

СОДЕРЖАНИЕ

- 3-4 Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* в Волгоградской области. Е.В.ЗАВЬЯЛОВ, Л.Г.АЛЬБЕРТИ
- 4-5 Большой пестрый дятел *Dendrocopos major* долбит сосновые шишки в июне. А.В.БАРДИН
- 6 Встреча тростниковой суторы *Paradoxornis heudei* в северной части Приморского края.
О.А.БУРКОВСКИЙ
- 6-8 Кормовая ассоциация серебристых *Larus argentatus* и сизых *L. canus* чаек с дельфинами *Delphinus delphis pontica* в Мраморном море. А.Г.РЕЗАНОВ
- 8-12 К вопросу о формировании территориальных связей у некоторых видов камышевок. В.А.ФЕДОРОВ
- 12-15 Территориальное поведение дрозда-белобровика *Turdus iliacus* в репродуктивный период.
В.И.ГОЛОВАНЬ
- 15-21 Параметр *Q* вместо процента возврата.
А.В.БАРДИН
-

Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* в Волгоградской области

Е.В.Завьялов, Л.Г.Альберти

Кафедра морфологии и экологии животных, биологический факультет,
Саратовский университет, Саратов, 410071, Россия

Поступила в редакцию 23 января 1996

А.И.Иванов (1976) проводит восточную границу распространения сирийского дятла *Dendrocopos syriacus* по Хмельницкой, Черновицкой и Тернопольской областям Украины. Согласно Л.С.Степаняну (1980), *D. s. balcanicus* в последние десятилетия расселяется на восток, расширив область своего распространения до 33° в.д.

Мы впервые зарегистрировали сирийского дятла на юге Волгоградской обл., где данный вид ранее не отмечался. В январе-феврале 1995 при изучении зимнего населения птиц Чернышковского р-на нам удалось встретить сирийского дятла трижды: два раза в полезащитных лесных насаждениях в 2 км западнее хутора Волоцкий и один раз среди редкой древесной растительности в пойме Цимлы в черте пос. Чернышковский (48°24' с.ш., 42°15' в.д.). Е.В.Завьялов добыл взрослую самку 25 февраля 1995 на окраине хутора Волоцкого. Масса тела добытого экземпляра 80.1 г, длина крыла 128 мм.

Осенью и зимой 1995/1996 гг. сирийских дятлов наблюдали здесь 8 раз. Все встречи приурочены к садовым участкам в черте хутора Волоцкого. Е.В.Завьялов добыл 3 января 1996 самца и самку (масса тела 80.5 и 80.3 г, длина крыла 132.1 и 130.0 мм).

Добытые экземпляры хранятся в Зоологическом музее Саратовского университета (№№ П122, П401 и П402). Их подвидовая принадлежность определена по: Степанян 1990. В качестве основного признака использовали наличие на боках живота темных наствольных пестрин. Все три экземпляра отнесены нами к *D. s. balcanicus* Gengler et Stresemann, 1919.

Согласно визуальным наблюдениям и изучению содержимого желудков добытых птиц, сирийские дятлы предпочитали питаться семенами косточковых деревьев и кустарников, прежде всего терна *Prunus spinosa*, сливы *P. domestica* и абрикоса *Armeniaca vulgaris*. Кормовые перемещения незначительны; обычно дятлы кормятся в пределах определенных садовых участков. Держатся они парами, крикливы. Конкурентных взаимоотношений между сирийскими и большими пестрыми дятлами *Dendrocopos major* не наблюдали.

Мы считаем, что появление в Волгоградской обл. сирийского дятла произошло в результате быстрого расширения ареала вида в восточном направлении. Учитывая строгую оседлость этого вида (Гладков 1951), можно предположительно говорить о существовании стабильной популяции сирийского дятла в долине Дона.

Литература

- Гладков Н.А. 1951. Отряд Дятлы// *Птицы Советского Союза*. М., 1: 548-617.
Иванов А.И. 1976. *Каталог птиц СССР*. Л.: 1-276.
Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-728.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 1996, экспресс-выпуск 1: 4-5

Большой пестрый дятел *Dendrocopos major* долбит сосновые шишки в июне

А.В.Бардин

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

Поступила в редакцию 27 июня 1996

В таежных лесах Европы семена сосны *Pinus sylvestris* и ели *Picea abies* et *P. obovata* составляют основу питания большого пестрого дятла *Dendrocopos major* в осенне-зимний сезон (Формозов 1934, 1976; Данилов 1937; Руннонен 1939; и др.). Дятлы используют этот корм на протяжении одиннадцати месяцев в году, а с конца октября по март их пища практически полностью состоит из высококалорийных семян хвойных.

На Северо-Западе России шишки ели начинают раскрываться с середины марта, а сосны – с конца апреля – начала мая. С этого времени семена хвойных уже не играют ведущей роли в питании этих птиц. Иногда дятлы продолжают подбирать с земли и раздалбливать шишки, уроненные клестами *Loxia curvirostra* и белкой *Sciurus vulgaris* (Бардин 1982). Они могут также доставать семена из раскрытых шишек на деревьях (Резанов 1990) или собирать высыпавшиеся семена на земле (Глазов и др. 1978). Однако на период размножения дятлы становятся практически полностью животноядными.

В связи с этим весьма интересно наблюдение, сделанное на северо-западном берегу Ладожского озера в окрестностях пос. Кузнеч-

ное. В смешанном лесу с преобладанием сосны на сельгах у оз. Суури 3 июня 1996 мы встретили самца большого пестрого дятла. Он был занят раздалбливанием полураскрытых шишек сосны на “кузнице”. По сути дела, дятел просто вынимал семена из-под отогнутых чешуй, лишь изредка разбивая ударами клюва сомкнутые чешуи в основании или дистальной части шишки. На обработку одной шишки дятел затрачивал 30-50 с и доставал из нее 4-6 семян, затем летел за следующей. Для сравнения укажем, что при раздалбливании нераскрывшихся шишек сосны дятлы тратят на каждую в среднем 5 мин и достают в среднем 18 семян (Бардин 1982). В эти дни, судя по большому количеству недавно обработанных шишек, дятел регулярно кормился семенами. “Кузница” продолжала использоваться по крайней мере до 10 июня. За работой видели только самца. В двух гнездах большого пестрого дятла, найденных поблизости, в конце первой декады июня были маленькие птенцы.

На Северо-Западе России высев семян хвойных растягивается на несколько месяцев. В некоторые годы вплоть до середины июля семена в шишках сосны сохраняются в достаточном количестве, чтобы ими продолжали кормиться синицы *Parus montanus*, *P. cristatus*, *P. ater* и клесты. Возможно, что в условиях затяжной весны и холодного лета этот корм может иметь некоторое значение и для большого пестрого дятла.

Литература

- Бардин А.В. 1982. Бюджеты времени и энергии большого пестрого дятла *Dendrocopos major major* (L.) в зимний период// *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 113: 45-57.
- Глазов М.В., Тишков А.А., Чернышев Н.В. 1978. Значение деятельности животных в репродуктивном цикле ели// *Бюлл. МОИП*, отд. биол. 83, 5: 16-25.
- Данилов Д.Н. 1937. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и большим пестрым дятлом// *Бюлл. МОИП*, нов. сер., отд. биол. 46, 5: 292-298.
- Поспелов С.М. 1956. К вопросу о хозяйственном значении дятлов в лесах Ленинградской области// *Зоол. журн.* 35, 4: 600-605.
- Резанов А.Г. 1990. Кормовое поведение и некоторые аспекты экологии большого пестрого дятла// *Экология животных лесной зоны*. М.: 85-96.
- Формозов А.Н. 1934. К вопросу о межвидовой конкуренции. Взаимоотношения белки (*Sciurus vulgaris* L.), клестов (*Loxia curvirostra* L.) и большого пестрого дятла (*Dryobates major* L.)// *Докл. АН СССР*, нов. сер. 3, 3: 197-201.
- Формозов А.Н. 1976. *Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания*. М.: 1-309.
- Pynnönen A. 1939. Beiträge zur Kenntnis der Biologie Finnischer Spechte// *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 7, 2: 1-171.



Встреча тростниковой сutory *Paradoxornis heudei* в северной части Приморского края

О.А.Бурковский

Зоологический музей, Дальневосточный государственный университет,
пр. Океанский, 37, Владивосток, 690000, Россия

Поступила в редакцию 28 августа 1996

Одиночная тростниковая сутора *Paradoxornis heudei* встречена 13 июня 1996 вблизи г. Лучегорска. Ее удалось сфотографировать. Это первая летняя встреча тростниковой сutory в 180 км севернее основного и пока единственного известного места обитания данного вида в Приморье – на оз Ханка.

Птица кормилась на прошлогоднем тростнике около золоотвалов Приморской ГРЭС. Местность представляет собой частично залитые водой золоотвалы, поросшие тростником и кустами ивы. Рядом расположено водохранилище, куда впадает р. Контровод. Тростниковые заросли занимают площадь в 30-35 га. В целом данное место вполне подходит для обитания тростниковой сutory.



Кормовая ассоциация серебристых *Larus argentatus* и сизых *L. canus* чаек с дельфинами *Delphinus delphis* *pontica* в Мраморном море

А.Г.Резанов

Кафедра биологии и экологии, Московский государственный открытый
педагогический университет, ул. Верхняя Радищевская, 16/18, Москва, 119004, Россия

Поступила в редакцию 14 октября 1996

4 июня 1996 в 17 ч 15 мин по местному времени в створе пролива Босфор со стороны Мраморного моря (Турция) я наблюдал с борта прогулочного теплохода кормовую ассоциацию 20-30 серебристых *Larus argentatus* и сизых *L. canus* чаек с двумя дельфинами-белобочками *Delphinus delphis pontica*, идущими из моря в пролив. Погода стояла солнечная, тихая, но при входе в Босфор наблюдалось

небольшое волнение. Кормящиеся белобочки периодически выныривали на поверхность, иногда полностью выходя из воды. Удалось наблюдать восемь выныриваний этих китов.

При появлении дельфинов на поверхности (за несколько секунд до этого птицы могли видеть их с воздуха) чайки тут же пикировали в воду рядом с ними, поднимая каскады брызг. Те из них, кому не досталась рыбешка, с криками гонялись за более удачливыми.

Известно, что белобочки кормятся мелкими стайными пелагическими рыбами: хамсой *Engraulis encrasicolus*, килькой *Sprattus sprattus* и др. Для дельфинов характерна короткая дыхательная пауза — 0.5-1.0, редко 1.5-3.0 мин (Арсеньев 1976). Выход, практически одновременный, дельфинов на поверхность, по-видимому, сопровождался поднятием некоторых рыб (возможно, в том числе и покалеченных дельфинами) к поверхности, что и привлекало сюда чаек. Шумное ныряние этих птиц, вероятно, вынуждало рыб снова уходить вглубь. За ними уходили под воду дельфины.

В данном случае было налицо коллективное обнаружение чайками добычи. Однако само добывание рыбы едва ли можно считать кооперативным, поскольку здесь уже каждая особь выступала сама за себя. Подобные стихийные объединения кормящихся чаек известны, например, для *Larus atricilla* (Hatch 1975) и *L. ridibundus* (Резанов 1994). Кормовые ассоциации морских птиц с крупными водными животными (китообразными, ластоногими, акулами и др.) известны для самых разных частей Мирового океана. Не рассматривая случаи привлечения птиц эктопаразитами китообразных, можно выделить два основных типа подобных ассоциаций. Во-первых, ассоциации, основанные на комменсальных отношениях. Птиц могут привлекать остатки трапез водных животных (Судиловская 1951; Martin 1986; Ridoux 1987), использование их движения для визуализации добычи (Судиловская 1951; Bruce 1952; Angles 1966; Harrison 1979; Bayer 1983; Зименко 1986). Во-вторых, ассоциации могут основываться на клептопаразитических отношениях (Cowan 1968; Бойко и др. 1970). Наблюдавшуюся нами ассоциацию можно расценить как комменсальную со стороны чаек.

Литература

- Арсеньев В.А. 1976. Дельфин-белобочка// *Млекопитающие Советского Союза*. М., 2, 3: 455-472.
- Бойко Н.С., Коханов В.Д., Татаринкова И.П. 1970. О способах добывания корма большими морскими и серебристыми чайками на Мурмане и в Канда-лакшском заливе// *Тр. Кандалакшского заповедника* 8: 120-148.
- Зименко А.В. 1986. Сопряженность кормовой активности кайры и калана// *Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 239-240.

- Резанов А.Г. 1994. Кормовое поведение озерной чайки на Теряевских прудах// *Современная орнитология* 1992: 149-155.
- Судиловская А.М. 1951. Отряд трубконосые, или буреветники// *Птицы Советского Союза*. М., 2: 287-340.
- Angles R. 1966. Feeding association of sea birds with Basking Sharks// *Brit. Birds* 59, 10: 433-434.
- Bayer R.D. 1983. Birds associated with California Sea Lions at Yaquina estuary, Oregon// *Murrelet* 64, 2: 48-51.
- Bruce A.J. 1952. Gannets associating with Basking Sharks and making shallow dives// *Brit. Birds* 45, 11: 420-421.
- Cowan P.J. 1968. Feeding relationship between Mullet and Herring Gulls// *Brit. Birds* 61, 1: 31.
- Harrison C.S. 1979. The association of marine birds and feeding Gray Whales// *Condor* 81, 1: 93-95.
- Hatch J.J. 1975. Piracy by laughing gulls *Larus atricilla*: an example of the selfish group// *Ibis* 117, 3: 357-365.
- Martin A.R. 1986. Feeding association between dolphins and searwaters around the Azores Islands// *Can. J. Zool.* 64: 1372-1374.
- Ridoux V. 1987. Feeding association between seabirds and Killer Whales, *Orcinus orca*, around subantarctic Crozet Islands// *Can. J. Zool.* 65: 2113-2115.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 1996, экспресс-выпуск 1: 8-12

К вопросу о формировании территориальных связей у некоторых видов камышевок

В.А.Федоров

Биологическая станция "Рыбачий", Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Тезисы доклада на тематическом симпозиуме петербургских орнитологов "Петергофские встречи" по проблеме "Территориальное поведение птиц", 3 марта 1994

Территориальное поведение трех видов камышевок – болотной *Acrocephalus palustris*, дроздовидной *A. arundinaceus* и тростниковой *A. scirpaceus* изучали в 1979-1981 и 1990-1991 гг. на южном берегу Финского залива и в 1985-1989 гг. на юго-западе Псковской обл. На контрольных участках площадью от 1.5 до 100 га проводили отлов, индивидуальное мечение особей и детальные наблюдения за ними. Всего окольцевали 1046 взрослых камышевок и 1724 птенцов и молодых птиц трех видов. В последующие после кольцевания годы удалось повторно наблюдать 97 меченых птиц. Судьба некоторых особей прослежена на протяжении нескольких лет.

Результаты нашего многолетнего исследования можно суммировать в следующих положениях.

1. У всех трех видов доля взрослых птиц, вернувшихся на место прошлогоднего размножения, значительно превышала долю особей, вернувшихся на место своего рождения. При этом под возвращением на место предыдущего размножения или рождения понимается возвращение на прошлогодний участок обитания или участок обитания родителей (Бардин 1977).

2. Не все выжившие взрослые птицы возвращаются на место размножения прошлого года.

3. Верность взрослой птицы месту гнездования связана с успешностью размножения.

4. Характер формирования локальных поселений у разных видов камышевок различен. У дроздовидной и тростниковой камышевок "основателями" поселений являются старые, как правило, уже размножавшиеся на данном участке особи, прилетающие первыми и привлекающие других особей. У болотной камышевки поселения каждый год формируются практически заново.

Полученные автором результаты и анализ литературных данных позволяют выдвинуть ряд предположений и гипотез о путях и процессах формирования местного населения у птиц. Можно надеяться, что они справедливы не только по отношению к камышевкам, но и к целому ряду других перелетных воробьиных.

Принято считать, что взрослые птицы верны месту первого гнездования. Вместе с тем, накапливаются факты, свидетельствующие об обратном (например: Berndt, Sternberg 1968; Dowsett-Lemaire 1979 и др.). Попытаемся понять механизмы "невозвращаемости" на место предыдущего гнездования у особей, выживших к началу репродуктивного периода.

Наши данные указывают на зависимость возвращаемости взрослых особей на место гнездования от успешности размножения в предыдущем сезоне. Наиболее четко это выражено у дроздовидной камышевки. После успешного размножения на свой участок обитания на следующий год возвратились 21 самец из 37 и 11 самок из 42. Из "неудачников" на прежний участок размножения вернулись только 5 самцов из 15 и 1 самка из 22.

Для дроздовидной камышевки характерно повторение размножения после первой неудачной попытки. После второй неудачи птицы, как правило, исчезали с контролируемой территории. Обычно разорение повторного гнезда происходило в середине июля. С этого же времени на контрольном участке начинали отлавливаться неокрепшие взрослые камышевки. По-видимому, исчерпав свои репродуктивные возможности, они после гибели кладки или выводка

откочевывали со своих участков обитания (Федоров 1988). Некоторые из этих появившихся в июле особей гнездились в следующем году на контрольном участке.

Таким образом, большинство дроздовидных камышевок после неудачного размножения, исчерпав свой репродуктивный потенциал, предпринимает перемещения, уходя со своих участков обитания (эту форму подвижности будем называть **перемещением после неудачного размножения**). По-видимому, птицы возвращаются следующей весной на то место, откуда они начали осеннюю миграцию. Для успешно гнездившихся особей это будет место предыдущего размножения, для "неудачников" – место, куда они попали в результате перемещений после неудачного размножения. Часть птиц, вероятно, не предпринимает таких перемещений и возвращается весной на место прошлогоднего размножения. По нашему мнению, верность месту размножения обусловлена не самой успешностью гнездования, а наличием или отсутствием перемещений после неудачного размножения.

Другим механизмом "невозвращаемости" взрослых птиц является **спэйсинг**. Предложивший этот термин Р.Джонстон (Johnston 1961) определил его как смену мест гнездования взрослых птиц под воздействием внешних обстоятельств, главным образом территориальных взаимоотношений особей в популяции. По схеме Р.Берндта и Г.Штернберга, спэйсинг имеет место в том случае, если птица возвращается на прежний участок обитания и бывает вынуждена покинуть его. Несколько примеров спэйсинга описано у болотных камышевок в Бельгии (Dowsett-Lemaire 1979). Нами также получены данные, свидетельствующие о существовании такой формы поведения у рассматриваемых камышевок.

По нашим данным, можно предполагать существование еще одного механизма "дисмиграции", отличающегося от классической схемы спэйсинга. Возвращающаяся весной на место гнездования птица может встретить полового партнера на завершающих этапах миграционного пути и при благоприятных условиях начать размножаться с ним, не долетев до места, куда она "стремилась". Предлагаем называть такой вариант **интерсептингом** (от английского intercept — перехватывать, преграждать путь). Существуют данные, косвенно подтверждающие существование такого поведения. Например, три самки дроздовидной камышевки, окольцованные на участке исследования, на следующий год появились там только во второй половине сезона размножения. По крайней мере две из них, судя по состоянию наседных пятен, уже пытались размножаться. Возможно, эти особи, встретив хорошо поющих самцов в подходящих станциях на пути к месту своего прошлогоднего размножения, приступили к

гнездованию. Затем после неудачи они совершили спэйсинг, который у птиц, сменивших место размножения, часто направлен в знакомый район (Berndt, Sternberg 1968). У поздно прилетающих видов, у которых разница в сроках прибытия самцов и самок невелика (например, у болотной камышевки), такая форма поведения может наблюдаться, по-видимому, и у самцов. В.Г.Высоцкий (1994) описывает случай смены места гнездования у самки *Ficedula hypoleuca*, который вполне можно объяснить интерсептингом.

Вопрос о выборе птицами места первого размножения еще более сложен. В схеме "дисмиграции" Р.Берндта и Г.Штернберга не учитывается влияние на этот процесс послегнездовых перемещений. Направленность этих перемещений может совпадать с направлением осенней миграции. Хорошим примером является камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus* на Северо-Западе России. Однако чаще послегнездовые перемещения направлены в разные стороны, хотя при этом возможно преобладание какого-либо одного направления (**ювенильная дисперсия**). Наличие дисперсии (dispersal) существенно влияет на процесс формирования у молодых птиц связей с местом будущего размножения (Kluijver 1935; Lohrl 1959; Berndt, Winkel 1979, 1980; Dowsett-Lemaire 1979; Соколов 1982, 1991).

Однако, ювенильная дисперсия – не единственный механизм, обеспечивающий распределение (dispersion) первогодков на местах гнездования. По-видимому, часть молодых особей заканчивает весеннюю миграцию не там, откуда началась осенняя миграция. Такую форму поведения у перелетных птиц можно назвать **весенней дисперсией**. Вероятно, весенняя дисперсия проявляется независимо от того, совершила особь ювенильную дисперсию или нет.

Вполне возможно, что процесс дисперсии, обусловленный внутренним стремлением к расселению, свойственен лишь молодым птицам, как считал Р.Джонстон (Johnston 1961). Смена мест гнездования у взрослых особей, вероятно, происходит под воздействием различных внешних факторов. У впервые приступающих к размножению особей также может происходить спэйсинг, несколько отличающийся своим механизмом от спэйсинга взрослых птиц. Он представляет собой перемещения птицы в поисках полового партнера и места гнездования в районе, где завершилась ее весенняя миграция.

Следует подчеркнуть взаимную зависимость территориального и репродуктивного поведения птиц. Для видов, у которых пары образуются каждую весну заново, можно выделить два способа встречи с половым партнером: поиск и ожидание. Преобладание того или иного способа поиска партнера существенно влияет на выбор птицей места размножения. С этим связана большая верность местам гнездования у самцов, а также их численное преобладание над сам-

ками у многих видов воробьиных, отмеченное В.А.Паевским (1993). По этому признаку могут различаться разные виды (например, болотная камышевка с одной стороны и тростниковая и дроздовидная камышевки – с другой), а также первогодки и старые птицы. На способ формирования пары существенно влияет и положение района гнездования в ареале вида.

Распределение особей в пространстве (dispersion) является результатом взаимодействий сложных и разнообразных процессов. Большую практическую сложность представляет задача разделения результатов действия различных механизмов территориального поведения. При изучении территориальных связей птиц необходимо сочетать массовое кольцевание с тщательным прослеживанием судеб отдельных индивидуально маркированных особей и составлением их биографий. Камышевки *Acrocephalus* – очень удобный модельный объект для исследования территориального поведения перелетных птиц. Особенно перспективны в этом отношении дроздовидная и тростниковая камышевки, тесно связанных в своем распространении с зарослями тростника.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 1996, экспресс-выпуск 1: 12-15

Территориальное поведение дрозда-белобровика *Turdus iliacus* в репродуктивный период

В.И.Головань

Лаборатория зоологии позвоночных, Биологический институт,
Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург, 198904, Россия

Тезисы доклада на тематическом симпозиуме петербургских орнитологов "Петергофские встречи" по проблеме "Территориальное поведение птиц", 3 марта 1994

Изучение территориального поведения дрозда-белобровика *Turdus iliacus* в Себежском р-не Псковской обл. начато в 1984 г. На обособленном участке лиственного леса площадью 1 км², расположенном на юго-восточном берегу оз. Осыно, ежегодно с середины апреля до конца сентября проводится систематический отлов, кольцевание и индивидуальное мечение взрослых птиц, поиск гнезд и кольцевание птенцов, подробные наблюдения за ходом размножения и поведением особей. Всего помечено 188 самцов, 172 самки и 884 птенца. В последующие после кольцевания годы на постоянно контролируемом участке повторно встречены 44 самца, 25 самок и 26 особей, окольцованных в птенцовом возрасте. Помимо того, на территории исследова-

ния гнездились 5 белобровиков из 175, помеченных во время послегнездовых перемещений.

В пределах исследуемого участка леса белобровики имели возможность переселяться по оси север-юг на 2.5 км, по оси запад-восток – 0.6 км. С учетом окрестностей, где периодически также осуществлялись наблюдения, переместившиеся птицы могли быть обнаружены на расстоянии до 3.5 км.

Во вторичных ольхово-березовых лесах с хорошо развитым подлеском из черемухи плотность населения белобровика составляла в разные годы от 36 до 55 пар/км². Наиболее высокой плотность этого вида была в 1988 г.

В зависимости от сроков наступления весны пролет белобровиков начинается в конце марта – первой декаде апреля. Среди передовых особей, появляющихся в гнездовых станциях, встречаются помеченные в предыдущие годы. При благоприятных погодных условиях распределение по гнездовым станциям происходит сразу по прилету. В случае внезапных продолжительных похолоданий (в 1986 и 1988 гг.) дрозды покидают гнездовые участки и откочевывают из мест своего постоянного обитания. По мере потепления они вновь возвращаются сюда.

В течение одного гнездового сезона, независимо от успешности размножения, пары держались в пределах выбранных ими с весны территорий. При нормальном втором или повторном гнездовании вторые гнезда, как правило, располагались на небольшом удалении от мест расположения первых. Даже в случае гибели кладки или выводка птицы начинали строить новое гнездо обычно в пределах 10–30 м от разоренного. Так, у одной из пар последний птенец был похищен 16 июня в 19 ч, а уже 22 июня в гнезде, построенном на расстоянии 27 м от прежнего, началась откладка яиц. Расстояние между гнездами одной пары в течение сезона в большинстве случаев не превышало 50 м; максимальная дистанция составила 130 м (см. таблицу).

Особи, гнездящиеся на территории исследования в течение ряда лет, как правило, придерживаются однажды выбранного гнездового участка. Для самцов характерна более высокая привязанность как к району предыдущего размножения, так и к выбранному гнездовому участку. Самки, возвращающиеся весной в район прошлогоднего размножения, могут перемещаться на большие расстояния.

В тех случаях, когда самки поселялись на своих прежних гнездовых участках, наблюдалось сохранение пар на протяжении ряда лет. Из 19 случаев возвращения на следующий год обоих партнеров в 7 случаях пара сохранялась в течение 2 лет, в 2 случаях – 3 лет. В од-

**Распределение расстояний
между гнездами одной пары белобровиков в течение одного сезона
и гнездами одной особи в разные сезоны**

Дистанция, м	Одна пара в течение сезона	Одна особь в разные сезоны
< 50	524	47
50-100	87	24
100-150	14	10
150-200	–	1
200-250	–	2
250-300	–	2
300-350	–	–
350-400	–	1

ном случае пара сохранялась на протяжении 5 лет. По всей видимости, сохранение связи между партнерами в течение нескольких лет обусловлено привязанностью особей к однажды выбранному гнездовому участку.

Местные по происхождению (автохтонные) особи, вернувшись на следующую весну в район рождения, при первом гнездовании обосновывались, за редким исключением, за пределами гнездового участка родителей. Лишь 3 особи загнездились рядом с местом, где появились на свет – в 30, 50 и 100 м. Остальные птицы, которых удалось обнаружить на следующий после их рождения год, гнездились на следующих расстояниях от места рождения (км): в северном направлении – 0.3, 0.5, 0.7 и 1.4; в северо-восточном – 0.6, 1.4 и 1.8; в восточном – 0.25, 2.1 и 2.4; в юго-восточном – 1.2; в южном – 0.6, 0.9 и 1.0; в юго-западном – 0.2, 0.6, 0.7 и 1.1; в западном – 1.1 и 1.3; в северо-западном – 0.35, 0.4 и 0.7.

Таким образом, наши данные показывают, что белобровики, возвращающиеся в район рождения или предыдущего размножения, стремятся занять ранее выбранные ими гнездовые участки или поселяются на незначительном удалении от них. Наибольшую привязанность к однажды занятому гнездовому участку проявляют самцы. Меньшая степень территориального постоянства самок может быть обусловлена более поздними сроками их прилета (за это время их участок может быть занят другой особью), либо большей привлекательностью другого полового партнера. Незначительность изменений в территориальном размещении гнезд в течение сезона, даже в случае разорения кладок и гибели выводков, свидетельствует о высокой привязанности белобровиков к своему гнездовому участку.

Характерно, что даже при гибели одного из партнеров оставшийся в живых не покидал свой участок. Такое поведение, по-видимому, проявляется при большой плотности населения, когда не вызывает проблем быстрая замена партнера. В районах с низкой плотностью населения белобровики бывают вынуждены переселяться на значительно большие расстояния.

В течение восьми лет наших наблюдений за индивидуально мечеными особями пространственное размещение их гнездовых участков на территории исследования оставалось неизменным, хотя население белобровиков ежегодно обновлялось на 60-70%. Это свидетельствует о том, что распределение гнездовых участков особей обусловлено как привлекательностью определенных микростаций, так и консервативностью границ участков у возвращающихся на прежнее место гнездования птиц.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал, 1996, экспресс-выпуск 1: 15-21

Параметр Q вместо процента возврата

А.В. БАРДИН

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

Поступила в редакцию 21 декабря 1994

К настоящему времени предложен целый ряд методов оценки численности и сохраняемости птиц по данным кольцевания и повторного отлова (см. обзоры: Cormack 1979; Nichols et al. 1981; Pollock 1981; Seber 1982; Pollock et al. 1990 и др.). Однако для их применения нужны материалы многолетних исследований, выполненных по заранее продуманной и адаптированной к изучаемому виду программе. Это, в свою очередь, требует больших затрат средств и времени, что не всегда возможно на практике.

Например, несмотря на почти 40-летнее массовое кольцевание воробьиных птиц на Куршской косе, только для одного вида — *Fringilla coelebs* — удалось собрать материал, более или менее удовлетворяющий условиям применения стохастических моделей мечения и повторного отлова (Бардин 1990). Для остальных же видов отлов большими рыбацкими ловушками оказался неэффективным способом контроля местных популяций. Вероятность отлова особей в течение сезона сильно варьировала между годами и видами и для

большинства воробьиных была значительно ниже 10%. Так, для *Sylvia curruca* она изменялась от 1.1 до 6.2% и в среднем составила 2.6% (Паевский 1992). Столь низкая эффективность контроля населения птиц с помощью отлова рыбачинскими ловушками оказалась весьма неожиданной. До сих пор на Биостанции ЗИН РАН было принято считать, что с помощью больших ловушек удастся поймать 25-30% вернувшихся особей, а "уловистость" ловушек примерно одинакова для разных видов птиц (Соколов 1991).

Отсюда понятно скептическое отношение В.А.Паевского (1985, 1992) к современным методам оценки популяционных параметров: эти методы хорошо "работают" при вероятностях отлова более 50% и становятся практически неприменимыми, если вероятность отлова меньше 10%.

В то же время, если демографические исследования проводить специально, осуществлять направленный поиск окольцованных птиц и применять адекватные экологии и поведению конкретных видов способы контроля, можно значительно повысить эффективность работы. Хороший пример – исследования *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе (Высоцкий и др. 1988), *Parus cristatus* и *P. montanus* в Псковской обл. (Бардин 1988). При вероятностях отлова более 50% качественный материал может быть получен на сотнях и даже десятках окольцованных особей. Если же у исследователя мало шансов повторно встретить меченую особь, недостаточно пометить и десятки тысяч птиц.

Во многих случаях, однако, оценка демографических параметров не является основной целью исследования, и материал собирается попутно при проведении других работ. Собранные таким образом сведения об окольцованных птицах, особенно по малоизученным видам и в неисследованных регионах, также представляют известный интерес, и их часто включают в публикации.

К сожалению, в нашей стране до сих пор сохраняется давно изжитая традиция представлять количественные данные о сохраняемости (возвращаемости) птиц в виде т.н. "процента возврата". Этот показатель отражает главным образом усердие исследователя и поэтому малоинформативен. Попытки улучшить этот показатель путем введения разного рода поправок (например: Соколов 1991) нельзя признать удачными. Этот вопрос уже обсуждался (Бардин 1990, 1993). Следует упомянуть также и об одной очень распространенной ошибке при вычислении доли возврата. Эта величина, по определению, есть отношение количества особей, повторно пойманных на следующий после кольцевания год, к количеству окольцованных. Однако очень часто при ее вычислении в числителе ставят количество окольцованных особей, которые были повторно обнаружены на

территории исследования в течение всех последующих после кольцевания лет, пока велись наблюдения. Это ведет к смещению оценки, особенно заметному, когда вероятность отлова мала, а сохраняемость особей велика (Бардин 1993).

Не вызывает сомнений, что использование "процента возврата" в качестве оценки сохраняемости (возвращаемости) абсолютно некорректно. На это уже давно указывали многие авторы (Там же). Данный параметр желательно оценивать с помощью современных стохастических моделей. Однако далеко не всегда и везде возможно проведение детальных популяционных исследований. Поэтому полезно иметь метод, позволяющий сделать хотя бы грубую, прикидочную оценку сохраняемости особей в популяциях по данным мечения и повторного контроля, собранным в привычных для отечественных зоологов условиях работы.

Цель данной статьи – привлечь внимание орнитологов к другому простому, но более корректному способу оценки сохраняемости с помощью метода Q (Бардин 1990).

Перед тем, как приступить к его изложению, надо специально подчеркнуть, что при работе на ограниченных территориях в принципе невозможно разделить смертность и эмиграцию. Нам остается только гадать относительно судеб без вести пропавших особей. Поэтому мы можем оценить лишь количество тех птиц, которые не погибли в течение года и при этом остались жить на изучаемой территории. Эту величину мы называем *сохраняемостью* (Бардин 1988, 1990, 1993; Высоцкий и др. 1988), а В.К.Рябицев (1993) – *показателем возврата*. Кстати заметить, что В.А.Паевский (1992) весьма решительно выступает против введения специального понятия сохраняемости. Он по-прежнему считает, что в рамках работы по мечению и повторному отлову птиц на ограниченных территориях все же возможна непосредственная оценка выживаемости. Правда, с недавнего времени В.А.Паевский признает, что для этого сначала нужно занять четкую позицию по отношению к возвращаемости выживших взрослых птиц на участок исследования – необходимо допустить, что эта величина всегда составляет 100% (Паевский 1992, с. 82). При этом автор цитируемой статьи полностью игнорирует результаты исследований своего коллеги Л.В.Соколова, чьи взгляды он на словах разделяет и защищает. Согласно этим результатам, полученным на том же материале, на место гнездования возвращается не 100, а лишь 80.0% выживших взрослых *S. curruca* (Соколов 1991, с. 19).

Сохраняемость измеряют различными методами, основанными на разных допущениях. Естественно, что эти оценки могут различаться. Поэтому полезно применять к ним разные обозначения. В частности, показатель, получаемый рассматриваемым ниже методом, бу-

дем обозначать через Q . По определению, $Q = SF$, где S – выживаемость, F – верность особей обследуемой нами территории. Кроме того, обозначим через P вероятность отлова (встречи) меченой особи, N – количество особей, окольцованных в год i , n_k – ожидаемое количество особей из числа N , повторно встреченных в год $(i + k)$.

Как и в случае использования "процента возврата", составных демографических таблиц и их видоизменений, рассматриваемый метод основан на серьезном допущении: P и Q константны на протяжении периода исследований. Еще одно важное допущение (на котором также основаны и все современные стохастические модели мечения и повторного отлова) – эмиграция и иммиграция особей в популяции необратимы. В ситуациях, когда особи в одни годы могут покидать исследуемую территорию, а в другие возвращаться обратно, оценка сохраняемости будет искажаться в сторону завышения.

В рамках принятых допущений справедливо, что если в год i мы окольцевали N особей, то ожидаемое количество сохранившихся на изучаемой территории меченых птиц на следующий год составит NQ , а количество повторно пойманных (или иным способом зарегистрированных) – NQP . На второй после кольцевания год на данной территории останется NQ^2 меченых особей. Из них ожидаемое количество пойманных составит NQ^2P . При этом NQ^2P^2 особей повторно пойманы как в первый, так и второй годы, а $NQ^2P(1 - P)$ – только во второй. Через k лет после кольцевания на изучаемой территории останется NQ^k окольцованных в год i особей, а отловить удастся NQ^kP , из них $NQ^kP(1 - P)^{k-1}$ будут пойманы впервые.

Если исходить из предположения о константности Q и P , то Q можно оценить по отношению n_2 к n_1 :

$$\frac{n_2}{n_1} = \frac{NQ^2P}{NQ^1P} = Q.$$

При небольшом материале и малой вероятности отлова (встречи) меченых птиц может случайно оказаться, что $n_2 > n_1$. Тогда оценка будет превышать 100%, что биологически бессмысленно. Это может произойти и в случае, если во второй после кольцевания год поиск окольцованных птиц велся более тщательно, чем в первый, а также в случае, если в популяции процесс эмиграции-иммиграции обратим. В последней ситуации методы оценки численности и сохраняемости с помощью мечения и повторного отлова вообще неприменимы, а понятие сохраняемости теряет смысл. В первых двух ситуациях, если нет возможности продолжить работу и дополнить материал, можно попробовать дать прикидочную оценку Q следующим вариантом метода:

$$Q = \sqrt{\frac{n_3}{n_1}}.$$

Если работа ведется в течение многих лет, то для оценки усредненного значения Q можно использовать уравнение:

$$\frac{n_2 + n_3 + \dots + n_k}{n_1 + n_2 + \dots + n_{k-1}} = \frac{NQ^2P + NQ^3P + \dots + NQ^kP}{NQ^1P + NQ^2P + \dots + NQ^{k-1}P} = \frac{NQ^2P(1 + Q + \dots + Q^{k-2})}{NQ^1P(1 + Q + \dots + Q^{k-2})} = Q.$$

При этом в анализ включаются особи, окольцованные не позже, чем за k лет до окончания работы на данной территории. В случае, например, если особь повторно зарегистрирована в годы $(i + 1)$ и $(i + 3)$, ее нельзя включать в число птиц, зарегистрированных в год $(i + 2)$, хотя она, по всей видимости, и тогда присутствовала на участке исследования.

Поскольку данный метод исходит из константности Q и P , вполне допустимо объединение выборок птиц, окольцованных в разные годы.

В качестве примера приведем расчеты Q по материалам кольцевания *Fringilla coelebs* на Куршской косе в 1957-1985 гг. (из: Бардин 1990). В эти годы помечено 3179 взрослых особей, ранее уже отмечавшихся и окольцованных на исследуемой территории площадью 300 га. До 1979 г. помечены 2294 особи. Из них в год $(i + 1)$ повторно поймано 268 птиц, $(i + 2)$ – 143, $(i + 3)$ – 91, $(i + 4)$ – 43, $(i + 5)$ – 16, $(i + 6)$ – 8. Средняя оценка сохраняемости с помощью стохастической модели Джолли-Себера (Jolly 1965, 1982; Seber 1965, 1982) составила 0.53 (Бардин 1990). Попробуем оценить Q описанными выше вариантами метода:

$$1) Q = \frac{n_2}{n_1} = \frac{143}{268} = 0.534;$$

$$2) Q = \sqrt{\frac{n_3}{n_1}} = \sqrt{\frac{91}{268}} = 0.583;$$

$$3) Q = \frac{n_2 + n_3 + n_4 + n_5 + n_6}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4 + n_5} = \frac{143 + 91 + 43 + 16 + 8}{268 + 143 + 91 + 43 + 16} = \frac{301}{561} = 0.537.$$

Вопроса о стандартном отклонении точечной оценки параметра Q и построении его доверительного интервала мы намерено не касаемся, поскольку столь грубый метод имеет смысл использовать лишь для выборок, не удовлетворяющих условиям применения стохастических моделей мечения и повторного отлова. Для сравнения одно-

родности частот $n_1, n_2, \dots, n_k$ в разных выборках можно использовать критерий хи-квадрат или G-критерий. Однако, различия между частотами в такой таблице не однозначно свидетельствуют о различиях именно в сохраняемости; они могут быть обусловлены другими причинами. Следует добавить, что приводимые в некоторых публикациях стандартные ошибки процента возврата имеют лишь декоративное значение.

Представление первичного материала удобно делать в форме т.н. таблицы Лесли (для примера см. таблицу).

Пример составления таблицы Лесли.

Данные мечения и повторного отлова *Parus major*
в дер. Малая Пачковка (Псковская обл.) в зимний период

Годы предыдущей регистрации меченых особей	Годы кольцевания и контроля					
	1972	1973	1974	1975	1976	1977
1972	—	5	3	—	—	1
1973	—	—	18	8	2	—
1974	—	—	—	36	11	1
1975	—	—	—	—	23	9
1976	—	—	—	—	—	19
Общее число пойманных	20	63	147	86	107	82
Число повторных поимок	0	5	36	44	36	30
Число впервые помеченых	20	58	71	42	29	52

По данным из таблицы вычислим Q по первому уравнению:

$$Q = \frac{n_2}{n_1} = \frac{3 + 8 + 11 + 9}{5 + 18 + 36 + 23} = \frac{31}{82} = 0.38.$$

Метод Q выгодно отличается от метода вычисления процента возврата также тем, что в расчеты не включается общее количество окольцованных птиц N . Число N часто дезориентирует орнитолога, т.к. создает впечатление, что сколь угодно высокую “точность” можно получить, просто увеличивая количество окольцованных птиц. Это позволяет не особенно утруждать себя тщательными поисками ранее помеченых. Между тем очевидно, что материалом для оценки сохраняемости является количество повторных отловов или встреч индивидуально меченых особей. Общее количество окольцованных птиц важно лишь постольку, поскольку увеличивает количество особей, регистрируемых повторно. Поэтому основные усилия

желательно направлять на обеспечение максимальной вероятности контроля уже маркированных птиц. Это достигается как усилением интенсивности направленного поиска на участке исследования, так и увеличением площади обследуемой территории.

В заключение следует подчеркнуть, что сохраняемость есть демографический параметр совокупности особей, определенным образом распределенных в пространстве. Поэтому величину сохраняемости (возвращаемости) следует приводить только с указанием величины контролируемой территории. Размеры изучаемого участка нужно выбирать, учитывая размеры участков обитания особей исследуемого вида. Желательно, чтобы площадь исследуемого участка более, чем в 100 раз превосходила среднюю площадь участков обитания птиц в данной местности.

Литература

- Бардин А.В. 1988. Оценка выживаемости пухляков и хохлатых синиц с помощью стохастических моделей мечения и повторного отлова// *Тез. докл. XII Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 11-13.
- Бардин А.В. 1990. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе// *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 210: 18-34.
- Бардин А.В. 1993. Филопатрия, дисперсия и процент возврата// *Рус. орнитол. журн.* 2: 109-118.
- Высоцкий В.Г., Бардин А.В., Соколов Л.В. 1988. Сохраняемость взрослых особей мухоловки-пеструшки на Куршской косе// *Тез. докл. XII Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 48-49.
- Паевский В.А. 1985. *Демография птиц*. Л.: 1-285.
- Паевский В.А. 1992. Популяционные параметры славки-завирушки (*Sylvia curruca*) и вопросы оценки выживаемости мелких птиц// *Тр. Зоол. ин-та РАН* 247: 73-83.
- Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
- Соколов Л.В. 1991. *Филопатрия и дисперсия птиц*. Л.: 1-233.
- Cormack R.M. 1979. Models for capture-recapture// *Sampling biological populations*. Burtonsville: 217-255.
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model// *Biometrika* 52, 1/2: 225-247.
- Jolly G.M. 1982. Mark-recapture models with parameters constant in time// *Biometrics* 38, 2: 301-321.
- Nichols J.D., Noon B.R., Stokes S.L., Hines J.E. 1981. Remarks on use of mark-recapture methodology in estimating avian population size// *Studies in Avian Biology* 6: 121-136.
- Pollock K.H. 1981. Capture-recapture models: a review of current methods, assumptions and experimental design// *Studies in Avian Biology* 6: 426-435.
- Pollock K.H., Nickols J.D., Brownie C., Hines J.E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments// *Wildlife Monogr.* 107: 1-97.
- Seber G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census// *Biometrika* 52, 1/2: 249-259.
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Second ed. New York: 1-654.

Содержание последнего выпуска Русского орнитологического журнала

1996 Том 5 Выпуск 1/2

- 3-10** Успешность размножения серой вороны *Corvus cornix* на юго-востоке Западной Сибири. А.С.РОДИМЦЕВ.
Reproductive success of the hooded crow *Corvus cornix* in the South-East of West Siberia. A.S.RODIMTSEV.
- 11-33** Экология болотной *Acrocephalus palustris* и садовой *A. dumetorum* камышевок на юго-западе Псковской области. В.А.ФЕДОРОВ.
Ecology of the marsh warbler *Acrocephalus palustris* and Blyth's reed warbler *A. dumetorum* in south-western part of the Pskov Region. V.A.FEDOROV.
- 35-40** Заметки о птицах кокчетавских лесов (Северный Казахстан). А.Ф.КОВШАРЬ.
The letters about birds of Kokshetau Province forests (North Kazakhstan). A.F.KOVSHAR.
- 41-46** Восточный болотный лушь *Circus aeruginosus spilonotus* в дельте реки Селенги. И.В.ФЕФЕЛОВ.
The eastern marsh harrier *Circus aeruginosus spilonotus* in the Selenga River delta. I.V.FEFELOV
- 47-52** Поведенческая реакция певчего зуйка *Charadrius melodus* на присутствие потенциальных хищников и эксперименты с искусственными гнездами.
Ю.В.ЖАРИКОВ, С.БОНДРАП-НИЛЬСЕН.
Behavioural response of piping plovers *Charadrius melodus* to potential predators and experiments with artificial nests.
Yu.V.ZHARIKOV, S.BONDRUP-NIELSEN.
- 53-63** Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность.
А.Г.РЕЗАНОВ.
Foraging behaviour of birds as a multivariants sequence: changeability and stereotype. A.G.REZANOV.