение в район прежнего гнездования – «верность гнездовой территории» (гнездовой консерватизм). У разных видов певчих птиц оба эти популяционных показателя варьируют в широких пределах (Соколов 1991).

На основании существования у певчих птиц местных «диалектов» пения ещё в начале прошлого столетия Луканус (Lucanus 1907) сформулировал положение о регулярном возврате перелётных птиц на места прежнего гнездования (Мальчевский 1958, 1959). Существует две основных теории возникновения диалектов: теория строгого консерватизма Говарда, согласно которой почти все птицы возвращаются к месту рождения и гнездования, и теория смешанных групп Мальчевского, согласно которой большинство особей в популяции – это иммигранты из других районов, и, следовательно, наличие диалектов объясняется обучением пению всех окрестных молодых особей, возможно прилетевших из разных регионов, одним старым самцом (Соколов 1991).

Учитывая многочисленные данные о незначительном возврате молодых птиц (первогодков) к месту рождения, ближе к реальности вторая теория. Так, у белобровика *Turdus iliacus* первое время после прилёта некоторые особи (по-видимому, самцы-первогодки) поют весьма

неопределённо. Вероятно, тогда они и усваивают местный напев. Старые же птицы сохраняют свой напев даже в другой местности (Мальчевский 1959). То есть, в результате регулярного разлёта птиц с места рождения осуществляется постоянный обмен особями между локальными группами, и границы таких «акустических популяций» обусловлены скорее не генетически, а обучением у старых самцов-учителей.

Несмотря на значительный объём исследований, вопросы о механизмах формирования диалектов, разнообразии их форм и биологической роли пока далеки от окончательного решения. Вплоть до настоящего времени абсолютное большинство исследований популяционной и географической изменчивости песни птиц выполнено на видах с разделным типом вокализации. Элементарные единицы анализа в данном случае очевидны уже изначально – это отдельные песни, имеющие, как правило, относительно небольшую (несколько секунд) и постоянную для данного вида длительность и отделённые друг от друга чёткими промежутками (паузами).

Начиная с работ Мальчевского (1958), а также Марлера и Тамуры (Marler, Tamura 1962), привлёкших внимание орнитологов к проявлениям дискретности в процессах пространственной дифференциации песни, большая часть исследований вокальных диалектов выполнялась на видах с ограниченным объёмом индивидуальных репертуаров. Отметим в связи с этим, что классический объект изучения диалектов – белоголовая зонотрихия *Zonotrichia leucophrys*, в сущности, вообще не имеет репертуара, поскольку каждый самец этого вида в течение всей жизни исполняет единственный тип песни (Baptista 1975; Baker 1975; Baker, Cunningham 1985). Такое же построение рекламной вокализации присуще и белобровику, который служит европейским орнитологам популярным объектом для изучения диалектов (Мальчевский 1958; Bjerke *et al.* 1981). И у зонотрихии, и у белобровика самцы, обитающие в одном локальном поселении, обычно исполняют одинаковые типы песен, репертуары самцов из поселений, удалённых друг от друга на значительное расстояние, содержат разные типы песен.

В настоящее время на территории Европы хорошо изучены также вокальные диалекты обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella* (Hansen 1979; Rutkowska-Guz *et al.* 2004; Рубцов 2007) и просянки *Miliaria calandra* (McGregor 1980; Latruffe *et al.* 2000; Osiejuk *et al.* 2003; Osiejuk *et al.* 2012). Индивидуальные репертуары этих видов невелики и содержат обычно всего 2-3 типа песен, которые у соседних самцов, как правило, одинаковы, но всегда различаются в разных поселениях. У просянки варьирует вся структура песни, у обыкновенной овсянки маркерами диалектов служат лишь конечные ноты песни.

Пример вида с иной пространственно-географической дифференциацией песни – зяблик *Fringilla coelebs*. Индивидуальные репертуары

самцов этого вида малы (обычно 2-3 типа песен), но в локальных поселениях разными самцами исполняется множество типов песен. Так, в одном лесном массиве на юге Англии от 42 самцов были записаны 36 разных типов песен при среднем объёме репертуара особи 2.9 типа песен. Но и в составе этого ограниченного поселения степень общности репертуаров очень низка: 21 тип песен исполнялся единственным самцом, а самый распространённый тип песен отмечен у 22 самцов. По мнению авторов, вокализация зябликов, записанных в этом лесу, не обладала чертами, оправдывающими выделение её как диалекта (Slater *et al.* 1980).

Близкие оценки совокупного репертуара локальных поселений зяблика получены также на Украине: на территории Каневского заповедника записаны 32 типа песни от 186 самцов, в Сеймском ландшафтном парке – 29 типов песен от 139 самцов (Яблоновская-Грищенко 2005а,б; Яблоновская-Грищенко, Грищенко 2006). Интересно, что 18 из этого 61 типа песен найдены в обоих локалитетах, расположенных примерно в 230 км один от другого и разделённых преимущественно безлесными пространствами.

Обобщая результаты своих многолетних исследований, Яблоновская-Грищенко и Грищенко (2007) пришли к выводу о том, что зяблики, обитающие в пределах лесной и лесостепной зоны Украины, образуют три крупные территориальные группировки: правобережную, левобережную и карпатскую. В совокупном репертуаре каждой из них есть особые типы песен, область распространения которых не выходит за пределы ареала данной группировки. Вместе с тем, имеется немало типов песен, общих для разных группировок, а некоторые распространены по всей Украине и даже за её границами. Несколько типов песен из Украины были ранее зарегистрированы в средней полосе России (Симкин 1983; Симкин, Штейнбах 1988). Упомянутые группировки неоднородны и сами по себе, на их территории можно выделить «вокальные субпопуляции» с более ограниченным ареалом. Тем не менее, авторы полагают, что эти группировки зябликов достаточно отграничены друг от друга и могут быть названы вокальными диалектами со сложной структурой субдиалектов внутри каждой из них (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2007).

Выделение диалектов у зяблика осложняется весьма значительной степенью сохранности его репертуаров на значительных территориях. Как пример такой сохранности можно привести работу Кислякова и Иваницкого (2017) по изучению изменчивости и пространственной дифференциации песни зябликов в городских парках Москвы – одного из крупнейших мегаполисов мира. Только в границах МКАД его площадь составляет 870 км², протяжённость с севера на юг – 38 км, с запада на восток – 30 км. Москва – один из самых озеленённых мегапо-

лисов. На её территории находятся несколько обширных лесопарковых массивов (Лосиный остров, Битцевский, Измайловский и др.), множество более мелких парков и скверов. Результаты изучения состава репертуаров зябликов по всему городу и в отдельных пунктах и анализ зависимости между составом репертуаров на разных территориях и их физической удалённостью друг от друга не выявили чётко выраженных паттернов в пространственном распределении разных типов песен на территории Москвы. Московская городская популяция зябликов оказалась гомогенной в биоакустическом отношении, вопреки значительной величине и выраженной расчленённости её ареала. Степень различий между совокупными репертуарами зябликов, записанных в разных пунктах Москвы, не зависит от расстояния между этими пунктами. Более того, сравнение популяционного репертуара московских зябликов с репертуарами из Курской области и Украины выявило широкое распространение отдельных типов песен, протяжённость ареалов которых может достигать 1000 км.

У других видов певчих птиц диалектная структура ареала может быть выражена намного более чётко. Приведём в качестве примера результаты наших исследований популяционно-географической дифференциации песни восточного соловья *Luscinia luscinia*. Мы проанализировали состав репертуаров 388 соловьёв, записанных в 2010-2014 годах в Москве (в границах Московской кольцевой автомобильной дороги), а также в Московской, Тульской и Калужской областях. Обследованная территория простирается на 320 км с севера на юг: от городов Дубны и Талдома до города Тулы и Тульских Засек – исторического лесного массива, заповеданного свыше 300 лет тому назад. С запада на восток обследованная территория простирается на 260 км: от посёлка Бородино и города Можайска до города Шатура и посёлка Черусти.

Последовательность анализа была следующей. Вначале мы составили каталог всех типов песен, записанных на обследованной территории. Затем для каждого самца определили состав репертуара, т.е. перечень исполняемых им типов песен. По этим данным составили матрицу парного сходства между репертуарами всех самцов. В качестве меры сходства использовали коэффициент Жаккара. Такая же матрица была составлена и для физических расстояний между точками записи для каждой пары самцов (км).

Чтобы рассмотреть изменчивость песни в разных пространственных масштабах, мы проанализировали корреляцию матрицы сходства репертуаров и матрицы физических расстояний отдельно для всей обследованной территории и только для территории города Москвы. В Москве коэффициент сходства между индивидуальными репертуарами варьирует от 10 до 100% (в среднем 47%). Корреляция между матрицами отсутствует (Mantel permutation test; $R = 0,001$; $P = 0,44$). Это озна-

чает, что сходство репертуаров самцов во всем городе не зависит от расстояния между ними. Поют ли они в одном парке или на противоположных окраинах Москвы, мы можем ожидать, что в их репертуаре имеется около половины общих типов песен. Иными словами, пространственная дифференциация в песне московских соловьёв практически отсутствует, то есть здесь мы видим полное совпадение с приведёнными выше результатами, полученными для зяблика.

Принципиально иная картина наблюдается на всём обследованном пространстве. Многие пары самцов соловьёв не имеют общих типов песен (коэффициент Жаккара равен 0), среднее сходство репертуаров составляет всего 14.8%. Ни один из записанных нами типов песен не был распространён по всей изучаемой территории. В этих условиях закономерно, что соответствующие матрицы связаны сильной и значимой отрицательной корреляцией (Mantel permutation test; $R = -0,893$; $P < 0.001$). Таким образом, вокальная культура московской городской популяции соловьёв может быть охарактеризована как чрезвычайно монолитная, с высоким сходством индивидуальных репертуаров на всём её ареале. Вместе с тем, при изменении масштаба рассмотрения (т.е. при увеличении изучаемой территории) значительная пространственная изменчивость вокальных паттернов становится совершенно очевидной. Мы полагаем, что на всей изученной территории Московской и Тульской областей выделяются нескольких диалектов, связанных с крупными ландшафтно-геоботаническими подразделениями, относящимися к трём природным зонам. Так, ареал центрального диалекта занимает большую часть Московской области, исторически принадлежащую к зоне хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (ныне сохранившихся лишь отчасти). Северный диалект связан с заболоченными южно-таёжными лесами Верхневолжской низменности, лежащей к северу от Клинско-Дмитровской гряды. Южный диалект сформировался, как можно думать, в условиях лесостепной зоны. Ядро восточного диалекта локализовано в наиболее низменной и заболоченной части Мещеры. Менее определённой выглядит ситуация на западе Московской области, где перемешиваются типы песен центрального и северного диалектов (Марова и др. 2015б).

Таким образом, в границах обследованной территории намечается известное совпадение распределения её ландшафтно-ботанических особенностей и вокальных диалектов соловья. Следует, однако, подчеркнуть, что выявленная выше приуроченность типов песен к ландшафтам южной тайги или лесостепи ни в коей мере не может быть экстраполирована на другие территории, локализованные в этих же природных зонах. Так, нами не найдено ни одного общего типа песен при сравнении двух популяций восточного соловья, обитающих в зоне южной тайги на расстоянии 420 км друг от друга: к северу от Клинско-

Дмитровской гряды в Московской области и в долине реки Унжы в Костромской области, где нами были записаны песни 30 самцов. Такой же результат получен при сравнении между собой трёх лесостепных популяций из Тульских засек, Центрально-Чернозёмного заповедника (Курская область, записаны песни 60 самцов) и из окрестностей Урюпинска (Волгоградская область, записаны песни 20 самцов), расположенных в 280-420 км друг от друга.

Отметим, что во всех обследованных нами популяциях степень сходства индивидуальных репертуаров неизменно была очень высокой, причём это сходство распространяется не только на репертуары типов песен, но и на очерёдность их исполнения по ходу вокальных сессий, то есть на синтаксическую организацию. В каждой популяции восточного соловья со временем вырабатываются универсальные синтаксические модели, которым следует большинство исполнителей. Мы называем их программами. Это, безусловно, способствует формированию очень монолитных вокальных культур на основе механизмов взаимного копирования и, в конечном итоге, обуславливает существование чётко выраженных вокальных диалектов, известных любителям соловьиного пения ещё в XIX веке (Шамов 1876).

Механизмы горизонтального перемещения вокальных моделей

В ходе наших исследований мы имели много возможностей убедиться в том, что механизмы горизонтального перемещения вокальных моделей у певчих птиц действуют весьма эффективно и способны обеспечивать передачу вокальных паттернов на весьма значительные расстояния. Эти механизмы заслуживают внимания. Известно немало примеров удивительной сохранности паттернов пения на весьма значительных территориях вопреки действию таких хорошо известных факторов изменчивости, как ошибки в копировании и процессы импровизации (Byers 1996).

В роли ключевого механизма, обеспечивающего высокую сохранность вокальных паттернов во времени и пространстве, выступает, по всей видимости, культурная (сигнальная) наследственность, построенная на хорошо известном умении певчих птиц с высокой точностью копировать пение других особей своего (а иногда и других) вида. В результате многократного копирования выстраивается протяжённая «эстафета обучения», благодаря которой на весьма значительное расстояние (сотни километров) могут распространяться не только отдельные песни, но даже целые вокальные композиции.

Мы специально изучали этот вопрос на примере садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum* – вида с большим объёмом репертуара и склонностью к подражанию голосам других видов птиц (Марова и др.

2010). Песня садовой камышевки, будучи по сути слитной и непрерывной, состоит из коротких стереотипных фрагментов (фраз), отделённых друг от друга характерными щелчками. Нами установлено, что некоторые фразы распространены практически по всему ареалу этого вида. Даже при сравнении наиболее удалённых друг от друга групп популяций – самой западной (Швеция, Финляндия, Ленинградская область, Белоруссия) и самой восточной (среднее течение Енисея и окрестности Красноярска) – обнаружены 17 общих типов песни. Расстояние между этими группами популяций превышает 4000 км. В центре ареала находится популяция Южного Урала. Её отделяют от западной группы примерно 2500 км и объединяют 20 общих типов песни. При сравнении хорошо изученных популяций Костромской области и Южно-Уральского заповедника (между ними 850 км) обнаружены 34 общих типов песни; всего 4 типа встречались только на Урале и всего 2 типа – только в Костромской области. В популяции из Оренбургской области, несмотря на ограниченную выборку (всего 3 самца), найдены в общей сложности 22 типа песен, общих с другими географическими популяциями, – 20 из них объединяют оренбургскую популяцию с ближайшей – южно-уральской (320 км).

Как и следовало ожидать, самое широкое распространение по ареалу садовой камышевки характерно для типов песен, являющихся имитациями других видов. Так, тревожный сигнал зяблика («пиньканье») присутствовал в репертуаре 29 самцов из 6 популяций (не отмечен на Енисее), а другой тревожный сигнал зяблика («рюмение») – у 22 самцов во всех популяциях. Также широкое распространение установлено для имитаций тревожных криков чечевицы *Carpodacus erythrinus* (отсутствует в Подмосковье) и домового воробья *Passer domesticus* (не отмечен в Оренбургской и Томской областях). На Енисее, где к числу многочисленных видов певчих птиц принадлежит пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus*, многие самцы садовой камышевки включали в песню её тревожный крик, в других популяциях он отмечен только у одного самца из Костромской области. В трёх популяциях садовые камышевки копировали тревожный крик серой славки *Sylvia communis*, имеющий довольно сложную структуру.

Хотя садовая камышевка, без сомнения, принадлежит к числу лучших пернатых имитаторов, копирует она в основном всё же достаточно простые по своей структуре вокальные конструкции. Это в полной мере касается и внутривидовой имитации. Любопытно, что даже в пределах одной локальной популяции (поселения) в репертуарах разных самцов присутствуют исключительно простые типы песен. Сложные типы песен обычно являются сугубо «авторскими произведениями», то есть исполняются только одним самцом и никогда не встречаются в разных популяциях.

Возможность внутривидовой передачи намного более сложных вокальных паттернов, причём на большое расстояние, иллюстрирует корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* (Иваницкий, Марова 2012). По своей структуре песня этого вида также является слитной и к тому же определённо принадлежит к числу наиболее сложных вокальных конструкций, описанных к настоящему времени у певчих птиц. Песня корольковой пеночки включает несколько уровней организации: 1) отдельные элементы (ноты); 2) отдельные ноты (элементы) группируются в трели (фразы); 3) фиксированные совокупности разных трелей, исполняемых в варьирующей очерёдности, образуют композиции; 4) фиксированная совокупность композиций, всегда исполняемых в одном и том же порядке, образует программу. Индивидуальный репертуар самца корольковой пеночки включает свыше 250 вариантов трелей и других вокальных компонентов, образующих элементную базу репертуара; свыше 20 вокальных композиций, каждая из которых содержит до 10-12 типов трелей с варьирующим порядком их исполнения (импровизация), и до 5-6 программ исполнения композиций общей продолжительностью до 240 с.

Мы записывали корольковых пеночек в 4 пунктах на достаточно обширной территории в южной части Красноярского края: 1) окрестности Красноярска (заповедник «Столбы»); 2) окрестности Дивногорска; 3) Енисейский край в окрестностях посёлка Придивинск; 4) Кутурчинское Белогорье (отроги Восточного Саяна). Расстояние между этими пунктами варьирует от 80 км (Красноярск–Дивногорск) до 250 км (Придивинск–Белогорье). Для сравнения в другом масштабе мы использовали записи корольковых пеночек, сделанные на юге Приморья и на Сахалине.

Даже беглый просмотр индивидуальных каталогов вокальных компонентов песни корольковых пеночек, записанных в Красноярском крае, убеждает в том, что у разных самцов они перекрываются в очень большой степени, причём на всём обследованном нами пространстве. Многие типы компонентов (ноты и трели) являются в сущности универсальными и присутствуют в репертуаре если не всех, то большинства самцов. Одни из них исполняются разными самцами идентично, другие – с известными вариациями. Напротив, доля уникальных вокальных компонентов невелика – вопреки весьма впечатляющему объёму вокальных репертуаров.

Исполняют ли разные самцы корольковой пеночки одинаковые композиции? На этот вопрос мы можем ответить положительно, отметив самое широкое распространение подобной практики. Более того, в пределах одной популяции (Восточный Саян, Кутурчинское Белогорье) разные самцы способны эффективно копировать друг у друга разные программы.

Таким образом, судя по приведённым данным, корольковая пеночка располагает весьма эффективными механизмами, обеспечивающими распространение сложных вокальных конструкций (в том числе и синтаксических моделей) на расстояние по крайней мере 200-250 км. Для выяснения предельных расстояний требуются дополнительные исследования.

Анализ записей корольковых пеночек с острова Сахалин показал, что в их репертуаре имеется множество трелей (фраз), идентичных красноярским, причём это сходство распространяется не только на относительно простые односложные трели, но и на составные трели, образованные элементами с более сложной частотной модуляцией. Стоит отметить, однако, что последовательность исполнения однотипных трелей на Сахалине и в Красноярском крае разная, хотя принципы построения (синтаксическая организация) песни в обоих регионах одинакова: трели группируются в композиции, а композиции образуют программы.

Интригующей особенностью акустических репертуаров некоторых видов птиц является присутствие в их составе разных вариантов песни, различающихся по структуре, по функциям и механизмам онтогенеза. Параметры их внутрипопуляционного и межпопуляционного (географического) варьирования также могут быть совершенно разными. Например, пенсильванские славки *Dendroica pensylvanica* исполняют песни двух структурных типов – с чётко выраженным завершающим слогом («завершённые») и без такого слога («незавершённые»). «Незавершённые» песни используются в сфере территориальных взаимоотношений самцов, «завершённые» песни служат для привлечения самок. Установлено, что «незавершённые» песни подвержены значительной внутрипопуляционной и географической изменчивости, их разнообразие велико и структура отличается лабильностью, благодаря чему в локальных поселениях соседние самцы легко перенимают друг у друга разные типы песен, что ведёт к формированию микрогрупп с очень сходными вокальными репертуарами. Напротив, разнообразие «завершённых» песен в репертуаре пенсильванской славки является ограниченным, зато песни этого типа распространены почти по всему ареалу вида и, будучи при этом высоко стереотипными, практически не подвержены географической изменчивости, а в пределах одной популяции распределяются в пространстве случайным образом, не образуя ярко выраженных кластеров (Byers 1996).

Ещё одним примером такого рода может служить обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*. Как было показано в работе Синежук и Кречмара (2010), у неё имеется два типа стереотипных песен – короткие и длинные. Самцы-первогодки исполняют исключительно короткие песни, длинные песни исполняют только более старые самцы

с яркой брачной окраской. Внутрипопуляционная изменчивость коротких песен очень велика, и многие из них имеют широкие области распространения, поэтому выделять диалекты практически невозможно. Напротив, у длинных песен отмечается достаточно хорошо развитая внутрипопуляционная стабильность, а в масштабе всего ареала чечевницы по этим песням просматривается достаточно чётко выраженная диалектная структура. Нередко бывает так, что все самцы чечевниц, обитающие на достаточно обширной территории, исполняют один и тот же тип длинных песен, но в общей сложности – множество вариантов коротких песен (Bjorklund 1989).

Изменчивость песни во времени

Изменчивость песни во времени изучена в настоящее время намного менее полно, чем изменчивость в пространстве. Существуют, однако, свидетельства того, что скорость изменений популяционных репертуаров в ряду лет может значительно варьировать у разных видов (Podos, Warren 2007) или даже в разных популяциях одного вида (Luther, Baptista 2009; O’Loghlen *et al.* 2013). Разные компоненты популяционных репертуаров также могут меняться с неодинаковой скоростью: одни исполняются на данной территории в течение многих лет, другие за тот же период претерпевают значительные изменения, третьи полностью исключаются из репертуара (Ince *et al.* 1980).

Скорость изменений популяционных репертуаров во многом зависит от источника вокальных инноваций. Если в этой роли преобладает «вертикальная составляющая» (ошибки копирования, элементы импровизации), то можно ожидать медленных изменений. Напротив, при «горизонтальном» переносе возможно внедрение в репертуар данной популяции совершенно новых вокальных моделей, которые по тем или иным причинам могут получить широкое распространение на новой территории (Mundinger 1982; Марова и др. 2015а).

Пример «горизонтального» переноса и быстрого изменения популяционного репертуара описан нами по результатам акустического мониторинга московской городской популяции восточного соловья, который проводится с 2010 года. В 2014 году пение московских соловьёв по составу репертуаров, частотным, структурным и синтаксическим характеристикам значительно больше напоминало пение птиц из удалённых южных популяций (к югу от Оки и до Тульских Засек), нежели пение соловьёв, записанных здесь же в Москве всего 3-4 года тому назад. Причина этих изменений коренится, как мы полагаем, в аномальных погодных условиях весны 2014 года. Май в 2014 года в масштабах планеты стал самым тёплым за всю историю метеорологических наблюдений (с 1880 года). В Москве май в среднем был на 2.9°C теплее нормы, причём самыми тёплыми выдались именно вторая и

третья декада, когда происходит прилёт соловьёв, их размещение по территории и наиболее интенсивное пение. В этот период аномалии среднедекадных температур достигали +4... +7°C (информация на сайте Гидрометцентра России <http://meteoinfo.ru>).

Таким образом, в 2014 году, судя по всему, повторилась ситуация, описанная для второй половины 1970-х годов, когда «в жесточайшие засухи, охватившие южные районы Центральной России ... зарегистрировали массовое вторжение на территорию Московской области тульских, калужских и рязанских соловьёв» (Симкин 1986). В связи с этим интересен вопрос о механизмах таких переселений, происходящих вопреки склонности соловьёв к гнездовому консерватизму и филопатрии. Пока ответ возможен лишь в форме гипотезы. Например, речь может идти о самцах-первогодках, которые родились и запечатлели песню на юге, а следующей весной под влиянием аномально тёплой погоды в массе продвинулись намного севернее своей родины, обеспечивая тем самым внедрение южных вокальных моделей в репертуар северных популяций. Доля годовалых особей в популяциях разных видов мелких певчих птиц варьирует от 40 до 75% (Паевский 2008), поэтому в годы массового переселения первогодков их вокальная активность способна заметно преобразить репертуар популяции. Известно, что даже взрослые (> 2 лет) самцы *L. luscinia* часто включают в свой репертуар новые типы песен, если их регулярно исполняют соседи (Sorjonen 1987).

Результаты, полученные нами в 2015 и 2016 годах, свидетельствуют о том, что популяционный репертуар московских Соловьёв после резких изменений, произошедших в 2014 году, оставался стабильным. Более того, многие типы песен сохраняются в городском репертуаре и составляют его основу в течение всего периода мониторинга, т.е. с 2010 года. Любопытно, что эти типы песен не только сохранили свою высокую популярность, но и продолжают исполняться по ходу пения большинства соловьёв в прежнем порядке. Таким образом, самые распространённые типы песен отмечаются в репертуарах московских соловьёв по крайней мере с 2010 года. Но вместе с тем, некоторые типы песен, которые в 2010-2011 годах входили в репертуары более половины самцов, в 2014-2016 годах исполняются чрезвычайно редко. В настоящее время московский диалект восточного соловья выглядит очень консолидированным: изменчивость объёмов репертуаров в целом невелика, большинство самцов исполняют одинаковые типы песен, причём в одной и той же последовательности (Samokhvalova *et al.* 2017).

Изменчивость песни в зонах вторичного контакта и гибридизации

Изменчивость песни в зонах вторичного контакта и гибридизации близкородственных форм, часто имеющих не вполне определённый

таксономический статус и балансирующих на грани вид/подвид, привлекает к себе повышенное внимание. Хорошо известно, что репродуктивная изоляция между близкими видами певчих птиц в условиях симпатрии в значительной степени обеспечивается за счёт различий в их акустической сигнализации (Панов 1989). Вместе с тем, рекламная песня самцов, выполняющая функцию привлечения брачного партнёра, включает как врождённую основу, так и компоненты, приобретаемые за счёт научения (Catchpole, Slater 1995). Поэтому в зонах контакта близких форм двойственная природа песни создаёт предпосылки для протекания разнонаправленных процессов. С одной стороны, совершенствование изолирующих механизмов сопряжено с усугублением различий в звучании песен (Eriksson 1991). С другой стороны, может происходить сближение характеристик вокализации близких видов за счёт взаимного обучения (феномен «смешанного» пения) (Thielke 1986) или гибридизации (Грабовский, Панов 1992).

Мы проводили исследования в двух зонах вторичного контакта: восточноевропейской *Phylloscopus collybita abietinus* и сибирской *Ph. s. tristis* теньковок на Южном Урале и западной *Ph. trochiloides viridanus* и восточной *Ph. t. plumbeitarsus* зелёной пеночек в Красноярском крае. В обеих этих парах близкие формы хорошо различаются по песне, что, однако, не является препятствием для их гибридизации (Ковылов и др. 2012; Марова, Шипилина 2015; Marova *et al.* 2013, 2017). Эксперименты с воспроизведением песни на территориях самцов в обеих парах форм дали сходные результаты: в зоне симпатрии самцы реагируют как на конспецифичную, так и на гетероспецифичную вокализацию, тогда как в аллопатричных популяциях реакция на песню близкородственной формы полностью отсутствует.

Тем самым результаты экспериментов с трансляцией указывают на то, что в смешанных популяциях самцы обеих форм «узнают» песню друг друга и могут расценивать неконспецифическую песню как релевантную, а её исполнителя как возможного соперника в конкуренции за самок и территорию. Ещё одним свидетельством такого «узнавания» может быть феномен двуязычия. Например, в смешанных популяциях восточноевропейской и сибирской теньковок регулярно встречаются самцы, которые попеременно исполняют то типично сибирский, то типично европейский вариант песни. Здесь стоит напомнить о том, что песни этих теньковок имеют множество различий и легко различимы на слух. И, тем не менее, двуязычные самцы в период обучения песне одновременно запечатлевают оба варианта пения.

Таким образом, полученные нами данные противоречат гипотезе «смещения признаков» в зоне контакта близкородственных форм. Сравнительный анализ частотно-временных характеристик песни теньковок и зелёных пеночек в аллопатричных и симпатричных популя-

циях показал, что в зонах контакта происходит сближение признаков вокализации (конвергенция), а не усугубление различий (дивергенция). Конвергенция песни в условиях симпатрии описана также для обыкновенной *Certhia familiaris* и короткопалой *C. brachydactyla* пищух (Thielke 1986), плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *Oe. hispanica* (Грабовский, Панов 1992), обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucosephala* овсянок (Панов и др. 2003).

Ещё одна любопытная особенность вокализации в смешанных популяциях близкородственных видов – асимметричность межвидового копирования. По-видимому, она имеет широкое распространение. В качестве примера асимметрии можно привести акустические взаимоотношения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и мухоловки-белошейки *F. albicollis*. В смешанных популяциях этих близкородственных видов межвидовое копирование также широко распространено и носит асимметричный характер: склонность к заимствованию элементов неконспецифичного репертуара проявляет исключительно пеструшка. Хотя этот пример асимметричного межвидового копирования привлёк к себе много внимания и был исследован с разных позиций, до сих пор не удалось получить объяснения тому, зачем такое копирование происходит и почему оно имеет строго односторонний характер. Примечательно, что мухоловки пеструшка и белошейка в области симпатрии гибридизируют друг с другом (Helb *et al.* 1985; Naavie *et al.* 2004; Вабищевич 2011).

Ещё один пример такого рода – акустические взаимоотношения восточного и южного *Luscinia megarhynchos* соловьёв в узкой, но достаточно протяжённой зоне симпатрии этих видов в центральной Европе. Пение этих видов устойчиво различается по многим частотно-временным и синтаксическим параметрам (Lille 1988; Марова и др. 20156). Тем удивительнее, что пение многих восточных соловьёв, записанных в зонах вторичного контакта, содержит заимствования из репертуаров южных соловьёв (включая целые типы песен), в то время как эти последние вовсе не проявляют склонности к копированию вокализации восточного соловья. Широкое распространение межвидового копирования и его ярко выраженная асимметричность были найдены во всех изученных к настоящему времени смешанных популяциях восточного и южного соловья, причём, как показали специальные исследования, заимствование вокальных моделей восточными соловьями определённо не связано с процессами генетической интрогрессии и, как полагают, осуществляется исключительно на основе механизмов обучения (Sorjonen 1986; Becker 2007; Vokurkova *et al.* 2013).

В других случаях относительный вклад генетических факторов и культурной наследственности в процессы дифференциации песни в гибридных зонах может быть иным. Наши данные по вокализации си-

бирских и восточноевропейских теньковок в смешанных популяциях, а также данные многих других исследований свидетельствуют о существенной роли именно генетической компоненты. На Южном Урале из 53 самцов с известными митотипами и диалектами лишь 3 (5.6%) исполняли несоответствующую песню и ни один из 25 самцов, для которых было установлено совпадение морфотипа и митотипа, не исполнял песни чуждого диалекта (Марова и др. 2016; Marova *et al.* 2017). Эти данные наводят на мысль о том, что генетический компонент (даже на уровне митохондриальной ДНК, передающейся, как известно, только по материнской линии!) играет важную роль в формировании песни пеночки-теньковки в смешанных популяциях. Ещё более убедительные свидетельства важности генетической компоненты песни были получены нами при анализе ядерной ДНК (Shipilina *et al.* 2017).

Отметим, что и в зоне гибридизации испанской и европейской теньковок (*Ph. ibericus* – *Ph. collybita collybita*) в Пиренеях большинство самцов со смешанным пением оказались гибридами согласно результатам генетического AFLP анализа (Bensch *et al.* 2002)

Вероятно, сложность вокализации и тип обучения видовой песне играет существенную роль в степени межвидового копирования в зонах контакта близкородственных форм. Теньковка – вид с относительно простой видовой песней, формирование которой происходит, по-видимому, в первый год жизни. Восточный соловей – вид со сложной вокализацией, обучение которой происходит в течение всей жизни, что способствует заимствованиям вокальных элементов и модификации репертуаров у самцов любого возраста (Sorjonen 1987). Важность социального окружения для формирования песни показана для многих видов со сложной вокализацией. Например, при изучении диалектов форм из группы «чёрная каменка» (объединяющей три формы с различными фенотипами – *opistholeuca*, *capistrata* и *picata*) было показано, что самцы с разными фенотипами, но относящиеся к одной микропопуляции и занимающие соседние территории, могут иметь сходные и даже идентичные типы пения (Костина, Панов 1981). Это свидетельствует в пользу того, что у этого вида формирование песни происходит в значительной степени под действием обучения.

Заключение

Таким образом, современный этап изучения популяционно-географической изменчивости песни птиц характеризуется широким синтезом и включает множество направлений. Мы полагаем, что перспективные программы исследований в этой области должны опираться на традиционные представления о двойственной природе песни, её многофункциональности, ведущей роли в поддержании репродуктивной изоляции, но, вместе с тем, в полной мере использовать возможности

новейших методов популяционной экологии, молекулярной генетики, таксономии и зоогеографии. Наряду с продолжением исследований популярных модельных объектов, подобных белоголовой зонотрихии или зяблику, насущной задачей является, на наш взгляд, всемерное расширение круга изучаемых видов, различающихся по величине репертуара, синтаксической организации и другим особенностям построения песни. Пристального внимания заслуживают и зоны гибридизации близкородственных форм певчих птиц. Комплексное использование методов биоакустики наряду с молекулярно-генетическими методами утвердилось в роли современного стандарта исследований, проводимых в этих «лабораториях эволюции». Во многих случаях такие исследования способствуют лучшему пониманию путей эволюции и таксономической структуры политипических видов птиц с обширными и сложно расчленёнными ареалами.

Литература

- Вабищевич А.П. 2011. *Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca**. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-4.
- Грабовский В.И., Панов Е.Н. 1992. Конвергенция песен каменки плешанки *Oenanthe pleshanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в зонах вторичного контакта // *Зоол. журн.* **71**, 4: 75-84.
- Иваницкий В.В., Марова И.М. 2012. Корольковая пеночка – маленький гений большого вокала // *Природа* 6: 37-44.
- Кисляков И.В., Иваницкий В.В. 2017. Изменчивость и пространственная дифференциация песни зяблика (*Fringilla coelebs*) в городе Москве // *Зоол. журн.* **96**, 8: 960-972.
- Ковылов Н.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Ph. t. plumbeitarsus*) форм зелёной пеночки на пространстве их ареалов и в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования? // *Зоол. журн.* **91**, 6: 702-713.
- Костина Г.Н., Панов Е.Н. 1981. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у чёрной каменки (*Oenanthe picata*) // *Зоол. журн.* **60**: 1374-1385.
- Мальчевский А.С. 1958. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 109-119.
- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц: Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части СССР*. Л.: 1-282.
- Мальчевский А.С. (1976) 2003. Звуковое общение животных (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **12** (209): 35-47.
- Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В. 2015а. Аномальные климатические явления и горизонтальный перенос вокальных моделей у восточного соловья (*Luscinia luscinia*) // *Докл. Акад. наук* **463**, 1: 120-123.
- Марова И.М., Иваницкий В.В., Вепринцева О.Д. 2010. Индивидуальная, популяционная и географическая дифференциация рекламной песни садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae) // *Зоол. журн.* **89**, 6: 724-740.
- Марова И.М., Шипилина Д.А. 2015. Гибридные зоны у птиц: морфологические, биоакустические и генетические аспекты // *14-я Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии*. Т. 2. Доклады. Алматы: 373-395.
- Марова И.М., Ивлиева А.Л., Вепринцева О.Д., Иваницкий В.В. 2015. Сравнительный анализ дифференциации песни восточного (*Luscinia luscinia*) и южного (*Luscinia megarhynchos*) соловьёв на пространстве их ареалов // *Зоол. журн.* **94**, 6: 1-10.

- Марова И.М., Шипилина Д.А., Фёдоров В.В., Алексеев В.Н., Иваницкий В.В. 2016. Гибридизация восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus* – *Ph. c. tristis*): комплексный анализ зоны симпатрии на Южном Урале // *Орнитология* **40**: 27-45.
- Паевский В.А. 2008. *Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц*. М.: 1-235.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucoscephalus*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // *Зоол. журн.* **82**, 4: 470-484.
- Панов Е.Н. 1989. *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц*. М.: 1-512.
- Промптов А.Н. 1930. Географическая изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в связи с общими вопросами сезонных перелётов птиц // *Рус. зоол. журн.* **10**, 3: 17-42.
- Рубцов А.С. 2007. Изменчивость песни обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucoscephalus*) овсянок как показатель структуры популяций и эволюционной истории видов // *Зоол. журн.* **86**, 7: 863-876.
- Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д. 1965. Географическая изменчивость голоса животных как экологическая и эволюционная проблема // *Зоол. журн.* **43**, 4: 483-493.
- Симкин Г.Н. 1983. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **88**: 15-28.
- Симкин Г.Н. 1990. *Певчие птицы. Справочное пособие*. М.: 1-399.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. 1988. Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц // *Орнитология* **23**: 175-182.
- Синежук Е.Б., Кречмар Е.А. 2010. Географическая изменчивость демонстративной песни обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) // *Зоол. журн.* **89**: 1-14.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **230**: 1-232.
- Шамов И.К. 1876. *Наши певчие птицы. Их жизнь, ловля и правильное содержание в клетках*. М.: 1-104.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. 2005а. Каталог типов песен зяблика Каневского природного заповедника // *Заповідна справа в Україні* **11**, 1: 39-45.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. 2005б. Каталог песен зяблика центральной части Сеймского регионального ландшафтного парка // *Заповідна справа в Україні* **11**, 2: 24-30.
- Яблоновська-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2006. До питання стабільності територіальних комплексів типів пісень зяблика // *Заповідна справа в Україні* **12**, 2: 53-58.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2007. Диалекты песни зяблика на территории лесной и лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат // *Беркут* **16**, 1: 141-155.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. 2010. Комплекс песен зяблика г. Киева и его территориальные связи // *Беркут* **19**, 1/2: 161-172.
- Baker M.C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) // *Evolution* **29**: 226-241.
- Baker M.C., Cunningham M.A. 1985. The biology of bird-song dialects // *Behav. and Brain Sci.* **8**: 85-133.
- Baptista L.F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) // *Univ. California Publ. Zool.* **105**: 1-52.
- Becker J. 2007. Nachtigallen *Luscinia megarhynchos*, Sprosser *L. luscinia* und ihre Hybriden im Raum Frankfurt (Oder) – weitere Ergebnisse einer langjährigen Beringungsstudie // *Vogelwarte* **45**: 15-26.
- Beecher M.D., Brenowitz E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds // *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 3: 143-149.
- Bensch S., Helbig A.J., Salomon M., Seibold I. 2002. Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers // *Mol. Ecol.* **11**, 3: 473-481.

- Bjerke T.K., Bjerke T.H. 1981. Song dialects in the redwing *Turdus iliacus* // *Ornis scand.* **12**: 40-50.
- Byers B. 1996. Geographic variation of song forms within and among chestnut-sided warbler populations // *Condor* **113**: 288-299.
- Bjorklund D.M. 1989. Microgeographical variation in the song of the Scarlet Rosefinch, *Carpodacus erythrinus* // *Ornis scand.* **20**: 255-264.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird song. Biological themes and variation*. 2nd ed. Cambridge Univ. Press: 1-348.
- Conrads K., Conrads W. 1971. Regionaldialekte des ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland // *Vogelwelt* **92**: 81-100.
- Eriksson D. 1991. The significance of song for species recognition and mate choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Acta Universitatis Upsaliensis* **311**: 23-35.
- Haavie J., Borge T., Bures S., Garamszegi L.Z., Lampe H.M., Moreno J., Qvamström A., Török J., Saetre G.-P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry – convergence, divergence and reinforcement // *J. Evol. Biol.* **17**: 227-237.
- Hansen P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution // *Anim. Behav.* **27**: 270-271.
- Helb H.-W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H.-H., Conrads K. 1985. Mixed singing in European songbirds – a review // *Zeitschrift Tierpsychol.* **69**: 27-41.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C. 1980. Changes with time in the songs of a population of chaffinches // *Condor* **82**: 285-290.
- Hultsch H., Todt D. 2004. Approaches to the mechanisms of song memorization and singing provide evidence for a procedural memory // *Ann. Brazil. Acad. Sci.* **76**, 2: 219-230.
- Latruffe C., McGregor P.K., Tavares J.P., Mota P.G. 2000. Microgeographic variation in com bunting (*Miliaria calandra*) song, quantitative and discrimination aspects // *Behaviour* **137**: 1241-1255.
- Lille R. 1988. Species-specific song and mixed singing of nightingale and thrush nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*) // *J. Ornithol.* **129**, 2: 133-159.
- Lucanus. 1907. Lokale Gesangserscheinungen und Vogeldialekte, ihre Ursachen und Entstehung // *Ornithol. Monatsber.* **7/8** (цит. по: Мальчевский 1958).
- Luther D., Baptista L. 2009. Urban noise and the cultural evolution of bird songs // *Proc. R. Soc. B* (2010) **277**: 469-473.
- Marler F., Tamura M. 1962. Song «dialects» in three populations of White-Crowned Sparrow // *Condor* **64**: 318-337.
- Marova I.M., Shipilina D.A., Fedorov V.V., Ivanitskii V.V. 2013. Siberian and Eastern European Chiffchaffs: geographical distribution, morphological features, vocalization, phenomenon of mixed singing and evidences of hybridization in sympatry zone // *El Mosquitero ibérico*. Leon: 119-139.
- Marova I., Shipilina D., Fedorov V., Alekseev V., Ivanitskii V. 2017. Interaction between Common and Siberian Chiffchaff in a contact zone // *Ornis fenn.* **94**: 66-81.
- McGregor P.K. 1980. Song dialects in the com bunting (*Emberiza calandra*) // *Zeitschrift Tierpsychol.* **54**: 285-297.
- Mundinger P.C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalization of birds // *Acoustic communication in birds*. Academic Press, 2: 147-208.
- O’Loghlen A.L., Merrill L., Rothstein S.I. 2013. Fidelity of song imitation and stability of dialect songs in brown-headed cowbirds // *Condor* **115**, 3: 677-686.
- Osiejuk T., Bielecka A., Skierczynski M. 2012. What exactly is “local song” in a population of Ortolan Buntings with a common dialect? // *J. Ethol.* **30**: 133-142.
- Osiejuk T.S., Ratynska K., Cygan J.P., Dale S. 2003. Song structure and repertoire variation in Ortolan Bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population // *Ann. zool. fenn.* **40**: 3-16.
- Petruskova T., Dibliková L., Pipek P., Petrusek A. 2015. A review of the distribution of

- Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) dialects in Europe reveals the lack of a clear macro-geographic pattern // *J. Ornithol.* **156**: 263-273.
- Rutkowska-Guz J.M., Osiejuk T.S. 2004. Song structure and variation in Yellowhammers *Emberiza citrinella* from western Poland // *Polish J. Ecol.* **55**, 3: 333-345.
- Samokhvalova A.V., Marova I.M., Antipov V.A., Ivanitskii V.V. 2017. Long-term dynamics of song types in the repertoire of the Moscow urban population of the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) // *Abstr. 17th IB AC Congress*, India, Haridwar: 39.
- Shipilina D., Serbyn M., Ivanitskii V., Marova I., Backström N. 2017. Patterns of genetic, phenotypic, and acoustic variation across a chiffchaff (*Phylloscopus collybita abietinus* / *tristis*) hybrid zone // *Ecol. Evol.* **7**: 2169- 2180.
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P.W. 1980. Chaffinch song types: Their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // *Behaviour* **75**: 207-218.
- Sorjonen J. 1986. Mixed singing and interspecific territoriality – consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe // *Ornis scand.* **17**, 1: 53-67.
- Sorjonen J. 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) birds // *Behaviour* **102**: 196-212.
- Thielcke G. 1969. Geographic variation in bird vocalizations // *Bird Vocalizations*. Cambridge Univ. Press: 310-339.
- Thielcke G. 1986. Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*) // *Ethology* **72**: 154-164.
- Vokurkova J., Petruskova T., Reifova R. et al. 2013. The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia* spp.) // *PLoS ONE* **8**, 4: e60172. doi, 10.1371/journal.pone.0060172



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1556: 240-242

Биология даурской галки *Corvus dauuricus* на Зейско-Буреинской равнине

Н.С.Панькин, В.А.Дугинцов

Второе издание. Первая публикация в 1989*

Материал для настоящего сообщения собран в 1979-1988 годах преимущественно в районах интенсивного земледелия.

Даурская галка *Corvus dauuricus* на равнине – перелётная птица. Отдельные стаи остаются на зимовку: в 1981/82 году зимовало около 50 галок на территории животноводческого комплекса совхоза «Астрахановский», в 1985/86 году 26 птиц отмечали в городе Благовещенске у железнодорожного вокзала и 12 птиц зимовало здесь же в 1986/87 году. Стаи держатся в местах с наличием богатых и доступных кормов.

* Панькин Н.С., Дугинцов В.А. 1989. Особенности биологии даурской галки на Зейско-Буреинской равнине // *Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах*. Липецк, **3**: 24-25.

На юге равнины первые даурские галки весной прилетают в конце февраля – начале марта: 24 февраля 1979, 3 марта 1982, 16 марта 1983, 12 марта 1984. Весенний пролёт галок не выражен, значительно растянут и продолжается до середины апреля. Галки летят стаями в 16-20 птиц, небольшими группами и отдельными парами. Первыми, как правило, прилетают птицы в пегом наряде, птицы в чёрном оперении появляются несколько позднее. Направление пролёта северо-восточное, отдельные стаи летят в северном направлении.

Даурская галка на равнине распространена крайне неравномерно. Это зависит от наличия биотопов, пригодных для сбора корма и гнездования. В юго-восточных районах равнины галки тяготеют к различным древесным насаждениям, примыкающим к полям, пастбищам и лугам. Небольшие колонии встречаются в долинах рек, где участки лесов чередуются с обширными лугами и пашнями. Даурские галки гнездятся в дуплах и полудуплах деревьев, изредка занимают старые гнёзда сорок *Pica pica*.

На большей части равнины, в районах интенсивного землепользования, при дефиците естественных мест для гнездования галки занимают полые бетонные опоры ЛЭП. В населённых пунктах сельского типа гнездование галки мы не отмечали, но она заметно тяготеет к ним. Колонии на опорах ЛЭП отмечены в окрестностях сёл Чигири, Марково, Верхний Уртуй, Крестовоздвиженка, Константиновна, Ключи, Новокиевский Увал и др. Гнездование галок отмечено в пригородах и жилых кварталах городов Благовещенска и Белогорска. Во всех случаях оно было связано с опорами ЛЭП.

Период откладывания яиц растянут: последние числа апреля – вторая декада мая. В 1982 году первые яйца в 2 гнёздах зарегистрированы 5 мая, ещё одна пара начала откладывать яйца 7 мая. В 1984 году, в связи с резким потеплением во второй половине апреля, откладка яиц началась раньше, и первые яйца в гнёздах были обнаружены 26 апреля.

Яйца даурской галки – нормально-яйцевидной, значительно реже нормально-грушевидной формы. Скорлупа яйца светло-голубая, реже зеленовато-голубая, по этому фону разбросаны редкие, но в отличие от других врановых, крупные пятна темно-коричневого, бурого или серого цветов. В одних кладках пятна распределены равномерно по поверхности яйца, в других – сгущаются на тупом конце, реже образуют венчик у тупого конца. Размеры яиц ($n = 19$), мм: $36.0-33.5 \times 24.7-23.5$, в среднем 34.4×24.1 . Полная кладка содержит 4-6 яиц ($n = 15$), чаще всего 5 (53.3%). В среднем кладка содержит 4.9 яйца.

Насиживание длится 17-18 дней. Гибель яиц у даурской галки, сидящей в агроландшафтах, составляет 21.6%, из них неоплодотворённых – 6.7%, «задохликов» – 2.7%. Яйца, исчезнувшие из гнёзд по

неустановленным причинам и в результате разорения гнёзд, составили 12.2%. Успешность гнездования по годам варьировала от 47.8% (1983 год) до 55.6% (1984 год). В среднем успешность гнездования составила 52.7%. В настоящее время на Зейско-Буреинской равнине идёт процесс синантропизации даурской галки через установление трофических связей с населёнными пунктами и местами хозяйственной деятельности людей и использование сооружений человека в качестве мест для гнездования.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1556: 242-246

Редкие птицы Кургальджинского заповедника

Н.Н.Андрусенко

Второе издание. Первая публикация в 1986*

Настоящее сообщение посвящено редким птицам Кургальджинского заповедника и основано как на личных наблюдениях автора в 1974-1985 годах, так и на литературных сведениях.

Красношейная поганка *Podiceps auritus*. За 12 лет наблюдений нами встречена всего лишь дважды: 2 августа 1977 на озере Тенгиз и 29 мая 1985 – на озере Кургальджин (одиночные птицы).

Кудрявый пеликан *Pelecanus crispus*. В течение двух десятилетий (1958-1977) численность пеликанов на гнездовье в заповеднике не превышала 2-15 пар (Чекменёв 1964; Азаров 1975; Андрусенко 1981). В настоящее время наблюдается тенденция её быстрого и неуклонного роста. Так, в 1979 году на Кургальджине (проток близ плёса Табан-Каза) уже гнездилось 35, в 1980 – 64, в 1981 – 76 (Кривицкий и др. 1985), в 1982 – 70, в 1983 – 80, в 1984 – 105 и в 1985 году – 287 пар.

Большой баклан *Phalacrocorax carbo*. Гнездится по периферии колонии пеликанов, в непосредственной близости от воды. Численность птиц на гнездовье невелика. В 1980-1984 годах она варьировала от 9 до 20, а в 1985 году возросла до 32 пар.

Колпица *Platalea leucorodia*. Обычная, но малочисленная птица заповедника. И.А.Долгушин (1960) указывает, что колпица регулярно гнездится на Кургальджине, однако при этом не приводит никаких конкретных фактов. Колония колпиц из 9 гнёзд (во всех – кладки по три яйца), располагавшаяся по соседству с поселением большой белой

* Андрусенко Н.Н. 1986. Редкие птицы Кургальджинского заповедника
// Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. М.: 109-114.

цапли, была обнаружена нами 25 апреля 1981 в районе Кульшумских разливов. Безусловно, колпицы гнездились здесь и в 1982 году, т.к. с 31 августа по 3 сентября мы регулярно наблюдали трёх молодых птиц у выхода притока Нуры в плёс Султан-Кельды (колпицы по вечерам летали к Жаман-Кулю со стороны Кульшумских разливов). В 1983-1985 годах, несмотря на тщательные поиски, предпринятые с самолёта, колпиц на гнездовье обнаружить не смогли.

Большая белая цапля *Casmerodius albus*. Ранее гнездилась редко и в небольшом числе, в последние годы гнездится регулярно, а численность растёт. Согласно данным авиаучётов, в 1977 году в заповеднике гнездились 25, а 1978 – 20, в 1980 – 15, в 1981 – 30, в 1982 – 43, в 1983 – 128, в 1984 – 147 и в 1985 году – 170 пар. Кроме того, летом 1984 года 6 гнёзд большой белой цапли были обнаружены на озёрах Уялинской системы, в 45 км южнее посёлка Кургальджино.

Лебедь-кликун *Cygnus cygnus*. В 1974-1984 годах на Кургальджине встречался исключительно на пролёте. Правда, по непроверенным данным егеря Р.Н.Биглова, пара кликунов якобы гнездилась в 1977 году на Кульшумских разливах. Впервые достоверно обнаружен нами на гнездовье в 1985 году на озере Большие Шабуры, примерно в 17 км севернее границ заповедника. Здесь 21 июля держалась пара кликунов с 4 довольно крупными птенцами.

Гуменник *Anser fabalis*. В Центральном Казахстане встречается очень редко, главным образом осенью, поодиночке или небольшими группами, чаще всего вместе с белолобыми гусями *Anser albifrons* (Андрусенко, Хроков 1981). Весной встречен всего лишь дважды – 2 особи 16 апреля 1969 на озере Кургальджин (Кривицкий и др. 1985) и пара в стае белолобых гусей 24 апреля 1984 на озере Тенгиз.

Горный гусь *Eulabeia indica*. Случай залёта горного гуся на озеро Кургальджин – явление весьма необычное. Взрослый самец в начальной стадии линьки первостепенных маховых обнаружен 3 июля 1985 егерем В.А.Киндер на плёсе Жаман-Куль.

Морянка *Clangula hyemalis*. До недавнего времени было известно всего несколько случаев позднеосенних и летних встреч морянки на озере Кургальджин и реке Кулан-Утпес (Кривицкий 1965; Андрусенко, Хроков 1981; Кривицкий и др. 1985). В 1984 году впервые морянка наблюдалась весной – два самца пролетели 16 апреля над посёлком Каражар в западном направлении. Практически во всех этих случаях отмечали одиночек или пары птиц. Однако в 1981 и 1982 годах осенние миграции морянки в данном регионе носили массовый характер. В 1981 году первые птицы на Кургальджине появились 19 октября. Через 3 суток на плёсах Султан-Кельды и Жаман-Куль уже держалось 1370 морянок. Последних особей той осенью наблюдали 16 ноября, перед сплошным ледоставом. В 1982 году морянка в заповеднике появи-

лась 20 октября. Через 5 дней её численность на плёсе Султан-Кельды достигла 3.2 тыс. особей, а 7 ноября здесь были отмечены последние экземпляры. В 1983 году морянка на Кургальджине встречена всего лишь один раз – 18 ноября в рыболовную сеть, стоявшую на протоке Нуры (на полынье), попал взрослый самец. В 1984 и 1985 годах морянка не встречена.

Скопа *Pandion haliaetus*. Четверть века тому назад на Кургальджине встречалась очень редко (Кривицкий 1977). В настоящее время стала довольно обычной птицей. Так, 29 апреля 1979 скопа встречена нами у посёлка Разведка (одиночка), 17 и 18 мая 1979 – на столбах ЛЭП в 5 км севернее посёлка Каражар (пара), 14-27 сентября 1980 на берегу Исея и столбах ЛЭП, идущих вдоль грейдера Кургальджино-Каражар (одиночка), 7 мая 1981 – на берегу Кокая и у Аблайской плотины (2 пары), 24 сентября 1983 – близ посёлка Каражар (одиночка), 24-26 апреля 1984 – у посёлка Разведка, 26 мая 1984 – близ Аблайской плотины, 29 апреля, 24-27 мая и 23 октября 1985 – на столбах ЛЭП у Исея (одиночные птицы).

Дрофа *Otis tarda*. До распашки целинных земель была фоновой птицей кургальджинских степей, затем её численность начала быстро снижаться. В 1975 году на территории заповедника было встречено 5 выводков дрофы, в 1981 – 3, в 1983 – 2, а в 1984 и 1985 – ни одного. Чрезвычайно малочисленна дрофа сейчас и на пролёте (чаще всего наблюдаются одиночки или пары, реже – группы до 8 особей). Очевидно, уже в ближайшие годы следует ожидать полного исчезновения дрофы из здешних степей.

Малая горлица *Streptopelia senegalensis*. Распространение этого вида в Казахстане на протяжении нашего столетия менялось неоднократно. По сведениям И.А.Долгушина (1962), северная граница ареала малой горлицы в Центральном Казахстане проходит между Кзыл-Ордой и Караузяком. В Тенгиз-Кургальджинской впадине была впервые зарегистрирована в 1978 году – две одиночки наблюдались 16 и 22 мая на юго-западном побережье Тенгиза (Андрусенко, Хроков 1981). Позднее она появлялась здесь ещё несколько раз: 16 мая 1980 и 21 мая 1981 – в посёлке Каражар, 30 июня 1981 – в совхозе им. Абая на северном берегу Тенгиза и 14 октября 1984 – на берегу плёса Жаман-Куль и в посёлке Каражар (вероятно, одна и та же особь). Наконец, 10 сентября 1983 малая горлица наблюдалась нами на железнодорожном вокзале станции Илецк-2.

Филин *Bubo bubo*. Нами наблюдался всего лишь несколько раз: 18 декабря 1978 (сор Жарсуат), 1 декабря 1979 (озеро Сухое), 26 февраля 1982 (посёлок Разведка), 11 ноября 1982 (окраина посёлка Каражар) и 8 октября 1984 (полуостров Бозарал).

Вертишейка *Jynx torquilla*. Редкий, нерегулярно пролётный вид.

Известны 3 случая встреч вертишейки в заповеднике (Кривицкий и др. 1985). Нами наблюдалась неоднократно, однако все встречи приходятся всего лишь на два весенних сезона. Так, 11 мая 1980 пара вертишек добыта на берегу плёса Султан-Кельды, 12 мая 1980 ещё одна пара этих птиц встречена на берегу Жаман-Куля, а одиночка – на выгоне у посёлка Каражар. Двух одиночных птиц обнаружили 12 и 13 мая 1985 в посёлке Каражар, а третью особь регулярно встречали с 14 по 18 мая на побережье Жаман-Куля.

Степной жаворонок *Melanocorypha calandra*. По сведениям М.Н. Корелова (1970), крайней северо-восточной точкой гнездования степного жаворонка в Казахстане является левобережье Тургая. В заповеднике ранее не встречался. Одиночная птица отмечена нами 7 апреля 1985 на выгоне близ посёлка Каражар.

Краснозобый конёк *Anthus cervinus*. Встречен в заповеднике впервые. Взрослый самец, державшийся в стайке лесных коньков *Anthus trivialis*, добыт нами 19 августа 1985 близ небольшого пресного озера в 9 км северо-восточнее посёлка Каражар.

Маскированная белая трясогузка *Motacilla alba personata*. Одиночная птица наблюдалась нами 22-27 марта 1981 в посёлке Каражар. Позднее маскированная трясогузка отмечалась ещё трижды: одиночка в стае белых трясогузок – 17 сентября 1983 у посёлка Каражар, одиночка в паре с белой трясогузкой – 3 апреля 1984 на плёсе Султан-Кельды и одиночка – 12 апреля 1984 на стационаре в северо-восточной части озера Тенгиз.

Чёрный дрозд *Turdus merula*. Для Центрального Казахстана известна лишь единственная встреча чёрного дрозда – Д.И.Чекменёв наблюдал трёх птиц 14 апреля 1957 около села Ладыженка, примерно в 80 км северо-восточнее Тенгиза (Гаврилов 1970). В заповеднике ранее не встречался. Одиночный чёрный дрозд наблюдался нами с 5 по 10 апреля 1985 в посёлке Каражар. Ещё одна птица встречена И.И. Большаковым (устн. сообщ.) 19 октября 1985 на берегу озера Сухое.

Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*. Впервые на территории заповедника зарегистрирована нами 10 мая 1981. Ясно выраженный пролёт чернушки наблюдали на Кургальджине весной 1985 года. Первую самку встретили 7 апреля на берегу плёса Султан-Кельды. Вторая самка отмечена 15-17 апреля в Каражаре. С 19 по 23 апреля в этом посёлке держался самец, а 27 мая здесь вновь появилась самка.

Южный соловей *Luscinia megarhynchos*. Ближайшее место спорадического гнездования южного соловья – горы Улытау в Джезказганской области (Кузьмина 1970). В Тенгиз-Кургальджинской впадине не встречался. Взрослый самец отмечен нами 17 мая 1985 в посёлке Каражар. Ещё одна птица встречена 18 мая на берегу сора Туз в 4 км северо-восточнее Каражара.

Тугайный соловей *Cercotrichas galactotes*. Северная граница области гнездования этого вида в Казахстане проходит по линии: пойма Сырдарьи – южное побережье озера Балхаш (Корелов 1972). В заповеднике ранее не встречался. Взрослый самец отмечен нами 31 мая 1984 в посёлке Каражар.

Буланный выюрок *Rhodospiza obsoleta*. Северная граница ареала буланного выюрка в Казахстане проходит по линии: урочище Кеше-Казган (в 100 км юго-западнее Кызыл-Орды) – село Балыкчи (долина Арыси) – урочище Бескоян (Южное Прибалхашье). В летний период холостые птицы довольно обычны в тугаях Сырдарьи, а 9 августа 1958 они наблюдались М.Н.Кореловым даже около Джезказгана (Гаврилов 1974). Нами 2 самца и самка встречены 11 апреля 1983 на юго-западном берегу Тенгиза. Через день буланные выюрки появились прямо на нашем стационаре, где держались до 15 апреля.

Л и т е р а т у р а

- Азаров В.И. 1975. Гнездовые колонии околотовных птиц на озёрах Кургальджинского заповедника (по наблюдениям в 1966 и 1967 гг.) // *Колониальные гнездовья околотовных птиц и их охрана*. М.: 119-121.
- Андрусенко Н.Н. 1981. Динамика численности колониальных околотовных птиц в гнездовой период на оз. Тенгиз // *Размещение и состояние гнездовий около водных птиц на территории СССР*. М.: 118-120.
- Андрусенко Н.Н., Хроков В.В. 1981. Новые сведения о птицах Кургальджинского заповедника // *Миграции птиц в Азии*. Ашхабад: 162-166.
- Гаврилов Э.И. 1970. Семейство трясогузковые // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 286-363.
- Гаврилов Э.И. 1970. Род Дрозд // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 458-496.
- Гаврилов Э.И. 1970. Род Каменный дрозд // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 506-517.
- Гаврилов Э.И. 1974. Род Буланный выюрок // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 5: 271-277.
- Долгушин И.А. 1960. *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 1: 1-469.
- Долгушин И.А. 1962. Отряд Голуби // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 2: 328-369.
- Корелов М.Н. 1970. Семейство Жаворонковые // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 194-285.
- Корелов М.Н. 1972. Род Рыжехвостая славка // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 4: 205-209.
- Кривицкий И.А. 1965. Материалы по птицам Тенгиз-Кургальджинской впадины // *Орнитология* 7: 146-152.
- Кривицкий И.А. 1977. Скопа и саджа – редкие птицы Кургальджинского заповедника // *Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана*. Алма-Ата: 196-199.
- Кривицкий И.А., Хроков В.В., Волков Е.Н., Жулий В.А. 1985. *Птицы Кургальджинского заповедника*. Алма-Ата: 1-195.
- Кузьмина М.А. 1970. Род Соловей // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 600-610.
- Чекменёв Д.И. 1964. Очерки по биологии колониально гнездящихся птиц озера Тенгиз // *Тр. Ин-та зоол. АН КазССР* 24: 65-82.



Кулики Алакольской впадины

В.А.Грачёв

Второе издание. Первая публикация в 1973*

На территории Алакольской впадины за 8 лет исследований (1964-1972) найден 41 вид куликов. Впервые для этой местности отмечено два вида – серпоклюв *Ibidorhyncha struthersii* (на гнездовье и зимовке) и вальдшнеп *Scolopax rusticola* (на зимовке).

Пролётные кулики: тулес *Pluvialis squatarola*, бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva*, хрустан *Eudromias morinellus*, азиатский зуёк *Charadrius asiaticus*, кречётка *Chettusia gregaria*, камнешарка *Arenaria interpres*, большой кроншнеп *Numenius arquata*, малый кроншнеп *Numenius tenuirostris*, средний кроншнеп *Numenius phaeopus*, большой веретенник *Limosa limosa*, мородунка *Xenopus cinereus*, черныш *Tringa ochropus*, фифи *Tringa glareola*, большой улит *Tringa nebularia*, поручейник *Tringa stagnatilis*, щёголь *Tringa erythropus*, турухтан *Philomachus pugnax*, грязовик *Limicola fasciatus*, песчанка *Calidris alba*, кулик-воробей *Calidris minuta*, белохвостый песочник *Calidris temminckii*, чернозобик *Calidris alpina*, краснозобик *Calidris ferruginea*, гаршнеп *Limnospiza minima*, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*, плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* и степная тиркушка *Glareola nordmanni*. Некоторые из представителей этой группы встречаются только на одном из пролётов – весеннем или осеннем, большинство бывает на обоих пролётах.

Из пролётных часть видов встречается летом: кречётка, большой кроншнеп, малый кроншнеп, средний кроншнеп, большой веретенник, мородунка, черныш, фифи, большой улит и щёголь.

Гнездящихся куликов 12 видов: авдотка *Burhinus oedipnemos*, малый зуёк *Charadrius dubius*, морской зуёк *Charadrius alexandrinus*, чибис *Vanellus vanellus*, кулик-сорока *Haematopus ostralegus*, серпоклюв, ходулочник *Himantopus himantopus*, шилоклювка *Recurvirostra avosetta*, перевозчик *Actitis hypoleucos*, травник *Tringa totanus*, бекас *Gallinago gallinago*, луговая тиркушка *Glareola pratensis*. Серпоклюв гнездится на равнине, на галечниках реки Тентек.

Зимующие представлены 3 видами: серпоклюв, вальдшнеп и бекас-отшельник *Gallinago solitaria*. Серпоклювы и бекасы-отшельники спускаются на незамерзающие участки рек и ключей с гор, а вальдшнепы летят с севера на юг и часть их остаётся зимовать по тальниковым зарослям рек, у незамерзающих мест.

* Грачёв В.А. 1973. Кулики Алакольской впадины // Фауна и экология куликов. М., 2: 28-30.

Гнездовые станции у многих видов совпадают с биотопами, в которых эти виды бывают на пролётах. Мы приводим распределение видов по биотопам, наиболее характерным для каждого из них.

1. Биотопы, не связанные с водной средой (солончаки, саксаульники, кустарники, сухие луга и сухие степи, пески и др.). Здесь отмечены авдотка, кречётка, азиатский зуёк, стенная тиркушка (на сухих лугах и в полынных степях), хрустан (в сухих степях по предгорьям).

2. Луга и травянистые берега озёр и рек. Здесь гнездятся чибис, травник, бекас, луговая тиркушка; останавливаются во время пролётов большой, малый и средний кроншнепы, большой веретенник, поручейник, щёголь, турухтан и гаршнеп.

3. Открытые (песчаные, глинистые, солончаковые, каменистые) берега озёр и рек. Встречены следующие виды: гнездящиеся – малый зуёк, кулик-сорока, перевозчик и серпоклюв (только на галечниках горных рек, выходящих на равнину); пролётные – бурокрылая ржанка, тулес, камнешарка, мородунка, черныш, фифи, большой улит, грязовик, песчанка, кулик-воробей, белохвостый песочник, чернозобик, краснозобик.

4. Берега солёных озёр населяют постоянно три вида: морской зуёк, ходулочник и шилоклювка. Во время пролётов этот биотоп бывает занят видами предыдущей группы.

5. Водная поверхность озёр и временных разливов. Останавливаются на пролётах два вида плавунчиков.

6. Незамерзающие участки речек и ключей. Зимуют вальдшнеп и бекас-отшельник. Вальдшнеп держится в кустах у воды, для бекаса-отшельника наличие кустов не обязательно.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2018, Том 27, Экспресс-выпуск 1556: 248-249

Некоторые аспекты питания зимняка *Buteo lagopus* в колымских тундрах

Е.Р.Потапов

Второе издание. Первая публикация в 1986*

Как показали наши исследования в 1982-1985 годах, зимняк *Buteo lagopus* в приколымских тундрах оказался теснейшим образом связанным с серыми полёвками, прежде всего с узкочерепной *Microtus gregalis*

* Потапов Е.Р. 1986. Некоторые аспекты питания зимняка в колымских тундрах // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 164-165.

и экономкой *Microtus oeconomus*. Эти виды полёвок характеризуются отсутствием чётко выраженных популяционных циклов. Питание леммингами отмечено в годы с их высокой численностью и только там, где по тем или иным причинам не гнездится белая сова *Nyctea scandiaca*. Основными биотопами узкочерепной полёвки являются остепнённые участки речных долин, где она образует колониальные поселения, поэтому речные долины являются местами наибольшей концентрации зимняка в гнездовой период. В годы депрессий грызунов, в том числе и узкочерепной полёвки, зимняки остаются только в долинах рек, ориентируясь на замещающие корма (чаще всего птиц).

Для поддержания жизнедеятельности взрослому зимняку необходимо 661.5 ± 165.8 кДж/сут, что в пересчёте на реальный корм составляет 3 грызуна при их средней массе 40 г. Потребность в пище у птенца зимняка зависит от его возраста. В 5-дневном возрасте она составляет около 20 г в сутки, затем быстро возрастает до 170 г в 25-дневном возрасте, после чего несколько снижается, составляя в 40-45-дневном возрасте 130-140 г в сутки. Суммарное потребление грызунов выводком из 5 птенцов и их родителями за весь репродуктивный период составляет 1010 особей. При численности на данной территории 35-45 грызунов на 100 ловушко-суток зимняки потребляют 1.6% особей. В редких случаях, когда при недостатке корма весной птицы всё же приступают к гнездованию, создаются предпосылки к каннибализму: старшие птенцы поедают младших в момент достижения первыми максимального преимущества в массе. Это чаще всего происходит на 18-20 день развития старшего птенца, когда он превышает по массе самого младшего на 200-220 г. Как раз в этот период потребности старшего птенца в корме максимальны. Имели место случаи, когда оставшихся в живых птенцов съедали их родители. Наши материалы позволяют предположить, что базируясь на таком стабильном корме, как серые полёвки, зимняк в ряде мест имеет постоянную плотность и существует в более выгодных условиях по сравнению с белой совой. Уменьшение численности зимняка в некоторых частях ареала связано с увеличением его концентрации в других местах – дельтах и долинах крупных рек, пересекающих тундру.

В годы с низкой численностью леммингов канюки совсем не гнездятся в плакорной тундре. В это время наблюдаются отчётливо выраженные перемещения канюков в широтном направлении и увеличение их численности в долине реки Колымы.

