

А. И. Кошелев



ЛЫСУХА
В
Западной
Сибири

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А.И. КОШЕЛЕВ

ЛЫСУХА
В ЗАПАДНОЙ
СИБИРИ

(экология, поведение и хозяйственное значение)

Ответственный редактор
д-р биол. наук Ю.С. РАВКИН



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск • 1984

Кошелев А.И. Лысуха в Западной Сибири (экология, поведение и хозяйственное значение). - Новосибирск: Наука, 1984.

В монографии на основе большого фактического материала рассматриваются различные аспекты экологии лысухи *Fulica atra* L., одного из массовых видов охотничьих водоплавающих птиц: распространение, размещение, сезонный цикл, особенности размножения, линьки и питания. Особое внимание уделяется количественной характеристике внутри- и межвидовых отношений, процессу образования массовых скоплений различного типа. Показана динамика возрастной, половой и пространственно-этологической структуры популяции, анализируются динамика численности и ее связь с абиотическими факторами, объем добычи и меры, направленные на рациональное использование запасов вида в регионе. Дается сравнительный очерк экологии лысухи в Северной Палеарктике.

Книга рассчитана на зоологов, специалистов охотничьего хозяйства и медицинской орнитологии.

Рецензенты С.С. Фолитарек, Э.Г. Гаврилов

К $\frac{2005000000 - 859}{042(02) - 84}$ 300-84-III

© Издательство "Наука", 1984 г.

Обширные пространства лесостепи и степи Западной Сибири издавна славились обилием и разнообразием водоплавающих птиц /Зверев, 1930; Формозов, 1934; Янушевич, Золотарева, 1947; Исаков, 1964; и др./. В последние годы численность их, особенно гусеобразных, заметно упала вследствие изменений среды обитания и сокращения пригодных для гнездования и зимовок площадей, а также увеличения числа охотников /Исаков, 1964, 1969б/. Поэтому внимание охотников стали привлекать менее популярные в прошлом виды птиц, прежде всего лысуха. Как объект охоты она представляет значительный интерес. Многочисленность, крупные размеры, высокая упитанность, хорошие вкусовые качества мяса, по свойствам близкие к диетическим /Треков, 1965а/, — все это привело к неуклонному и повсеместному росту добычи лысухи. В отдельных районах страны она составляет 20–60% от общей добычи водоплавающих птиц /Мунтяну, 1970; Блум, 1973; Гулай, 1975б; Русанов, 1976; и др./.

В СССР основные запасы лысухи сконцентрированы в дельтах южных рек (Дуная, Днестра, Днепра, Волги, Амударьи), а также в степи и лесостепи Северного Казахстана и Западной Сибири, на озерах — Балхаш, Алакуль, Ханка /Костоглад, 1968; Исаков, 1969б; Бикбулатов, 1972; Ардамацкая, 1976; Русанов, 1976; Кошелев, 1977б; Кривенко, 1978; Воер е.а., 1974; и др./. Западную Сибирь населяют две крупные географические популяции лысухи, имеющие разные пути миграции и места зимовок /Блум, Лицбарский, 1982/, что требует дифференцированного подхода к их изучению и использованию. На водоемах региона в 1973 г. добыто 0,4 млн. особей, в 1974 г. — 0,5 млн., что составило соответственно 9 и 10% от общего числа добытых водоплавающих птиц /Гаврин, Герасимова, 1975/. В значительном числе западно-сибирских лысух добывают на пролетных путях осенью и на зимовках /Исаков, Воробьев, 1940; Исаков, 1969б; Ажимуратов, 1974; Воер е.а., 1974; и др./. Однако конкретных сведений о запасах и объеме добычи нет, кроме указаний о снижении численности лысухи вследствие нерегламентированной охоты /Треков, 1962, 1965б; Исаков, 1964, 1965, 1969а; Абашкин, Бергер, 1965; и др./. Поскольку лысуха — перелетный вид, охрана запасов и рациональное их использование должны строиться на основе национальных и международных программ. С этой целью при Международном бюро

по изучению водоплавающих птиц (МБИВ) в 1977 г. создана "Группа исследований по лысухе".

Лысуха - важный сочлен озерных ценозов, и выяснение биоценотической значимости ее как вида имеет значительный научный и практический интерес, что невозможно без детальных исследований конкретных популяций. Резко выраженный гнездовой территориализм, явление образования массовых скоплений вне сезона размножения, разнобразии и выразительность поведенческих реакций издавна привлекали к ней внимание экологов и этологов /Alley, Boyd, 1947, 1949, 1950; Lord, 1955; Ashmole e.a., 1956; Mac Clelland, 1956; Kornowski, 1957; Wagner, 1962; Fjeldsa, 1977, 1982; и др./

В последнее время весьма актуальной стала проблема предотвращения столкновений самолетов с птицами, в частности с лысухами /Якоби, 1974/, мигрирующими в ночное время. Внимание вирусологов, микробиологов и паразитологов привлекает высокая зараженность лысухи экто- и эндопаразитами, грибами, простейшими и вирусами, выяснение роли этих птиц в переносе арбовирусных инфекций, приводящих к серьезным заболеваниям людей и сельскохозяйственных животных /Дубинин, 1953; Павлов, Сергеева, 1961; Павлов, 1962, 1966; Данилов и др., 1969; Львов, 1974; Шарапов, Кузьмина, 1974; Львов, Ильичев, 1979; и др./.

Экология лысухи достаточно подробно изучена во многих странах: в Англии /Alley, Boyd, 1947, 1949; Gramp, 1947 /, Швейцарии /Bopp, 1955, 1959 /, ФРГ /Honegger, 1955; Kornowski, 1957; Bezzel, 1963, 1967; Muthorst, 1970 /, ГДР /Melde, 1962, 1968 /, Дании /Fjeldsa, 1973, 1977 /, Голландии /Boer e.a., 1974 /, Чехословакии /Lelek, Havlin, 1956; Havlin, 1979; Repa, 1976, 1979a, б/, а также в СССР: Латвии /Блум, 1962a, б, 1970a-в, 1973; Блум, Бауманис, 1966; Блум и др., 1965a, б/, Эстонии и Литве /Мурашка, 1972; Лиллелехт, 1975/, Украине и Молдавии /Синицкий, 1960; Бородулина, 1964; Мунтяну, 1970; Ардамацкая, 1976/, в дельте Волги /Маркузе, 1974; Русанов, 1976/, Амударьи /Ажимуратов, 1970a, б, 1974/, в Казахстане /Долгушин, 1960; Бикбулатов, 1972/, Туве /Налобин, 1977, 1979; Налобин, Федоров, 1978/, на оз. Ханка /Поливанова, 1971/. В Западной Сибири специальных работ, посвященных лысухе, до последнего времени не было. Имеются лишь отрывочные сведения о распределении, размножении и питании в ряде фаунистических сводок /Иоганзен, 1907; Рузский, 1946; Янушевич, Золотарева, 1947; Спангенберг, 1951; Гынгазов, Миловидов, 1977; Johansen, 1961; и др./.

Основными задачами нашей работы были: выяснение распространения, особенностей сезонного размещения, динамики численности, миграций, биологии размножения, особенностей поведения, трофических связей и практического значения лысухи в Западной Сибири. Большая часть исследований (с 1972 г.) выполнялась как раздел комплексной темы по изучению сезонного размещения, трансконтинентальных и биоценологических связей перелетных птиц Западной Сибири. Они велись по общей программе, осуществляемой в Среднеази-

атско-Западносибирском регионе орнитологами республиканских Академий наук и Сибирского отделения АН СССР. Предварительные результаты были опубликованы ранее /Кошелев, 1971, 1976а-в, 1978а-в, 1981а,б, 1982/. Паразитологическое и вирусологическое обследование птиц проведено сотрудниками лабораторий вирусологии, микробиологии и краевой паразитологии Биологического института СО АН СССР.

Автор признателен дирекции БИ СО АН СССР (директор д-р биол. наук В.И. Евсиков) за содействие в подготовке работы к печати, а также всем коллегам, оказавшим помощь в сборе материала и принимавшим участие в его обсуждении, особенно сотрудникам лаборатории орнитологии Биологического института канд.биол.наук К.Т. Юрлову, Г.И. Ходкову, В.М. Тотунову, В.М. Чернышову, Р.А. Сагитову, В.С. Жукову, В.Н. Блинову, А.П. Яновскому, сотрудникам НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете канд.биол. наук А.Д. Дубовику, канд. биол. наук В.Е. Стрелкову, С.П. Миловидову. За полезные советы и ценные замечания по рукописи автор благодарит проф. А.А. Максимова, д-ра биол. наук Ю.С. Равкина, канд. биол. наук Б.С. Юдина (БИ СО АН СССР), д-ра биол. наук Э.И. Гаврилова (Институт зоологии АН КазССР), канд.биол. наук П.Н. Блума (Институт биологии АН ЛатвССР), канд. биол. наук Э.А. Ирисова (Институт цитологии и генетики СО АН СССР).

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ЛЫСУХИ

Распространение лысухи в Западной Сибири ограничено южными районами и охватывает степную, лесостепную зоны и южную часть таежной от Уральских гор на западе до р. Енисей на востоке. Это обширная равнина со сглаженным рельефом и слабым наклоном к северу, переходящая на востоке и юго-востоке в Алтайские горы, Салаирский кряж и Горную Шорию. При общей равнинности рельефа характерны четко выраженные гривы и межгривные понижения. По мере продвижения к западу протяженность и высота грив уменьшаются. Межгривные понижения в основной своей массе заболочены.

Подтаежные леса лесной зоны (общая площадь зоны 1 200 000 км²) представлены березовыми, березово-осиновыми и смешанными лесами, на значительной площади заболоченными, лишь местами они сменяются травяными и сфагновыми болотами, лугами, а на возвышенностях — сосновыми борами. Данная территория малопригодна для обитания водоплавающих птиц. На юге подзоны площади после вырубки лесов заняты вторичными лугами и пашнями.

Для лесостепной зоны (250 000 км²) характерно сочетание березово-осиновых колков со степными участками, лугами, солончаками и разнообразными водоемами. На песчаных почвах встречаются сосновые боры, далеко проникающие в степь по долинам рек. В зоне выделяют три подзоны: северную, среднюю и южную /Западная Сибирь, 1963/. Водоплавающие птицы наиболее многочисленны в последней.

Для степной зоны (площадь 30 000 км²) характерны малая обсемененность, большая сухость, развитие солончаков и солонцов, а среди озер — обилие горько-солёных. Выделяют две подзоны: разнотравно-дерновинно-злаковые и разнотравно-типчаково-ковыльные степи. Однако в настоящее время степные участки практически полностью распашаны и заняты посевами, вдоль которых тянутся лесозащитные полосы и каналы оросительных систем.

В горах юга Сибири лысуха находит условия для жизни на многочисленных озерах, в поймах рек, крупнокочковатых осоковых болотах, но в экстремальных условиях высокогорья численность ее ничтожна. Высота гор значительна, что обуславливает зональную поясность растительности. Основная масса озер Алтая располагается в пределах 1500–2600 м над ур.м., их много на плоскогорьях Укок и Чульшманское. Крупнейшие горные озера Алтая — Телецкое и Джудукуль — для обитания лысухи не пригодны.

Гидрологическая сеть Западной Сибири очень обильна и разно-

Таблица 1

Распределение озер в степной и лесостепной зонах Западной Сибири

Район	Количество озер площадью более 1 га	Общая площадь акватории озер, тыс.га
Барабинская лесостепь	2500	500
Ишимская "	1600	200
Тобольская "	1500	200
Кулундинская степь	1400	200

область. Речная сеть на юге региона относится к бассейну Оби, сток всех рек на равнине замедленный. Долины Оби и ее притоков хорошо разработаны, их поймы изобилуют разнообразными озерами, протоками, старицами и болотами, заросшими аиром болотным (*Acorus calamus L.*), осоками, телорезом (*Stratiotes aloides L.*), рогозом и тростником. Для Обь-Иртышского междуречья характерны бессточные озера степного типа и речки (Карасук, Кулунда, Баган, Чулым, Каргат), протекающие в слабо разработанных долинах и оканчивающиеся в озеровидных расширениях - займищах. Степную и лесостепную зоны в нашем изложении мы будем рассматривать как области массового обитания лысухи.

На территории этих зон насчитывают свыше 7000 озер общей площадью более 11 тыс. км² /Панадиади, 1953; Западная Сибирь, 1963; Корсаков, 1965; Поползин, 1967/. Они относительно равномерно распределены по отдельным участкам (табл. 1) и в Новосибирской области занимают, например, площадь 5500 км², что составляет 3,5% всей территории.

Количественно преобладают малые по площади озера (50-150 га) с глубиной 1-2 м, но имеются водоемы площадью в сотни и тысячи гектаров. Среди них наиболее крупные - Чаны, Убинское, Кулундинское, Сартлан, Тенис. Для всех водоемов характерны периодические колебания уровня воды: многолетние, годовые и сезонные (табл.2), приводящие к значительным изменениям их площади, глубины и солевого режима /Панадиади, 1953; Шнитников, 1950, 1969, 1976/. По химическому составу вода в озерах, даже расположенных по соседству, сильно различается. В одних она пресная, в других соленая или горько-соленая; воды одних водоемов хлоридные, других - карбонатные. Химизм воды определяет развитие или отсутствие на водоеме погруженной и надводной растительности. Озера отличаются пологими берегами, мелководны и сильно заилены, толщина ила 0,5 - 2 м и более.

По характеру и степени зарастания преобладают озера барьерного и бордюрного типа, обычны также водоемы с прибрежными и

Таблица 2

Изменение уровня воды в оз.Чаны (по данным метеостанции с.Квашино), см

Год	Месяц							Средний годовой уровень
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
1950*	408	417	424	419	413	409	402	408
1970	240	231	231	221	219	213	216	228
1971	231	234	234	226	228	218	223	225
1972	220	224	224	230	225	229	235	224
1973	242	247	256	264	256	266	260	252
1974	276	284	279	267	263	260	259	267
1975	261	263	265	266	262	258	258	259
1976	262	264	256	247	241	238	246	251
1977	249	258	256	248	249	252	253	249

* Год максимального наполнения.

внутриозерными сплавинами, а также горько-соленые, лишенные растительности. Данные типы озер вообще характерны для лесостепной и степной зон Западной Сибири и Северного Казахстана /Корсаков, 1965, 1969б; Поползин, 1967; Дробовцов, 1976; и др./.

Повсюду на озерах наблюдается значительное преобладание тростника (*Phragmites communis* Trin.), то окаймляющего берега, то полностью покрывающего озеро. Роль тростника в жизни водоплавающих птиц, включая лысуху, огромна /Формозов, 1934, 1937; Янушевич, Золотарева, 1947; и др./.

В основном это защитное растение, в меньшей мере – кормовое, используется также для строительства гнезд и т.п. На других озерах встречаются обширные заросли узколистного рогоза (*Typha angustifolia* L.), режа – широколистного (*T.latifolia* L.), озерного камыша (*Scirpus lacustris* L.), различных осок, вейника (*Calamagrostis epigeios*), ежеголовника (*Sparganium simplex*, *S. ramosum*).

На сплавинах помимо этих видов произрастают сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.), папоротник-щитовник (*Dryopteris thelypteris*), марь белая и красная (*Chenopodium alba* L., *Ch.opulifolium*), паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.), на прибрежных мелководьях – частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.), хвощ болотный (*Equisetum palustre* L.) и др. Погруженная растительность также весьма разнообразна: рдесты (*Potamogeton pectinatus* L., *P.perfoliatus* L., *P.lucens* L.), уруть мутовчатая и колосистая (*Myriophyllum*

verticillatum L., *M. spicatum* L.), роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), ряски (*Lemna trisulca* L., *L. minor* L.), пузырчатка (*Utricularia vulgaris* L.), кувшинка белая (*Nymphaea alba* L.), кубышка желтая (*Nuphar luteum* L.), водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*), гречиха земноводная (*Polydronum amphibium* L.), различные водоросли, из которых для птиц привлекательна кладофора, или нитчатка (*Cladophora fructa* L.).

Наряду с озерами в рассматриваемых зонах широко распространены и многочисленны разнообразные болота. По характеру зарастания среди них выделяют тростниковые займища (растительность представлена исключительно тростником) и болота: тростниково-осоковые (растут тростник, осока - *Carex orthostachys*, *C. caespitosa* L., вейник, реже к ним присоединяются другие виды осок и морской камыш - *Scirpus maritimus* L. с ковром из бурых мхов); крупноосоковые (фоновые виды - *Carex caespitosa*, *C. Hudsonii*); трезубковые (с участием *Scolochloa festucacea*, иногда и других видов); камышовые (заросшие озерным камышом и *S. tabernaemontanii* Gm.); рогозовые (поросшие узколистным и широколистным рогозом). Обычны также крупноосоковые болота с кочкарником и тростниково-осоково-вейниковые займища /Западная Сибирь, 1963; Лапшина, 1963/, простирающиеся нередко на десятки километров по межтривным понижениям. В южной лесостепи встречаются заболоченные березово-осиновые колки с зарослями тростника, осок и вейника. Все болота мелководны (глубина 0,5-1 м) и возникли на месте бывших озер. Уже к середине лета большинство из них пересыхает и полностью утрачивает значение для водоплавающих птиц.

Климат юга Западной Сибири отличается резкой континентальностью, для которой характерны высокие летние температуры воздуха, сильные устойчивые ветры, длительная зима с сильными морозами и снегопадами, недостаток влаги. Продолжительность сезонов года следующая (в днях): весна - 45 (30/III - 15/V), лето - 125 (15/V - 15/IX), осень - 50 (15/IX - 5/XI), зима - 145 (5/XI - 30/III) /Панадиади, 1953; Западная Сибирь, 1963/. Попеременное действие западных циклонов и восточных антициклонов приводит, с одной стороны, к резким сменам погоды, с другой - к длительным периодам устойчивой погоды. Годовая величина осадков значительна - 450-500 мм, но главным образом за счет выпадения снега.

Основные климатические и погодные параметры юга Западной Сибири выглядят следующим образом:

Летний период

Средняя температура (°C) за период	17
Максимальная " " "	36-38
Амплитуда температуры в течение суток в июле	12-16
Количество осадков за период, мм:	

среднее	350-400
максимальное	520
минимальное	246
Число дождливых дней (ср. за месяц)	14-15
Длительность солнечного сияния за год, ч	1300 (2000)
Число ветренных дней (ср. за месяц)	15-20
Зимне-весенний период	
Средняя температура за период	-18
Минимальная " " "	-47-52
Становление льда на озерах	Конец сентября - начало октября
Длительность ледового покрытия озер, сут	170-176
Начало вскрытия льда на озерах	Конец апреля - начало мая
Высота снежного покрова, см	20-60
Начало снеготаяния	15-20/III
За год	
Количество осадков, мм	450-500
Испарение воды, мм	350-370
Средняя скорость ветра, м/с	4

Недостаток влаги остро ощущается в степных районах вследствие сильного испарения /Борисов, 1975/. Периоды жаркой засушливой погоды, суховеи и сильные бури бывают не каждый год. В целом климат и погода летнего периода благоприятны для обитания лысухи и ее успешного размножения, что показано на примере района оз. Мал. Чаны (табл. 3). Внезапные возвраты холодов в мае и даже июне, сопровождаемые в иные годы обильными снегопадами, не наносят ей существенного вреда.

Степные и лесостепные районы Западной Сибири плотно населены (в среднем 10 чел./км²), и сохраняется тенденция к дальнейшему росту численности населения. В результате все возрастающей антропогенной нагрузки идет процесс трансформации ландшафтов, включая водоемы - места обитания водоплавающих птиц. Ухудшается качество водоемов, идет процесс заиливания и обсыхания /Кошелев, 1971/, сокращается их площадь вследствие нерационального забора воды на полив полей, распашки приозерных грив, выкашивания и выжигания жесткой растительности на всей площади водоемов, перевыпас и т.п. /Фолитарек, 1976/. С ростом числа охотников резко возрастает пресс охоты, а постоянное нахождение на многих озерах рыбаков и отдыхающих ведет к усилению фактора беспокойства птиц. Все это негативно влияет на размещение и численность водоплавающих птиц, особенно на фоне очередного цикла уменьшения общей увлажненности зон и падения уровня воды в водоемах (см. табл. 3). Для предотвращения этого разработаны и осуществляются грандиозные проекты по коренному улучшению водоснабжения крупных озер и поддержанию в них оптимального уровня воды путем строительства дамб, каналов, бурения артезианских скважин на берегах. Уже действует первая очередь Кулундинского канала. В ряде водоемов уро-

Таблица 3

Основным климатические показатели в районе исследований (по данным Здвинской метеостанции, Новосибирская обл.)

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Среднемесячная температура воздуха, °С							
1974	4,0	12,7	16,9	20,1	16,4	9,9	0,5
1975	2,0	8,3	15,9	19,8	15,8	10,7	0,8
1976	2,6	11,0	20,6	18,3	16,7	9,7	-4,7
1977	4,3	12,2	19,4	19,5	13,7	10,2	2,3
1978	3,8	8,9	17,8	20,1	13,4	9,8	-1,0
Сумма осадков, мм							
1974	12	29	36	2	73	49	9
1975	23	64	10	34	45	22	47
1976	9	13	6	47	37	69	59
1977	11	21	23	62	95	43	20
1978	42	14	36	70	59	35	35

вен. воды благодаря этим мерам повысился и стабилизировался, в меньшей степени стал подвержен капризам погоды /Фолитарек, 1976; Шитников, 1976/.

Таким образом, последствия деятельности человека на водоемах многообразны и неоднозначны. Большинство озер, где расположены основные гнездовья птиц, интенсивно используются человеком. По их берегам расположены населенные пункты, дома отдыха, животноводческие фермы и крупные птицефермы. Ведется лов рыбы. В летнее время проводится интенсивный выпас скота, заготовка на сено прибрежных зарослей тростника, вейника и осок, выкашивание сухого тростника зимой для хозяйственных целей и камышитовых заводов и др. При доброжелательном, заботливом отношении человека к птицам они гнездятся безбоязненно вблизи домов, что характерно и для лысухи /Кошелев, 1976а,б/.

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение экологии и поведения лысухи проводилось нами в 1969-1980 гг. на юге Западной Сибири, в общей сложности в течение 50 мес. Стационарные исследования выполнены в окрестностях с.Рождственка Карасукского района (1969-1971 гг.) и вблизи с.Широ-

кая Курья Здвинского района Новосибирской области (1972 - 1980 гг.). В июле - сентябре 1969 г. материал был собран также в маршрутных поездках по р. Чулым (Первомайский и Тегульдетский р-ны Томской обл.) общей протяженностью свыше 600 км. В августе 1970 г. проведено обследование поймы р. Оби на участке от устья р.Томь до г.Колпашево, в сентябре - октябре 1971 г. и апреле - июне 1972 г. полевые работы велись в окрестностях с.Панычево Бакcharского района Томской области, в мае - октябре 1974 г. - вблизи с.Черный Мыс Кольванского района Новосибирской области. В целом исследованиями охвачены степная, лесостепная и таежная зоны, поймы крупных рек. Авиачеты, проведенные в 1977г. на значительной территории Новосибирской, Омской и Томской областей и в степных районах Алтайского края, позволили оценить общую численность вида в регионе, а поездка на места зимовок в декабре 1972 г. (Самаркандская и Бухарская области Узбекской ССР) дала возможность ознакомиться с образом жизни лысух в зимний период.

За время работы обследовано более 180 водоемов различных типов и площади, на 20 из них проводились многолетние стационарные наблюдения и регулярные учеты. Использовались общепринятые методики экологических исследований /Новиков, 1953/. Изучено 450 гнезд, 300 кладок и более 1900 яиц лысухи. Гнезда описывались по методике Ю.А. Исакова /Поливанов, 1957/, яйца - по схеме Ю.В. Костина /1959, 1977/, степень их насыщенности определялась по методике П.Н. Блума /1973/. Расположение яиц в лотке фотографировалось или зарисовывалось.

Для выяснения особенностей сезонного размещения вида проводились учеты*на лодочных маршрутах и с берега, в ходе которых отмечено более 1 млн. лысух. Зарегистрировано 360 выводков, за 20 из них велись длительные наблюдения. На малых по площади озерах проводился абсолютный учет гнезд, на крупных - однократные подсчеты птиц на гнездовых участках по крикам, а также способом засечек при повторном учете /Feindt, 1968; Klemetsen, 1970 /. Обследовано 60 мест массовых скоплений молодых и 20 мест скоплений линяющих взрослых лысух, в 10 из них проведены многолетние учеты и наблюдения, велась фотосъемка по методике В.В. Виноградова и С.И. Чернявской /1963/.

Сезонные миграции вида изучали по методикам, применяемым в Среднеазиатско-Западносибирском регионе /Миграции птиц в Азии, 1974; Юрлов, 1974, 1975/. Пролетающих птиц подсчитывали ежедневно с постоянного наблюдательного пункта по 2 ч утром и вечером, а один раз в 5 дней - в течение всего светлого времени суток. Миграции, проходящие у лысух ночью, оценивались подсчетом пролетающих в темноте птиц по голосам /Кошелев, 1975а/. Местные перемещения в пределах одного водоема или группы соседних регистрировались с временных наблюдательных пунктов, находящихся на берегу. В периоды пролета велись регулярные учеты на контрольных водоемах и с моторной лодки на постоянном кольцевом водном маршруте протяженностью 32 км /Кошелев, 1975а; Кошелев, Чернышев, 1980/.

Составлялись картосхемы гнездовых участков, мест скопления и направлений передвижения птиц, а также размещения их в пределах водоома по станциям.

Отлов и кольцевание лысух проведено в небольшом объеме, всего помечено 360 особей (10 взрослых, 28 молодых и 322 пуховых птенца). Из центра кольцевания АН СССР получены сведения о 45 возвратах колец, в том числе от птиц, окольцованных на зимовках в Индии /Mac Clure, 1974 /. В целом возврат колец составил 7%, включая местные сообщения. Птиц ловили в автоматические лучки, рыболовные сети, при ночном отлове в скоплениях использовали сачок и мощный прожектор, установленный на моторную лодку /Clawford, 1977 /. Пуховых птенцов метили на гнездах в первые дни жизни специальными кольцами по методике, разработанной прибалтийскими орнитологами /Лейнш, 1963; Блум и др., 1965б; Блум, 1973/.

Поведение лысух изучали в полевых условиях из укрытий с применением оптических приборов и фотосъемки с телеобъективами. Занятия наблюдений велась на основе схемы выделения основных поведенческих актов /Шовен, 1972; Панов, 1976; Tembrock, 1961/, результаты фиксировались в полевых дневниках и на специальных бланках /Юрлов, 1975/. Суммарная длительность визуальных наблюдений составила более 1200 ч. Для обозначения демонстраций и отдельных поведенческих актов использовалась общепринятая терминология /Панов, 1976; Kornowski, 1957; Vopp, 1959; Wagner, 1962; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977/.

Для изучения структуры популяции и особенностей питания добыто и обследовано свыше 1000 особей различного возраста, в том числе 100 линных. Прижизненно обследовано 40 пуховых птенцов. Для паразитологического и вирусологического изучения специалистам передано 500 экз. лысух. В естественных условиях пол птиц определяли по крикам, четко различающимся у самцов и самок /Kornowski, 1957; Vopp, 1959; Wagner, 1962; Muthorst, 1970; и др./.

У добытых птиц половая принадлежность устанавливалась как по совокупности внешних морфологических признаков (длина крыла, цевки, клюва, размеры и форма бляшки, вес тела и др.), так и при вскрытии по гонадам. Возрастные группы выделялись по состоянию и размеру гонад, наличию и размерам фабрициевой сумки, интенсивности окраски оперения, пяточного сустава и цевки /Попов, 1939; Греков, 1965а; Бихбулатов, 1969; Блум, 1973; Burton, 1959; Fredrickson, 1968; Deetjen, 1969; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977; Visser, 1979; и др./.

Морфологическая характеристика птиц изучавшейся популяции дается на основании измерений взрослых особей. Ход линьки описывался по схеме, разработанной для гусеобразных птиц /Исаков, Кривоносов, 1969/, ее интенсивность оценивалась глазомерно для всех птерилий, как было предложено раньше П. Бойером с соавторами /Boer e. a., 1974/. Упитанность осмотренных лысух определяли по пятибалльной шкале /Исаков, 1947/.

Особенности питания изучали путем разбора содержимого пище-

водов и желудков, собранных с апреля по октябрь в 1969 и 1972-1975 гг. (220 шт.). Растительные остатки устанавливались по определителю А.С. Королевой с сотрудниками /1973/, семена - по эталонной коллекции. Гастролиты взвешивались в сухом виде на аптечных весах. Проводились наблюдения за кормящимися птицами в различных ситуациях. Способы добывания корма регистрировали индивидуально, хронометраж затраченного ими времени отмечался секундомером.

С целью уточнения распространения вида в регионе собраны анкетные (40 ответов) и опросные данные. Коллекционные сборы в виде научных тушек (38 экз.), кладок и яиц хранятся в зоологических музеях БИ СО АН СССР и Томского университета.

Фотографии и рисунки, представленные в книге, выполнены автором.

Глава 3

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАЗМЕЩЕНИЕ

Распространение

Род *Fulica* насчитывает около 10 близких видов, распространенных на всех материках, кроме Антарктиды. Краснополосая лысуха (*F. armillata* Vieillot, 1817) обитает в центре Южной Америки (Бразилия, Аргентина, Чили), на Фолклендских островах и о. Тристан-да-Кунья; белокрылая (*F. leucoptera* Vieillot, 1817) - на крайнем юго-востоке Бразилии, в Уругвае, Парагвае, Восточной Боливии, на севере Чили и Аргентины; гигантская (*F. gigantea* Eydoux and Souleyet, 1841) - на высокогорных озерах (3600-6540 м над ур. м.) Перу, Боливии, Северного Чили, Аргентины; рогатая (*F. cornuta* Bonaparte, 1853) - в горах (3000-3600 м над ур.м.) Чили, юго-запада Боливии и северо-запада Аргентины; карибская (*F. caribaea* Ridgway, 1884) - на Карибских островах: Кубе, Иspanьоле, Ямайке, Пуэрто-Рико, Монсеррате, Барбадосе, Гренаде, Мартинике, Гваделупе и на побережье Венесуэлы; американская (*F. americana* Gmelin, 1789) встречается от Британской Колумбии до канадских провинций Саскачеван, Манитоба; длинноногая (*F. ardesiaea* Tschudi, 1843) - в Эквадоре, Чили, Перу (на высоте 1000-4200 м над ур.м.); краснолобая (*F. rufifrons* Phillippi and Landbeck, 1861) - в Юго-Восточной Бразилии, Северо-Восточной Аргентине, Центральном Чили, на Фолклендских островах; хохлатая (*F. cristata* Gmelin, 1758) - в Южной Испании, Марокко, Алжире, Эфиопии, Южной Африке, на Мадагаскаре; черная лысуха, или лысуха (*F. atra* Linnaeus, 1758) - в Евразии, Северной Африке, Австралии, Новой Зеландии.

дми, Новая Гвинея /Boer e.a., 1974; Ripley, 1977 /. Ряд исследователей /Ripley, 1977; Fjeldsa, 1982 / выделяют *F. americana* в качестве подвида *F. americana*.

Лысуха широко распространена в равнинных областях Палеарктики, горных областей избегает, однако очень редко встречается на высокогорных озерах Алтая, Памиро-Алая и Тянь-Шаня, где поднимается до высоты 1400-3016 м над ур.м. / Сушкин, 1938; Шпангенбург, 1951; Янушевич и др., 1959; Иванов, 1969; Абдусамов, 1971; Кыдыралиев, 1973; и др./ В северных и средних частях ареала перелетна, на юге - частично или полностью оседла /Шпангенбург, 1951; Долгушин, 1960; Vopp, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973; Ripley, 1977; и др./

В Западной Сибири обитает от южных пределов региона до подтаежных лесов на севере (56-59° с.ш.), но известны ее встречи и севернее, например, на р. Демьянке в бассейне Иртыша и в пойме Оби /Шпангенбург, 1951; Ясков, 1981/. Лысуха проникает далеко на север по долинам крупных рек (рис. 1). Это характерно для нее и в Восточной Сибири, где она найдена на гнездовье даже на 63-64° с.ш., а залетает до 67° /Иванов, 1929; Воробьев, 1963/.

Согласно полученным нами данным, наиболее многочисленна в степной и лесостепной зонах, в таежной найдена только в южной части в небольшом числе (см. рис. 1). Такая картина распространения давалась и другими исследователями /Иогансен, 1907; Котс, 1910; Шпангенбург, 1951; Сорокина, 1969; Johansen, 1961/, но новые данные позволили уточнить северную границу распространения, значительно отодвинув ее к югу.

Распространение вида на юге Западной Сибири весьма неравномерно. В пределах административных областей оно выглядит следующим образом. В Томской области лысуха вообще редка, указано Б.Ф. Бельшева /1960/ о ее многочисленности не подтверждено. Приводится как обычная птица для низовий р.Томь /И.Залесский, П.Залесский, 1931/, найдена на гнездовье у Томска /Johansen, 1961/, что подтверждается находками ее гнезд в 1975-1978 гг. С.П. Миловидовым (личное сообщение). Для поймы Средней Оби приводилась как редкая на гнездовье /Гынгазов, 1962/, но в 1970 г. там не обнаружена. 27 июня 1976 г. в пойме Оби у п. Могочино найдено гнездо с кладкой (личн. сообщ. В.Н. Сурнаева). Крайне редка на пойменных водоемах в южной части Томской области (личн. сообщ. Б.С. Юдина), здесь 8 мая 1977 г. В.М. Тотунов (личн. сообщ.) встретил пять лысух на лесном озере в верховьях р. Икса.

Не встречена на территории области в бассейне р.Кеть /Гынгазов, Москвитин, 1970/, не обнаружена нами в бассейне р. Чулым в 1969 г., хотя ранее там гнездилась /Г.Иогансен, 1923/. Очень редка в таежных лесах водоразделов, где в 1967-1973 гг. на 7294 км маршрутов встречена всего один раз /Равкин, Лукьянова, 1976; Равкин, 1978/. Не обнаружена в бассейне р.Васюган в районе с.Усть-Чижалка в 1968 г. (личн. сообщ. В.М. Тотунова).

Золотные птицы (две пары) отмечены на севере области, в пой-

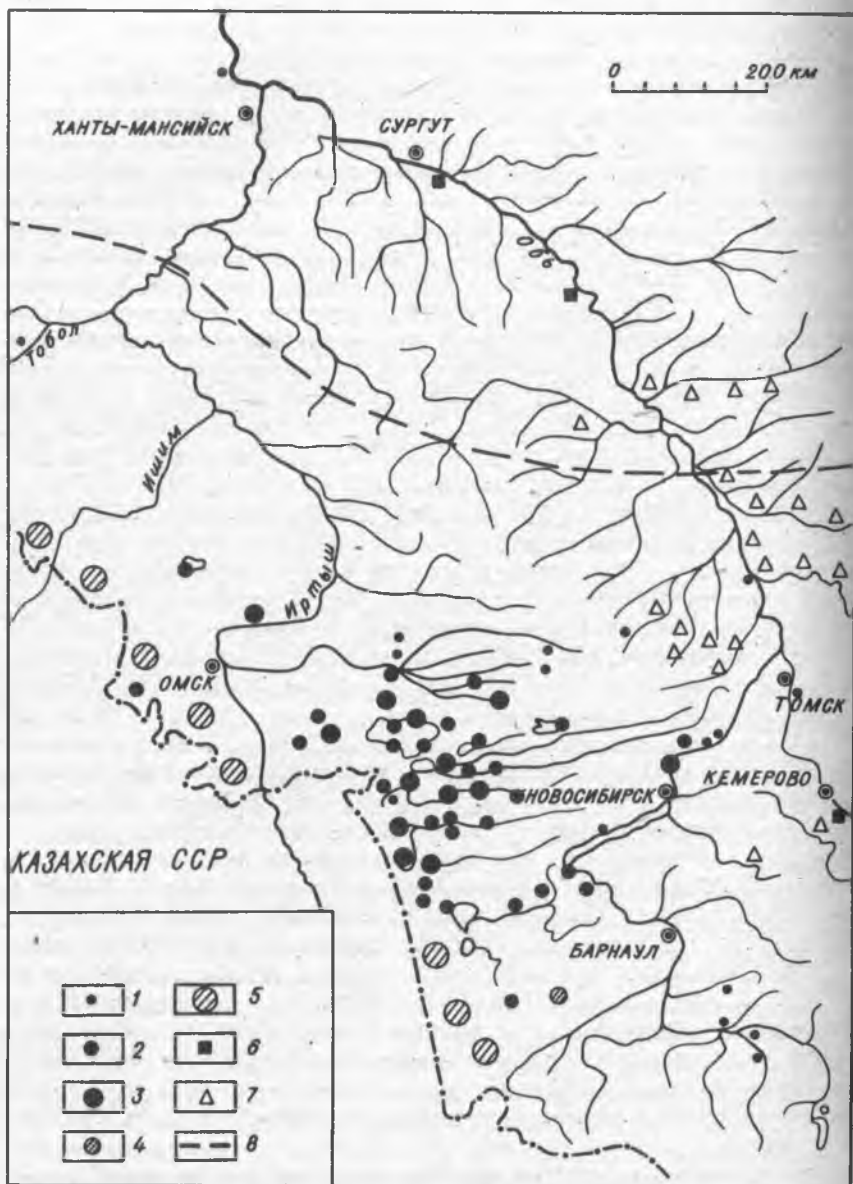


Рис. 1. Распространение лисухи в Западной Сибири.

Гнездится (пар на 1000 км²): 1 - мало (1-100); 2 - много (100-500); 3 - очень много (500-1000); 4 - мало (точные данные отсутствуют); 5 - много (точные данные отсутствуют); 6 - залет; 7 - в данном месте отсутствует; 8 - северная граница ареала /по Спангенбергу, 1951/.

на Оби у г.Сургута, в июне 1973 г. И.Н. Черневым (личн. сообщ.); И.С. Москвитин (личн. сообщ.) в июне 1975 г. наблюдал двух лысух на Оби у с.Александровское.*

На территории Тюменской области гнездование лысухи известно для южной части /Ушаков, 1913; Ларионов, 1926; Спангенберг, 1951; Johansen, 1961/. В.М. Тотуновым (личн.сообщ.) в мае 1977 г. обнаружено около 100 пар на оз. Айгинское, в 30 км от г.Тюмени. В.А. Ясков /1981/ в сентябре 1973 г. встретил одну лысуху в пойме Оби у с. Луговское (62° с.ш.), в сентябре 1974 г. - семь птиц, а в конце мая 1976 г. нашел гнездо с двумя яйцами.

В Кемеровской области лысуха прежде гнездилась в небольшом числе на оз.Танаево в пойме Ини и в пойме Томи, на оседальной территории встречалась крайне редко /Ермолаев, 1921; Лавров, 1937; Спангенберг, 1951/. В 1975-1978 гг. только дважды отмечена в пойме Томи, южнее г. Кемерово (личн. сообщ. А.Ф. Великина).

На окраях степной части Алтайского края лысуха была /А. Велижанин, Г. Велижанин, 1929; И. Залесский, П. Залесский, 1931; Спангенберг, 1951/ и остается многочисленной. Авиаучеты, проведенные нами в мае 1977 г., показали высокую плотность ее на всех заросших озерах и отсутствие - на открытых горько-солевых озерах. Конкретные данные таковы. По данным В.М. Тотунова (личн. сообщ.), в 1964-1965 гг. на пойменных озерах в окрестности г.Бийска гнезилось 10-15 пар; им же в июне 1977 г. учтено на 12 озерах вблизи г.Камя-на-Оби более 1500 пар. В.И. Кошолов (личн. сообщ.) в июне - июле 1978 г. обнаружил на оз.Красулинское в 70 км от Барнаула 15 пар, а на группе озер в устье р. Бурлы - около 200 пар. Осенью 1974 и 1975 гг. Б.С. Юдин (личн. сообщ.) наблюдал на оз. Уткуль у г.Бийска скопления из 80-100 лысух. В.Г. Магденко (личн. сообщ.) в начале сентября 1978 г. на трех озерах у г.Славгорода отмечал по 30-50, на озерах Бурлинское и Кабанье - по 100-150, на оз. Хорошее - 600 лысух.

В Горном Алтае лысуха практически не гнездится /Сушкин, 1938; Кучин, 1976/, очень редко встречается на пролете /Ирисов и др., 1975/.

На территории Омской области лысуха гнездится в большом количестве. На озерах Интенис и Темное в июне 1977 г. учтено свыше 10 тыс.пар (личн. сообщ. В.М. Тотунова). И.С. Гайдарь (личн. сообщ.) оценил численность лысухи на озерах вблизи с. Полтавское в 1970 и 1971 гг. в 150 - 200 пар, а на группе озер у пос. Тюкалинск в 1975 и 1976 гг. - в 400-500 пар. На озерах вблизи с.Крестики А.А. Шило (личн. сообщ.) на площади в 2 тыс. га учел в августе 1977 г. 10-12 тыс. лысух, в том числе на озерах Горькое, Поршнево и Чистое - 2000, 1000 и 600 птиц соответственно. Обычна лысуха на озерах вблизи Омска /Лавров, 1925; Корш, 1969/, а в 1977 г. С.П. Миловилов (личн. сообщ.) отметил на прудах в центре города около 40 пар.

В Новосибирской области лысуха очень многочисленна на

гнездовье в южной части, на севере области редка и встречается спорадично. Так, на озерах в верховьях р.Ичи в мае 1977 г. В.М. Тотунов (личн. сообщ.) встречал всего по 5-7 пар. В.А. Шило (личн. сообщ.) в июне 1978 г. видел несколько выводков на оз.Угуй вблизи пос. Усть-Тарка, а также на озерах Огучан и Бурда у с.Венгеро-во и оз. Кабаньем севернее г.Татарска. По данным авиаучетов, лысуха обычна на гнездовье на оз. Убинское и группе малых озер, расположенных южнее /Юрлов и др., 1978/. Населяет в большом количестве все заросшие степные озера в районе оз. Чаны, Баганскую и Карасукскую системы и в Северной Кулунде /Иванов, 1973, 1978; Кошелев, 19776, 19786; Кошелев, Чернышов, 1980/.

В небольшом количестве, по нашим данным, гнездится на пойменных озерах Верхней Оби, где у с. Дубровино зарегистрировано в 1974 г. 20 пар, но на крупных озерах вблизи с.Амба в 1977 г. В.М. Тотуновым (личн. сообщ.) - свыше 500 пар. Для Обского водохранилища приводилась ранее как многочисленный гнездящийся вид /Ынгазов, 1962/, нами в 1977 г. здесь не встречена. Но раньше, в августе 1972 г., у с. Усть-Алеуса В.М. Чернышов (личн. сообщ.) видел 10 птиц.

На юго-западе области на притоках Оби: Берди, Суенге и Кинтерепе (предгорья Салаира) и прилежащих озерах не встречена нами в августе 1977 г.

Картину распространения лысухи на юге Западной Сибири подтвердили авиаучеты, проведенные нами в мае 1977 г. на больших площадях, а также данные, полученные путем обследования водоемов и анкетных опросов (см. гл. 8).

Размещение

Гнездовой период

Лысуха как птица водоплавающая придерживается водоемов определенных типов соответственно сезонам года и периодам жизненного цикла. В пределах одного водоема занимает разные стадии в течении одного сезона. В период размножения обитает в зарослях надводной растительности, в остальное время тяготеет к открытой воде (сеголетки) или уходит в более густые заросли (линные птицы).

В Западной Сибири из 185 обследованных водоемов лысуха найдена нами на гнездовье на 79 различного типа и размеров, что свидетельствует о явной избирательности ее (табл. 4). За основу взята классификация водоемов по характеру их зарастания, предложенная для лесостепной и степной зон Западной Сибири и Северного Казахстана /Корсаков, 1969а; Дробовцев, 1976/. Водоемы рассматриваются отдельно по природным зонам. Озера с бордюрным и барьерным типами зарастания объединены в одну группу, так как их зачастую невозможно разделить из-за наличия переходных типов. Дополнительно выделена группа заболоченных березово-ивняковых колков с осоково-кочковатыми болотами, а также крупных открытых плесов и за-

Таблица 4

Распределение лысухи в Западной Сибири в гнездовой период на водоемах различного типа (1969-1979 гг.)

Тип водоема	Число обследованных водоемов	Общая площадь, га	Количество гнездящихся птиц		
			пар на всей площади	%	пар/100 га
Руслу и протоки рек Обь и Чулым	18	82300	0	0	0
Плывущие водоемы Обь	10	355	14	0,3	3,9
Плывущие водоемы Чулыма	16	876	0	0	0
Озера и речки подтапливая лесов	11	3370	15	0,3	0,4
Водяные болота	4	950	0	0	0
Отарные плесы и заливы оз. Чапы	13	197590	150	2,9	0,08*
Отарные горько-соленые озера	11	2255	0	0	0
Озера с барьерным и бортирным типом зарастания	48	12160	2560	50,1	21,1
Озера с куртинным типом зарастания	5	645	185	3,6	28,7
Озера с прибрежными и внутриозерными сплавидами	13	3970	1455	28,6	36,6
Озера-займища	18	2818	430	8,4	15,3
Применные разливы	6	570	0	0	0
Заболоченные березово-паниковые колки	11	655	17	0,3	2,6
Степные речки Чулым и Баргат с протоками	4	410	280	5,5	68,3
Итого...	185	311180	5106	100,0	1,6

* По кромке зарослей.

диков с узкой прибрежной полосой зарослей тростника. Самостоятельно рассматриваются временные разливы, образующиеся весной на солончаках и в низинах за счет талых вод и полностью пересыхающие к середине лета.

В лесной зоне гнездовья лысух размещаются на озерах с тростниковыми зарослями, в пойме Оби — на озерах и старицах, поросших тростником, рогозом, аиром и осокой. Отсутствует на верховых осоково-моховых болотах, но иногда гнездилась на осоково-кочковатых /Ушаков, 1913; Лавров, 1925, 1929/. На Обском водохранилище изредка занимала затопленные ивняковые заросли /Гынгазов, 1962/.

В лесостепной и степной зонах многочисленна на озерах с барьерным и бордюрным типами зарастания (гнездится до 50% отмеченных пар), с прибрежными и внутриозерными сплавинами, а также в займищах и на протоках степных рек. Малочисленна в заболоченных березово-ивняковых колках в зарослях тростника, вейника и осоки. Не встречается на горько-соленых озерах, лишенных надводной растительности, пересыхающих временных водоемах (см. табл. 4).

Обилие лысухи в лесостепи на озерах барьерного, бордюрного и займищного типов, а также водоемах с внутриозерными и прибрежными сплавинами связано с наличием хороших гнездовых и защитных условий, кормностью, мозаичностью стадий. Рассмотрим это на конкретных примерах озер Барабинской лесостепи.

Оз. Озейкино (окр. с.Рождественка Карасукского р-на Новосибирской обл.). Размеры озера 1 x 0,8 км, площадь около 80 га, глубина 0,5–1,5 м, дно илистое. В сухие годы озеро пересыхает полностью. Относится к водоемам внутриозерно-сплавинного типа. Вдоль берега тянется полоса тростниковых зарослей шириной 60–300 м, сменяющихся местами зарослями вейника и осок. Центральные плесы, площадью 10 и 20 га каждый, окружены тростниково-рогозово-папоротниковой сплавиной. Участки сплавины чередуются с участками открытой воды, тростниковых и рогозовых зарослей (рис. 2, 3). На озере в многоводные годы гнезилось 35–50 пар лысух. В сухие годы лысуха здесь отсутствует. Например, в 1968 г. ее не было, но появилась уже на следующий год после обводнения озера. Гнезда лысух располагались в средних по густоте и редких зарослях тростника, в прибрежных зарослях вейника, куртинах озерного камыша и по кромке сплавины вдоль плесов (см. рис. 3, табл. 5).

Кроме лысухи из водоплавающих и околоводных птиц на озере гнездились серошекие поганки (*Podiceps griseigena* Bodd.), на сплаvine — речные и нырковые утки (*Anas platyrhynchos* L., *A. strepera* L., *Aythya ferina* L.) в зарослях вейника располагалась смешанная колония черных крачек (*Chlidonias nigra* L.) и черношейных поганок (*P. caspicus* Hablitz.). В центре озера поселились две пары болотных луней, три пары серых гусей (*Anser anser* L.), в небольшом числе гнездились камышница (*Gallinula chloropus* L.), погоныши (*Porzana porzana* L., *P. pusilla* L.). Гнезда зачастую располагались по соседству с гнездами лысух.

Соседнее оз. Филимоново площадью 80 га отличалось отсутствием сплавины, меньшей мозаичностью стадий, поэтому численность лысухи была ниже (табл. 5).

Оз. Белуха (окр. с. Широкая Курья Здвинского р-на Новосибирской обл.). Входит в Чановскую систему озер /Поползин, 1967/.



Рис. 2. Типичные гнездовые станции лысухи.

Вверху - заросли рогоза (устье р.Чулым, Барабинская лесостепь, Новосибирская обл., июнь 1976 г.); внизу - заросли сухого тростника вдоль плеса (Барабинская лесостепь, оз. Ремок, май 1970 г.).

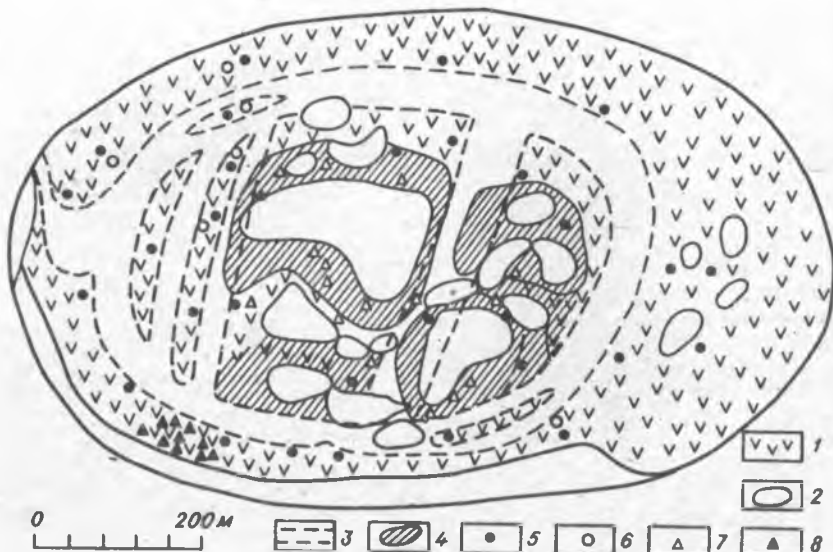


Рис. 3. Схема размещения гнезд на оз.Озейкино (май 1970 г.).

1 - тростниковые ределя; 2 - открытая вода; 3 - прокосы в зарослях; 4 - слявина; гнезда: 5 - лысухи; 6 - серошкой поганки; 7 - уток; 8 - черных крачек.

Размеры 2 x 1 км, средняя глубина 1-1,5 м, в центре максимальная - 2,5 м, дно илистое. Ширина бордюра 50-400 м, куртины тростника на плесе достигают площади 0,1-1 га. На западе озеро переходит в тростниково-вейниковое займище, с глубиной 0,4-1 м. Относится к водоемам куртинно-займищного типа с бордюром из тростниковых зарослей. Водная погруженная растительность представлена ряской, рдестами, роголистником, пузырчаткой и кладофорой. Земляная насыпная дамба отделяет озеро от зал. Глухая отного оз. Мал. Чаны (см. рис. 25). В 1975-1978 гг. уровень воды в озере резко снизился, на 1-1,5 м, за счет спуска воды и прекращения поступления воды из р.Каргат.

В 1973 г. на озере гнездились около 600 пар лысух, средняя плотность гнездования составляла 1 гнездо/га. Гнезда размещались в средних по густоте тростниковых зарослях (80%) как прибрежной зоны, так и куртин центрального плеса, в густых зарослях тростника вблизи участков открытой воды (10%), в тростниково-вейниковом займище (10%). Кроме лысух на озере были многочисленны из уток красноголовый нырок, кряква, располагались колонии речных крачек (*Sterna hirundo* L.), черных крачек и черношеиных поганок, большой (*P. cristatus* L.) и серошкой поганок, по 1-3 гнезда серого гуся и болотного луна, хохлатой чернети (*Aythya fuligula* L.).

Займище Ефимиха (окр. с.Рождественка Карасукского р-на

Таблица 5

Размещение гнезд лысухи по стадиям в мае 1970 г.

Стадия	Оз.Озейкино			Оз. Филимоново		
	Площадь стадии, %	Число гнезд	% от об- щего числа гнезд	Площадь стадии, %	Число гнезд	% от общего числа гнезд
Участки открытой воды	32	0	0	20,0	0	0
тростниково-рогозо- вой сплавины	10,0	5	11,9	0	0	0
Заросли тростника:						
сплошные густые	10,0	1 ^x	2,4	25,0	4 [*]	13,4
средние по густоте	26,0	25	59,5	30,0	20	66,7
редкие	6,0	5	11,9	10,0	3	9,9
Заросли рогоза, сред- ние по густоте	4,0	2	4,8	6,0	2	6,7
Куртины озерного ка- мыша	1,0	1	2,4	1,0	0	0
Прибрежные заросли осока и вейника, сред- ние по густоте	11,0	3	7,1	8,0	1 ^{**}	3,3
Всего...	100,0	42	100,0	100,0	30	100,0

* Гнезда расположены в кромке зарослей у открытой воды.

** Зеленые заросли вейника появились на озере в июне, когда у лысух заканчивался гнездовой период.

Новосибирской обл.). Бывшее озеро, в настоящее время полностью покрыто густыми зарослями осока, вейника и тростника, но остались немногочисленные небольшие по площади участки открытой воды. Обводнялось в 1970 и 1971 гг., размеры при этом достигали 1,2 х 0,8 км, глубина 1-1,5 м. В сухие годы пересыхает полностью. Около 50% площади занято осоковым кочкарником. В 1970 г. гнездились 10, в 1971 г. - 25 пар лысух. Гнезда располагались в разреженных тростниковых зарослях (70%) и сгущениях тростника и вейника вблизи участков открытой воды. Кроме лысух в займище гнездились две пары серых журавлей (*Grus grus* L.) и 3-5 пар серых гусей, одна пара болотных луней, краквы и красногловые нырки. В 1971 г. устроили колонию черные крачки и черношейные поганки, свыше 300 пар.

Оз. Мензелинское (окр. с.Черный Мыс Кольванского р-на

Новосибирской обл.). Размеры 6 x 3 км, глубина 0,5-3 м, дно сильно заилено. Надводные заросли тростника, рогоза и озерного тростника невелики по площади (менее 0,5%) и вместе с прибрежными зарослями болотного хвоща и вахты в заливах и на отдельных участках озера образуют бордюр шириной 10-200 м. Преобладающая часть прибрежной зоны занята сплавиной (шириной 20-300 м), образованной болотным сабельником, рогозом, вахтой, хвощом, белокрыльником и осоками. Дно озера сплошь покрыто зарослями мутватчатой урути, в заливах обильны кубышка и белая лилия.

Озеро расположено в подзоне подтаежных лесов, его берега поросли на севере и северо-востоке заболоченным кедрово-березовым, а на юге и западе - осиново-березовым лесом.

Лысуха на озере малочисленна, что связано, по-видимому, с недостатком гнездовых стадий. В 1974 г. в зарослях тростника и рогоза гнезвилось 15 пар лысух. По опросным данным, еще 10-15 лет назад, когда заросли тростника занимали большую площадь, на озере было до 150-200 пар. На соседнем оз. Мал. Мензелинское лысухи в 1974 г. вообще не встречены, там заросли представлены только бордюром из хвоща, белокрыльника, осок, тростник отсутствовал.

В 1974 г. на озере располагались колонии озерной и малой чаек (*Larus ridibundus* L., *L. minuta* L.), речных и черных крачек, больших и красношейных (*P. auritus* L.) поганок /Кошелев, 1981б/, среди которых располагались гнезда лысухи. Из уток многочисленны на гнездовье красноголовый нырок, хохлатая чернеть, кряква и свиязь (*A. penelope* L.), из хищных птиц - орлан-белохвост, черный коршун, а также серая ворона.

Пойменные озера, расположенные в пойме Верхней Оби (окр. с. Черный Мыс Кольванского р-на Новосибирской обл.), представляют собой неширокие длинные водоемы глубиной 2-4 м, с хорошо развитой подводной растительностью (рдесты, кубышка, белая лилия, нимфейник, телорез и др.), с узкой полосой прибрежных зарослей болотного аира, осок, местами тростника и рогоза. Уровень воды в пойменных озерах изменяется в зависимости от высоты и продолжительности весеннего половодья и хода весны. В сухие годы они сильно усыхают или полностью пересыхают.

В 1974 г. лысухи обнаружены на 4 озерах из 10 обследованных. По 1-2 пары найдены на узких старицах в прибрежных зарослях рогоза и осок, аира и рогоза.

Иной характер имело гнездование лысух на оз. Гольянское (окр. с. Здвинск Новосибирской обл.). Их гнезда располагались в колонии озерной чайки на осоковых кочках и в зарослях зеленой осоки на мелководьях вместе с гнездами черношейных поганок и уток /Кошелев, 1981б/. Только отдельные пары лысух заняли небольшие островки тростника и кромку рогозово-сабельниковой сплавины.

Таким образом, в лесостепи лысуха предпочитает для гнездования мелководные заросшие участки водоемов, здесь найдено 65% всех гнезд. Редко ее гнезда располагаются на глубине 2-2,5 м

(менее 2,5%). Почти не гнездится на обширных сплавинах, изредка устраивает гнезда только по кромке. Однако в маловодные годы при обсыхании прибрежных зарослей охотно устраивает гнезда по кромке сплавины /Иванов, 1972/. Также редко селится в густых сплошных зарослях тростника и рогоза, в сильно разреженных зарослях и небольших по площади куртинах. На участках озер с заламами тростника не встречена. При возможности выбора отдает явное предпочтение средним по густоте зарослям, размещает гнезда в разных стадиях и растительных ассоциациях соответственно площади, занимаемой ими (см. табл. 5). Заросли вдоль обширных плесов и заливов оз. Чаны, для которых характерны резкие суточные колебания уровня воды, заселяет только в отдельные годы. В пойме Оби и на лесных озерах также придерживается высоких, средних по густоте зарослей, избегает гнездиться в зарослях низкорослых растений, в больших куртинах и узкой прибрежной полосе.

Приуроченность лысухи к зарослям мелководным водоемам описана в других районах страны. В Казахстане и Средней Азии она встречается на пресных, слабосоленых и засоленных озерах при наличии на них богатой надводной растительности /Долгушин, 1960; Ажимуратов, 1970б, 1974; Кыдыралиев, 1973/, на речках и протоках с быстрым течением /Шнитников, 1949/. На высокогорных озерах ее гнезда найдены в зарослях осоки /Абдусалымов, 1971; Кыдыралиев, 1973/. В Латвии устраивает гнезда в куртинах тростника и рогоза, но избегает сплошных зарослей /Блум, 1973/. На днепровских водохранилищах заселяет тростниковые заросли вдоль плесов и заливов /Падутов, Голодушко, 1968; Рева, Самарский, 1972/. В дельте Волги и Кубани гнезда встречаются в зарослях тростника, рогоза и камыша на протоках, морских заливах /Луговой, 1963; Бородулина, 1964; Русанов, 1976/, на оз. Ханка - в затопленных ивниках, зарослях тростника и дикого риса /Поливанов, 1971/.

Итак, в Западной Сибири, как и везде, лысуха проявляет широкую пластичность в выборе гнездовых стадий. Ими служат заросли жесткой надводной растительности, достаточно высокие и умеренно густые, чередующиеся с участками открытой воды. Занимая для гнездования водоемы самых различных типов и площади, лысуха широко расселилась в южных районах Палеарктики.

Послегнездовые скопления

Переход от одиночно-семейного образа жизни к стайному по окончании сезона размножения сопровождается у лысухи сменой стадий, а в ряде случаев и водоемов, что наблюдается в Барабе с конца июля - начала августа /Кошелев, 1976б, 1977а; Кошелев, Чернышов, 1980/. Многочисленные скопления сеголетков наблюдались нами на заливах и акватории оз. Мал.Чаны, плесах крупных степных озер, мелководных, с обильной погруженной растительностью,

недоступных для врагов, с отмелями и островками, пригодными для ночевки.

Взрослые птицы, приступившие к смене оперения, придерживаются иных стадий. С гнездовых участков они уходят и собираются в густых зарослях тростника, реже рогоза на тех же водоемах /Кошелев, 1976в/. Приведем несколько конкретных примеров.

Залив Пинегинский. Расположен на северо-востоке оз. Мал. Чаны, вблизи с. Широкая Курья. Водоем с бордюрным типом зарастания, окружен прибрежными зарослями тростника шириной 100–300 м. Размеры 4 x 1 км, глубина 0,3–0,7 м, дно илистое. На северо-востоке в залив впадает р. Чулым, образующая сеть протоков в тростниково-рогозовом займище (см. рис. 23). К середине лета залив покрывается сплошными зарослями гребенчатого рдеста, мутовчатой и колосистой урути, роголистника и нитчатки. Свободным от зарослей погруженной растительности остается только канал шириной 10 и глубиной 1,5–2 м, прорытый для прохода рыбы на нерест. При сильных нагонных юго-западных и западных ветрах уровень воды в заливе быстро повышается на 30–50 см, при сгонных ветрах заметно снижается. Колебания уровня воды в течение суток достигают нередко 40–120 см, что существенно влияет на размещение и поведение лысух (см. гл. 8).

Скопления водоплавающих птиц образуются на заливе ежегодно с конца июля. Наиболее многочисленны утки и лысухи, обычны чайки и крачки, в отдельные годы – серые гуси и лебеди-кликунуны, серые цапли, а на отмелях – различные виды куликов. Общее число водоплавающих составляет в отдельные дни 15–36 тыс. особей /Юрлов, 1974; Кошелев, 1978б/. Срок их пребывания на заливе достигает 2,5–3 мес. Наиболее многочисленными скопления были в 1972 и 1973 гг., а в 1974–1979 гг. в связи с повышением уровня воды и ухудшением кормовых условий они были невелики, до 1–5 тыс. особей. Размещение скоплений лысух на заливе показано раньше /Кошелев, Чернышов, 1980; Кошелев, 1981/. Передвижения линных одногодковых птиц ограничивается радиусом до 500 м от кромки зарослей. Сеголетки более подвижны.

Оз. Плоское расположено вблизи с. Рождественка (Карасукский р-н Новосибирской обл.). Водоем с бордюрным типом зарастания размером 1 x 0,8 км, глубина 0,4–1 м, толщиной ила 0,3–0,5 м. Центральный плес размером 0,6 x 0,5 км окружен прибрежными осоковыми зарослями и на некоторых участках – тростниковыми до 400 м шириной. Местами они заменяются участками осокового кочкарника. Летом плес зарастает почти сплошь роголистником, ряской, земноводной гречихой, пузырчаткой и рдестами. Гнездовой водоем для лысухи (ежегодно по 30–45 пар). Выросшие сеголетки образуют скопление локального типа из 250–400 птиц и держатся на плесе до середины сентября. Взрослые птицы линяют в густом тростнике. Днем сеголетки кормятся на плесе, на ночь уходят в заросли и на кочки.

В других районах ареала скопления сеголетков также образуются и держатся на открытых обширных пространствах воды вдали от бе-

рогозов и прибрежных зарослей /Долгушин, 1960; Луговой, 1963; Греков, 1965а; Федюшин, 1967; Поливанова, 1971; Блум, 1973; Kognowski, 1957; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977; и др./.

Оз. Белуха (характеристика как гнездового водоема приведена выше). По окончании размножения на озере формируются локальные скопления сеголетков (в зарослях тростника, затем выходят на плес), а также два скопления линных взрослых птиц (участки 1 и 2), обследованные нами в 1973 г.

Участок 1 располагался в западной части озера, в 300 м от центрального плеса и представлял собой густые заросли тростника с небольшими участками открытой воды. Степень зарастания составляла около 60%. Глубина 0,7–1,5 м, дно илистое. Скопление линных птиц (450–500) занимало площадь 0,3х0,3 км. Центром скопления был небольшой плес размером 40х15 м, окруженный высоким густым тростником, с одного края сильно изломанным птицами. Густые заросли погруженной растительности (ряска, роголистник, пузырчатка) покрывали толстым слоем поверхность воды. Сплавины и кочки в районе линного скопления отсутствовали, и лысухи для отдыха, сна и чистки оперения изготавливали настилы, для чего надламывали и нагибали зеленые стебли тростника.

Участок 2 находился в 2,5 км к северо-западу от участка 1 в тростниковом займище, примыкающем к земляной дамбе (см.рис.25). Скопление линных лысух (400 особей) держалось на площади 300х400 м с густыми зарослями высокого тростника и небольшими окнами открытой воды. Птицы протоптали в зарослях многочисленные проходы и лазы. Для отдыха и чистки оперения они использовали дамбу, многочисленные кочки и куски сплавины. Для данного участка также характерно обилие погруженной растительности: поверхность воды была покрыта толстым слоем ряски, роголистника и пузырчатки.

Участок 3 располагался в тростниковом займище у истока р.Чулыменок. Густые заросли высокого тростника (степень зарастания составляла около 95%) окружали небольшие окна открытой воды. Также характерно обилие погруженной растительности, преимущественно ряски. Скопление линных лысух (300) держалось на участке 300х300 м. Для отдыха птицы использовали настилы.

Участок 4 находился в густых зарослях узколистного рогоза, окружающих полосой до 100 м центральный плес на севере и отделенных от берега широкими (300–500 м) зарослями тростника. Погруженная растительность почти отсутствовала, поэтому птицы выходили кормиться на плес, удаляясь от зарослей на 50–200 м. Скопление лысух (300) держалось на площади 0,4х0,2 км. Для отдыха и сна они использовали выступающие корневища рогоза, а также расположенные по-соседству илистые островки. На плесе во время кормежки они образовывали смешанные скопления с сеголетками и линными одногодковыми птицами, линявшими рядом, также в зарослях рогоза.

Образование линных скоплений взрослых лысух напоминает та-

ковое у речных уток, требования к станциям совпадают. Однако лысухи образуют самостоятельные скопления и не встречаются среди линяющих уток. Для выбора места линьки лысухам, помимо обилия легко доступного растительного корма, необходимы хорошие защитные условия, удаленность от берега, наличие сухих возвышенных мест (кочек, заломов, сплавины).

Скопления линных одногодových птиц, не участвующих в размножении, придерживаются иных стадий (табл. 6). Лысухи днем держались на границе зарослей и открытой воды и выходили кормиться на плес, удаляясь от зарослей на 100–300 м. В зарослях были скудные запасы растительного корма, что птицы возмещали выходами на плес, на участки с обилием гребенчатого рдеста, роголистника, ряски и пузырчатки. При опасности и на ночевку птицы уходили в заросли. Скопления одногодových птиц практически не смешивались ни со скоплениями линных взрослых лысух, ни сеголетков, занимая другие водоемы или иные места в пределах одного водоема /Кошелев, 1981/.

В литературе имеются многочисленные указания о линьке лысух в различных станциях. Скопления линных птиц наблюдались на открытых мелководьях в Ягорлыцком и Тендровском заливах Черного моря и у Лебяжьих островов, где отмечали до 1 млн. особей одновременно /Ардамацкая, 1965; Костин, 1965/. На оз. Энгурес в Латвии, озерах Казахстана и оз. Ханка линные лысухи также держатся открытой воды /Формозов, 1937, 1949; Поливанова, 1971; Блум, 1973; Гаврин и др., 1974/. В Средней Азии на горных озерах лысухи линяют в зарослях осоки и на открытой воде /Иванов, 1969; Абдусалямов, 1971/. Густые заросли тростника предпочитают линные птицы в Башкирии, на Каспии, в Белоруссии, Западной Европе /Попов, 1939; Греков, 1965а; Федюшин, 1967; Kornowski, 1957; Ворр, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973; Voer e.a.; 1974/. Пестрая картина размещения скоплений линных лысух связана, по нашему мнению, с тем, что скопления взрослых отгнездившихся и одногодových негнездящихся птиц разные авторы объединяли в одну группу "линных". Сведения о линьке лысух в густых зарослях относятся, очевидно, к взрослым птицам, а на открытой воде – к одногодovým неразмножающимся. Это подтверждается тем, что скопления последних образуются уже с середины июня – в июле, когда взрослые птицы еще держатся с птенцами.

Зимовки

Во время зимовок западно-сибирские лысухи держатся многотысячными скоплениями на обширных морских заливах Каспийского моря, крупных водохранилищах и естественных водоемах Средней Азии, предпочитая мелководные прибрежные участки глубиной 0,5–5 м. Реже встречаются в море вдали от берегов /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Греков, 1962, 1965б; Пятков, 1953, 1957; Кыдыралиев, 1973/. На небольших водоемах (озерах, реках, ары-

Таблица 6

Характеристика скоплений линных одногодových лысух в Барабинской лесостепи^Ж

Озеро	Площадь, занимаемая скоплением, га	Стация	Число линных особей	Месяц и год обследования
Монзелинское ^{ЖЖ}	20	Заросли тростника, остров на плесе	250	VIII 1974
Петраковский мыс	10	Кромка среднего по густоте тростника	200	VII 1975
Голуха	8	Куртины тростника на плесе	300	VII 1975
Ишатово	40	Кромка густого тростника вдоль плеса, плес	2500	VII 1975
Светлое	5	Плес, кромка тростниковых зарослей	200	VII 1975
Челюскино	20	То же	400	VII 1975
Горькое	15	"	500	VII 1977
Фидиха	15	Заросли рогоза вдоль плеса	350	VII 1978
Млп. Чаны, уч. 1	8	Заросли рогоза вдоль залива	400	VII, 1975-1979
уч. 2	10	Заросли тростника вдоль залива	400	VII 1975-1979
уч. 3	10	То же	300	VII 1975

^Ж Озера Чановской системы (окр. с. Широкая Курья Здвинского р-на).

^{ЖЖ} Лесное озеро, подтаежные леса (окр. с. Черный Мыс Колынянского р-на).

как и каналах, в зарослях водной растительности на рыбообразных прудах) встречается небольшими скоплениями в несколько десятков или сотен птиц /Исаков, Воробьев, 1940; Михеев, Кудленок, 1968; Михеев и др., 1972/. Зимовочные скопления отмечаются на пресных и соленых, стоячих и слабо текущих водоемах, в местах с обилием погруженной растительности и защищенных от ветра и сильной волны.

На черноморских зимовках лысухи собираются также в плотные скопления: громадные на море (по 8-15 тыс. особей и более), зна-

чительно меньше (по несколько сотен особей) - на морских лиманах, водохранилищах /Сабиневский, 1965; Ардамацкая, 1968; наши наблюдения за 1981-1983 гг./ В Западной Европе лысухи зимуют на морях, а также внутренних естественных водоемах, держатся на открытой воде /Mac Clelland e.a., 1956; Vopp, 1959; Boer e.a., 1974; Fjeldsa, 1977; и др./.

Днем птицы кормятся, растянувшись вдоль берега цепью (по несколько тысяч особей на 1 км), то приближаясь к берегу, то удаляясь от него на 2-5 км в зависимости от состояния моря и времени суток /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Исаков, 1940/, на берег выходят редко. На море они совершают только суточные кормовые перемещения, придерживаясь преимущественно мелководных прибрежных участков. На оз. Иссык-Куль предпринимают кочевки на сравнительно большие расстояния в зависимости от ледовой обстановки /Пятков, 1957/.

На зимовках в одних и тех же местах скапливается огромное число водоплавающих и околоводных птиц, образуя смешанные скопления. Тем не менее прямые столкновения между особями в этих скоплениях редки. Этому способствует, в первую очередь, распределение разных видов по стациям и микростациям. Так, у самого берега держатся речные утки, дальше - нырковые, еще дальше - лысухи и совсем далеко в море - пеликаны и лебеди /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Исаков, 1940/. Плотные скопления лысух не смешиваются со стаями речных и нырковых уток. Прослеживается доминирование одних видов над другими. Так, лысуха уступает место и дорогу цаплям, крупным чайкам, но пользуется преимуществом при встречах с поганками, утками и мелкими чайками /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Vopp, 1959; Kuhk, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973/.

По нашим наблюдениям, проведенным в декабре 1972 г. в Узбекистане, на внутренних водоемах скопления лысух совершают незначительные перемещения в течение дня, на ночь уходят в заросли тростника. Примечательно, что одиночные особи и мелкие группы (2-15) держатся в глубине зарослей в течение суток и не показываются на открытой воде. Там, где птиц не беспокоят, они выходят днем отдыхать и чиститься на открытый берег, кормиться в траве. При установлении ледяного покрова лысухи держатся на полыньях, вылезают на льдины отдыхать, возможно, проводят и ночь.

Таким образом, на всех этапах годового жизненного цикла лысуха проявляет высокую пластичность в выборе мест обитания. Требования и связи с территорией изменяются в зависимости от сезона, возраста птиц и условий, что позволяет виду широко освоить различные водоемы. Ее продвижение на север в период гнездования сдерживается, по-видимому, недостатком достаточно высоких густых зарослей, суровыми климатическими условиями и краткостью благоприятного для размножения периода. Тем не менее отдельные пары успешно выводят потомство далеко на севере /Ясков, 1981/, возможно, это связано с особым микроклиматом речных долин.

ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Древность происхождения пастушковых птиц (Rallidae), с одной стороны, и обитание их в сравнительно молодых биоценозах пресноводных водоемов, в условиях изменчивой среды (особенно в умеренных зонах) - с другой, обуславливают многообразие и сложность их поведения. Наиболее древние представители семейства, среди которого много архаичных, неспособных к полету видов, известны из верхнего мела, около 60 млн. лет назад /Дементьев, 1940; Vorr, 1959; Ripley, 1977/. Характерным признаком древности является наличие у птенцов, в частности у лысухи, неопоренных крылышков с ясно заметным кистевым пальцем /Штегман, 1952; Бородулина, 1964; Siegmund, 1959/.

По развитию птенцов лысуху относят к промежуточному типу между выводковыми и гнездовыми. Быстрый рост и развитие птенцов, сравнительно раннее становление терморегуляции, оставление ими гнезда и ранний переход к самостоятельному питанию сближает их с выводковыми. Однако участие в воспитании потомства обоих родителей, кормление ими птенцов, обогревание и вождение, защита от врагов вплоть до приобретения ими самостоятельности, а также использование выводком гнезда для отдыха, сушки оперения и сна в течение выводкового периода, - все это характерные признаки гнездовых. В дождливую погоду самка сидит на гнезде, прикрывая птенцов своим телом, а самец приносит им корм, который она распределяет /Синицкий, 1960; Блум, 1973; Vorr, 1959; Wagner, 1962; O.Heinroth, M.Heinroth, 1968; Ripley, 1977/.

Как и птенцы других выводковых птиц, птенцы лысухи первые недели жизни передвигаются только при помощи ног, крылья в это время развиваются медленно. Молодые становятся способными к активному полету в возрасте 65-80 дней, но рост маховых перьев продолжается вплоть до отлета на зимовку, т.е. до возраста 90-120 дней. Уже на 2-3-й день после вылупления пуховики лысухи способны самостоятельно кормиться, передвигаться (плавать, нырять, взбираться на гнездо). При этом они везде следуют за родителями.

Обитание пастушковых птиц при плохой видимости в условиях густых травянистых зарослей привело к выработке хорошо развитой звуковой сигнализации и своеобразных оптических видовых опознавательных признаков. Характерной особенностью взрослых лысух является кивание головой при спокойном плавании, при котором издали заметно белые лобная кожистая бляшка и клюв, контрастирующие с черным цветом оперения (см. рис. 6). По значению это поведение аналогично частому потряхиванию белым подхвостьем другими видами пастушковых (камышница, водяной пастушок, обыкновенный погоньш). Это поведение (кивание головой), однако, не наблюдается у лысух в состоянии испуга и настороженности, при

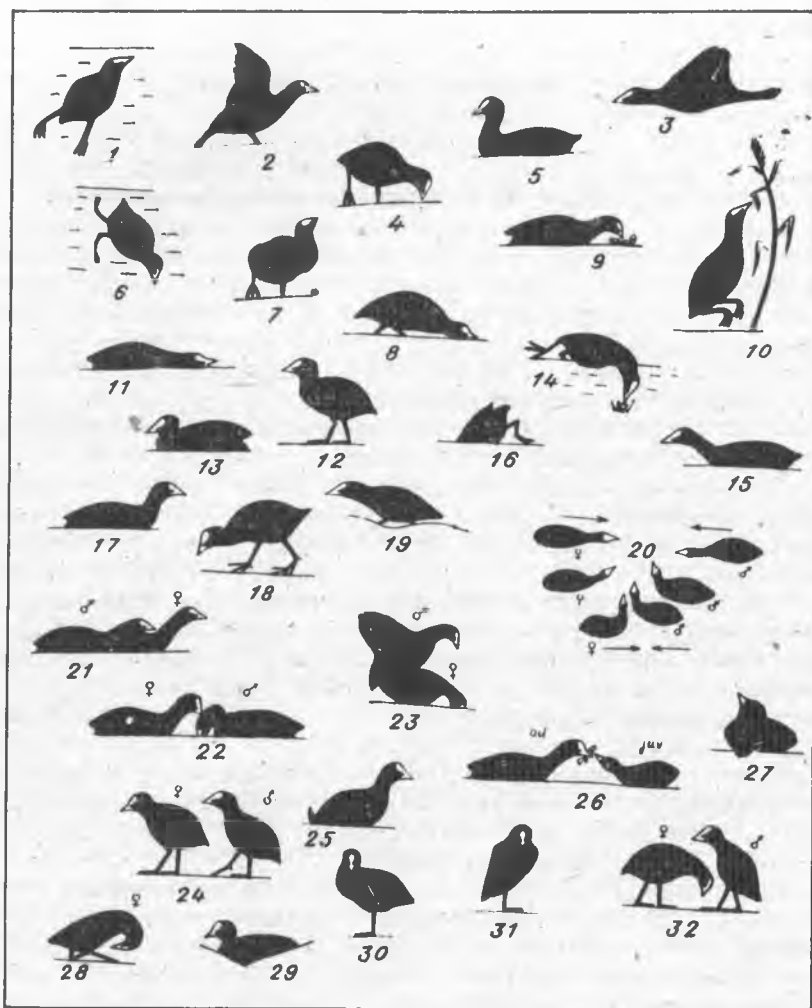


Рис. 4. Элементы поведения лысухи при передвижениях, в комфортных ситуациях, во время кормежки, при взаимоотношениях в паре и выводе.

1, 6 - ныряние; 2 - бег по воде; 3 - полет; 4 - кормежка на суше; 5 - птица насторожилась, ориентировочная реакция; 7 - утоление жажды; 8 - кормежка на мелководье; 9 - склевывание пищи с воды; 10 - добывание высоко расположенных семян и листьев; 11 - взятие корма с поверхности воды; 12 - ходьба по суше; 13 - отдых; 14 - доставание пищи из верхних слоев воды; 15 - отгон другой птицы; 16 - доставание пищи из глубоких слоев воды пероворачиванием туловища вертикально; 17 - быстрое плавание; 18 - нападение на другую птицу; 19 - бег в воде; 20 - сплывание самца и самки при образовании пары; 21 - принуждение самки к спа-

бегстве или нападении на врагов. Интересно, что у близкого вида, американской лысухи - *Fulica americana*, клюв, наоборот, темный, а подхвостье белое /Gullion, 1952, 1953 /, соответственно этому она не кивает головой, а потряхивает хвостом.

Различные аспекты поведения лысухи достаточно полно изучены в Западной Европе. Для территории СССР, включая Западную Сибирь, работ по этологии данного вида практически нет, имеющиеся в литературе сведения отрывочны и зачастую противоречивы. Поэтому мы уделяли особое внимание изучению поведения западно-сибирских лысух в сравнительно-географическом плане, особенно в период размножения.

Индивидуальное поведение

Под ним понимается поведение, свойственное каждой особи по отношению к окружающей среде. Оно имеет решающее значение для выживания особи. Выделяют свыше 10 конкретных функций этого поведения /Тинберген, 1969; Шовен, 1972; Дьюсбери, 1981/, из которых мы остановимся на наиболее характерных.

Локомоция, или способы передвижения. Во время передвижений на суше лысуха внешне напоминает домашнюю курицу. Уверенно и быстро ходит и бежит, при беге часто размахивает крыльями, что помогает развивать большую скорость. Однако хорошо передвигается по суше - открытому пространству и в густых зарослях, чему способствует сплюснутая с боков форма туловища. Не менее уверенно держится на воде. При отсутствии опасности плавает медленно (*Ruhiges Schwimmer*), голова поднята вверх и вытянута слегка вперед, тело лежит относительно высоко на воде, хвост держится горизонтально, птица часто подергивает головой. При опасности она плавает быстро, тело почти полностью выходит из воды, при этом она ударяет по воде ногами и концами крыльев (*Schwimmenlauf*). При взлете полностью выходит из воды, сильно и часто размахивает крыльями и буквально разбегается по воде. Шея вытянута вперед и вверх (*Fluglauf*) (рис. 4.2). Реже при уходе от опасности в спасительные заросли лысуха быстро плавает, вытянув вверх слабо изогнутую шею (*Zielgerichtetes rasches Schwimmen*). Поднимаясь в воздух после длительного разбега по воде, летит быстро и прямолинейно. Ноги вытянуты назад и выглядят, как длинный хвост (см. рис. 4.3). На резкие повороты и изменение высоты полета не способна.

риванию; 22 - взаимное почесывание оперения партнерами; 23 - спаривание на воде; 24 - поведение птиц перед спариванием; 26, 27 - выпрашивание корма у родителей птенцами разного возраста - подростом и пуховиком; 28 - поведение самки перед спариванием; 29 - насиживающая птица; 30 - чистка оперения ног; 31 - отдых на суше; 32 - поведение птиц, предшествующее спариванию.

Лысуха не только отлично плавает, но и хорошо ныряет. Она делает легкий прыжок вверх и, описывая в воздухе дугу, уходит в воду. При этом крылья и перья тела плотно прижаты к туловищу. Лысуха способна нырять до 20 м в длину и до 6,5 м в глубину (Hofer, 1968). Использует ныряние (Tauchen) для доставания корма со дна и спасения от врагов.

Комфортные действия. Уходу за оперением лысухи уделяют до 20% суточного бюджета времени. Комфортные действия совершаются как на воде, так и на сухих местах (кочках, корягах, отмелях, берегу). Стоя на суше, птица пальцами ноги чешет голову (Sich-Kratzen), которая отворачивается при этом в сторону (см. рис. 4.30). В других случаях головой приглаживает контурные перья, перебирает их клювом, удаляя капли воды и грязи (Sich-Putzen). После чистки перьев или выхода из воды на сушу лысуха обычно одновременно поднимает вверх оба крыла (Flügelstrecken), при этом кистевой сустав согнут, а большой палец крыла заметно выпрямлен. Иногда она, стоя на суше, начинает энергично размахивать крыльями (Sich-Flügen), удаляя таким путем воду с перьев и приводя их в порядок. Такой же цели (удалению воды и грязи) служит частое потряхивание головой (Kopfschütteln) и встряхивание оперения (Sich-Schütteln). При встряхивании лысуха поднимает из воды переднюю часть туловища, взъерошивает перья и совершает частые движения, держа голову неподвижной. Рулевые перья отряхиваются путем боковых движений (Schwanz-wedeln).

Кроме того, лысухи часто купаются, выделяют два варианта купания. Окунувшись, лысуха выпрямляется, слегка отставляет в стороны крылья и движет ими в воде; голову также окунает и вытирает о перья спины (Das "nachlassige" Baden). При длительном купании, нередко продолжающемся более 10-15 мин, птица почти вертикально ныряет грудью в воду, резко выпрямляется и бьет одним крылом по воде, а при последующем погружении - другим крылом (Das "grundliche" Baden).

Не менее часто птицы принимают солнечные ванны: стоя на сухом месте широко раскрывают в стороны крылья и держат их в таком положении 1-2 мин (Sich-Sonnen). При потягивании она вытягивает назад одну ногу и крыло с той же стороны (Sich-Strecken). Во время отдыха на суше лысуха стоит на одной ноге, сунув клюв в оперение со стороны ноги, на которой стоит, другая нога спрятана под крыло (см. рис. 4, 31). Реже отдыхает, лежа на брюхе на суше или воде. Зевающая птица (Gähnen) широко раскрывает клюв, часто вытягивая при этом шею вперед.

Питание и потребление воды. Наземно-водный образ жизни, который ведёт лысуха, позволяет ей одинаково успешно кормиться в различных стациях. Наиболее распространенным способом добывания пищи является склевывание с поверхности воды. Птица медленно плывет, делает редкие выпады-клевки вперед и по сторонам своего движения, захватывая клювом части растений и мелких животных (см. рис. 4.9). С глубины около 30 см лысуха достает

пищу следующим образом: медленно плывет, полностью опустив голову и шею в воду, набрав корм, заглатывает его, подняв голову над водой. Лысуха добывает корм также из более глубоких слоев воды (до 50 см): она опускает в воду голову и шею и поднимает вертикально вверх нижнюю часть тела, пальцы медленно движутся в воде для сохранения равновесия (см. рис. 4.16). За придонными растениями лысуха ныряет, выносит их на поверхность и склевывает, реже выдергивает их за верхушки. Нами наблюдался также следующий способ кормления: птица быстро плывет, положив на воду вытянутую вперед шею и голову с раскрытым клювом, собранную пищу заглатывает во время остановок. Это часто наблюдалось нами и у речных уток. На отмелях лысуха "шелочет" воду: она медленно идет, шея вытянута вперед, клюв раскрыт и движется в воде из стороны в сторону. Данное поведение напоминает таковое у уток.

На суше корм добывается склевыванием, как это делает домашняя курица. Чтобы достать высоко растущие части растений (листья, семена), лысуха подпрыгивает или же надламывает все растение (см. рис. 4.10). Лысуха пьет воду часто и делает это так же, как курица: зачерпывает клювом и проглатывает, запрокинув голову вверх - назад (см. рис. 4.7).

Таким образом, у лысухи встречаются способы добывания пищи, характерные как для водяных птиц (уток), так и для сухопутных (куриных), что является выражением адаптации к обитанию в разнообразных станциях.

Избегание хищников и защита от них. Во время кормления и отдыха лысухи часто осматриваются (Sichern), чтобы убедиться в отсутствии опасности. Птицы вытягивают вверх шею и смотрят по сторонам, поворачивая голову, хвост при этом опущен вниз. Перед тем, как выйти из зарослей на открытую воду, птица высовывает голову и осматривается (Tarnung; рис.5.1). Молодые лысухи при опасности нередко прячут среди растений голову, оставляя снаружи тело. При приближении врагов лысуха спасается вплавь или "убегает" по воде в заросли. Застигнутая пернатым хищником врасплох на открытой воде, лысуха либо ныряет в воду, либо активно защищается. В последнем случае она опрокидывается на спину и размахивает ногами в воздухе, разбрызгивая воду над собой (Wasserspitzen). Иногда разбрызгивает воду ногами, погрузив в воду голову и переднюю часть туловища (см.рис.5.6). Такой способ поведения лысухи используют также в скоплениях при коллективной защите от пернатых хищников.

При появлении вблизи гнезда человека лысуха отплывает в сторону, привстает над водой и быстро топчется, разбрызгивая воду (Wassertreten). Тем самым старается привлечь к себе внимание и напугать противника (см. рис. 4.24). Птицы, испытывающие страх, прижимают крылья плотно к туловищу и часто двигают хвостом из стороны в сторону. Молодые лысухи, застигнутые внезапно на суше и напуганные, в этом случае наклоняют голову и шею к земле и энергично приседают (Sich-Ducken).

Сравнивая полученный нами материал по индивидуальному пове-

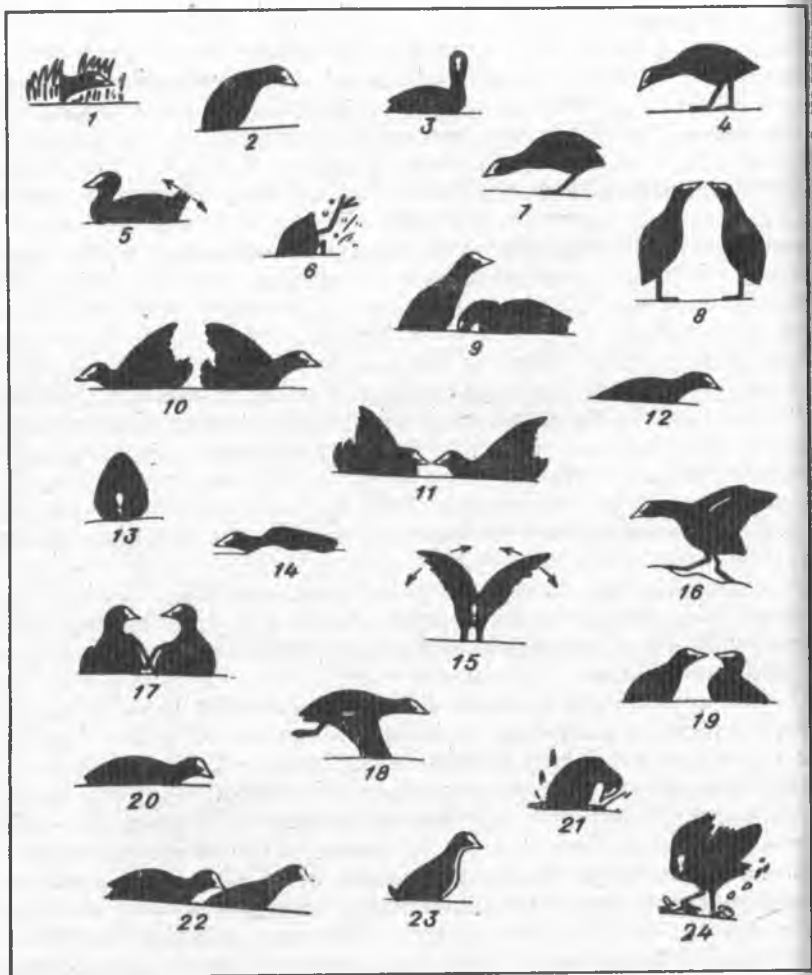


Рис. 5. Элементы поведения лысухи при опасности, защите гнездовых участков, во внутри- и межвидовых конфликтах.

1 - осматривание; 2 - угроза, адресованная другой птице; 3 - птица насторожилась; 4 - нападение на другую лысуху на суше; 5 - вращение хвостом при испуге; 6 - оборона от нападения пернатого хищника; 7 - поклон молодой птицы при встрече со взрослой; 8 - взаимная угроза двух птиц в скоплении на суше; 9 - покорность одной птицы при встрече в скоплении; 10-11 - демонстрация превосходства на границе гнездовых участков птиц-соседей; 12 - спасение бегством; 13, 14 - угроза, демонстрируемая при нападении в плыв на нарушителя границ гнездового участка, и нападение; 15 - размахивание крыльями по окончании драки; 16 - нападение полетом в беге по воде на нарушителя границы; 17 - драка двух птиц; 18 - преследование другой птицы в полете; 19 - взаимная

линию западно-сибирских лысух с имеющимися литературными данными для Западной Европы /Rutsche, 1934; Alley, Boyd, 1947; Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Wagner, 1962; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Boer e.a., 1974; Fjellnes, 1977, 1982; и др./, мы убедились в большом сходстве поведенческих реакций у птиц, обитающих в различных районах. Видимо это связано с обитанием в одинаковых экологических условиях: в гнездовой период - в зарослях, вне сезона размножения - на открытой воде.

Интравидовые отношения

Во внутривидовых отношениях лысух, особенно в сезон размножения, большую роль играет звуковая сигнализация, что связано с обитанием в густых зарослях, со сложностью и разнообразием взаимоотношений в паре, выводке (семье) и между соседними выводками и с необходимостью звуковой маркировки границ гнездовых участков. Вне периода размножения лысухи подают голос редко.

Крики взрослых птиц односложны и состоят из ряда чередующихся слогов разного тона. Половой диморфизм криков выражен резко (табл. 7) и обусловлен морфологическими различиями в строении горла /Ruppel, 1933; Rutschke, 1939/; это известно и для *F. americana* /Gullion, 1951/. В зависимости от конкретной ситуации и при разном эмоциональном состоянии лысухи издают различные крики. У птенцов набор звуков изменяется с возрастом /Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Wagner, 1962; Glutz von Blotzheim, 1973 /. В отечественных публикациях по этому вопросу содержится много противоречий и совершенно не упоминается о половом диморфизме /Спангенберг, 1951; Долгушин, 1960; и др./.

Крики самцов. Наиболее частый крик самцов звучит как резкое "дп, дп". В зависимости от степени возбуждения крик птицы то усиливается, то ослабевает. При очень сильном возбуждении крик резкий, высокий и громкий, а в спокойном состоянии мягкий, ниже по тону и тихий. Крик начинается звуком "б", поднимается до "дп" и дальше к резкому "псси".

Крики самок. Также изменяются в зависимости от ситуации и степени возбуждения, меняется сила и тональность звуков, количество слогов в крике. Обычный крик самок "о-о" или "кав, кев", он начинается звуком "у" и переходит к резкому "о" /Kornowski, 1957/.

угроза двух птиц на воде в скоплении; 20 - нападение в плавании; 21, 24 - топтание на воде для устрашения противника; 22 - преследование и клевок другой птицы; 23 - устрашение, демонстрируемое молодыми лысухами в адрес уток, зашедших на территорию гнездового участка.

Таблица 7

Классификация криков лысухи /по Kornowski, 1957, с нашими дополнениями/

Значение крика	Крик		
	самцов	самок	птенцов
Призыв партнера	дп, дп (громко)	о-о-о (резко и часто)	-
Крик самца перед спариванием (агитирующий)	пид, пид, пши	-	-
Предостережение об опасности	пикс, псси	а-о-а-а-о	-
Выражение страха	-	а-о-о-о-а	-
Выражение угрозы, адресованной противнику	пикс, псси (громко и резко)	кав, кши-ав (хрипло)	-
Крик, издаваемый во время драки	псси	ткав	-
Призыв родителей или птенцов	б(о) (мягко, единично)	дук, тдук (мягко)	фюид
Выпрашивание корма птенцами	-	-	пвииб
Поддержание связи между партнерами пары, членами выводка	дп	кёв, каэв (хрипло)	фюид
Выражение удовольствия	-	-	уюип

Крики птенцов. По сравнению со взрослыми птицами, их крики однообразны. Они сводятся к сигналам, поддерживающим связь в выводке, выпрашивания корма у родителей или выражающим удовольствие. Обычный крик птенцов звучит как протяжное нежное "фюид". В возрасте 60-70 дней у них начинает проявляться половой диморфизм криков /Wagner, 1962/, но О. Хейрот и М.Хейрот /О.Heinroth, М.Heinroth, 1968/, слышали крик "кёв", издаваемый молодой особью уже в возрасте 50 дней.

Помимо криков важную роль во внутривидовых взаимоотношениях лысух играет демонстрация белой бляшки и клюва. Опыты, проведенные З. Вагнером /Wagner, 1962/ по окрашиванию темных бляшек молодых птиц в белый цвет и, наоборот, белых бляшек взрослых птиц в черный, показали важную их роль в качестве внутривидового опознавательного признака. Их демонстрация является сигналом угрозы. Наоборот, отворачивание бляшки или укрывание ее в воде или зарослях свидетельствует о подчинении и страхе одной птицы перед другой (см. рис. 5.22, 28, 33). Так, подростки птенцы с темными бляшками и клювом, выпрашивая корм у родителей, получали его

и с перекрашенными в белый цвет они в аналогичной ситуации подвергались угрозам и нападению со стороны родителей. Бляшка и клюв птенцов становятся полностью белыми в возрасте 80-120 дней /Синицкий, 1960; Блум, 1973/. К этому времени птицы становятся самостоятельными и выводки распадаются. Роль бляшки как сигнала угрозы подчеркивает и тот факт, что она имеет максимальные размеры именно в сезон размножения, когда лысухи активно защищают границы гнездовых участков. Бляшка уменьшается после сезона размножения, когда лысухи мало агрессивны. Гормональная регуляция размеров бляшки для *F.americana* доказана /Gullion, 1951, 1953/, видимо, она имеет место и у *F.atra*.

У пуховых птенцов сильным сигналом (раздражителем) является ярко-красная окраска головы, сохраняющаяся до трехнедельного возраста /Синицкий, 1960; Блум, 1973; Wopp, 1959; Kear, 1966/. В это время птенцы полностью зависят от родителей. Яркая окраска далеко заметна в густых зарослях и является важным опознавательным признаком. Она стимулирует также кормление птенцов родителями /Steinbacher, 1930; Alley, Boyd, 1947, 1949; Boyd, Alley, 1948; Kornowski, 1957; Weidmann, 1965; Kear, 1966; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977/. Напротив, опыты по выявлению действия белых бляшек родителей в качестве стимулятора пищевой реакции птенцов дали отрицательный результат /Weidmann, 1965; Kear, 1966/. Птенцы предпочитали клевать модели клюва с желтыми и красными пятнами, или целиком окрашенные в эти цвета, а не белые.

Ниже рассматриваются демонстрация лысухами бляшки и использование соответствующих криков, а также основные поведенческие реакции лысух во внутривидовых отношениях.

Репродуктивное поведение. Лысухи относятся к моногамным птицам. Предполагается, что отдельные пары постоянны на протяжении ряда лет. Для особей, зимующих в Европе на своих гнездовых участках, это доказано /Rutschke, 1939; Kornowski, 1957; Wopp, 1959/, аналогичные данные имеются для американской лысухи /Gullion, 1952/.

До недавнего времени сроки, процесс образования пар и картина брачных игр у лысухи были известны в общих чертах. Мы предполагаем, что у части сеголетков имеет место образование пар обычно, как у уток /Дубовик, 1969/, косвенным подтверждением чего являются встречи птиц в скоплениях парами. У взрослых птиц на зимовках, по-видимому, также идет образование и переформирование пар /Исаков, Воробьев, 1940; Wopp, 1959/.

Впервые поведение лысух при образовании пары изучено Б.К.Мутхорстом /Muthorst, 1971/ в период их зимовки. Оно проявляется во взаимном "сплывании" (*Abshwimmen*) самца и самки (см. рис.4.20). Самец и самка отделяются от общей стаи лысух, державшихся на открытой воде, и быстро плывут с расстояния 2-8 м навстречу друг другу. Самка во время движения издает громкие крики "кёв,кёв", а самец - "пикс". Затем они сплываются и одновременно отворачивают друг от друга белые бляшки, сближаясь почти

вплотную. В этот момент самец смотрит в сторону от самки, которая продолжает кричать. Проплыв мимо нее, самец продолжает быстрое движение и нападает на других лысух, а при их отсутствии имитирует нападение. Самка возвращается в стаю и начинает кормиться, вскоре туда подплывает и самец. Такое поведение характерно как для взрослых, так и для молодых птиц /Muthorst, 1970/. "Сплывание" длится считанные минуты, но именно с такого поведения и начинается образование пары у лысухи. Впоследствии оно дополняется взаимным "почесыванием" оперения (Kraulen) партнерами (см. рис. 4.22). Г. Корновский /Kornowski, 1957/ также наблюдал "сплывание" зимой, но ошибочно трактовал его как опознание партнера.

Относительно брачных игр лысух имеющиеся в литературе данные противоречивы. Как групповые брачные игры описывается сбор нескольких птиц на открытой воде в период занятия участков, когда они преследуют друг друга с поднятыми вверх крыльями и громкими криками /Спангенберг, 1951; Долгушин, 1960; Поливанова, 1971; Измайлов, Боровицкая, 1973; и др./. Мы считаем, что эти наблюдения относятся к территориальным столкновениям соседних пар при образовании гнездовых участков. Также ошибочно описывалось как токование плавание самца вокруг самки в позе демонстрации "превосходства" (см. рис. 5.10,11) /Lelek, 1958; Ворп, 1959/.

Видимо, брачные игры у *F. atra* заключаются во взаимном почесывании оперения партнеров. Оно наблюдается наиболее часто в гнездовой период, очень редко - в послегнездовой и способствует укреплению и усилению связи между партнерами. Происходит это следующим образом. Одна из птиц пары приседает в воде, круто изгибает шею, а клюв и часть головы, включая бляшку, прячет в воду. Другая водит клювом по оперению головы и шеи первой. Время от времени партнеры меняются ролями /Kornowski, 1957; рис. 5.22/. Также для *F. americana* установлено, что поведение при образовании пар и токование сводится только к взаимному "почесыванию" /Gullion, 1952/.

Лысухи спариваются обычно на воде, реже на твердой основе. Самец преследует самку, издает при этом частые крики, изредка клюет ее в область спины и шеи. Наконец, самка опускает голову в воду и поднимает хвост круто вверх. Самец взбирается ей на спину и копулирует, расставив ноги и размахивая крыльями для сохранения равновесия (см. рис. 4.23). Аналогичная картина спаривания приводится и для западно-европейских лысух /Rutschke, 1939; Kornowski, 1957; Glutz von Blotzheim, 1973; и др./. После спаривания у самца наблюдали иногда своеобразную позу (Verkrampfung), когда он откидывает голову на вытянутой шее назад и оседает на хвост, приподнимая вверх грудь /Wagner, 1962/. При отказе самки от спаривания, что часто наблюдается в первую половину насиживания, она резко пригибает хвост вниз и с криками уплывает от самца в позе бегства. Самец преследует ее и клюет в спину, самка ныряет или спасается от него в зарослях.

На суше спариванию предшествует иногда своеобразное предсовокупительное поведение /Панов, 1973/, нам довелось наблюдать его дважды.

С увеличением птенцов наблюдаются иные отношения, наиболее ярко проявляющиеся при выпрашивании корма у родителей. Пуховые птенцы на грядке при этом лежат на брюшке и, запрокинув голову назад, громко пищат (см. рис. 4.27). Подросткие птенцы с криками быстро плывут к родителям, размахивая крылышками и часто тряс головой. Шея вытянута вперед-вверх, голова повернута назад на 90° , а крылья отставлены в стороны под углом 45° к нижней части тела (Betteln; см. рис. 4.26). Такое поведение птенцов мы отмечаем вплоть до подъема их на крыло и распадаения выводков. Это же известно для лысух Западной Европы /Kornowski, 1957; Vopp, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977; и др./.

Территориальное поведение. На всем протяжении ареала для лысухи характерен резко выраженный гнездовой территориализм. Каждая пара занимает в зарослях на границе с открытой водой участок, который сохраняет свое значение до распадаения выводков. Границы участка охраняют оба партнера, но в связи с разделением функций самка затрачивает на его защиту значительно больше времени (у *F. americana* в предгнездовой период в 3 раза, в период насиживания и рождения - в 2 раза больше времени, чем самка /Ryan, Dinamore, 1979/). Поведенческие действия самца и самки, направленные на защиту территории, сходны /Kornowski, 1957; Vopp, 1959; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977; и др./.

Они состоят из ряда последовательных актов. Заметив нарушителя границ, хозяйка участка издает предостерегающий крик и плывет к нему в позе нападения. Он тончает оперение, особенно на спине, втягивает голову и шею и плечи, клювом почти касается воды (Angriffschwimmen; см. рис. 5.8). На черном фоне оперения отчетливо видны белые блешки в клюве, направленный в сторону противника. Изредка по ходу движения нападающая птица привстает и "топчется" на поверхности воды (Wassertreten) с целью устрашения и запугивания противника. При этом она склоняет голову вниз, направляя клюв к ногам, высоко поднимает грудь, взъерошивает оперение (см. рис. 5.14). Также поведение наблюдалось по отношению к поганкам, уткам и при отлучении лысухой человека от гнезда /Кошечков, 1976a; Lillau, 1968 /.

Подплывая к нарушителю, лысуха нападает на него и клочет, а если противник зарыт, топчется над ним по воде. С дальнего расстояния лысуха нападает в полете "бегом по воде": полностью высовывает на воду, размахивает крыльями и бежит по поверхности. Шея при этом изогнута вниз, оперение взъерошено, блешка обращена в сторону противника. Нередко в таких случаях лысуха переходит на свободный полет над самой водой, касаясь ее поверхности концами крыльев. При конфликте на суше нападающая лысуха идет или бежит в сторону противника, изогнув шею и туловище вперед-вниз, чтобы была видна блешка (см. рис. 5.4, 15, 18).

Ритуал территориальных конфликтов лысух-соседей гораздо богаче действиями, позами и криками, чем при нападении лысух на особей других видов. Подплыв к границе, соперники разделяют соседние участки, противники останавливаются и демонстрируют своеобразные позы превосходства (*Imponierhaltung*). Они поднимают высоко над спиной крылья, взъерошивают оперение, шею изгибают вниз и втягивают в плечи, клюв направляют в сторону противника (см. рис. 5.10, 11). В таком положении птицы-соперники плавают параллельно границе 5-20 мин. Аналогичная картина демонстрации превосходства известна также для хохлатой и американской лысух (*F.cristata*, *F.americana*) /Gullion, 1951; Kornowski, 1957/. Реже птицы поворачиваются хвостами друг к другу и плавают в такой позе /Кошелев, 1976a/. Но иногда от этих действий лысухи переходят в драку (*Zweikampf*). Противники набрасываются друг на друга, опрокидываются назад, опираясь хвостом и распушенными крыльями о воду, царапают друг друга ногами и клюют, стараясь попасть в голову (см. рис. 5.17). Каждая птица пытается взобраться на спину противника и утопить его. Несмотря на внешне ожесточенный характер драк, повреждений у лысух мы не отмечали, что характерно для них и в других районах /Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Wagner, 1962; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977; и др./.

Нередко на стыке границ несколько гнездовых участков в драках участвует одновременно 6-8 лысух-соседей. Самцы и самки дерутся одинаково ожесточенно, но только с птицей того же пола; самец, напавший на самку, сразу после обнаружения ошибки прекращает драку /Kornowski, 1957; Muthorst, 1970/. По окончании драки птицы отплывают на свою территорию, часто привстают и энергично размахивают крыльями, отряхивая воду и приводя в порядок оперение.

Количественная характеристика территориального поведения между соседними парами приведена в табл. 8. Затраты времени на охрану и защиту границ участков довольно велики.

У подросших птенцов лысухи мы также наблюдали проявление территориального поведения в возрасте 40-45 дней, когда они пытались изгнать с территории выводкового участка птиц других видов, например уток.

Птенец лысухи плывет к меньшему по размерам утенку и клюет его. При встрече со взрослой уткой он останавливается перед ней и высоко поднимает грудь из воды (см. рис. 5.23) /Дубовик, Кошелев, 1974/. Мы наблюдали также, как гнездящиеся лысухи изгоняли со своих участков линных, до 100-120 особей одновременно. В целом же лысухи нападают на птиц других видов только в 30-70% возможных случаев, причем некоторые пары, бывшие под наблюдением, агрессивны в течение всего сезона размножения.

Анализ территориального поведения западно-сибирских лысух показал, что оно не отличается от такового, известного для западно-европейских птиц /Rutschke, 1939; Neithammer, 1942; Nylund, 1945; Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Melde, 1959; Wag-

Таблица 8

Характеристика внутривидового территориального поведения лысух в выводковый период в июне 1973 г. на оз.Белуха (50 ч наблюдений)

Поведенческий акт	Количество актов		Затраченное время, мин	
	л	% от общего числа	всего	в среднем на один акт
Патрулирование границ	45	11	40,0	0,9
Угроза на расстоянии	90	23	7,0	0,3
Устрашение	20	5	0,5	0,1
Демонстрация превосходства	100	25	80,0	3,2
Нападение в плавании	80	20	20,0	1,0
Нападение "бегом по воде"	30	7	4,0	0,5
Драка	35	9	26,0	2,2
Всего...	400	100	177,5	-

Фег, 1962; Muthorst, 1970; Fjeldsa, 1977; и др./ Следует подчеркнуть, что оно определяется условиями конкретной ситуации, которые далеко не всегда видны и ясны наблюдателю; в значительной мере оно зависит также от индивидуальных особенностей птиц и этапа выводкового периода. В одних ситуациях лысухи сразу нападают на чужих птиц, вторгшихся на территорию их участка, в других - демонстрируют весь набор предупреждающих и угрожающих поз, действий и криков, в третьих - относятся совершенно безразлично к нарушителям.

Поведение в скоплениях. Иначе выглядят внутривидовые отношения после сезона размножения. Агрессивность лысух резко снижается, исчезает явление территориализма. В образовавшихся массовых скоплениях птицы поддерживают индивидуальную дистанцию, отгоняя близко подплывших особей. Конфликты из-за пищи и места разрешаются главным образом с помощью поз угрозы (рис.6). Мы наблюдали два варианта таких поз. На воде при взаимной угрозе птицы наполовину поднимаются, вытягивают шею вверх-вперед навстречу друг другу. В аналогичной ситуации на суше лысухи стоят, вытянувшись вертикально вверх, клювы их почти соприкасаются (рис. 5.8, 19). Если одна птица уступает другой, то она принимает позу подчинения (Demuthaltung) (см. рис. 5.9): наклоняет голову к воде, так что касается острием клюва поверхности. При этом бляшка и клюв не видны сопернику. Такое поведение также отмечено у лысух и камышниц, выросших в неволе Wagner, 1962; Muthorst, 1970; Engler, 1980/.



Рис. 6. Конфликт между линными лысухами на месте отдыха.

В скоплениях лысух преобладают нейтральные и безразличные отношения. Днем птицы держатся на открытой воде, где кормятся, ночью – в зарослях тростника или на отмелях. Во время кормежки лысухи уходят от места ночевки на 1–2 км (в скоплениях сеголетков) или на 0,1–0,5 км (в скоплениях линных взрослых птиц). Сеголетки во время кормежки держатся цепочкой на протяжении 0,5–1 км вдоль прибрежных зарослей, собираясь плотными группами в кормных местах. Индивидуальная дистанция между кормящимися лысухами определяется густотой и распределением пищи, главным образом зарослей гребенчатого рдеста. Столкновения и драки наблюдаются редко.

При появлении над скоплением крупных пернатых хищников (болотного луня, большого подорлика, орлана-белохвоста) лысухи сплываются и слетаются в плотную кучу. Иногда пугаются внезапного появления над ними уток, серых ворон, серых цапель, серебристых и сизых чаек, крупных куликов, но быстро успокаиваются, разглядывая пролетающих птиц.

Жизнь лысух в скоплениях относительно однообразна. С наступлением рассвета, с 5 ч 30 мин (наблюдения от 14 августа 1973 г.), лысухи просыпаются, непродолжительное время (2–5 мин) потягиваются, подпрыгивают на месте, размахивая крыльями, чистят оперение. Затем расплываются от места ночевки группами и поодиночке, образуя плотную цепочку /Кошелев, 1974, 1978а/. Некоторые птицы передвигаются бегом по воде или летят на высоте

1-10 м. Пролетев 50-200 м, садятся и начинают кормиться. Они кормятся в течение всего светлого времени суток (в сумме до 10-12 ч) с периодическим кратковременным отдыхом, дневным сном, чисткой и сушкой оперения (2-3 ч), остальное время затрачивается на передвижения (2-3 ч), ночной сон продолжается до 7 ч.

Способ добывания пищи зависит от конкретных условий. Отдыхают лысухи на отмелях, кочках, корягах, там же чистят оперение. При отсутствии сухих мест иногда изготавливают настилы, для чего надламывают стебли растений. Там, где открытый берег соединяется с плесом, птицы выходят сушиться на сушу. Днем они часто купаются. С наступлением сумерек (21 ч) сначала отдельные, а затем остальные лысухи начинают плыть к месту ночевки, кормясь по ходу движения. Прибыв на место ночлега, они тщательно чистятся в течение 10-30 мин, при этом происходят конфликты из-за удобных мест. Уже в темноте (22 ч 30 мин) птицы засыпают, лежа на брюшке или стоя на острове или настилах.

Места ночевки у каждого скопления постоянны в течение длительного времени. В густых зарослях тростника сеголетки ночуют редко, как и на берегу /Мензбир, 1895; Kornowski, 1957/. Ночная кормежка лысух, о чем упоминает А.И. Янушевич /1940/, наблюдалась нами только у пролетных стай осенью, останавливающихся на открытых плесах и заливах. На местах ночлега лысухи образуют плотное скопление (до 400 особей на 100 м²), ведут себя крайне молчаливо, лишь изредка самки издают слабые крики. Вокруг них часто плавают и кормятся речные и нырковые утки, ночуют группами и поодиночке сизые и серебристые чайки. Близко подплывших уток и чаек лысухи активно отгоняют на расстояние 1-3 м.

Суточная активность птиц в скоплениях в значительной мере определяется освещенностью. Так, в пасмурные дождливые дни лысухи выходят на 30-60 мин позднее с ночевки на кормежку и раньше возвращаются вечером /Кошелев, 1974, 1977а/. Существенно влияет и ветер, особенно на размещение птиц. В такие дни лысухи кормятся под защитой тростниковых зарослей или к кромке зарослей, избегают участков сильного волнобоя.

Большую роль в массовых скоплениях лысух играют явления подражания и совместные действия сотен птиц: если одна или несколько особей начинают какое-либо действие (кормежку, отдых, бегство при опасности и др.), тут же их примеру следуют другие. Так, если одна лысуха бросается убежать даже от мнимой опасности, то тревога быстро охватывает все скопление, но при отсутствии реальной опасности птицы быстро успокаиваются и продолжают кормиться. Особенно ярко выражены совместные действия при массовых переходах, коллективной защите от пернатых хищников.

Межвидовые отношения

Взаимоотношения лысухи с другими видами водоплавающих и околоводных птиц чрезвычайно разнообразны и изменчивы и резко отличаются в гнездовой период и вне его. Насыщенность видами биоце-

нозов степных озер велика, в их состав входит свыше 120 видов птиц и 30 видов млекопитающих. Со многими из них лысуха тесно контактирует.

Гнездовой период. Первые дни после прилета, до занятия гнездовых участков, лысухи не проявляют агрессивности по отношению к особям других видов (уткам, поганкам и др.). Но с момента занятия участков лысухи нетерпимо относятся к пребыванию на их территории чужих птиц. В Западной Сибири мы часто наблюдали успешное нападение лысух на уток и поганок и изгнание их с территории своих участков (табл. 9). Из всех перечисленных видов только большая и серошекая поганки вступают в драки с лысухой и даже выходят победителями /Дубовик, Кошелев, 1974/. Лысухи успешно изгоняли уток как одиночных, так и их группы из 10-15 особей. На лебедей и серых гусей лысуха не нападала, держалась в стороне от них в 5-15 м, пока они не уплывали с ее территории. Очень напряженные отношения у лысухи с камышницей. В конфликтах побеждает лысуха как более сильная. Но в ряде случаев, судя по наблюдениям в Западной Европе, камышница оказывает сопротивление, имеет место взаимная демонстрация поз угрозы и превосходства, внешне сходных у этих видов /Kornowski, 1957; Wagner, 1962; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldså, 1977; Engler, 1980/. Такие отношения между этими видами связаны, по-видимому, с конкуренцией из-за мест гнездования и пищи в случае совместного обитания /Кошелев, Чернышов, 1980/.

По имеющимся для Западной Европы данным, и там в гнездовой период лысуха крайне агрессивна. Зарегистрированы ее нападения на 11 видов уток и 16 видов других птиц, на млекопитающих, пресмыкающихся и даже рыб /Nylund, 1949; Kornowski, 1957; Askaner, 1959; Bopp, 1959; Melde, 1959; Wagner, 1962; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldså, 1977; и др./ В Латвии нападению лысухи подвергались птицы 6 видов из 19, заходивших на ее участок (камышница, кряква, чирок-трескунок, широконоска, красноголовый нырок и хохлатая чернеть), но лысуха нападала лишь в 19 случаях (22%) из 86 возможных /Блум, Бауманис, 1966; Блум, 1973/. Для Западной Европы известен даже случай нападения лысухи на лебедя-шипуна, поедающего яйца из ее гнезда, причем ей удалось защитить кладку /Burkill, 1933/, упоминаются также случаи ее нападения на лебедей кликунов и шипунов, заплывших на гнездовой участок.

Вместе с тем имеются данные, свидетельствующие о нейтральных отношениях лысух с утками /Lelek, 1958/. В указанных выше работах для Западной Европы упоминается о частом пребывании уток на участках лысух и даже вблизи их гнезд, когда последние были к ним неагрессивны. В большинстве случаев лебеди-шипуньи, как правило, не терпят в районе своего гнезда присутствия гусей, уток и лысух и изгоняют их /Sokolowski, 1956/. Однако в Западной Сибири мы находили гнезда лысухи в 2-7 м от построек шипунов (5 случаев) и между ними не замечали антагонизма. С чернозобой гагарой отношения лысухи нейтральны (4 случая).

Таблица 9

Частота нападения лысухи на других водоплавающих птиц в Барабинской лесостепи в период размножения, апрель - июль 1970-1980 гг.

Вид	Случаи захода птиц на гнездовой участок лысухи	Случаи нападения лысухи	
		количество	%
Лебедь-шипун	3	0	0
Серый гусь	7	0	0
Пеганка	12	1	1
Кряква	28	12	43
Шилохвость	8	3	38
Серая утка	20	8	40
Широконоска	10	4	40
Чирок-трескунок	15	6	40
Чирок-свистунок	8	5	60
Красноголовый нырок	45	15	33
Хохлатая черныш	15	5	33
Савка	1	0	0
Большая поганка	10	1	10
Серошекая "	42	3	7
Черношейная поганка	18	9	50
Камышница	4	4	100
Всего...	246	76	31

По-соседству с гнездами лысух нами часто обнаруживались гнезда уток (более 80 случаев), расположенных на расстоянии 5-20 м. Гнездовые микростации лысухи и уток не совпадают: первые устраивают гнезда в зарослях на воде, а вторые - на сплавинах, кочках и заломах, что смягчает между ними конкурентные отношения. К тому же утки, особенно речные, добираются к своему гнезду по сплавине, минуя территорию лысухи.

Гнездовые микростации поганок и лысухи совпадают, первые часто селятся вблизи гнезд лысух (в 1-7 м). Это особенно свойственно серошекой поганке (рис. 7), в меньшей степени - большой поганке /Кошелев, 1981б/, а в смешанных колониях чайковых птиц - и для черношейной. При этом наблюдается некоторая синхронность в сроках размножения птиц-соседей, особенно у серошекой поганки (табл. 10). Запоздывание сроков гнездования поганок свидетельствует о том, что именно они ищут защиты вблизи лысухи. Для других районов также известно гнездовое соседство этих видов, при котором повсеместно отмечаются нейтральные отношения /Блум, 1973; Ташлиев, 1973; Дубовик, Кошелев, 1974;



Рис. 7. Соседство гнезд лысухи (справа) и серошекой поганки.

Huber, 1934; Ashmole e.a., 1956; Lelek, Havlin, 1956; Wagner, 1962; Wobus, 1964; Melde, 1973; и др./.

Вблизи гнезд лысухи селятся и другие околотовные птицы. В 10-30 м от ее гнезд нами обнаружены гнезда большой и малой выпей (*Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*), обыкновенного погоньша и погоньша-крошки (*Porzana porzana*, *P.pusilla*), из чаек - серебристой, озерной и малой (*Larus argentatus*, *L.ridibundus*, *L. minuta*), из воробьиных - дроздовидной и индийской камышовок (*Acrocephalus arundinaceus*, *A. agricola*), иногда в 1-2 м от гнезд лысух, желтоголовой трясогузки и камышовой овсянки (*Motacilla citreola*, *Emberiza schoeniclus*). Найдены также гнезда болотного и степного луней, расположенные в 10-20 м от гнезд лысух (10 случаев). Известно и более близкое соседство с болотным лунем (в 8 м), причем лысуха успешно вывела птенцов /Огнев, Воробьев, 1927/.

В свою очередь, лысухи стремятся по возможности устраивать гнезда вблизи сильных и агрессивных птиц: лебедей, болотного луня, серебристой чайки. При этом лысуха гнездится в поздние сроки рядом с ними. Не менее охотно она селится в колониях озерной и малой чаек, речных, черных и белокрылых крачек и черношейных поганок, где ее гнезда недосыгаемы для пернатых врагов, прежде всего для серой вороны. Такое поведение характерно для лысухи и в других районах /Треков, 1965а; Блум, 1973; Кыдыралиев, 1973; Ташлиев, 1973; и др./.

Таблица 10

Сроки размножения лысухи и поганок при совместном гнездовании

Этап гнездования	Случаи совпадения сроков размножения	Случаи запаздывания, на суток					
		1-3	4-6	7-10	11-15	16-20	>20
Серошекая поганка							
Строительство гнезда	1	0	0	0	0	0	0
Яйцекладка:							
начало	0	1	0	0	0	0	0
конец	0	1	2	4	0	0	0
Насиживание:							
начало	0	0	0	1	3	1	0
середина	0	1	1	0	2	3	3
конец	2	1	2	3	10	6	2
(вылупление птенцов)							
Всего...	3	4	5	8	15	10	5
%							
% от общего числа совместных гнездований (50 случаев)	6	8	10	16	30	20	10
Большая поганка							
Строительство гнезда	0	0	0	0	0	0	0
Яйцекладка:							
начало	0	1	0	0	0	0	0
конец	0	0	1	0	0	0	1
Насиживание:							
начало	0	0	0	1	0	2	2
середина	0	0	0	0	2	2	1
конец	0	0	1	2	2	4	8
(вылупление птенцов)							
Всего...	0	1	2	3	4	8	12
%							
% от общего числа совместных гнездований (30 случаев)	0	3	7	10	13	27	40

Взаимоотношения с млекопитающими выяснены в меньшей степени. Мы находили гнезда лысух в 30-50 м от жилых и в 2-5 м от брошенных хаток ондатры (*Ondatra zibethica*). В гнездах

лысух сразу после выплывания птенцов часто устраивают кормовые столики ондатра и водяная полевка (*Arvicola terrestris*). В Казахстане обнаружено гнездо водяной полевки с детенышами в основании гнезда лысухи /Формозов, 1949/.

В выводковый период межвидовые отношения лысухи сохраняются вплоть до распада выводков, т.е. она агрессивна к семьям других птиц /Кошелев, 1982/. Однако пространственно-временная разобщенность выводков разных видов водоплавающих смягчает, а в ряде случаев устраняет межвидовую конкуренцию из-за территории. Определенное значение имеет и привыкание семей птиц-соседей друг к другу /Дубовик, Кошелев, 1974; Кошелев, 1978а, 1982/.

С образованием скоплений и исчезновением территориальности у лысухи наблюдаются межвидовые отношения иного рода, чем во время гнездования. В составе смешанных скоплений водоплавающих и околоводных птиц на юге Западной Сибири зарегистрировано более 50 видов /Юрлов, 1974; Кошелев, 1978а/. Отношения между ними сложны, многообразны и изменяются в зависимости от конкретных условий, ситуации и индивидуальных особенностей. Причинами возникающих конфликтов служит прежде всего пища, места при отдыхе и передвижениях (табл. 11).

Центральная плотная часть скопления лысух не смешивается с другими видами птиц. Утки и чайки, как и на ночевках, придерживаются днем периферии скоплений: приблизившись уток лысухи отгоняют, направляясь в их сторону и совершая выпады-клевки. В смешанных скоплениях лысуха доминирует над мелкими видами чаек (озерная и малая), крачками и всеми видами уток, но уступает дорогу и место лебедям (кликуну и шипуну), серому гусю, серой цапле, т.е. крупным птицам. Мы фиксировали частые случаи, когда лебеди и гуси отгоняли лысух во время кормежки на расстояние до 30 м. Лысухи избегают подплывать близко также к сидящим на воде или берегу крупным чайкам (серебристой, сизой, черноголовому хохотуну).

Наблюдались случаи клептопаразитизма, когда лысухи безбоязненно выхватывали корм из клюва вынырывающих шипунов и кликунов, отбирали его у крякв, серых уток и красноголовых нырков. Иногда они подбирали остатки растений, выпадающие из клювов лебедей. При этом лысухи распределялись по 1-3 особи на утку и по 2-10 особей на каждого кормящегося лебедя. Клептопаразитизм отмечался, как правило, в ветреные дни, сопровождающиеся нагоном воды и подъемом ее уровня, затруднявшим лысухам самостоятельную добычу пищи. Явление клептопаразитизма известно у лысухи во многих местах ее ареала /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Пятков, 1953, 1957; Schutz, 1930; Soding, 1950; Brikmann, 1956; Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Wagner, 1962; Glutz von Blotzheim, 1973; Hurter, 1979; Krauß, 1979; и др./ У самих лысух корм иногда отбирают сизая и серебристая чайки / Stichmann, 1965; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973/.

Несмотря на постоянные контакты и совместное пребывание тысяч особей разных видов в местах массовых скоплений, прямые

Таблица 11

Конфликтные ситуации между лысухами и другими водоплавающими птицами в смешанных летне-осенних скоплениях, 1972-1979 гг.

Вид	Мотив конфликта						Всего
	корм		место отдыха		при передвижениях		
	n	%	n	%	n	%	
Лебедь-кликун	30	32,3	5	5,4	58	62,3	93
Лебедь-шипун	20	40,0	0	0	30	60,0	50
Серый гусь	5	8,9	8	14,3	43	76,8	56
Пеганка	0	0	2	33,3	4	66,7	6
Кряква	62	38,8	18	11,2	80	50,0	160
Шилохвость	15	5,9	48	19,1	190	75,0	253
Серая утка	23	15,0	10	6,5	120	78,5	153
Широконоска	14	6,5	38	17,5	165	76,0	217
Связь	2	11,8	5	29,4	10	58,8	17
Чирок-трескунок	12	12,3	25	25,8	60	61,9	97
Чирок-свистунок	8	8,2	45	46,4	44	45,4	97
Красноголовый нырок	20	19,4	33	32,0	50	48,6	103
Хохлатая черныш	0	0	0	0	5	100,0	5
Большая поганка	0	0	0	0	10	100,0	10
Серая цапля	0	0	20	24,4	62	75,6	32
Серебристая чайка	0	0	12	40,0	18	60,0	30
Озерная чайка	0	0	6	37,5	10	62,5	16
Лысуха (между собой)	300	41,1	230	31,5	200	27,4	730
Всего...	511	23,5	505	23,2	1159	53,3	2175

столкновения (драки) между птицами отмечаются крайне редко. Помимо доминирующей роли отдельных видов (ранжирование по размерам тела), столкновения предотвращаются также временной и пространственной разобщенностью особей разных видов, их территориальным распределением и перераспределением в течение одних или нескольких суток, различиями в суточной ритмике их деятельности, обилием корма, а также кормовой специализацией каждого вида (Формозов, 1934; Кошелев, 1974, 19786; Dobrovolski, 1969, 1973/).

Конфликты не возникают также благодаря соблюдению нейтральных отношений (до 50-77% всех случаев между особями разных видов), при которых сохраняется индивидуальная дистанция. В таких случаях взаимоотношения ограничиваются чаще предупреждающими

Таблица 12

Результаты конфликтных ситуаций между лысухами и другими видами водоплавающих птиц в смешанных летне-осенних скоплениях, 1972-1979 гг.

Вид	Случаи нейтральных отношений, % n=751	Число столкновений	Результат в случае конфликта, %		
			ничейный	победа	поражение
			n=45	n=432	n=318
Лебедь-кликун	43,0	93	0	0	57,0
Лебедь-шипун	40,0	50	0	0	60,0
Серый гусь	17,9	56	0	5,2	76,9
Пеганка	16,7	6	0	16,7	66,6
Кряква	50,0	160	18,8	21,9	9,3
Шилохвость	39,5	253	4,0	51,4	5,1
Серая утка	47,4	253	19,0	31,6	2,0
Широконоска	64,6	217	9,2	18,4	7,8
Связь	17,6	17	11,8	58,8	11,8
Чирок-трескунок	51,5	97	0	46,4	2,1
Чирок-свистунок	41,3	97	0	51,5	7,2
Красноголовый нырок	77,7	103	4,9	14,5	2,9
Хохлатая черныть	20,0	5	0	80,0	0
Большая поганка	40,0	10	0	30,0	30,0
Серая цапля	36,6	82	0	9,8	53,6
Серебристая чайка	66,7	30	0	10,0	23,3
Озерная чайка	62,5	16	0	31,3	6,2
Всего...	48,6	1546	2,9	27,9	20,6

и угрожающими криками и действиями без последующего нападения. В редких ситуациях конфликт заканчивается дракой двух или более птиц. Побеждает обычно более крупная особь. Уток лысуха побеждает почти всегда, поганок, чаек и серых цапель - крайне редко (табл. 12).

Внутри- и межвидовые отношения западно-сибирских лысух весьма многообразны и изменчивы, но в целом они не отличаются от таковых в других районах. Видимо, это сходство обусловлено однородностью среды обитания на всем протяжении ареала. Имеющиеся различия обусловлены миграциями и территориальными связями западно-сибирских лысух, отсутствующими у птиц, ведущих оседлый образ жизни. Прежде всего, это покидание гнездовых участков по окончании размножения и образование массовых скоплений, сопровождаемое резким снижением агрессивности, угасанием семейных связей, возникновением и упрочением инстинкта отайности, использованием птицами в конфликтах иных поз, действий и криков.

Враги и паразиты

Основной фактор, влияющий на сокращение численности лысухи, — охота, а в отдельные годы — неблагоприятные условия зимовки. Воздействие других факторов (погоды, хищников и паразитов) менее существенно и проявляется ощутимо лишь в отдельные годы. Перечень врагов лысухи приведен в табл. 13. Взрослых лысух иногда ловят наземные хищники, проникающие на внутриозерные сплавины при их обсыхании и установлении связи с берегом; при этом их добычей становятся раненные и больные особи, а иногда и здоровые, кладки и яйца лысух. Но это происходит нечасто. Так, за все годы исследований только в двух из 20 осмотренных нор лисицы были найдены остатки лысух. В апреле — мае мы неоднократно встречали на сплавинах и по берегам рек одиночных лисиц, хорей и колонков. Все гнезда лысухи (семь), обнаруженные в 1975–1977 гг. по берегам рек Каргат и Чульм, были разорены лисицей, судя по следам.

Гораздо больший вред наносят пернатые враги. Взрослые лысухи, их птенцы и яйца являются одним из основных объектов питания болотного луня, самого многочисленного пернатого хищника в степной и лесостепной зонах. Он ловит взрослых птиц на гнездах или во время кормежки, но далеко не всегда, а лишь в 3–5% случаев такие нападения оказываются успешными. В отдельные годы лысуха составляет 1–14% добычи луня /Данилов, 1965, 1976/.

Значительный урон кладкам лысух наносит серая ворона. Вблизи каждого степного озера ежегодно гнездится по 3–5 пар ворон, кроме того, по берегам держатся летом стайки неполовозрелых птиц по 3–15 особей. Вороны регулярно облетают на высоте 2–7 м заросли тростника, пристраиваются за людьми, находящимися на озере, и разоряют гнезда лысух, оставленные вспугнутыми птицами. На долю серой вороны приходится до 50% разоренных хищниками кладок, причем их число возрастает (до 90%) при частом пребывании человека в гнездовых стациях. Наиболее сильно страдают от ворон ранние кладки в гнездах, расположенных в редких зарослях или на открытом месте. Позднее, с развитием зеленой растительности, гибель кладок уменьшается. На кормовых столиках ворон мы находили остатки 50–100 яиц лысухи. О существенном вреде вороны упоминают многие исследователи /Бикбулатов, 1972; Злобин, 1972; Иванов, 1976; Русанов, 1976; и др./.

На крупных озерах Барабы заметный вред лысухе наносит также серебристая чайка. Так, в ее колонии на оз. Мыс (июнь 1973 г.) нами найдено три гнезда лысухи с расклеванными яйцами и две взрослые птицы, заклеванные вблизи гнезд чаек. В 1980 г. на оз. Майское Утро вблизи гнезд чаек обнаружено два гнезда лысухи с расклеванными яйцами. Дважды случалось наблюдать нападение серебристой чайки на выводки лысух с маленькими птенцами. Подобные факты известны и для других районов /Луговой, 1957; Иванов, 1976/.

Другие виды луней (полевой, степной, луговой) в конце лета — осенью делают попытки нападения на молодых лысух в скоплениях;

Таблица 13

Видовой состав млекопитающих и птиц, наносящих прямой ущерб популяции лысухи в Западной Сибири

Вид	Корм		
	яйца	птенцы	взрослые птицы
Волк - <i>Canis lupus</i> L.	+	-	+*
Обыкновенная лисица - <i>Vulpes vulpes</i> L.	+	-	+*
Барсук - <i>Meles meles</i> L.	+	-	+*
Горностай - <i>Mustela ermines</i> L.	+	-	-
Колонок - <i>M.sibiricus</i> Pall.	+	-	-
Степной хорь - <i>M.eversmanni</i> Less.	+	-	-
Орлан-белохвост - <i>Haliaeetus albicilla</i> L.	-	+	+
Черный коршун - <i>Milvus korschun</i> Gm.	-	+	+*
Большой подорлик - <i>Aquila clanga</i> Pall.	-	+	+
Зимняк, или мохноногий канюк - <i>Buteo lagopus</i> Pontopp.	-	-	+*
Лунь полевой - <i>Circus cyaneus</i> L.	-	+	+
луговой - <i>C. pygargus</i> L.	-	+	+*
степной - <i>C. macriurus</i> L.	-	+	+*
болотный - <i>C. aeruginosus</i> L.	+	+	+
Ястреб-тетеревятник - <i>Accipiter gentilis</i>	-	-	+
Филин - <i>Bubo bubo</i> L.	-	-	+
Серая ворона - <i>Corvus cornix</i> L.	+	-	-
Грач - <i>C. frugilegus</i> L.	+	-	-
Сорока - <i>Pica pica</i> L.	+	-	-
Серебристая чайка - <i>Larus argentatus</i>	+	+	-

* Только подраненные и ослабевшие.

это отмечено нами также для зимняка, или мохноногого канюка. Гораздо успешнее, но редко, охотятся на лысух орлан-белохвост и большой подорлик, очень редко - филин (на лесных озерах и в пойме Оби).

Черный коршун изредка нападает на птенцов и раненых лысух (отмечено 3 случая), ястреб-тетеревятник исключительно редко нападает на взрослых птиц (один случай). Другие хищные птицы и совы, обитающие в Западной Сибири, ее не добывают (Глотов, 1951;

Москвитин, Москвитина, 1973; Данилов, 1976/. На зимовках основным врагом лысух считается орлан-белохвост /Тугаринов, Козлова-Пушкарёва, 1938; Исаков, Воробьев, 1940; Пятков, 1957/.

В большинстве случаев лысухи дают достойный отпор пернатым хищникам, они успешно отражают нападения болотного луня, серых ворон, а в скоплениях – орлана-белохвоста и большого подорлика. Известны случаи, когда лысухи сбивали и затапывали в воду болотных луней, защищая свои гнезда и птенцов, причем на помощь приходили лысухи соседних пар /Pfeifer, 1956; Witkowski, 1961; и др./.

Изучение паразитофауны лысухи в разных точках ареала (включая гнездовья, пути полета и зимовки) представляет несомненный научный и практический интерес /Быховская-Павловская, 1953/. Водный образ жизни, специфичность мест обитания в различные сезоны года, сезонные миграции и многообразие биоценологических связей обуславливают высокую зараженность лысухи экто- и эндопаразитами, микробами, грибами и вирусами.

Видовой состав гельминтов лысухи в значительной степени определяется растительно-животной пищей ее питания и потому сходен с таковым у диких утиных птиц /Дубинина, 1953/. В летнее время лысуха охотно поедает водных беспозвоночных, являющихся промежуточными хозяевами многих эндопаразитов. На растениях, составляющих основу рациона лысухи, находятся метациркарии некоторых видов гельминтов. Изредка лысуха поедает рыбу, а с ней и личинок паразитов. Часть паразитов проникает в тело птицы непосредственно из воды. Наконец, на берегу лысуха может заглатывать яйца гельминтов, имеющих прямой путь развития /Павлов, 1966/. Примечательно, что пуховые птенцы рано заражаются гельминтами, что связано, по-видимому, с ранним оставлением ими гнезда и поеданием преимущественно водных беспозвоночных. Молодые лысухи заражены летом сильнее, чем взрослые, что связано с преобладанием в их питании животных кормов /Дубинина, 1953; Павлов, 1966/.

Из общего числа гельминтов, известных для лысухи в пределах ареала /Воег е.а., 1974/, в СССР найдено 93 вида (90%, табл. 14). Из них 31 вид специфичен только для пастушковых птиц, 51 вид паразитирует на водоплавающих, 27 видов общие и для других птиц /Павлов, 1962, 1966/. Это свидетельствует о том, что основную роль в заражении птиц эндопаразитами играет не их систематическое родство, а общность в питании и среде обитания.

На территории Западной Сибири у лысух обнаружено 26 видов гельминтов: трематод – 21, цестод – 3, нематод – 1, скребней – 1 /Быховская-Павловская, 1953; Дубинина, 1953; Павлов, Сергеева, 1961; Павлов, 1962, 1966; и др./.

Трематодами оказалось заражено 73,7%, цестодами – 63,3% птиц. В Западной Сибири гельминтофауна лысухи несколько богаче, чем в других районах. В Латвии обнаружено всего 9 видов, а в целом по Прибалтике – 18 /Павлов, 1966/, на Дальнем Востоке – 12 /Белопольская, 1963/, но на юге региона, в Казахстане, она богаче – 37 видов гельминтов /Стуче, 1964/.

Таблица 14

Паразиты лысухи в пределах ареала и на территории Западной Сибири

Группа паразитов	Число видов паразитов		
	ареал*	в СССР	в Западной Сибири
Простейшие - Protozoa	8	4	0
Эндопаразиты:			
Трематоды - Trematoda	63	58	21
Цестоды - Cestoda	23	17	3
Нематоды - Nematoda	13	14	1
Скребни - Acanthocephala.	4	4	1
Эктопаразиты:			
Кольчатые черви - Annelida	1	0	0
Пухоеды - Mallophaga	2	5	4
Клещи - Acarina	1	2	5 ^{ккк}
Блохи - Siphonoptera ^{кккк}	1	0	0
Грибки - Eumycophyta	1	Не опр.	3

* По Воер е.а., 1974.

^{ккк} Включая три вида полостных клещей.^{кккк} В гнездах.

Гибель лысух от гельминтозов - явление редкое и в Западной Сибири не наблюдалось. Но в Казахстане и в Латвии отмечена массовая гибель молодых птиц от цестод /Спангейберг, Фейгин, 1936; Блум, 1973/. В северо-западном Причерноморье отмечены случаи гибели молодых лысух в конце лета и осенью от высокой зараженности нематодами /Павлов, 1966/.

Зараженность лысух кокцидиями в Западной Сибири не изучалась. В Казахстане в отдельные годы наблюдается массовая пораженность птиц этими эндопаразитами (83,4%), причем молодые лысухи оказались заражены в большей степени /Рахматуллина, 1965, 1969/.

Из эктопаразитов лысухи наиболее обычны пухоеды. В районе оз. Чаны и на зимовках на Каспии у нее обнаружено 4 вида пухоедов /Благовещенский, 1948; Щербинина, 1969/, 2 вида перьевых клещей /Дубинин, 1951; Ташлиев, 1973/. У десяти птиц из 200, добытых на оз. Чаны, Д.И. Ивановым (личное сообщение) найдены три вида полостных клещей сем. Phinohyssidae. Наконец, на перьях этих птиц обнаружены кератофильные грибки 7 штаммов трех видов /Шарапов, Кузьмина, 1976/.

В Северной Кулунде у двух лысух из 20 обследованных выделены антитела к вирусу омской геморрагической лихорадки /Данилов и др., 1969/. В районе оз. Мал. Чаны у трех лысух из 22 обследованных обнаружены антитела к вирусам омской геморрагической лихорадки и клещевого энцефалита /Докучаева и др., 1981/, что свидетельствует о зараженности лысух различными вирусами.

Несмотря на значительную зараженность западно-сибирских лысух паразитами, вирусами и грибами, прямых указаний об участии их в поддержании очагов природных инфекций, опасных для домашних животных и человека, пока нет /Львов, Ильичев, 1979/.

Глава 5

СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ ЖИЗНИ

Годовой жизненный цикл перелетных птиц складывается из следующих периодов: предгнездового, гнездового, послегнездового, включающего линьку взрослых птиц, периодов кочевек выводков и молодых птиц, весенней и осенней миграций и зимовки. Наиболее важный и ответственный гнездовой период. Он состоит, в свою очередь, из основных этапов: брачных игр и токования, выбора и занятия гнездового участка, строительства гнезда, откладки и насиживания яиц, выращивания птенцов, оставления гнездового участка и распадаения выводков /Дементьев, 1940; Промптов, 1956; Наумов, 1963/.

В отношении некоторых птиц известно, что их связи с территорией определяются возрастными особенностями, экологическими условиями, географическим положением, размерами ареала вида и популяций. В целом территориальные связи складываются из двух явлений: территориального консерватизма и дисперсии особей. Дисперсия характерна в основном для молодых птиц-сеголетков, как более подвижных и склонных к расселению. Она способствует территориальному распределению, препятствует изоляции и в новых условиях повышает общий уровень экологической пластичности /Мальчевский, 1974/.

В отношении лысух установлено, что значительное число их приступает к размножению на втором году жизни /Треков, 1965а; Ворр, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973 /. Негнездящиеся годовалые особи держатся скоплениями по 100-500 особей как в гнездовой области, так и вне ее. На территории Западной Сибири лысухи - птицы перелетные и случаев зимовок не известно. В Западной Европе, в более благоприятных климатических условиях, при обитании на небольших незамерзающих водоемах взрослые лысухи придерживаются одного и того же участка в течение всего года, меняются лишь его границы, т.е. птицы строго оседлы. Молодые осенью отлетают на зимовки /Kornowski, 1957; Ворр, 1959;

Muthorst, 1970 /. В отличие от них западно-сибирские лысухи меняют в течение года область и места обитания в пределах огромного региона. Их территориальные связи подвижны, имеют четко выраженный сезонный характер, приспособлены к изменяющимся условиям среды.

Зимовки

Лысухи, гнездящиеся на обширной территории: Западная Сибирь - Северный Казахстан - Каспийский бассейн, образуют две крупные, частично смешивающиеся географические популяции /Блум, Лицбарский, 1982/. Основные места их зимовок расположены на южном Каспии, внутренних водоемах юга Средней Азии и в Индии /Сапетин, Шеварева, 1959; Винокуров, 1961; Юрлов, Барбаш, 1966; Mac Clure, 1974/.

По данным учетов, проведенных в СССР в январе 1967 г., в стране зимовало около 535 тыс. лысух. Основная масса птиц находилась в Куро-Араксинской долине (АзССР) - 157 тыс., на западном Каспии зарегистрировано 67 тыс., вдоль восточных берегов Каспия - 28 тыс., в Южной Туркмении - 36 тыс. Много лысух зимовало в бассейнах рек Зеравшан и Кашкадарья - до 82 тыс. /Михеев, Кудленок, 1968; Исаков, 1969а; Михеев и др., 1972/. В северном Причерноморье и на Азово-Кубанской территории зимовало около 81 тыс. особей /Ардамацкая, 1968/. Незначительное число (свыше 10 тыс.) лысух проводило зиму на горном оз. Иссык-Куль, куда они прилетали стаями по 100-500 особей в первой декаде октября /Пятков, 1957/. В небольшом числе встречалась на водоемах Южного Казахстана /Долгушин, 1960/.

В последние годы повсеместно наблюдается заметное снижение численности лысух, зимующих на территории СССР. Так, в предыдущие годы на Каспии зимовало огромное их количество, только в Кызыл-Агачском заповеднике зимой 1955/56 г. учтено свыше 3 млн. птиц, а в 1956/57 г. - 1,8 млн. Меньшее число лысух отмечалось в заповеднике Гассан-Кули по сравнению с Кызыл-Агачским, но на пролете они останавливались там в большом количестве. Так, 28/ХІ 1954 г. на 15-километровом участке учтено 15 млн. лысух /Треков, 1962, 1965б/. На оз. Иссык-Куль их число сократилось в 1968 г. до 3 тыс. особей /Кыдыралиев, 1973/. Эта тенденция уменьшения численности характерна и для среднеазиатских зимовок /Исаков, 1965, 1969а; Михеев, Кудленок, 1968; и др./. Основная масса зимующих лысух держится на водохранилищах и других искусственных водоемах (80%), меньше - в открытом море (16%) и очень мало (4%) на естественных озерах и реках /Исаков, 1969а/. Это свидетельствует о смещении зимовок западно-сибирских птиц на юго-восток на внутренние водоемы с морских зимовок. Причины этого явления следующие: на фоне продолжающегося ухудшения условий зимовок на Каспии лысухи, как и другие водоплавающие птицы, быстро осваивают новые места, вновь соз-

данные искусственные водоемы /Михеев, 1962б; Михеев и др., 1972; Хакыев, 1969/. Кроме того, в отдельные годы суровые зимы вызывают массовую откочевку лысух южнее, на территорию Ирана, Афганистана и Индии.

По данным кольцевания, большинство западно-сибирских лысух летит к местам зимовок, пересекая реки Амударья и Сырдарья. Затем поток их раздваивается: часть птиц поворачивает на юго-запад и достигает южного Каспия, другие обгибают горы Памира и Гиндукуша с запада и прибывают на индийские зимовки /Блум, Лицбарский, 1982/. Предполагается, что часть птиц может попасть на зимовки в Индию прямым путем, через горные массивы Тянь-Шаня и Каракорума. Установлено, что птицы из Барабинской лесостепи улетали зимовать в Азербайджан /Винокуров, 1961/, а из Кулундинской степи - на южный Каспий и в Туркмению /Лебедева, Шеварева, 1964; Юрлов, Барбаш, 1966/. Пуховики, помеченные нами в 1973-1979 гг. в районе оз. Чаны, добыты зимой в Узбекистане и Туркмении (табл. 15). Они летят широким фронтом в юго-западном и южном направлениях, рассеиваясь по огромной территории (рис.8).

Предполагается, что места зимовок лысух относительно постоянны, но могут меняться в зависимости от состояния водоемов и суровости зимы в пределах трассы их пролета с севера на юг, о чем свидетельствуют встречи окольцованных в СССР и в Индии птиц /Блум, Лицбарский, 1982; Mac Clure, 1974/.

Формирование зимовочных скоплений западно-сибирских лысух на Каспии, продолжающем оставаться одним из основных мест зимовки, начинается с начала октября, пролет их идет до конца октября, то усиливаясь, то затухая в зависимости от состояния погоды /Спангенберг, 1951; Греков, 1962/. Резкие похолодания вызывают местные перемещения: с акватории моря лысухи уходят в заливы, а большая их часть откочевывает южнее /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Сапетин, Шеварева, 1959; Греков, 1965а; Лури, Сабиневский, 1968; Хакыев, 1969/. Устойчивость скопления лысух зависит также от степени их беспокойства браконьерами.

На северных зимовках лысухи находятся в экстремальных условиях. Как приспособление к холодам можно отметить следующее: способность их к быстрому накоплению и сохранению жировых запасов, уход от ветра и волнобоя в защищенные места, резкое уменьшение двигательной активности и частый дневной сон. Для них характерно также заметное снижение реакции бегства от источника опасности, напуганные птицы быстро успокаиваются. В дни с сильными холодными ветрами птицы чаще выходят на берег для чистки и сушки оперения, обирают с себя льдинки /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Пятков, 1957; Ворр, 1955, 1959; Feiler, Раерке, 1964; и др./. Однако выраженная привязанность к одному месту и слабая подвижность нередко сводят на нет результаты приспособительного поведения, и в сильные морозы лысухи гибнут тысячами.

С началом потепления начинается распадение зимовочных скоплений лысух. На Каспии, например, оно начинается с конца декабря-

Таблица 15

Сводка данных по встречам окольцованных западно-сибирских лысух (на 1 января 1981 г.)

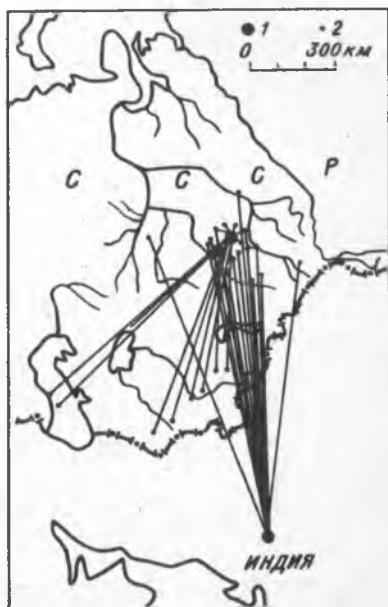
Серия и номер кольца, возраст особи	Дата и место кольцевания	Дата и место повторной встречи
D 11336, взрослая	8/VIII 1931, Новосибирская обл. (НСО), Чистоозерный р-н	22/VIII 1931, НСО, Чистоозерный р-н
D 265211, молодая	5/VIII 1953, НСО, Здвинский р-н, оз. Чаны	3/XII 1954, АзССР, г. Сумгаит
D 312571, молодая	13/VII 1956, там же	26/XI 1956, там же, Дивичинский р-н
D 312578, молодая	20/VII 1956 "	4/IX 1956, НСО, Барабинский р-н, оз. Тацдово
D 312642, молодая	25/VII 1957 "	21/XI 1957, КазССР, Кызыл-Ординская обл., Арельский р-н
D 213306, взрослая	14/VIII 1964, НСО, Карасукский р-н, оз. Мал. Черное	25/XI 1964, ТССР, Марыйская обл., с. Хауз-Хан
D 213315, взрослая	14/VIII 1964, там же	31/III 1965, УзССР, Ташкентская обл., Арласайские разливы
D 213341, молодая	18/VIII 1964 "	15/IX 1964, НСО, Карасукский р-н, оз. Мал. Черное
D 213345, молодая	18/VIII 1964 "	4/X 1964, там же
D 213348, молодая	18/VIII 1964 "	30/IX 1964, КазССР, Джамбульская обл., оз. Жилкыбай
F 3302	21/XII 1967, Индия, штат Бхаратпур, г. Райястан	21/IX 1968, Курганская обл., с. Половина
F 3303	21/XII 1967, там же	9/IX 1968, Алтайский край, с. Солокорка
F 4336	I 1968 "	14/Y 1968, Томская обл., г. Колмашево

F	6243	1/П 1969	"	"	10/IX 1969, НСО, Барабинский р-н
D	452486	8/УШ 1969, НСО, Звинский р-н, оз. Мал. Чаны	"	"	25/Х 1969, УзССР, Сырдарьинская обл., Арнастаские озера
F	7124, взрослая	31/Х 1969, Индия, штат Бхарат-пур, г. Райястан	"	"	8/ХI 1970, НСО, Чистоозерный р-н
F	3710	11/ХI 1969, там же	"	"	29/УШ 1970, Алтайский край, с. Панкру-шиха
F	8779, взрослая	13/ХI 1969	"	"	10/IX 1970, НСО, с. Красноозерское
F	9326, взрослая	3/I 1970	"	"	13/IX 1970, КазССР, Павлодарская обл., г. Ермак
F	9464, взрослая	3/I 1970	"	"	17/У 1970, НСО, г. Искитим
F	10200, взрослая	11/I 1970	"	"	29/УШ 1970, НСО, г. Кушино
F	10207	15/I 1970	"	"	30/УШ 1970, Алтайский край, с. Мамонтово
F	11700	17/II 1970	"	"	1/Х 1970, там же, г. Рубцовск
F	11996	28/II 1970	"	"	10/IX 1970, НСО, с. Красноозерское
C	123699	23/УП 1971, Омская обл., Око-нешниковский р-н	"	"	29/Х 1971, Омская обл., Колосовский р-н, оз. Ламоново
D	756083	10/УШ 1972, Курганская обл., Ко-товский р-н	"	"	30/IX 1972, Курганская обл., оз. Мал. Донки
D	788632	27/Х 1972, Кирг.ССР, оз. Иссык-Куль	"	"	7/IX 1974, Алтайский край, г. Рубцовск
D	736827, молодая	25/У 1973, НСО, Звинский р-н, оз. Белуха	"	"	25/УШ 1973, НСО, Доволенский р-н, с. Баклуши
D	736833, молодая	29/У 1973, там же	"	"	I 1974, УзССР, 180 км к ю-з от г. Ташкента
D	736828, молодая	29/У 1973	"	"	28/Х 1973, КазССР, Джамбульская обл., Свердловский р-н, оз. Аргин-Кулмага
D	736830, молодая	29/У 1973	"	"	15/ХI 1973, ТССР, Чарджоуская обл., Пальвертский р-н

1	2	3
D 736839, молодая	29/IV 1973, там же	25/VIII 1973, НСО, Убинский р-н, оз. Глу- бокое у оз. Убинское
D 762200	13/VII 1974, Омская обл., Око- нешниковский р-н	1/IX 1974, НСО, Чановский р-н, оз. Пи- гуль
D 736978, молодая	1/VI 1979, НСО, Здвинский р-н, оз. Фадиха	27/VII 1979, НСО, Здвинский р-н, оз. Фа- диха
D 776118, молодая	2/VI 1979, там же	2/IX 1979, НСО, Барабинский р-н, с.Кваш- нино, оз. Чаны
D 776102, молодая	2/VI 1979 "	13/IX 1979, НСО, Здвинский р-н, устье р. Чулым
D 776112, молодая	2/VI 1979 "	7/IX 1979, Алтайский край, Славгородский р-н, с. Яровое
D 776158, молодая	5/VI 1979 "	3/IX 1979, НСО, Здвинский р-н, устье р. Чулым
D 776159, молодая	5/VI 1979 "	5/IX 1979, НСО, Чановский р-н, оз. Лопуш- ное в 10 км от оз. Чаны
D 776164, молодая	5/VI 1979 "	14/X 1979, Алтайский край, Локтевский р-н, оз. Новенское
D 776181, молодая	7/VI 1979 "	29/IX 1979, НСО, Чановский р-н, с. Блод- чанское, оз. Татарское
D 776187, молодая	7/VI 1979 "	15/X 1979, КазССР, Алма-Атинская обл., 30 км к югу от устья р. Или
D 776200, молодая	30/VII 1979, там же, р. Каргат	1/IX 1979, НСО, Здвинский р-н, с. Ипаго- во, оз. Ипагово
D 736713, молодая	10/VI 1977, НСО, Здвинский р-н, с. Широкая Курья, устье р. Чулым	25/IX 1977, НСО, Здвинский р-н, Пине- гинский залив оз. Мал. Чаны
D 736714	10/VI 1977, там же	27/IX 1977, там же

Рис. 8. Направление пролета и область зимовок западно-сибирских лысух (по данным кольцевания).

1 - место кольцевания; 2 - пункт возврата.



начала февраля. Продвижение птиц к северу отмечается со второй половины февраля, интенсивный отлет и пролет идет в марте и заканчивается во второй декаде апреля /Исаков, Воробьев, 1940; Греков, 1962, 1965/, лишь часть молодых птиц задерживается до второй декады мая. С туркменских зимовок лысухи отлетают также в марте, отлет продолжается до конца апреля /Дементьев, 1952; Ташлиев, 1973/; с оз. Иссык-Куль - в марте - апреле и летят до середины мая. Часть птиц (больные, слабые) остаются на озере летовать, переселяясь на озера по побережью /Пятков, 1957; Кыдыралиев, 1973/.

Весенние миграции

В различных районах Западной Сибири лысухи появляются неодновременно. На Алтае первые птицы наблюдались в конце апреля - начале мая /Сушкин, 1938; Кучин, 1976/, в Кузнецкой степи - в середине мая /Ермолаев, 1921; Хаклов, 1937/, в районе Новосибирского водохранилища - также в середине мая /Лынгазов, 1962/, на оз. Чаны - в конце апреля /Лавров, 1929; Янушевич, 1940; Янушевич, Золотарева, 1947; Кошелев, 1975а/, под Омском - в середине апреля - начале мая /Корш, 1969/. На озера Башкирии лысухи прилетают 14-16 апреля /Попов, 1939/.

По нашим наблюдениям, появление первых лысух приходилось в районе оз. Мал. Чаны на 17-23 апреля в разные годы (табл. 16). Севернее, на оз. Мензелинское; в 1974 г. лысухи появились 6 мая. Таким образом, сроки прилета по одной широте: Челябинск - Омск - Новосибирск совпадают, с продвижением на север и в горы - отодвигаются на более поздние.

Прилетевшие лысухи скрываются первые дни в зарослях, редко подают голос. Пролет идет только в темное время суток, днем летящие птицы с наблюдательных пунктов не зарегистрированы.

В Барабинской лесостепи пролет и прилет лысух стремителен и идет в сжатые сроки. Так, в 1973 г. в районе оз. Мал. Чаны первые птицы отмечены по крикам 19 апреля в зарослях на оз. Фадижа

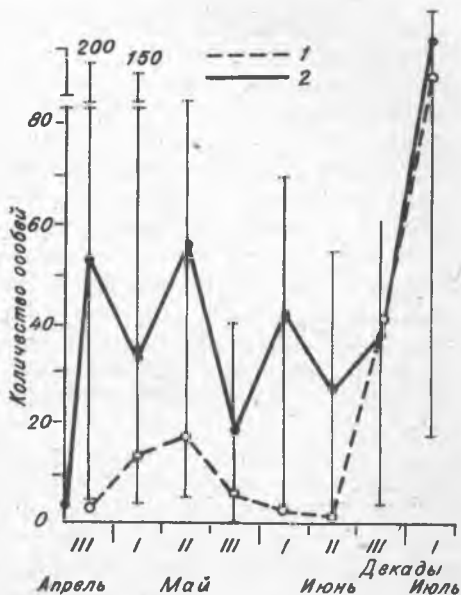
Таблица 16

Периодические явления в жизни лысухи (Западная Сибирь, район оз. Чаны)

Год	Прилет первых особей	Массовый прилет	Откладка первого яйца	Массовое вылупление птенцов	Образование скоплений сеголетков	Линька взрослых птиц	Массовый отлет се- голетков	Отлет последних особей
1970	18/IV	20-25/IV	23/IV	27-30/V	25/VII	Не опр.	IX	Не опр.
1971	17/IV	25-30/IV	25/IV	30/V-5/VI	25/VII	Не опр.	IX	Не опр.
1972	Не опр.	Не опр.	27/IV	Не опр.	1/VIII	VIII	IX	13/X
1973	19/IV	21-25/IV	24/IV	25/V-3/VI	20/VII-5/VIII	20/VII-10/IX	IX	15/X
1974	18/IV	25-30/IV	Не опр.	Не опр.	1/VIII	Не опр.	IX	10/X
1975	23/IV	30/IV-5/V	5/V	30/V-7/VI	1-10/VIII	VIII	IX	4/X
1976	20/IV	25-30/IV	27/IV	5-10/VI	Не опр.	Не опр.	IX	14/X
1977	Не опр.	25/IV-5/V	25/IV	27/V-5/VI	5-10/VIII	25/VII-1/IX	IX	25/X
1979	27/IV	1-10/V	5/V	5-10/VI	10-20/VIII	Не опр.	IX	7/X
Среднее...20/IV		25/IV-5/V	27/IV	27/V-5/VI	25/VII-15/VIII	20/VII-10/IX	IX	13/X

Рис. 9. Динамика весеннего пролета лысух в районе оз. Мал. Чаны.

1 - на кольцевом водном маршруте, учтено 893 особи; 2 - на контрольных озерах, учтено 13 419 особей. Вертикальными линиями показаны пределы варьирования по годам.



и зал. Пинегинский. Ночью с 19 на 20 апреля (с 22 до 5 ч) были слышны частые крики лысух, пролетающих на север и северо-восток. Днем 21 апреля в зарослях на озерах кричало уже много лысух. Судя по крикам и результатам отстрелов, самцы и самки прилетают вместе; пролет идет, видимо, сформированными парами, как отдельными, так и в составе стай. Интенсивный пролет отмечен 23 апреля с 22 до 24 ч. Судя по крикам, птицы летели на высоте 20-60 м на север, меньше на восток и запад. Днем 24 апреля на плесах озер были отмечены стайки лысух из 10-30, до 200 особей, явно пролетных, так как местные птицы уже 21-23 апреля заняли гнездовые участки в зарослях, издавали характерные крики и защищали границы от вторжения других особей. Пролетная стая из 40 лысух встречена днем на плесе оз. Белуха, в это время у уже гнездившихся здесь птиц были кладки из 1-2 яиц.

Слабый пролет лысух продолжался до середины мая. Как и в апреле, пролетные птицы укрывались днем в зарослях, на плесах держались только большие стаи. Вторая пролетная волна наблюдалась во второй половине мая (рис. 9). Так, 17 числа с 23 до 24 ч в полной темноте на слух отмечено около 20 лысух, летевших на север и запад. Кричат обычно самки, крики самцов в полете - исключение. По данным отстрелов, вторую волну образовали годовалые птицы /Кошелев, 1975а/. Известно, что они покидают места зимовок позже взрослых /Треков, 1965б/.

Весенний пролет лысух в 1975 г. в этом районе был аналогичным, но сроки были сдвинуты на 4-7 дней позже. На второй день после появления первых особей прибыла основная масса птиц и приступила к занятию участков и постройке гнезд. Так, на оз. Фадиха 25 апреля лысухи заняли и защищали участки в зарослях, свободных от льда. Там, где был лед, они держались парами и группами по 4-8 особей на плесе у кромки зарослей. Пролет шел в ночное время, наиболее интенсивно в северном и северо-восточном направлениях. Вторая пролетная волна была выражена слабее и приходи-

лась на 1-7 июня: птицы летели на восток, северо-восток и север. Интенсивность пролета лысух снижается, вероятно, в пасмурные и дождливые ночи, во всяком случае, крики были в это время очень редкими. Низкая высота полета связана, по-видимому, с тем, что птицы летели над водоемами. Во время весеннего пролета одиночные лысухи и мелкие группы встречались нередко на негнездовых водоемах: степных речках, горько-соленых озерах, болотах, прудах, временных разливах, займишах и крупных лесных болотах.

Большая скорость и сжатость весеннего пролета подтверждается результатами кольцевания латвийских лысух /Блум, 1973/. Для Западной Сибири имеются лишь немногочисленные встречи весной лысух, окольцованных в Индии. В марте - апреле они встречаются на юге Казахстана и Средней Азии, в начале мая достигают Новосибирской области, в середине мая - Томской области /Mac Clure, 1974/.

В других районах лысуха летит весной также в ночное время, а днем пролетные стаи из 100-500 особей держатся на плесах крупных озер /Луговой, 1963; Аверин, Ганя, 1970; Блум, 1973; Schutz, 1930; Melde, 1968; Bezzel, 1970; и др./. Для Казахстана имеются данные, что пролет идет как большими стаями, так и одиночно и мелкими группами, в сырую пасмурную погоду здесь иногда наблюдался и дневной пролет /Долгушин, 1960; Дебело, 1981/.

Итак, весенний пролет и прилет лысух приурочены ко времени появления польней и вскрытия озер от льда. При наступлении холодов наблюдается временное прекращение пролета и даже откочевка части птиц на юг. При замерзании воды лысухи выселяются из зарослей с гнездовых участков на открытую воду и объединяются вновь в стаи. Это явление наблюдалось нами в 1975 г., отмечается оно также в других районах /Мунтяну, 1970; Kornowski, 1957; Wagner, 1962/. Во время ночного пролета между стаями и одиночными лысухами поддерживается, видимо, звуковая связь, что уже известно для многих ночных мигрантов /Якоби, 1974/. Для пролетных птиц характерна большая осторожность. Днем стаи кормятся на плесах, почти не передвигаясь, одиночки и мелкие группы прячутся на день в зарослях.

Размножение

Прилетая в Барабинскую лесостепь сформированными парами, лысухи уже на 2-5-й день начинают строить гнезда, заняв гнездовые участки. В Западной Европе и на юге ареала интервал между прилетом и гнездованием достигает 2-5 нед, причем часть птиц прилетает парами /Kornowski, 1957; Vopp, 1959 /, а другие - неупорядоченными группами и стаями, образуя пары позднее /Rutschke, 1934, 1939; Glutz von Blotzheim, 1973/.

Занятие гнездовых участков происходит следующим образом: от стаи лысух, державшихся на плесе, отделяются пары и уходят в за-

росли, где они придерживаются определенных участков. С разделением всей территории на участки наблюдается борьба соседних пар с целью расширения своей территории и установления границ. Гнездовые участки обязательно включают заросли и участки открытой воды; исключение составляют участки в очень разреженных зарослях. Граница между соседними участками проходит по заметным ориентирам (островкам растительности, кочкам, отдельным стеблям и др.). На каждом водоеме остается незанятой зона, непригодная для гнездования (сплавина, берег, открытая вода); подобные нейтральные территории нередко используются совместно птицами соседних пар для кормежки, без возникновения конфликтных ситуаций /Кошелев, 1976а/.

Площадь гнездового участка определяется у лысух его кормовыми и защитными качествами, соотношением участков зарослей и открытой воды, численностью гнездящихся на данном водоеме пар и меньше - степенью агрессивности отдельных самцов /Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Wagner, 1962; Melde, 1968; Muthorst, 1970; Fjeldsa, 1977/. Площадь участков, как и расстояние между соседними гнездами, меньше в труднопроходимых стациях, имеющих мозаичный характер чередования сплавины, ределей, открытой воды (например, на озерах Петраковский мыс, Майское утро, Озейкино). В Барабе расстояние между соседними гнездами составляет 15-25 м и более, а площадь участков - 200-500 м², до 1 га. В однородных разреженных зарослях соседние гнезда удалены на 30-100 м, участки занимают площадь 1000-4500 м² и более.

Максимальная плотность гнездования в Барабе составляет, по нашим данным, 5 пар/га гнездопригодных зарослей, средняя - 1 пар/га. В сравнении с другими районами, особенно южными, это немного. Так, в Латвии она составляет 7, в Молдавии - 6, в Кызыл-Агачском заповеднике - 8, в Астраханском - 12 /Греков, 1965а; Мунтяну, 1970; Блум, 1973; Русанов, 1976/, в устье р. Бейсуг в Краснодарском крае - в среднем 1,27 пар/га /Костоглад, 1968/.

Вскоре после занятия участков наблюдается частое спаривание лысух, в Западной Европе - за 3-4 нед до откладки яиц /Kornowski, 1957/, а в Барабе - уже на 2-5-й день после прилета. Самец предпринимает попытки к спариванию все свободное время, но самка принимает его приглашения только 3-5 раз в день. Даже при полной кладке самец пытается спариваться, но во время насиживания все его попытки отвергаются.

К строительству гнезд лысухи приступают в Барабе на 2-5-й день после прилета. В Западной Европе и на юге ареала (Казахстан, Узбекистан) - через 21-35 дней /Долгушин, 1960; Ажимуратов, 1974; Wagner, 1962; Havlin, 1967, 1970; Witt, 1968; и др./, т.е. с продвижением на юг интервал увеличивается.

Выбор места расположения гнезда зависит главным образом от густоты зарослей и близости открытой воды. Из осмотренных нами 380 гнезд в 1-5 м от открытой воды располагалось 80%, в 5-20 м - 17%, остальные обнаружены в сплошных редких зарослях или на небольших окнах открытой воды среди сплавины (табл.17).

Таблица 17

Удаленность гнезд лысух от открытой воды

Расстояние от открытой воды, м	Распределение гнезд по стадиям, %							Всего гнезд	
	заросли тростника			заросли ро-гоза и камыша		заросли осок и вейника		шт.	%
	гус-тые	сред-ние	ред-кие	гус-тые	сред-ние	гус-тые	сред-ние		
0-1,5	75	12	0	55	25	19	0	59	15
1,5-3,0	19	54	2	28	25	54	0	167	44
3,0-5,0	6	19	44	17	38	23	0	83	22
5,0-10,0	0	14	25	0	12	0	0	50	13
10,0-15,0	0	1	4	0	0	4	0	6	2
15,0-20,0	0	0	17	0	0	0	20	9	2
> 20	0	0	8	0	0	0	80	8	2
Всего гнезд...	16	260	48	18	8	27	5	382	100

Каждая пара строит в пределах участка основное гнездо, используемое для откладки яиц, и 1-3 ложных, где отдыхают свободный партнер и позже - птенцы.

Гнездо сооружается, по нашим данным, за 3-7 дней, а при повторных кладках - за 1-3 дня. В других районах строительство также идет от 1-2 дней до 2-3 нед /Nylund, 1949; Kornowski, 1957/. В постройке гнезда участвуют самец и самка. Между ними существует разделение обязанностей: самец строит из крупных стеблей основание и гнездо, а самка выстилает лоток. Во время строительства самец часто утрамбовывает основание и гнездо для выравнивания и придания большей прочности и удаления воды; иногда в утаптывании участвует и самка /Kornowski, 1957; Wagner, 1962; Sage, 1969; Muthorst, 1970/.

Для строительства используется имеющийся рядом материал: стебли и листья тростника, рогоза, камыша, вейника, осок и т.д., которые птицы ломают или собирают в 1-15 м от будущего гнезда. При возможности выбора лысуха предпочитает прошлогодние сухие стебли камыша и рогоза как более легкие и плавучие и обладающие маскирующим защитным цветом. Их лысуха приносит иногда за 50-150 м, даже через сплаvinу. При отсутствии обычного строительного материала гнездо сооружается из имеющегося в наличии: соломы, веток ивы и тополя, рдестов, роколистника, омежника, водяной сосенки, хвоща, листьев кувшинок /Кошелев, 1975в, 1976б/, а в Западной Европе - даже из листов книг /Kornowski, 1957 /.



Рис. 10. Лысуха на гнезде.

В других районах также отмечается высокая пластичность в выборе строительного материала, как правило, им служат стебли и листья водных и околководных растений /Долгушин, 1960; Луговой, 1963; Блум, 1973; Кыдыралиев, 1973; Ворр, 1959; Glutz von Blotzheim, 1973; и др./. Для выстилки лотка используются более тонкие и мелкие части растений, как стебли, так и листья, метелки тростника. Птицы долго полощут их в воде перед укладкой, что способствует прочности лотка; кроме того, измельченные листья хуже проводят тепло, чем крупные стебли.

Интересной особенностью гнездостроения у данного вида является устройство настила-сходни для подъема и спуска птиц и крыши, служащей, видимо, для маскировки гнезда и защиты от пернатых хищников, а также от прямых солнечных лучей. Другие пастушковые виды птиц крыш, как правило, не изготавливают, исключая камышицу, а используют естественные заломы /Кошелев, Чернышов, 1980/. Осмотренные нами в Барабе гнезда имели чаще один настил (рис.10, 11) - 75%, реже два - 10% и три - 5% гнезд. Иногда настил отсутствовал (10%). В 1975-1976 гг. в Барабе мы наблюдали крыши у 17% осмотренных гнезд, что было связано с поздними сроками размножения, совпавшими с развитием зеленого тростника. В другие годы крыши обнаружены у 3-5% гнезд. Гораздо чаще встречаются они у птиц, гнездящихся южнее /Долгушин, 1960; Федюшин, 1967; Мунтяну, 1970; Блум, 1973; Kornowski, 1957; Ворр, 1959; и др./.

Размеры гнезда у лысухи определяются конкретными экологиче-



Рис. 11. Гнезда лысухи на прибрежном мелководье со сходней (слева) и с крышей из зеленых листьев тростника (справа).

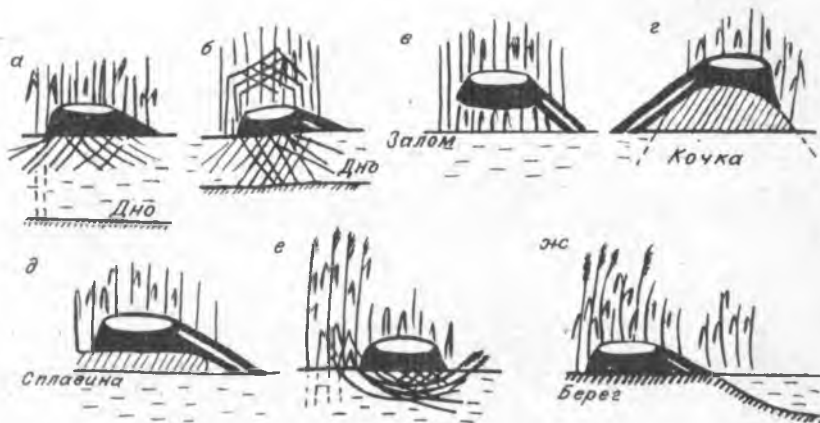


Рис. 12. Основные типы гнезд лысухи по месту их расположения.

а, б - на воде; в - на заломе; г - на кочке; д - на сплавине; е - на стеблях тростника; ж - на берегу.

скими условиями: местом расположения, типом, видом строительного материала, этапом гнездования и др. По нашим данным, гнезда, изготовленные из тростника, больше по размерам, чем из рогоза или камыша; гнезда плавающего типа больше, чем расположенные на кочках и сплавинах. К концу насиживания гнездо увеличивается за счет его постоянной достройки и растапывания птицами. Диаметр гнезда (исследовано 130) составляет 240-450 мм (в среднем 330 мм), высота над уровнем воды - 90-120 мм (160), диаметр лотка - 160-300 мм (210), его глубина - 50-140 мм (90), длина сходен - 300-1200 мм (400), их ширина - 120-440 мм (250). Размеры дополнительных гнезд значительно меньше, устроены они хуже: диаметр - 200-300 мм, высота над водой - 30-150 мм. Кроме них наравне с основным гнездом лысухи с появлением птенцов изготавливают гнезда третьего типа - семейные, часто с крышей, используемые для отдыха и сна выводка.

По месту расположения и характеру устройства нами в Барабе выделено 7 типов гнезд лысухи (рис. 12). Преобладают гнезда, построенные в прибрежной мелководной зоне, опирающиеся основанием на дно (70%), реже встречаются плавающие (10) и гнезда, расположенные в заломе тростника (6,5), плавающих наносах тростника (5), на сплавине (5), осоковых кочках (2,5), на сухом берегу (1%) /Кошелев, 1975в/. Для каждого типа водоема характерно преобладание гнезд того или иного типа, влияет также и гидрологический режим. Так, на сплавине гнезда чаще устраиваются в засушливые годы, когда обсыхают ределя, на берегу они приурочены к колониям чайковых птиц и куликов /Дробовцев, 1971, 1974; Иванов, 1976/. Отметим, что в других районах встречается и иное размещение гнезд: в кустах на высоте 0,7-1,5 м от уровня воды /Шнит-

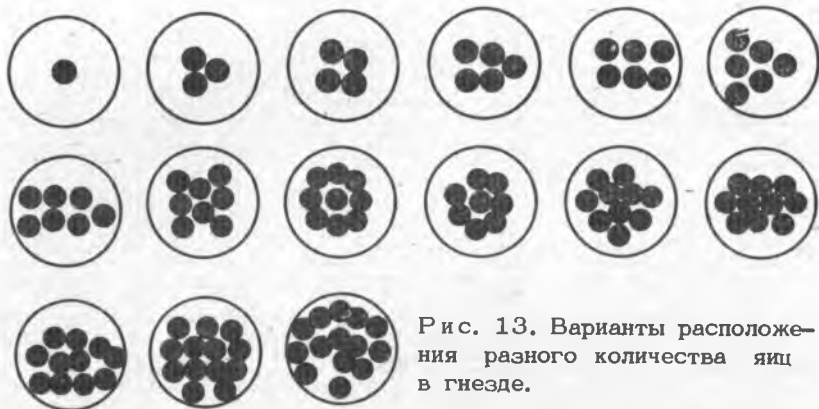


Рис. 13. Варианты расположения разного количества яиц в гнезде.

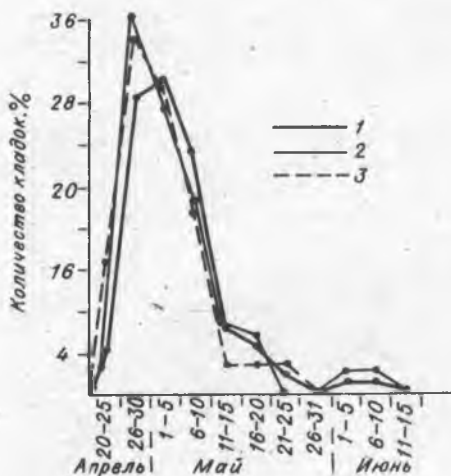


Рис. 14. Сроки начала откладки яиц.

1 - в среднем за 1970-1980 гг. ($n = 300$); 2 - 1979 г. ($n = 80$); 3 - 1980 г. ($n = 42$).

ников, 1913/, на сухом берегу - в зарослях злаков /Эверсман, 1866; Мензбир, 1895; Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963; Луговой, 1963; Сурвилло, 1969; Bezzel, 1959; Kuhk, 1959; Wagner, 1962/, на наносах и кочках /Сушкин, 1908; Янушевич, 1940/.

Чашеобразная форма гнезда и компактное расположение яиц предохраняют их от выкатывания (рис. 13), а в последующем задерживают и птенцов. Толстая выстилка дна (100-250 мм от уровня воды) и стенок (50-150 мм) массивного гнезда предохраняют яйца и птенцов от воздействия низких температур воды и воздуха, а плотная структура лотка способствует сохранению тепла птицы-наседки. Все это способствует более раннему гнездованию лысухи по сравнению с другими видами пастушковых.

По окончании строительства гнезда самка приступает к откладке яиц. Иногда первое яйцо может быть отложено и в недостроенное гнездо ($< 1\%$ всех случаев). Яйца откладываются по одному ежедневно рано утром или в первой половине дня. После откладки 1-3 яиц самец приступает к насиживанию. Периоду массовой откладки яиц соответствуют максимальные размеры гонад (рис. 14, 15). Пик откладки приходится на конец апреля - начало мая, раз-

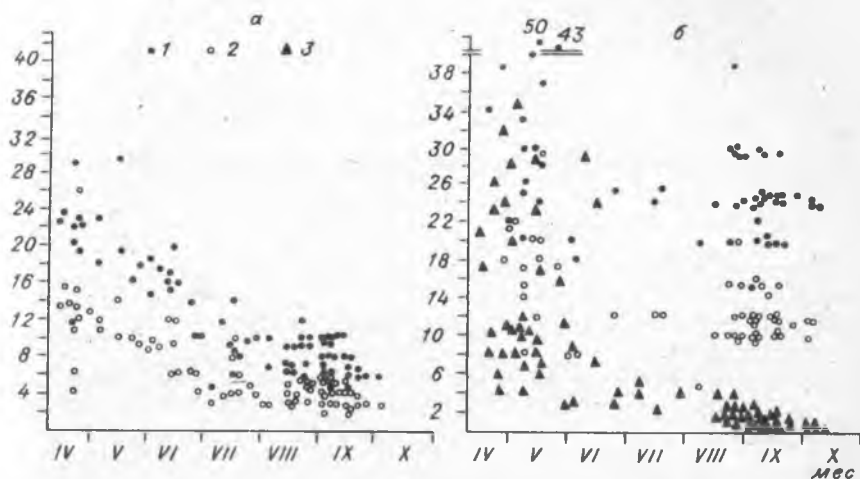


Рис. 15. Изменение размеров гонад (мм) половозрелых лысух.
 а - самцов; б - самок; 1 - длина; 2 - ширина; 3 - диаметр фолликул.

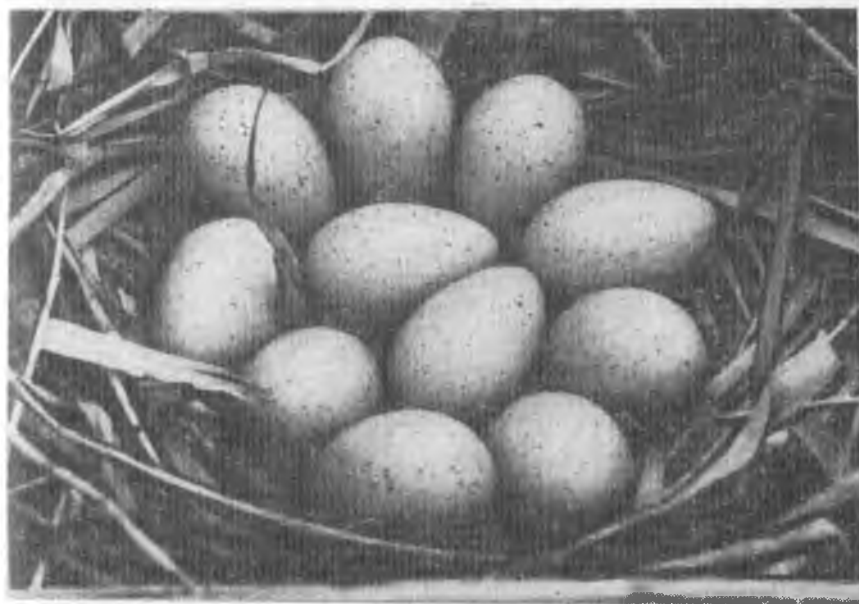


Рис. 16. Полная кладка лысухи.

личия по годам в сроках незначительные. Часть птиц, потерявших первые кладки, приступает к повторному гнездованию в конце мая - первой половине июня.

Таблица 18

Величина кладки лысухи на юге Западной Сибири

Год	Количество кладок с числом яиц										Всего кля- док	Среднее число яиц в кладке ($M \pm m$)		
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			14	15
1970	0	2	4	7	4	8	11	6	2	2	1	1	48	$9,2 \pm 0,33$
1971	0	0	1	2	1	7	13	7	6	1	0	0	38	$10,1 \pm 0,25$
1973	1	1	2	5	9	13	3	2	0	0	0	0	36	$8,3 \pm 0,25$
1974	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	3	$7,3 \pm 0,33$
1975	0	2	4	5	2	2	2	0	0	0	0	0	15	$7,2 \pm 0,38$
1976	0	0	1	4	3	2	3	1	0	0	0	0	14	$8,4 \pm 0,40$
1977	0	0	2	4	5	8	3	1	0	0	0	0	23	$8,4 \pm 0,27$
1979	0	0	1	1	11	13	19	6	0	0	0	0	51	$9,3 \pm 0,16$
1980	0	2	0	2	5	12	12	3	1	0	0	0	37	$9,1 \pm 0,30$
За все годы	1	7	15	32	41	65	66	26	9	3	1	1	267	$8,8 \pm 0,11$

Таблица 19

Размеры и вес яиц западно-сибирских лысух (n =1900)

Показатель	Минимум	Максимум	M ± m
Длина яиц, мм	33,0	62,0	53,2±0,15
Ширина " "	25,3	43,5	36,2±0,29
Вес, г	12,0	58,0	36,8±0,58

Кладка лысух в Барабе состоит из 5-15 яиц, средняя величина ее - 8,8 (табл. 18; рис. 16). В более северных районах, например на оз. Мензелинское, осмотренные кладки состояли из 6-8 яиц, однако недостаток данных не позволяет судить об изменчивости величины кладки лысух в Западной Сибири по широте. Для Барабы имеются данные о кладках из 6-11 яиц, в среднем из 8,4-9,0 /В.Иоганзен, 1923; Лавров, 1929; Янушевич, 1940; Янушевич, Золотарева, 1947/. Для Курганской области известны кладки из 7-8 яиц (в среднем из 7,7) /Болотников и др., 1972/.

Известно, что кладки у молодых одногодковых птиц меньше, чем у взрослых, а ранние больше, чем поздние /Бородулина, 1964; Блум, 1963, 1973; Мунтяну, 1970; Лиллелехт, 1975; Wagner, 1962; Bezzel, 1967; Репа, 1976; и др./. Наши материалы подтверждают эти закономерности и для западно-сибирских лысух.

Вариации в размерах и весе яиц у западно-сибирских лысух также довольно значительны (табл. 19, рис. 17). Яйца, отложенные одной самкой, по форме и размерам различаются незначительно, но заметно отличаются от яиц другой самки как этими показателями, так и окраской (табл. 20). Окраска яиц матовая, основной глинистый фон равномерно покрыт бурыми мелкими точками и крапинками, реже пятнами, которые иногда бывают коричнево-ржавые или белые.

Аномальная окраска яиц (светлый фон, отсутствие пятен и т.п.) встречается довольно редко (всего 10 яиц из осмотренных 2 тыс.), цветовые вариации окраски незначительны.

Для лысухи известны смешанные кладки, отложенные двумя самками /Kornowski, 1957; Wagner, 1962 /. В Барабе они составляют от 1 до 5% общего числа кладок. В Западной Европе существует мнение, что все кладки, состоящие из 9 яиц и более, являются смешанными /Bezzel, 1959; Wagner, 1962 /. Это несомненно для кладок из 16-18 яиц /Брем, 1911; Блум, 1973; Huber, 1934; Ворр, 1959/, но не всегда приемлемо для кладок из 9-15 яиц. В гнездах лысух находили также яйца озерной чайки /Блум, 1973/, различные инородные тела: камни, раковины виноградных улиток /Bezzel, 1963/. Г.Корновский /Kornowski, 1957/ считает, что лысуха не отличает свои яйца от чужих, другие исследователи, например З.Вагнер /Wagner, 1962 /, при-

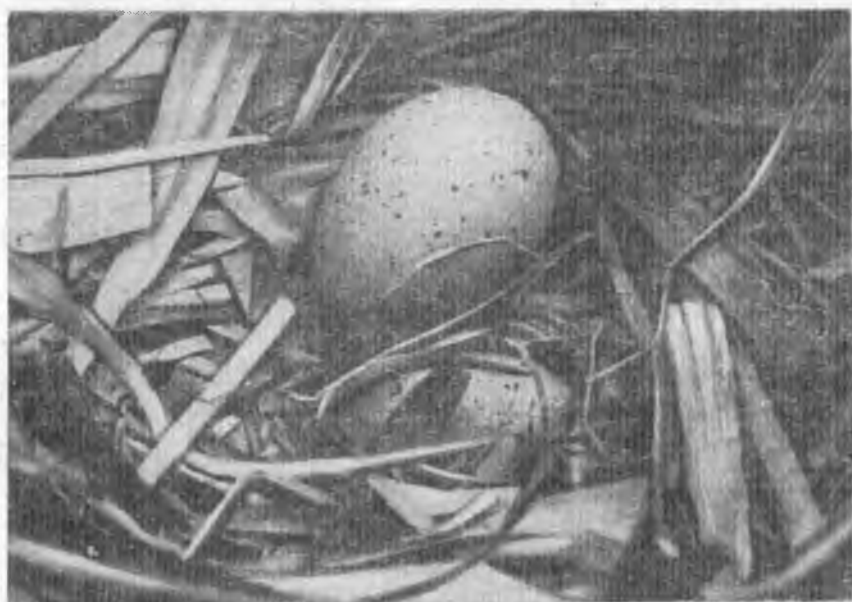


Рис. 17. Аномалии в кладках лысух.

Вверху — поздняя с необычайно маленьким яйцом; внизу — яйцо замуровано на дне лотка.

держиваются мнения, что самки, во всяком случае некоторые, спознают свои яйца. Так, в опытах по подкладке яиц других птиц лысуха замуровывала чужие яйца строительным материалом /Alley,

Таблица 20

Сравнительная характеристика яиц из кладок двух лысух (оз. Озейкино, май 1970 г.)

Номер яйца в кладке	Длина, мм		Ширина, мм		Вес, г	
	I	II	I	II	I	II
1	56,8	50,3	37,1	34,8	41,2	25,0
2	54,2	47,7	38,9	34,6	39,3	23,6
3	55,3	50,7	37,0	34,4	39,5	28,1
4	56,0	50,5	37,1	36,1	40,5	25,4
5	52,2	50,5	37,1	36,2	39,8	28,6
6	55,3	51,8	36,5	35,3	39,8	30,0
7	56,3	50,8	36,9	34,7	38,0	27,5
8	53,4	51,5	36,6	37,5	37,5	29,7
Среднее...	55,5	50,5	37,0	35,0	39,0	27,0

Boyd, 1947/. В Барабе мы также находили в гнездах лысухи по 1-3 яйца, замурованные в стенках и дне лотка - 3% случаев (см. рис. 17). По нашему мнению, замуровываются яйца как чужие (что устанавливалось по размерам и окраске), так и собственные в процессе достройки гнезда /Кошелев, 1976/, или при постройке нового гнезда поверх первых яиц в случае медленного повышения уровня воды в водоемах. Мы находили такие 3-4-слойные кладки; есть указания о находках в Казахстане даже 7-8-слойных кладок /Долгушин, 1960; Елкин, 1968/.

В насиживании у лысух участвуют самка и самец, хотя доля их участия в разных парах существенно различается /Блум, 1973; Kornowski, 1957 /: в одних парах больше насиживает самка, в других - самец. Известно, что продолжительность насиживания у лысухи составляет 22-23 дня /Синицкий, 1960; Блум, 1970в; 1973; Налобин, 1979; Дебело, 1981; Kornowski, 1957; Glutz von Blotzheim, 1973; и др./.

Наши данные по 10 гнездам совпадают с литературными. При замене партнера лысуха поднимается по настилу на гнездо, 1-2 мин чистится, ходит по краю гнезда, удаляет клювом воду из оперения груди и брюшка и тогда только садится на кладку (рис. 18). Сидит плотно, обогревая яйца теплом тела, но часто привстает на короткое время и клювом переворачивает яйца, реже для этих целей используются и ноги. Яйца в гнезде размещаются чаще острыми концами вниз и к центру, скатываясь по чашеобразному лотку, и вся кладка занимает минимальную поверхность (см. рис. 13). Такое положение яиц обеспечивает выгодную позицию к источнику тепла - птице и доступ воздуха /Болотников и др., 1969/. Многократное частое перемешивание яиц насиживающей птицей предотвращает гибель эмбрионов, улучшает

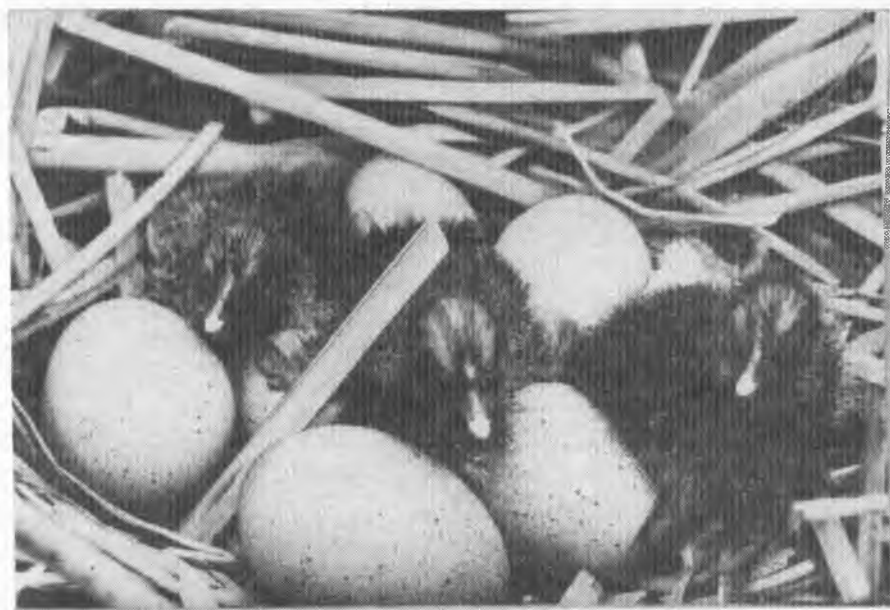


Рис. 18. Насиживающая лысуха (вверху) и вылупление птенцов (внизу).

распределение тепла в кладке и аэрацию яиц /Калинин и др., 1974/, но общая схема расположения их в гнезде не нарушается. Гибель эмбрионов составляет у лысухи менее 2% /Синицкий, 1960; Блум, 1973; Кошелев, 1976б; Русанов, 1976/. Поскольку непрерывному насиживанию у лысухи предшествует прерывистая инкубация в период яйцекладки, то наблюдается неодновременное развитие эмбрионов и выплывание птенцов.

Смене партнеров обычно предшествует своеобразный призывный крик. Другой вариант - кормление партнером насиживающей птицы - исключение /Kornowski, 1957/. Сменяя друг друга, лысухи часто приносят зеленый строительный материал даже при насиживании.

Для территории Советского Союза установлено, что у лысухи может быть только одна успешная кладка в течение сезона. Для Западной Европы известны случаи двух успешных кладок и вывода птенцов /Burkill, 1933; Rutschke, 1939; Jach, 1956; Kornowski, 1957; Bopp, 1959; Havlin, 1967; Fjeldsa, 1977; Muthorst, 1970; Robel, Paudtke, 1971/, а в Англии - даже трех Witherby, 1958/. В этом случае самец берет на себя заботу о птенцах первого выводка, а самка насиживает вторую кладку. Впоследствии оба выводка нередко водятся совместно.

Гнездовой период у птиц даже в одном районе сильно растянут. В Барабе мы находили яйца в течение 74 дней (с 23/IV по 7/VII). Это обусловлено неодновременным гнездованием взрослых и молодых птиц, большой гибелью первых кладок и откладкой повторных и другими причинами. Лысухи способны к возобновлению кладки в случае утраты первой до 3-4 раз. При этом в пределах гнездового участка строится новое гнездо неподалеку от разоренного (в 7-25 м). Гнездо при повторной кладке строится быстро, оно меньше по размерам, сделано гораздо хуже, достраивается в ходе откладки и насиживания яиц. После гибели первой кладки до начала откладки второй проходит 5-7 дней, а после второй повторной до следующей - 1-4 дня. По нашим наблюдениям, повторные кладки состоят из 4-7 яиц, по размерам, весу и окраске они не отличаются от предыдущих; аналогичные результаты получены и другими исследователями. Насиживание в повторных кладках начинается с первого яйца.

Насиживающие лысухи некоторых пар пытаются отводить при опасности человека от гнезда. Нами выделено два типа отвлекающих демонстраций. Поведение того или иного типа зависит, видимо, от этапа насиживания и индивидуальных особенностей. Демонстрация пассивного типа заключается в следующем: завидев человека у гнезда, лысуха выплывает из зарослей на открытую воду и молча плавает кругами, не удаляясь далеко. Голова ее при этом опущена, клюв касается воды. Изредка птица зачерпывает клювом воду и выливает, повернув голову на спину. При приближении человека медленно отплывает, потом разбегается и улетает.

Активный тип отвлекающей демонстрации заключается в том, что спугнутая с гнезда птица уплывает в заросли, громко кричит, старается привлечь к себе внимание. Затем приближается к стоя-

Таблица 21

Гибель кладок лысухи на малопосещаемых человеком водоемах Барабинской лесостепи в течение гнездового периода

Год	Количество кладок	Кладки разорены			Погибли от колебаний уровня воды, волнобоя	Всего погибло	
		серой вороной	болотным лунем	человеком		число	%
1970	50	3	1	2	0	6	12
1971	38	2	1	1	0	4	15
1973	36	1	1	0	0	2	6
1976	16	1	0	0	1	2	13
1977	30	1	1	1	0	3	10
1979	80	2	1	0	12	15	19
1980	45	3	2	0	0	5	11
За годы исследований... 295							
		13	7	4	13	37	12

шей у гнезда лодке на расстояние 2-5 м, привстает и топчется на воде. Реже она хлопает по ней крыльями или плывет, симулируя ранение и беспомощность подобно уткам. Иногда вылезает на сплави-ну и там имитирует поведение раненой птицы. Отведя врага от гнезда, лысуха улетает, делает круг в воздухе и возвращается сразу к гнезду. Поведение активного типа наблюдалось нами довольно часто (у 15 пар из 300).

Сохранности кладок у лысух способствует разделение обязанностей между партнерами: пока одна птица насиживает, другая кормится и патрулирует границы участка; обе птицы защищают гнездо от пернатых хищников. Тем не менее, по нашим данным, гибель первых кладок в Барабе составляет на редко посещаемых человеком озерах 10-15% (табл. 21), на часто посещаемых увеличивается до 80 и даже 100%. Гнезда чаще разоряются серой вороной, болотным лунем и человеком, гибнут от волнобоя и при резком подъеме уровня воды.

В других районах средний показатель гибели кладок несколько выше. В Латвии, дельте Волги и Казахстане он составляет 12-17% /Злобин, Павлов, 1965; Костоглад, 1968; Бикбулатов, 1972; Злобин, 1972; Мурашка, 1972; Блум, 1973; Русанов, 1976; и др./ . Высокий показатель приводится для стран Западной Европы: Чехословакии - 56,4% /Lelek, 1958; Navlin, 1970 /, Швеции -

65,3% / Askaner, 1959/, Англии - 65,3% / Alley, Boyd, 1947, 1949/.

Вылупление первых птенцов проходит в Барабе в третьей декаде мая, массовое вылупление - в конце мая - первой декаде июня /Кошелев, 19766/. В первые часы жизни птенцы беспомощно лежат в гнезде на брюшке, растопырив крылья и протяжно крича ("фюид"). Этот крик слышен еще за 25-35 ч до вылупления; наклевка появляется за 21-27 ч до вылупления /Блум, 1973/. Процесс вылупления птенца длится 20-24 ч, всех птенцов - 3-4 дня в небольших кладках и 6-7 дней в гнездах с 10-15 яйцами. Вес обсохшего птенца составляет 24-32 г ($n = 30$). Пустая скорлупа удаляется родителями из гнезда и затопляется; реже, по данным П.Н. Блума /1973/, она поедается. Удаление скорлупы - еще одно свидетельство полувыводкового типа развития птенцов лысухи. Оно характерно для птиц с птенцовым типом развития и служит маскировке гнезда. Обогреваемые родителями птенцы в течение 4-7 ч обсыхают, затем начинают карабкаться по стенкам гнезда, выпрашивать корм (см. рис. 18). В возрасте 10-15 ч птенцы уже оставляют на время гнездо и плавают по-соседству; их опекает самец, а самка насиживает оставшиеся яйца. Первые дни жизни птенцы находятся на воде по 10-30 мин, а в возрасте 4-5 дней - до 40 мин; остальное время выводок проводит на гнезде, обсыхая и обогреваясь с помощью родителей. На гнездо пуховики поднимаются по сходям, реже карабкуются по стенкам, цепляясь за стебли кловом, ногами, крыльшками и шей. Первое время птенцы не реагируют на предупреждающие об опасности крики родителей, но спасаются бегством из гнезда при приближении крупных предметов (лодки, человека и т.п.). Уже в первые дни они самостоятельно чистят оперение. Обычно чистка проходит под крыльями родителей, которые часто помогают птенцам. Пуховики выпрашивают корм, принимая соответствующую позу (см. рис. 4,27). Для тех, кто сидит в гнезде, самец кладет пищу на край гнезда, обычно это нежные насекомые /Блум, 1973; Rutschke, 1939 /. Плывая в одиночку, птенец придерживается зарослей и избегает открытой воды /Дубовик, Кошелев, 1974/. Он охотно плывет на писк других птенцов, даже несущийся из наклюнутых яиц, легко подманивается человеком, имитирующим призывный крик.

С вылуплением всех птенцов выводок лысухи разделяется между родителями на две примерно равные по числу птенцов "семейные группы". Об этом явлении имеются упоминания и для других районов /Греков, 1965а; Kornowski, 1957/. Разделение выводка наблюдалось нами без индивидуального мечения у отдельных пар в течение 1,5-2 нед после появления птенцов. При этом группы находятся неподалеку друг от друга, сходятся и вновь расплываются; возможно, происходит обмен птенцами между родителями. Родители водят птенцов по территории гнездового участка, придерживаясь разреженных зарослей и кромки открытой воды. Когда самец уходит на патрулирование или защиту границ участка, он подводит свою часть выводка к самке, вернувшись, снова уводит несколько

птенцов с собой. При нападении болотного луня на одну из групп второй родитель спешит на помощь, а его подопечные прячутся в зарослях. На ночь группы объединяются и спят в гнезде или на островке-сплавине. Объединяются они и днем во время отдыха, сна и чистки оперения. Разделение выводка на семейные группы у лысухи, на наш взгляд, способствует лучшей защите и охране птенцов от хищников, неблагоприятной погоды, облегчает их кормление и обогревание, что важно при их полувыводковом развитии.

По мере роста птенцы начинают кормиться самостоятельно и выводок объединяется, при нем постоянно находится один из родителей. Выводки подросших лысушат начинают выходить для кормежки из зарослей на открытую воду, чему предшествует разведка взрослых птиц: они высовывают голову из зарослей и осматриваются (см. рис. 5.1), затем одна птица проплывает по плесу вдоль границы участка и возвращается в заросли. Только тогда выводок выплывает из зарослей и начинает кормиться. По сигналу тревоги, подаваемому родителями, птенцы быстро уходят в заросли /Дубовик, Кошелев, 1974; Кошелев, 1982/. Лысухи уходят с плеса три крика тревоги и предупреждающем поведении не только особей своего вида, но и уток, поганок, настораживаются при аналогичных криках и поведении чаек и куликов.

Наиболее активно выводки лысух кормятся на открытой воде рано утром (с 6 до 8 ч) и вечером (с 18-19 до 21-22 ч). В возрасте 30-36 дней птенцы уже могут кормиться самостоятельно, склевывая корм с поверхности воды или ныряя за ним. Однако они продолжают, выпрашивая, получать пищу у родителей. Иногда родители отгоняют от себя подросших птенцов или избегают их во время кормежки, но, как правило, кормят их вплоть до распадаения выводка. В возрасте 6 нед у птенцов идет интенсивная линька пера, в это время они не ныряют /Kornowski, 1957/. С 8-й недели птенцы приобретают способность к полету /Синицкий, 1960; Блум, 1973/, но продолжают держаться некоторое время с родителями на гнездовом участке, вместе ищут корм, чистятся на кочках, проводят ночь.

С появлением птенцов лысухи нередко расширяют границы гнездовых участков путем захвата части нейтральной территории и совместного использования соседних чужих участков. Хозяева участков выгоняют в это время всех чужих птиц со своей территории, активно преследуют и изгоняют чужих птенцов лысухи. Изгоняемые птенцы спасаются нырянием. Позже они начинают избегать нападения, уплывая заблаговременно в заросли или на территорию своего участка. Своих птенцов родители опознают по внешнему виду и голосу с 3-4-го дня их жизни /Alley, Boyd, 1947, 1950; Kornowski, 1957; Vopp, 1959; Wagner, 1962; и др./.

Размещение выводков лысух носит упорядоченный характер и определяется прежде всего характером зарастания водоема и его гидрологическим режимом. При высокой плотности границы соседних выводков соприкасаются и частично накладываются (рис. 19, 20), в этих местах происходят территориальные конфликты. Имеет место

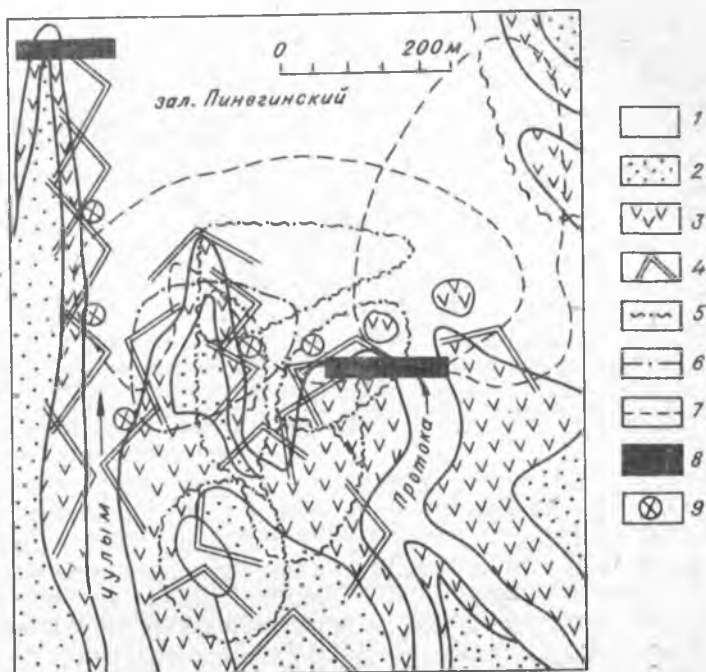


Рис. 19. Размещение выводков лысух в устье р. Чулым (июнь 1975 г.).

1 - открытая вода; 2 - заросли тростника; 3 - заросли рогоза; границы выводковых участков: 4 - лысухи; 5 - красноголового нырка; 6 - кряквы; 7 - большой поганки; 8 - скопления линных лысух; 9 - места территориальных конфликтов лысух.

также пространственно-временная разобшенность выводков лысух и других водоплавающих птиц /Кошелев, 1978в, 1982/.

Сезонные усыхания мелководных небольших по площади озер Барабы уже к концу июня приводят к сокращению мелководной зоны на 60-200 м от линии весеннего разлива. Выводки лысух, обитающие в этой зоне, вынуждены покидать гнездовые участки и уходить в центральную зону озера. Там они занимают постоянные "вторичные", или выводковые, участки и придерживаются их /Кошелев, 1976б, 1978в/. Выводковые участки по значению и площади аналогичны гнездовым. Они вклиниваются между существующими в данном месте гнездовыми участками, в результате чего крупные плесы оказываются поделенными между выводками лысух (рис. 21). В 1975 г. наблюдалось, например, массовое переселение выводков лысух с пересыхающих тростниково-вейниковых займищ в устье р. Чулым. Выводки спускались в ночное время (реже днем) по руслам рек и проток, занимали выводковые участки на заливе Пинегин-

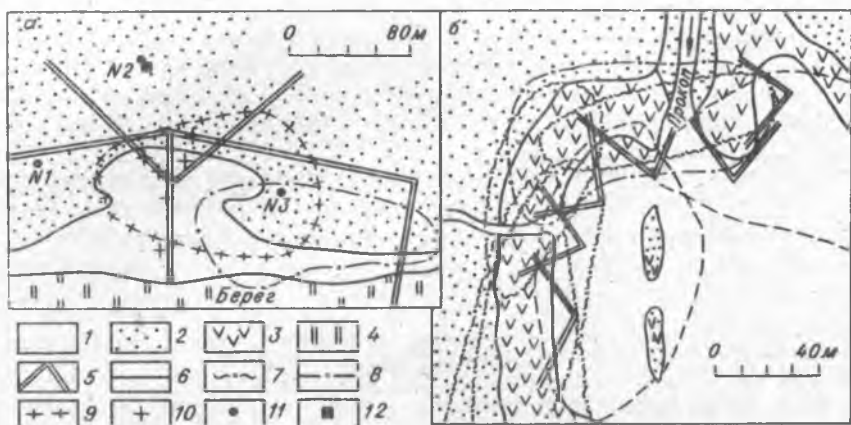


Рис. 20. Выводковые участки лысух.

а - на плесе оз. Фадиха (июль 1979 г.); б - на прибрежном плесе оз. Белуха (июль 1973 г.). 1 - открытая вода; 2 - заросли тростника; 3 - заросли рогоза; 4 - берег; границы участков: 5 - лысухи; 6 - большой поганки; 7 - красноголового нырка; 8 - серой утки; 9 - хохлатой чернети; 10 - серошейкой поганки; 11 - места территориальных конфликтов лысух; 12 - гнезда лысух.

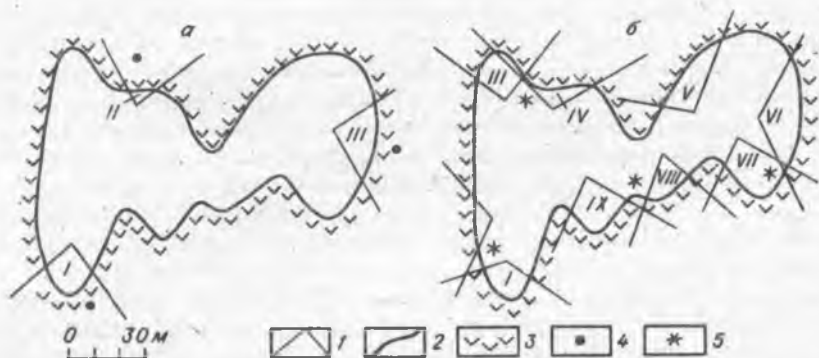


Рис. 21. Выводковые участки лысух на оз. Озейкино 20 мая (а) и 20 июня (б) 1970 г.

1 - границы и номера участков; 2 - границы плеса; 3 - заросли тростника; 4 - гнезда лысух; 5 - места столкновений.

ский. В результате этого в конце июля здесь насчитывалось более 60 выводков, тогда как в мае гнездились 20-25 пар лысух.

При образовании вторичных участков наблюдаются частые территориальные конфликты между лысухами из разных пар, между лысухами и серошейкими поганками /Дубовик, Кошелев, 1974/. Дракам

предшествует демонстрация предупреждающих и угрожающих поз и криков (гл. 4). Исход драк лысух с серошекими поганками чаще всего неясен и, вероятно, нейтрален. Дерутся не все птицы-соседи, конфликты чаще наблюдаются на границах вновь образовавшихся вторичных участков, где сталкиваются лысухи, раньше не знавшие друг друга.

Выводки лысух состоят из двух взрослых птиц-родителей и 3-12 (в среднем 6,8) птенцов (табл. 22). Средняя величина выводка меняется по годам незначительно. Увеличение числа птенцов в семьях лысух и уменьшение их гибели в 1970-1980 гг. до 23% в сравнении с 1940-1945 гг. (40%, цит. по Янушевич, Золотарева, 1947/) мы связываем с сокращением численности болотного луня - основного врага молодняка водоплавающих птиц /Каспарсон, 1961; Данилов, 1965, 1976; и др./. Выживаемость птенцов, оцениваемая как число выросших молодых птиц к количеству отложенных яиц, составляет в Барабе в среднем 77,3%. Наименьшая гибель птенцов отмечена в благоприятные по гидрологическому режиму и погодным условиям годы. Так, в 1973 г. в начале лета в выводках было по 8-10 птенцов, а в конце лета по 6-9 /Кошелев, 1975б/. В июле 1975 г. в устье р. Чулым найдены выводки: из трех птенцов - 1, из четырех - 4, из пяти - 10, из шести - 12, из семи - 17, из восьми - 5, более чем из восьми - 5; среднее число птенцов в выводке составило 6,4. Сходные данные получены для дельты р. Или - 6,1 птенца на выводок, гибель их составила 25% /Злобин, 1972/. В других районах этот показатель выше: в Казахстане в Алакульской котловине - 44% (в выводках в среднем по 4,2 птенца) /Бикбулатов, 1972/, в Астраханском заповеднике - 38% /Костоглад, 1968; Кривенко, 1968; Русанов, 1976/.

Распадение выводков начинается со второй половины июля и продолжается у разных пар до середины августа. Родители покидают птенцов чаще одновременно или в разное время и уходят на линьку. Выросшие птенцы-сеголетки соседних выводков начинают объединяться в местах совместной кормежки на границах участков или нейтральной территории; при опасности и на ночевку уходят первое время на свои участки. С конца июля подобное объединение наблюдается все чаще и становится все более длительным. Сеголетки собираются в густых прибрежных зарослях в промежуточные группы из 40-60 птиц и более. В начале августа группы объединяются на плесах гнездовых водоемов, образуя локальные, или местные, скопления. Существенно, что объединяются только те сеголетки, что способны к полету и полностью самостоятельны.

Уходом взрослых лысух на линьку, а сеголетков на открытую воду заканчивается период размножения.

Анализ данных, характеризующих гнездовой период лысухи в целом по ареалу, выглядит следующим образом. Гнездовыми станциями служат везде надводные заросли жесткой растительности на водоемах различного типа и площади (гл. 3). Географических различий в частоте выбора гнездовых стаций и водоемов, судя по всему, нет, заселение их находится в соответствии с частотой встречае-

Таблица 22

Величина выводка с птенцами старших возрастных групп (оперенных) и выживаемость птенцов лысухи на юге Западной Сибири

Год	Количество выводков с числом птенцов												Среднее число птенцов в выводке, $\bar{M} \pm m$	Всего выводков	Выживаемость птенцов, %
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12					
1970	0	1	5	18	13	15	12	6	3	1			7,6±0,20	74	83,6
1971	0	1	4	3	5	7	0	0	0	0			6,7±0,29	20	65,0
1972	0	0	2	6	5	1	0	0	0	0			6,4±0,23	14	Не опр.
1973	2	3	8	23	20	10	3	3	1	0			6,6±0,18	73	79,5
1975	2	5	11	14	19	7	4	2	1	0			6,5±0,20	65	84,4
1976	0	1	3	2	4	1	1	0	0	0			6,3±0,41	12	73,2
1977	0	1	6	10	10	3	1	0	1	0			6,5±0,24	32	76,4
1978	0	1	2	3	6	5	6	4	0	0			7,7±0,32	27	89,5
1979	4	5	4	2	7	3	1	1	0	0			5,8±0,38	27	61,3
За годы исследований...	8	18	45	81	83	52	28	16	6	1			6,8±0,09	338	77,3

мости в данном типе ландшафта. По всему ареалу прослеживается также однообразие строения гнезда и состава строительного материала, в частности, во всех районах птицы устраивают у гнезда сходни, крышу из зеленых листьев и плотики-настилы для отдыха партнера, т.е. гнездостроение стереотипно. Величина гнезд зависит повсеместно от большого числа факторов (состава строительного материала, места расположения, этапа гнездования, величины кладки и т.п.) и поэтому варьирует в широких пределах на каждом отдельном водоеме, в каждом районе.

Величина кладки в течение сезона колеблется от 4 до 15 яиц и существенно меняется по годам (табл. 23). Изменение ее средней величины в одном месте в разные годы даже выше, чем в пределах ареала в один год. Четкой закономерности в изменчивости величины кладки по широте и долготе также не прослеживается, как и в отношении длительности насиживания. Это обусловлено отчасти тем, что исследователи пользуются различными методами ее определения.

Географические различия в размерах и весе яиц незначительны (табл. 24) по сравнению с теми, что выявлены в каждом районе для разных лет, ранних и поздних кладок, разных водоемов и т.п. /Бородулина, 1964; Блум, 1973; Рера, 1976; и др./.

Для всех районов указывается способность лысух откладывать повторные кладки, а для южных кроме успешных двух даже три кладки за сезон. Повсеместно известны смешанные кладки (гнездовой паразитизм) лысухи с камышницей, кряквой, большой, серошейкой и малой поганками, фазаном /Блум, 1973; Clutz von Blotzheim, 1973; Boer e.a., 1974; и др./. В ряде мест известно плотное (колониальное?) гнездование, когда соседние гнезда располагались в 5-10 м друг от друга /Долгушин, 1960; Греков, 1965 а; Kornowski, 1957/.

Величина выводка лысух в пределах ареала широко изменчива (см. табл. 23) и достигает максимальной средней величины в Чехословакии, северном Причерноморье и Западной Сибири. Очень мал размер выводков в Англии, Нидерландах, ФРГ и Молдавии, причины этого объяснить трудно. Процент гибели кладок, яиц и птенцов во всех районах сильно варьирует, очень высок он в Англии, Швеции и ЧССР, возможно, это связано с высокой степенью урбанизации этих стран и как следствие - с фактором беспокойства. Наименьший отход кладок и птенцов характерен для Латвии, северного Причерноморья, Западной Сибири и Тувы.

Сроки подъема молодых на крыло примерно одинаковы по всему ареалу (конец июля - начало августа), но на юге они более растянуты. Повсеместно сеголетки объединяются в скопления и выходят на открытую воду, взрослые птицы по окончании размножения линяют в зарослях.

Итак, размножение лысухи имеет сходный характер по всем основным показателям в границах ареала, отличия между южными и северными популяциями сводятся к возможности первых выводить птенцов 2-3 раза за сезон, но в целом это явление редкое. Мы

Таблица 23

Характеристика некоторых показателей размножения лисухи в Палеарктике (в скобках - пределы варьирования)

Район	Число яиц в кладке (M ± m)	Продолжительность насиживания, дней	Размер выводка с хлупцами (M ± m)	Гибель, %		Источник сведений	
				кладок	яиц		
Англия	8,6	22 (21-24)	2,0	Не опр.	65,3	48,0	Alley, Boyd, 1947
Швеция	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	60,5	Не опр.	Askaner, 1959
Нидерланды	7,3	Не опр.	3,4 (2,0-3,6)	6,7	23,0	53,4	Boer e.a., 1974
ФРГ	7,9 (6-9)	(23-24)	3,9 (2,9-4,1)	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Kornowski, 1957
ГДР	7,7 (4-13)	Не опр.	4,2 (1-9)	"	"	45,5	Muthorst, 1970 Melde, 1968
ЧССР	7,7 (4-15)	(23-24)	6,9 (3-15)	11,5	56,4	Не опр.	Lelek, Havlin, 1956 Havlin, 1970
СССР Латвия	8,1	24 (21-26)	Не опр.	12,0	Не опр.	Не опр.	Блум, 1973
Эстония	6,92±0,12 (2-15)	22	"	Не опр.	"	"	Лиллелехт, 1975
Молдавия	8,0 (6-12)	Не опр.	3,9	"	"	"	Мунтяну, 1970

Северное Причерноморье	8,3 (6-12)	(22-25)	6,7	10-20	Не опр.	19,3	Ардамацкая, 1976
Казахстан	7,4 (6-8)	Не опр.	4,2	18,3-28,6	Не опр.	44,0	Бикбулатов, 1972
Уральская обл.	8,2 (4-13)	22	Не опр.	26 (23,3-29,6)	Не опр.	31,3	Дебело, 1981
Азербайджан	7,0	23 (21-24)	"	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Греков, 1965а
Дельта Амударьи	6,5	(21-23)	"	"	"	"	Ажимуратов, 1970б
Дельта Волги	7,6±1,5	Не опр.	4,7±1,7	36,2	"	36,1	Кривенко, 1968; Русанов, 1976
Башкирия	7,5	22	5,0	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Попов, 1939
Западная Сибирь	8,8±0,11 (4-15)	(22-23)	6,8±0,09 (3-12)	14,2	"	22,7	Наши данные
Тува	8,2	(20-22)	5,2	Не опр.	"	19,6	Налобин, 1979
Дальний Восток	6,7	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Поливанова, 1971
Сахалин	7,5 (7-8)	"	"	"	"	"	Гизенко, 1955

Таблица 24

Сравнительная характеристика яиц лысухи для Палеарктики (в скобках - пределы варьирования)

Район	n	Размеры яиц, мм		n	Масса яиц, г	Источник сведений
		длина	ширина			
Англия	100	52,6	36,2	Не опр.		Alley, Boyd, 1947 Boer e.a., 1974 Niethammer, 1942; Kornowski, 1957
Нидерланды	Не опр.	52,4	35,9			
ФРГ	80	53,2 (47,9-59,7)	36,7 (33,5-40,6)			
ЧССР	328	53,3 (54,2-61,8)	36,5 (30,8-46,2)			Havlin, 1970
СССР						
Латвия	1794	53,3	36,2	283	37,6	Блум, 1973
Эстония	Не опр.	(42,1-61,8)	(30,7-39,8)	196	Не опр.	Мурашка, 1972 Греков, 1965а
Азербайджан	196	(48,6-57,6)	(31,3-37,6)			
		53,5	35,6			
		(50,0-58,5)	(29,0-38,1)			
Дельта Аму-дарьи	Не опр.	52,7	36,0			Аджмуратов, 1974
Казахстан	80	(49,3-59,0)	(31,0-38,7)	20	39,0	Долгушин, 1960; Сланген-берг, Фейгин, 1936
		53,0	35,0			Полов, 1939
Башкирия	Не опр.	(48,0-56,9)	(33,3-38,3)	1200	Не опр.	Наши данные
Западная	1600	53,8	34,2			
Сибирь		53,2	36,2			
Тува	Не опр.	(33-62)	(25,3-43,5)		(12-58)	
		55,4	36,8			Налобин, 1979

видим основную причину отсутствия географических различий в наличии одинаковых условий обитания птиц (заросшие водоемы), что нивелирует климатические особенности каждого района. Основная адаптация западно-сибирских лысух к климату заключается в приуроченности периода размножения к наиболее благоприятным условиям года путем сокращения интервала между прилетом и началом гнездования и сжатостью всех этапов периода размножения.

Массовые скопления

Под "скоплением" в широком смысле понимается скопление животных одного или нескольких видов в одном месте, в котором проявляется определенное стремление отдельных особей друг к другу, наблюдаются их взаимоприятие и взаимозависимость, а в высокоорганизованных скоплениях и разделение обязанностей /Михеев, 1950; Модестов, 1967; Тинберген, 1969; Шовен, 1972/. Под последними у птиц подразумеваются колонии и стаи. Стая — это группа особей одного вида, часто одного возраста, активно поддерживающих взаимный контакт. Колония — группа гнездящихся особей, наличие которой определяет нормальный ход размножения составляющих ее птиц.

Классификация скоплений вообще, и птиц в частности, разработана недостаточно, как с количественной, так и с качественной стороны. Очень мало внимания уделялось скоплениям птиц в послегнездовой период. Между тем для водоплавающих птиц это явление закономерное, обычное. Лебеди, большинство видов гусей и уток проводят в составе таких скоплений по 7-10 мес в году, а неразмножающиеся особи — весь год. Такие птицы, как белый и горный гуси, пеликаны, бакланы, чернойшейные поганки, всегда ведут общественный образ жизни. Для видов, ведущих во время размножения одиночно-семейный образ жизни, образование массовых скоплений является предварительной фазой сезонных миграций и важным условием успешной зимовки /Михеев, 1978; Crook, 1965/.

Прежде чем говорить о конкретных скоплениях у лысух, целесообразно рассмотреть их типологию вообще, учитывая, что у одних видов они существуют в течение всего года, у других — только в сезон размножения, у третьих — лишь в послегнездовой период. У некоторых птиц скопления кратковременны и образуются лишь в местах кормежки, ночевки, водопоя и т.п. Приведенная нами классификация массовых скоплений (рис. 22) основана на анализе литературных сведений и собственных наблюдений /Кошелев, 1977а; 1978б/.

Скопления возникают у птиц в связи с осуществлением жизненно важных функций и подразделяются по этому признаку на гнездовые, линные, зимовочные, кормовые, на местах ночевки, отдыха, для защиты от врагов и т.д. Если в данном месте птиц мало для образования простого (одновидового) скопления, то они присоединяются к скоплениям других видов, образуя смешанные, или сложные, скопле-

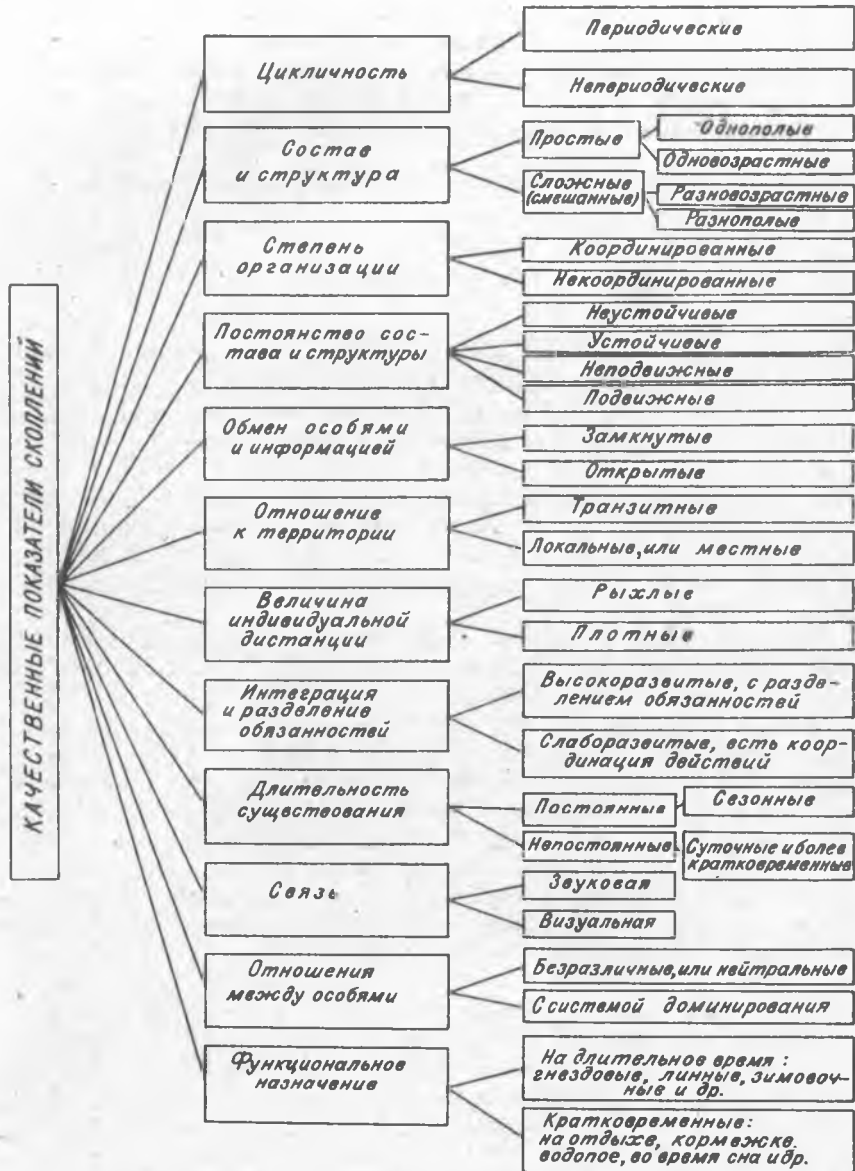


Рис. 22. Классификация массовых скоплений (на примере лысухи).

ния (многовидовые). Общеизвестны, например, встречи одиночных крикв, шилохвостей среди скоплений чирков, широконосок или лысух. Важными условиями образования массовых скоплений водоплавающих птиц являются наличие кормных безопасных мест, много-

численность данного вида, синхронность этапов годового цикла развития.

Для массовых скоплений водоплавающих птиц характерны количественные изменения (увеличение или уменьшение числа особей отдельных видов) и качественные (появление или исчезновение новых видов, изменения возрастного и полового состава). По терминологии Ю.Крука /Crock, 1965/, скопления водоплавающих птиц, включая лысуху, относятся к типу непостоянного состава без опознавания между особями, с преобладанием стайного поведения. Мы придерживаемся мнения некоторых исследователей /Ward, Zahavi, 1973 /, что скопления птиц формировались первоначально как информационные центры для эффективного использования неравномерно распределенного корма. Форма и структура скоплений соответствуют размещению безопасных мест, возможностям совместной защиты от нападений и в целом способствуют устойчивости скопления против хищников. Поэтому скопления водоплавающих чрезвычайно подвижны во времени и пространстве. В поисках наиболее кормных и защищенных мест птицы перемещаются как в пределах одного водоема, так и в массе переселяются на соседние. Широко известны, например, суточные перемещения (перелеты) уток и гусей с мест ночевки или дневки на места кормежки и обратно.

Помимо закономерных регулярных суточных кормовых передвижений водоплавающим птицам свойственны и непериодические, вызываемые резким изменением среды обитания, в частности изменением уровня воды в водоемах, неблагоприятными погодными условиями, в первую очередь силой и направлением ветра, а также деятельностью человека.

Преимущество стайного образа жизни перед одиночным заключается не только в совместном розыске пищи и защите от нападений пернатых хищников, но также в синхронизации сроков протекания ряда жизненных процессов, в ускорении развития особей, протекании сезонных миграций в сжатые сроки за счет их синхронности, стимуляции аппетита при совместном кормлении /Михеев, 1950; Тинберген, 1969; Шовен, 1972; Хайнд, 1975; и др./.

Образование скоплений характерно для лысухи во всем ареале, но литературные сведения об этом ограничены. На Украине сеголетки (там, где их много) собираются в августе на открытых плесах /Страутман, 1963/. В Молдавии скопления образуются в конце августа - начале сентября /Аверин, Ганя, 1970/. В Астраханском заповеднике сеголетки собираются в августе в стаи по 100-300 особей /Луговой, 1963/, в Наурзумском заповеднике они стягиваются в стайки в конце июля /Ливрон, 1937/. Нередко скопления переселяются на соленые негнездовые озера, что наблюдалось в Казахстане /Сушкин, 1908/. Самостоятельные обособленные скопления образуют одногодовальные неразмножающиеся птицы /Бикбулатов, 1972; Блум, 1973; Гаврин и др., 1974/ и, по-видимому, птицы, потерявшие кладки /Wagner, 1962/. В Западной Сибири лысухе свойственно образование обособленных разновозрастных скоплений /Кошелев, 1977а, 1981/, но в других районах наблюдалось обра-

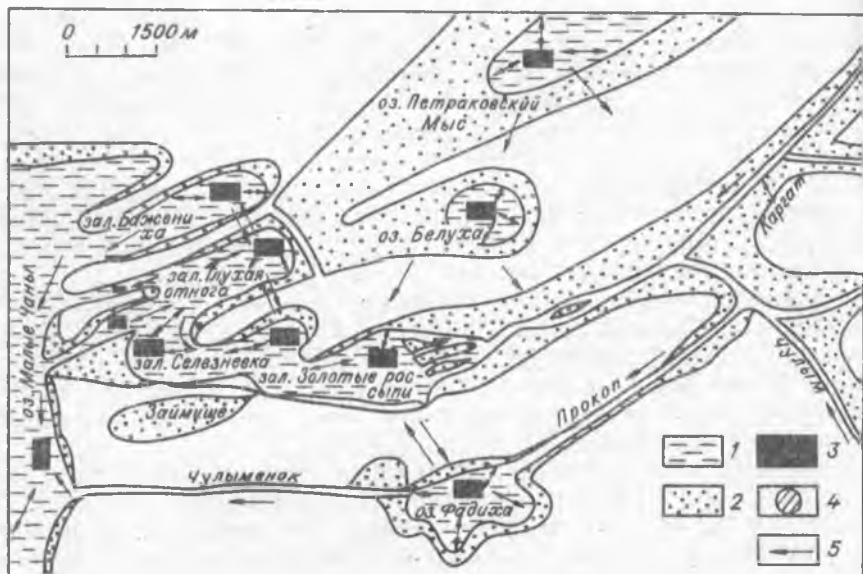
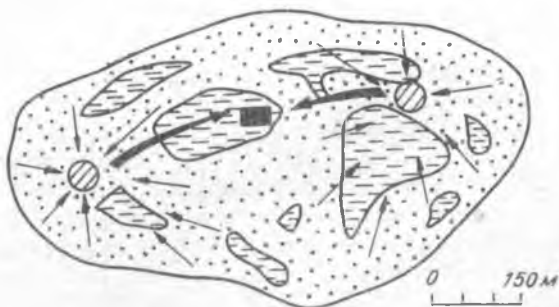


Рис. 23. Схема образования массовых скоплений сеголетков.

Вверху - локальные (оз. Озейкино, июль 1970 г.); внизу - транзитные (оз. Мал. Чаны, август - сентябрь 1972-1980 гг.).

1 - открытая вода; 2 - заросли тростника; 3 - места массовых скоплений сеголетков; 4 - местонахождение промежуточных групп; 5 - направление передвижения птиц.

зование смешанных (из молодых и взрослых птиц) при нехватке стадий, пригодных одновременно для линьки взрослых и обитания молодых лысух. Наконец, общеизвестны скопления лысух на зимовках /Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938; Пятков, 1957; Ворп, 1959; Bezzel, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; Boer e.a., 1974; Fjeldsa, 1977; и др./.

Ниже рассматриваются типы скоплений лысухи в послегнездовой период.

Локальные скопления сеголетков. Схема их образова-

ния выглядит следующим образом (рис. 23). По мере распадаения выводков и угасания семейных связей группы сеголетков, образующиеся из соседних выводков, становятся все устойчивее. К ним присоединяются птенцы из поздних выводков. С начала августа группы, размещавшиеся на небольших по площади озерах, объединяются в одно локальное скопление. На больших по площади озерах образуется несколько локальных скоплений. Так, 27.VI 1973 г. на оз. Белуха на 8 км прибрежной зоны насчитано 6 скоплений, состоящих из 60, 70, 80 (два), 100 и 120 особей. Об аналогичной концентрации выводков лысухи в прибрежных зарослях упоминает А.В. Сурвилло /1969/.

Локальные скопления сеголетков в начале августа выходят из зарослей на обширные открытые плесы, этим и заканчивается процесс их образования. Днем лысухи держатся на открытой воде, на участках с обилием растительного корма, главным образом гребенчатого рдеста. Они кормятся в течение светлого времени суток, прерывая кормежку лишь для чистки оперения и отдыха (на 10-30 мин через каждые 2-4 ч). Плотность скопления во время кормежки составляет 0,5-2 особи/м² и определяется распределением и густотой кормовых растений. На местах отдыха (отмели, коряги, сплавины и т.п.) плотность выше - 2-5 особей/м². Уплотнение скопления наблюдается также днем при появлении над ним крупных пернатых хищников; лысухи сплываются в одно место, плотность при этом достигает 5-10 особей/м². На ночь они уходят в заросли или на отмели, образуя плотное скопление спящих птиц - 3-5 птиц/м².

Крупные локальные скопления из 300-1000 сеголетков и более образуются лишь при наличии определенных условий: обширных просторств открытой воды, укрытий от ветра, обилия растительных кормов, большого числа птиц и синхронности размножения. Так, в 1974 г. в районе оз. Мал. Чаны из-за большой растянутости сроков размножения не образовывались крупные скопления. Подобное явление отмечала Н.Н. Поливанова /1971/ на оз. Ханка летом 1963 г.

Важную роль в образовании локальных скоплений сеголетков играют звуковые сигналы. Птицы в зарослях громко и часто кричат, и в районе скопления далеко слышен характерный шум. Это, несомненно, привлекает сюда одиночных лысух и их группы.

Скопления сеголетков держатся на некоторых гнездовых водоемах до середины сентября, но чаще отдельные группы птиц уже с начала августа покидают водоемы и уходят на более крупные, где образуют транзитные скопления. Группы, покидающие водоемы в сентябре, отлетают, по-видимому, сразу в направлении мест зимовок. Между соседними локальными скоплениями, удаленными на 1-5 км друг от друга, связь и обмен особями, вероятно, отсутствуют (исключение составляют транзитные скопления). Сеголетки покидают соседние озера в сходные сроки в ночное время, однако без индивидуального мечения это нельзя считать доказанным.

Транзитные скопления сеголетков. Скопления этого типа образуются на негнездовых водоемах и негнездовых участках

крупных водоемов (плесах, заливах). Им предшествует, как упоминалось, образование локальных скоплений. На заливах оз. Мал. Чаны и обширных плесах озер системы р.Баган в 1972-1979 гг. транзитные скопления сеголетков начинали образовываться с первой декады августа и сформировались в сжатые сроки. Уже через несколько дней после появления первых особей на заливах собирается по несколько тысяч лысух /Венгеров, 1972; Юрлов, 1974; Кошелев, 1975а; 1978а/. Судя по результатам учетов на постоянных водных маршрутах и водном кольцевом маршруте протяженностью 32 км, сеголетки собираются в районе оз. Мал. Чаны с окрестных займищ ночью по рекам Каргат и Чулым, а днем прячутся в прибрежных зарослях (см. рис. 23). Часть лысух сплавляется по каналу, соединяющему р. Чулым с оз. Фадиха, и далее по р.Чульменку на оз. Мал. Чаны; только этим можно объяснить присутствие в скоплениях нелетных птенцов в 1972/73 г. Возможно помимо мелких групп часть сеголетков прибывает целыми локальными скоплениями в ночное время. Это подтверждается сопоставлением ежедневных учетов в местах скоплений и на соседних гнездовых водоемах. Перемещения птиц происходят главным образом по воздуху. Однако, как отмечено выше, они осуществляют и вплавь. О таком сборе лысух вплавь по каналу и пешком через косы на Каспии упоминает В.С. Греков /1965а,в/.

В транзитных скоплениях лысухи предпринимают в поисках наиболее кормных, защищенных от ветра и безопасных участков местные кочевки, переходят из одного скопления в другое (см. рис.23) поодиночке, небольшими и крупными группами, до 200 особей и более. Так, 23.VIII 1972 г. днем наблюдался совместный переход 1200 сеголетков с зал. Глухая отнога на Пинегинский, птицы плыли плотной цепочкой, растянувшись на 300 м /Кошелев, 1975б; Кошелев, Чернышов, 1980/. Массовые переходы осуществляются преимущественно ночью или рано утром. Дневные переходы менее интенсивны. Лысухи плывут или летят на высоте 1-40 м, нередко часть птиц отрывается от группы и возвращается в скопление. 23.VIII 1973 г. за 2 ч наблюдений (с 6 до 8 ч) с зал. Глухая отнога на Пинегинский проплыло 1500, а в обратном направлении - всего 5 лысух, 29.VIII - 211 и 213 птиц соответственно (табл.25). О размахе подобного обмена между соседними транзитными скоплениями свидетельствуют и результаты синхронных учетов на заливах (табл. 26).

Днем в скоплениях выделяются плотные обособленные группы из 100-300 особей с одинаковым поведением и синхронностью действий, возможно, это бывшие локальные скопления, влившиеся в состав транзитных.

Локальные и транзитные скопления в 1972-1980 гг. состояли, как правило, только из сеголетков (просмотрены 700 экз.). Одинокочные перелинявшие взрослые птицы (в 1973 г. добыты 4, в 1975 г. - 15, в 1976 г. - 12 экз.), по-видимому, случайно отстали от пролетных стай или задержались по каким-то причинам на линьку.

Таблица 25

Интенсивность местных передвижений (вплыв или по воздуху) лысух-сеголетков между заливами оз. Мал. Чаны осенью 1973 г., особи

Дата, часы наблюдений	С зал. Глухая отнога на зал. Пинегинский	В обратном направлении
20/VIII		
6 - 8	30	45
20 - 22	20	10
26/VIII		
6 - 8	280	110
20 - 22	0	0
30/VIII		
6 - 8	350	180
20 - 22	40	55
3/IX		
7 - 9	1500	30
19 - 21	10	2
12/IX		
7 - 9	35	60
19 - 21	0	0
19/IX		
7 - 9	70	18
19 - 21	5	0

Таблица 26

Динамика численности лысух-сеголетков на заливах оз. Мал. Чаны осенью 1973 г.

Залив	7/VIII	18/VIII	23/VIII	3/IX	10/IX	28/IX	1/X
Глухая отнога	450	2500	1000	600	200	0	0
Селезневка	900	5300	1000	2220	1200	0	0
Пинегинский	400	600	9000	6000	10000	200	800
Всего...	5350	8400	11000	8800	11400	200	800

Суточная ритмика деятельности лысух в транзитных и локальных скоплениях не отличается (в первых затрачивается больше времени на перемещения) и определяется освещенностью (рис. 24), в меньшей степени - другими факторами (гл. 4).

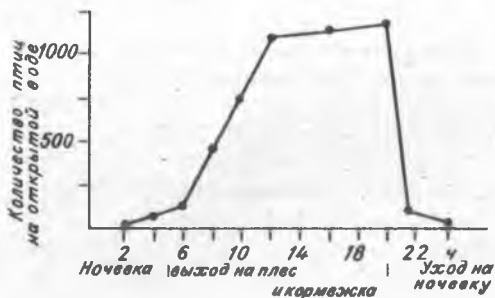


Рис. 24. Суточная активность лысух-сеголетков в скоплениях (залив Селезневка, август 1973 г.):

Сеголетки покидают заливы оз. Мал. Чаны с конца августа и летят до середины октября. Отлет идет в ночное время мелкими и крупными группами, следующими, по-видимому, одна за другой. Так, в ночь со 2-го на 3-е октября 1972 г. зал. Пинегинский покинули 4 тыс. особей, остались лишь одиночные ослабевшие и раненные лысухи.

Линька взрослых птиц

Развитие и смена пухового наряда птенцов на ювенальное относительно полно описаны в литературе /Синицкий, 1960; Блум, 1973; O.Heinroth, M. Heinroth, 1968; и др./ Менее известны особенности и характер линьки взрослых лысух, лишь отрывочные сведения имеются для Башкирии /Попов, 1939/ и Западной Европы /Kornowski, 1957; Glutz von Blotzheim, 1973; Boer e.a., 1974/. Для Западной Сибири подобные сведения отсутствовали.

По окончании периода размножения выводки лысух распадаются, взрослые птицы оставляют гнездовые участки и приступают к линьке. Со второй половины июля они образуют промежуточные группы из 10-40 особей, собравшихся с соседних участков. По нашим наблюдениям, порядок ухода партнеров с выводковых участков в разных парах неодинаков. Так, на оз. Белуха в 1973 г. в четырех из девяти контрольных выводков самцы ушли на 4-10 дней раньше самок, в четырех самцы и самки оставили птенцов одновременно и в одном самка ушла на 3 дня раньше самца /Кошелев, 1976в/. Сроки и порядок ухода определяются, по-видимому, возрастом и самостоятельностью птенцов, а также степенью участия партнеров в их воспитании. Во всяком случае в годы с запоздалым размножением взрослые лысухи начинали линять, оставаясь с птенцами до конца августа (например, на оз. Фадиха в 1977 и 1979 г.). По другим данным /Попов, 1939/, первыми на линьку всегда уходят самцы - в начале июня, а самки - на месяц позже, в конце июня.

Группы линных взрослых лысух объединяются к началу августа, образуя в густых зарослях тростника плотное скопление из 300-500 и более особей (рис. 25), передвигаясь при этом по зарослям. По данным отстрелов, самцы и самки линяют вместе (табл. 27).

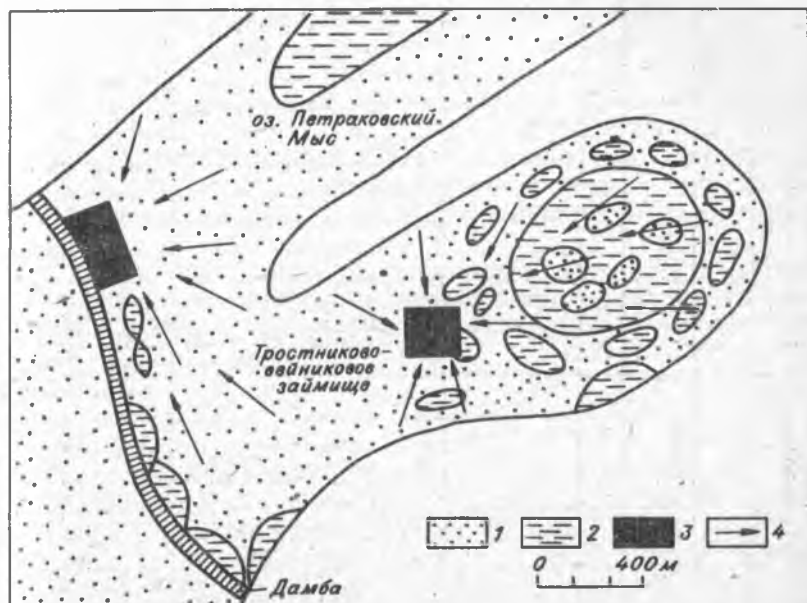


Рис. 25. Схема образования скоплений из линных взрослых птиц, закончивших размножение (оз. Белуха, август 1973 г.).

1 - заросли тростника; 2 - участки открытой воды; 3 - скопления линных птиц; 4 - направление движения птиц с гнездовых участков на места линьки.

Нахождение в таких скоплениях сеголетков связано, по-видимому, с приходом их с гнездовых участков, располагающихся на месте линного скопления, а также присоединением одиночных особей, кочующих по зарослям, которых привлекают характерный шум и крики линных птиц. При сохранении благоприятных условий лисухи линяют в одном и том же месте несколько лет подряд. Так, на оз. Белуха линное скопление на участке 1 держалось в 1972, 1973 и 1975 г. При изменении условий (падение уровня воды, повлекшее обсыхание и исчезновение зарослей) птицы сменили место линьки.

Одногодовальные лисухи образуют самостоятельные скопления, причем самцы и самки линяют также вместе (см. табл. 27), держатся в кромке зарослей. Эти скопления формируются раньше, чем скопления взрослых лисух, уже с середины июня, когда гнездящиеся птицы находятся еще при выводках. В подтаежных лесах Приобья на оз. Мензелинское в редких зарослях тростника образовалось скопление линных неполовозрелых птиц в августе 1974 г. - 220-250 особей. В конце августа они закончили линьку, вышли на плес и в начале сентября покинули озеро, отлетая в ночное время стаями по 20-50 особей. В 1975 г. скопления одногодовальных неразмножаю-

Таблица 27

Половой и возрастной состав скоплений линных взрослых и одногодковых лысух на оз. Белуха (август - сентябрь 1973 г.) и зал. Пинегинский (июль-август 1975 г.) по результатам выборочных отстрелов

Номер линного скопления (участка)	Количество птиц									
	взрослые, отгнездившиеся (старше 1,5 лет)					одногодковые негнездящиеся				
	самцы	самки	всего	самцы	самки	самцы	самки	всего	самцы	самки
Оз. Белуха										
1*	9	13	22	1	3	4	4	4	2	6
2	6	7	13	1	1	2	2	1	2	3
Всего...	15	20	35	2	4	6	6	5	4	9
% от общего числа птиц, добытых на озере...	30,0	40,0	70,0	4,0	8,0	12,0	12,0	10,0	8,0	18,0
Зал. Пинегинский										
1**	2	1	3	3	4	7	7	2	3	5
2	0	0	0	6	6	12	12	1	1	2
3	0	0	0	4	7	11	11	0	0	0
Всего...	2	1	3	13	17	30	30	3	4	7
% от общего числа птиц, добытых на озере...	5,0	2,5	7,5	32,5	42,5	75,0	75,0	7,5	10,0	17,5

шихся лысух наблюдались нами на многих озерах Барабы (см. табл. 6). Птицы прибывают на озера в ночное время с середины июня – начала июля и держатся здесь до сентября. Днем они кормятся на открытой воде, удаляясь от зарослей на 50–300 м, а на ночь и при опасности уходят в заросли. Для отдыха и чистки оперения предпочитают сухие места: кочки, коряги, отмели. Там же между лысухами наблюдались конфликты, разрешающиеся демонстрацией поз угрозы (см. рис. 6). Среди скоплений линных лысух днем кормились утки и их выводки, серые цапли, отдыхали чайки и крачки, а на отмелях – кулики (раздел 4).

Суточный ритм деятельности в скоплениях линных взрослых лысух не отличается от такового в скоплениях сеголетков и однодоговальных птиц, также определяется освещенностью и погодными факторами. Ниже приводятся наблюдения, проведенные в 1973 г. на оз. Белуха.

С наступлением рассвета лысухи чистятся, стоя на кочках или настилах, затем расплываются группами по 5–20 особей во все стороны от места ночевки, кормясь на ходу. Днем они часто прерывают кормежку для отдыха, чистки и сушки оперения, дневного сна, держатся они на небольших участках открытой воды в густых зарослях тростника и разреженных зарослях. Группы лысух то объединяются (до 100–200), то снова расходятся, поддерживая между собой звуковую связь. Индивидуальная дистанция во время кормежки составляет 0,1–5 м. Днем в скоплении стоит характерный шум, состоящий из негромких криков самок и самцов, плеска воды при захвате корма, купании и пробежках по воде. Особенно усиливается шум при внезапном появлении над скоплением болотного луня: лысухи с криками собираются в одно место. Обычно лунь пролетает над скоплением не снижаясь, реже делает проверочные броски вниз; случаев успешного нападения его на линных лысух мы не наблюдали. На ночь лысухи собираются в плотное скопление в густых зарослях, место ночевки постоянное. Когда в этих зарослях стали ночевать скворцы (*Sturnus vulgaris* L.) – 15 тыс. особей, то лысухи сменили место ночевки. Тростниковые заросли надежно защищают птиц от ветра, в летнее и летне-осеннее время ночная температура в них выше, чем на открытых местах /Шилов, 1968, 1973/, что способствует снижению расхода энергии на терморегуляцию. Кроме того, заросли в сочетании с групповым образом жизни лысух способствуют лучшей защите их от пернатых хищников.

В конце августа – начале сентября мелкие группы перелинявших лысух начинают уходить днем за пределы участка линьки на 100–400 м и более, но вечером возвращаются на место ночевки. Подобное явление – пульсация линного скопления – отмечалось для уток /Исаков, Кривонос, 1969/ в конце периода линьки. По-видимому, оно способствует лучшему использованию кормов в это время. Позже группы лысух уходят все дальше от места линьки и к середине сентября совсем его покидают, выходят стаями по 60–200 особей на открытую воду, самцы и самки держатся вместе и вскоре отлетают к местам зимовок.

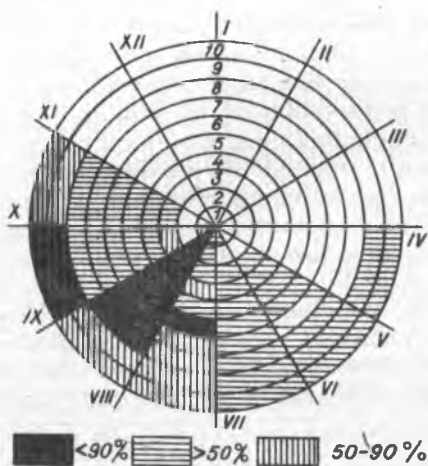


Рис. 26. Схема линьки взрослых лысух по /Воер е.а.,1974 /.

Перья: 1 - рулевые, 2 - маховые, 3 - тазовые, 4 - голени, 5 - плечевые, 6 - бедра, 7 - спины, 8 - брюха, 9 - головы, 10 - шеи. I-XII - месяцы.



Рис. 27. Динамика веса линных взрослых лысух (оз. Белуха, июнь - август 1973 г.).

Сроки линьки отдельных особей довольно сильно различаются даже в одном месте, что связывается с неодновременным окончанием периода размножения /Kornowski, 1957 /, хотя общие сроки линьки в различных районах и в разные годы довольно схожи. В Западной Европе контурное оперение лысух (рис. 26) начинает линять уже с мая /Kornowski, 1957; Воер е.а.,1974 /, в Башкирии - с конца июня /Попов, 1939/. На водоемах центрального Тянь-Шаня линька проходит в июле и заканчивается к середине августа /Кыдыралиев, 1973/. В Барабе лысухи, прилетевшие на места гнездования, имели в апреле - мае свежее оперение без признаков линьки, лишь у трех из 30 осмотренных птиц отмечена слабая линька отдельных перьев спины. Полная годовая линька начинается у взрослых лысух в конце июня - начале июля, когда они находятся еще при выводках на гнездовых участках.

Рассмотрим сроки и последовательность линьки лысух, для сравнения приводим (в скобках) данные для Башкирии В.А. Попова /1939/ и для Нидерландов П.Бойера с соавторами /Воер е.а., 1974/.

1. Начало интенсивной смены перьев на голове, шее и нижней стороне тела: груди, подхвостье. Маховые еще не выпадали - 1 - 20.VII (20-30.VI). 2. Выпадение маховых и разворачивание новых перьев на голове, шее, в подхвостье. Начало интенсивной линьки на брюхе и распространение ее на спину - 10-30 июля (крайний срок 7-го). 3. Выпадение верхних и нижних кроющих перьев крыла, разворачивание перьев на нижней стороне тела и плечах - 20-30 ию-

ля (1-10). 4. Маховые и верхние кроющие перья представлены крупными пеньками. Грудь и подхвостье полностью перелиняли - 20.VII - 10.VIII (10-20 июля). 5. Верхние кроющие перья крыла развернулись и образуют "зеркальце", первостепенные маховые перья начинают разворачиваться. Заканчивается линька на нижней стороне тела, голове и плечах 10-30 августа (20-30 июля). 6. Первостепенные маховые перья развернулись, птица способна к полету. Заканчивается линька оперения на верхней стороне туловища 20-30 августа (1-10). 6а. Окончание отрастания пуховых перьев 10-20 сентября /Кошелев, 1976в/. Сроки, приводимые в работе В.А. Попова /1939/, соответствуют нашим данным для линьки одногодковых лысух. Видимо, он изучал линьку птиц этой возрастной группы, о чем свидетельствует также описание мест их линьки (кромка зарослей) и питания (основу составлял гребенчатый рдест). Сроки, приводимые для Нидерландов /Voer e.a., 1974/, совпадают с нашими.

В общей схеме смена перьев на спине и боках идет от головы к хвосту, на брюхе - от хвоста к голове. Вначале идет смена мелких перьев на голове и шее, позже - на брюхе, подхвостье и боках. По мере выпадения одних перьев отрастают другие, на одной и той же части тела можно найти одновременно перья в начальной, средней и конечной стадиях отрастания, старые и новые перья. К моменту выпадения маховых и рулевых перьев контурные перья в основном обновляются. По нашим данным, маховые перья выпадают одновременно, а через 2-3 дня выпадают и все кроющие перья крыла. После полного оголения крыла и появления зачатков маховых начинается выпадение рулевых, причем они у части птиц выпадают одновременно с маховыми. Отрастание маховых и кроющих перьев крыла идет одновременно. Порядок же отрастания рулевых перьев у разных особей различен: чаще они появляются одновременно, реже средние пары перьев выпадают и отрастают раньше, чем крайние пары. В эти же сроки продолжается линька перьев на брюхе, голове и шее. В 1973 г. первые особи с полностью отросшими маховыми перьями обнаружены нами 22 августа, последние - 10 сентября; с полностью отросшими рулевыми перьями - 20 и 28 августа соответственно. Формирование пуховых перьев начинается в конце августа и заканчивается в начале - середине сентября, их смена проходит также одновременно и сильно растянута. Слабая линька отдельных перьев на шее, груди, брюшке, спине, боках, бедрах и плечах идет у отдельных особей до конца сентября. Общий срок пребывания лысух в местах линьки составляет 6 нед /Кошелев, 1976в/.

На всех этапах линьки и особенно к ее концу лысухи имеют большой вес (самцы 750-1000, самки 700-900 г) и высокую упитанность (3-4 балла) (рис. 27). Недостатка корма на озерах Барабы они не испытывают.

Среди пастушковых птиц образование массовых скоплений вне гнездового периода присуще только лысухе. Исходя из существования скоплений, состоящих из птиц разного возраста, мы относим локальные скопления сеголетков к типу сезонных простых координи-

рованных; транзитные скопления - к сезонным, простым и смешанным, некоординированным; скопления линных взрослых и одногодковых лысух - к сезонным простым некоординированным. В скоплениях лысух не выявлена постоянная жесткая система доминирования и упорядоченная пространственная структура, но существуют временные (ситуационные) отношения по типу доминирования.

В составе массовых скоплений различного типа лысухи находят большую часть своей жизни (см. рис. 34): взрослые гнездящиеся птицы 8-9 мес, сеголетки 7-9, одногодковые негнездящиеся 11-12 мес в году. Это приводит к возникновению у них особой формы внутривидовых отношений, получивших название группового или социального поведения /Модестов, 1967; Тинберген, 1969; Панов, 1975; Crook, 1965; и др./. В скоплениях на зимовках происходит образование пар /Muthorst, 1970/ и, видимо, в транзитных скоплениях сеголетков. По нашим данным, около 30% птиц держатся в них парами. Среди добытых из скоплений особей соотношение полов оказалось равным 1:1 (140 самцов и 137 самок). Это явление характерно также для молодых уток осенью /Дубовик, 1969/.

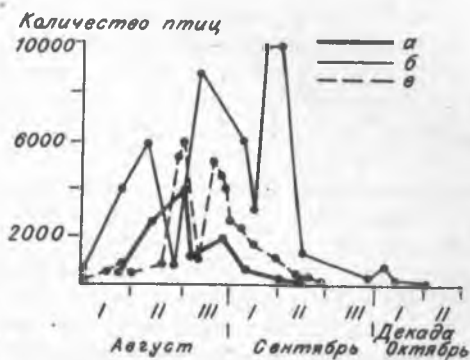
Итак, явление образования и существования массовых скоплений лысух в определенные периоды годового жизненного цикла выгодно как для отдельных особей, так и для вида в целом. Несмотря на внешне кажущуюся независимость действий отдельных особей, все они живут в скоплениях в одном суточном ритме, совершают ряд синхронных во времени и пространстве действий, в том числе и совместных. Эта синхронность облегчает существование птиц, способствует экономии сил, быстрому накоплению жировых запасов для предстоящих миграций. Лысухи в скоплениях относительно реже и, как правило, безуспешно подвергаются нападению хищников, быстрее их замечают и успешно обороняются.

Осенние миграции

Результаты кольцевания лысух (см. табл. 16) показали, что в августе они фактически не мигрируют, лишь отдельные кочующие особи встречены в немиграционных направлениях. Разлет сеголетков от мест рождения достигает 100-190 км, но большинство их остаются на гнездовых водоемах или в непосредственной близости от них в составе транзитных скоплений /Винокуров, 1961; Юрлов, Барбаш, 1966; Кошелев, 19786/. Это подтверждается также учетами на гнездовых водоемах и в местах скопления птиц. Изменения численности сеголетков в августе связано с местными перемещениями (образование скоплений, переход в другие скопления и т.п.). Аналогичные данные об отсутствии миграций в августе приводит П.Н.Блум /1962б, 1970а, 1973/ для латвийских лысух. Взрослые птицы в августе также находятся на постоянной территории в местах линьки.

В начале сентября первые сеголетки достигают мест зимовок, отлет их происходит стремительно, видимо, они нигде не задерживаются. Однако более половины прямых возвратов в сентябре (70%)

Рис. 28. Осенний пролет лысух-сеголетков на заливах оз. Мал. Чаны в 1973 г.
а - Глухая отнога; б - Пинегинский; в - Селезневка.



располагается не дальше 100 км от мест кольцевания /Блум, Лицбарский, 1982/. Это подтверждают и результаты учетов. Основная масса сеголетков держится в Барабе до конца сентября - середины октября, отлет и пролет их растянуты /Кошелев, 1975б/. Для латвийских лысух на большом материале П.Н. Блумом /1973/ показано, что сроки отлета молодых птиц связаны с их возрастом, они начинают отлетать с 80-дневного возраста в незначительном числе, а в возрасте 140 дней миграция принимает массовый характер. Наши материалы подтверждают эту закономерность для западно-сибирских лысух.

Хорошим количественным показателем осенних перемещений и пролета лысух является изменение их численности в массовых скоплениях. Так, на заливах оз. Мал. Чаны уже с начала августа идет увеличение численности сеголетков за счет их сбора с гнездовых водоемов (рис. 28). Оно продолжается до середины сентября. На зал. Глухая отнога в 1972 г. в августе держалось особей: 9-го - 800, 10-го - 2200, 14-го - 4000, 16-го и 23-го - 5000, 26-го - 8000; в сентябре число их стало убывать: 10-го - 7000, 16-го - 6000, 21-го - 3000, 25-го - 1500, 28-го - 2000. Аналогичная картина наблюдалась здесь и в 1973 г., но в последующие годы в связи с подъемом уровня воды и ухудшением кормовой базы численность резко упала. Но на соседнем заливе (Пинегинском) была картина иная. В 1973 г. максимумы численности сеголетков отмечены 23 августа - 9000, 6 и 10 октября - по 10 000 особей. В 1975 г. максимальное их количество наблюдалось 22 августа - 4600 особей (см. рис. 28). Во второй половине сентября во все наблюдаемые годы численность молодых лысух в скоплениях на заливах и озерах заметно уменьшалась, что свидетельствует о массовом их отлете (рис. 29). Уже к 28-29 сентября на заливах оставалось по несколько сотен лысух.

Относительно взрослых лысух, отлетающих и летящих обособленно от молодых, мы располагаем данными по оз. Белуха. В сентябре 1973 г. пролет их проходил следующим образом: 9-го на плесе держалось 500 особей, 19-го - 240, 24-го - 100, 25-го - 100, 27-го - 40, в последующие дни они не встречены. В Латвии взрослые лысухи отлетают также в среднем раньше, чем молодые /Блум, 1973/. Осенние возвраты окольцованных взрослых птиц, помеченных на зимовках в Индии, показывают, что темп их миграции резко возрастает в сентябре и особенно в октябре. Косвенно об этом сви-

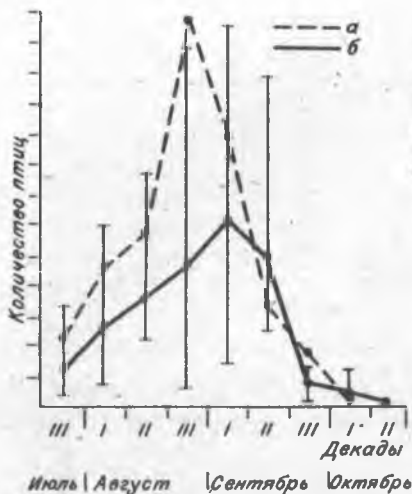


Рис. 29. Осенний пролет лысух-сеголетков по учетам на водоемах в районе оз. Мал. Чаны (в среднем за 1972-1979 гг.).

а - на кольцевом водном маршруте (учтено 177 326 особей); б - на контрольных озерах (учтено 342 697 особей). Вертикальными линиями обозначены пределы варьирования по годам.

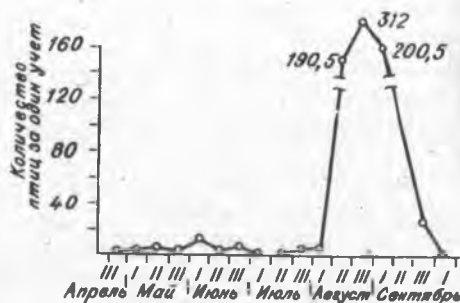


Рис. 30. Изменение численности лысух на внепойменном водоеме в подтаежных лесах севера Новосибирской области (оз. Мензелинское, 1974-1979 гг.).

детельствует соотношение окольцованных птиц в добыче охотников (%): в сентябре - 53, октябре - 36, ноябре - 6 и декабре - 5 (в ноябре - декабре - на зимовках в Средней Азии) /Блум, Лицбарский, 1982/.

В октябре заканчивается пролет сеголетков (см. рис. 28, 29). В это время они, судя по данным кольцевания, достигают зимовок, но часть птиц продолжает держаться на гнездовых водоемах (см. табл. 16) или совершают послегнездовые кочевки в немиграционных направлениях на расстояние 150-270 км /Блум, Лицбарский, 1982/. Иногда отлет сеголетков протекает в более сжатые сроки, например, на оз. Мензелинское (рис. 30). Динамика численности лысух в скоплениях имеет выраженный волновой характер, что обусловлено погодными условиями, определяющими ход пролета. Волновой характер осеннего пролета лысух известен и для Западной Европы /Stresemann, Heyder, 1920; Brown, 1955; Wagner, 1962; Bezzel, 1970; Muthorst, 1970; и др./.

Осенью лысухи также летят в темное время суток небольшими группами и стаями, реже одиночно или многотысячными разрозненными стаями. Высота полета 200-300 м, иногда меньше /Спангенберг, 1951; Долгушин, 1960/; как исключение наблюдается дневной пролет. В 1973 г. на зал. Пинегинский в ночь на 1 октября остановилась пролетная стая из 800 лысух. Птицы отдыхали и кормились здесь в течение дня, а ночью продолжили путь /Кошелев, 19756/. Последние птицы покидают Барабу незадолго до установле-

ния ледяного покрова - с 5 до 20 октября в разные годы; небольшое число сеголетков (до 50-100) иногда остается на польных заливах оз. Мал. Чаны после отлета основной массы.

Поведение пролетных и местных лысух заметно отличается. Пролетные птицы, как и весной, часто и охотно даже без видимой причины взлетают с воды и летают в течение 3-5 мин на высоте 30-50 м, после чего возвращаются в стаю. Местные же птицы неохотно поднимаются на крыло, даже при явной опасности они спешат вплавь или бегом по воде укрыться в зарослях. Различаются у них и суточные ритмы: местные лысухи днем кормятся, а ночью спят, пролетные, наоборот, летят ночью, а днем отдыхают и кормятся на открытой воде, у них отмечается кормежка и в ночное время.

Во время осеннего пролета лысухи летят от одного водоема к другому, делая остановки на дневку на крупных озерах. Придерживаются равнинной части суши, редко и в небольшом числе летят над горами Алтая и Средней Азии /Ковшарь, 1966; Ирисов и др., 1975/. По наблюдениям Е.П. Спангенберга /1951/, в Армении обессилившие лысухи иногда преодолевают горные перевалы пешком. На пролете вдоль рек, текущих в южном направлении, они следуют их долинами, а в дневное время изредка плывут по течению /Сушкин, 1908; Долгушин, 1960/.

В ноябре молодые и взрослые лысухи находятся на зимовках на юго-востоке Туркмении, в Иране и Индии, пролетев 2150-2260 км, но отдельные птицы добывались в это время на севере Аральского моря, т.е. на пролетных путях, видимо, заканчивая миграцию в начале декабря /Блум, Лицбарский, 1982/.

Сравнение сезонных явлений в жизни лысухи в пределах ареала на разной долготе показывает, что на север Западной Европы она прилетает в конце марта, к гнездованию приступает с конца апреля /Kornowski, 1957; Melde, 1968; Muthorst, 1970; Glutz von Blotzheim, 1973; и др./. В Молдавии она появляется также в конце марта, по мере исчезновения ледяного покрова /Мунтяну, 1970/. Уже через неделю после прилета первых особей появляются пролетные стаи, с крупных озер лысухи постепенно расселяются на малые. В Белоруссии лысухи отмечаются только с первой декады апреля и летят до начала мая /Федошин, 1967/. В Латвии первые особи регистрируются в конце марта - начале апреля /Блум, 1973/. Восточнее, под Воронежем, они появляются в начале апреля /Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963/, под Оренбургом - в первых числах апреля, на реках Эмбе и Иргизе - несколько позднее /Сушкин, 1908/. В Башкирию лысухи прилетают в середине апреля, пролет заканчивается в начале мая /Попов, 1939/. Под Омском появляются 12-26-го, в среднем 20 апреля /Корш, 1969/, в районе оз. Чаны - во второй половине апреля (табл. 28). Восточнее, в Кузнецкой степи, первые особи встречи позднее, 5-7 мая /Ермолаев, 1921/, в Туве - 14-18 апреля, а в массе - 19-30 апреля /Налобин, Федоров, 1978; Налобин, 1979/. В Южной Якутии появляются в конце мая - начале июня /Воробьев, 1963/, на оз. Ханка - с начала апреля, в массе - в конце апреля /Поливанова, 1971/, на Сахалине - с 17-18 мая /Гизенко, 1955/.

Таблица 28

Долготные отличия сезонного цикла лусухи в Северной Палеарктике

Район	Прилет первых особей	Массовый прилет	Откладка первого яйца	Массовое вылупление птенцов	Образова- ние скло- лений се- голетков	Линька взрослых птиц	Массовый отлет се- голетков	Отлет по- следних особей	Источник сведений
Западная Европа	Частично оседлая	Не опр.	15-20/IV	1-5/VI	20/VII	VII-VIII	IX-X	30/XI	Kornowski, 1957
Латвия	25/III	1-10/IV	25/IV	25-30/V	25/VII	VIII-IX	IX	15/XI	Блум, 1973
Молдавия	20/III	10-15/IV	10-20/IV	30/V	IX	Не опр.	20-30/IX	20/XI	Мунтяну, 1970
Башкирия	16/IV	1-5/V	13/V	10/VI	VIII	15/VII- 30/VIII	IX	12/X	Попов, 1939
Западная Сибирь	20/IV	25/IV- 5/V	27/IV	27/V- 5/VI	25/VII- 15/VIII	20/VII- 10/IX	IX	13/X	Наша дан- ные
Забайкалье	15/V	20/V	Не опр.	25/VI	30/VII	Не опр.	IX	30/IX	Измайлов, Боровицкая, 1973
Дальний Восток	2/IV	11-15/IV	1-5/V	8-10/VI	VII	VII	20-30/IX	11/X	Поливанова, 1971

Итак, при продвижении с запада на восток прилет лысухи смешается на более поздние сроки, что связано, по-видимому, с нарастанием континентальности климата и, соответственно, с более поздним наступлением весны. Для всех районов отмечается приуроченность прилета лысух ко времени вскрытия водоемов и установления устойчивых положительных ночных температур. Появление первых особей на западе и востоке ареала на 2-3 нед опережает прилет основной массы птиц, а в центральных, континентальных, районах - всего на 2-7 сут. Сходные сроки прилета определяют значительное совпадение во времени других явлений: размножения, подъема молодых птиц на крыло, линьки взрослых, образования сеголетков и массового отлета.

Сроки отлета последних птиц из гнездовой области существенно отличаются в пределах ареала. Разница определяется временем установления устойчивого ледяного покрова на водоемах и составляет 1-1,5 мес. Так, в Западной Европе лысухи отлетают вплоть до конца ноября, а в исключительно теплые зимы остаются зимовать. В Молдавии отлет идет со второй половины сентября и продолжается до конца ноября, в незначительном числе (около 2 тыс. особей) лысуха остается зимовать на Кучурганском лимане на незамерзающих сбросах ГРЭС /Мунтяну, 1970/. В Латвии отлет идет с конца августа до конца ноября, в Белоруссии - в сентябре - октябре. Восточнее, на р. Эмбе, отлет идет с августа, в Башкирии - до 10-12 октября /Попов, 1939/. На оз. Чаны отлет начинается с начала сентября и продолжается до 10-15 октября, а при теплой погоде отдельные птицы задерживаются до 10 ноября. В Забайкалье лысухи отлетают до конца сентября, на оз. Ханка - с конца сентября до 10-12 октября /Поливанова, 1971/, на Сахалине - во второй декаде октября, причем очень дружно /Гизенко, 1955/. Столь большой разницей в сроках отлета связан с разновременностью отлета птиц разных возрастных групп, а также, отчасти, с кратковременностью наблюдений в отдельных пунктах. Следует отметить, что лысухи перед отлетом часто переселяются с малых водоемов на крупные, где держатся на открытых плесах до образования льда.

Сравнивая сроки сезонных явлений у лысух в регионе Средняя Азия - Западная Сибирь в широтном плане, мы получаем сходную картину. На юго-западе Каспийского моря лысуха ведет оседлый образ жизни, откочевывает южнее только при сильных похолоданиях /Греков, 1965а, б/, как и на юге Казахстана /Долгушин, 1960/. Пролетные птицы появляются там в конце февраля - начале марта. В сходные сроки отмечаются они в дельте Амударьи /Ажимуратов, 1970б, 1974/. На Сырдарье встречаются с конца марта и летят весь апрель /Спангенберг, Фейгин, 1936/. В Северном Казахстане летят с середины апреля /Дробовцев, 1971/. На высокогорные озера Киргизии прибывают в конце апреля, а к гнездованию приступают во второй половине мая /Кыдыралиев, 1973/. На обширной территории Западной Сибири лысухи раньше появляются в южных районах: в Предуралье - 14-16-го, под Омском - 12-20-го, на оз. Чаны - 19-23 апреля, а горах Алтая - в середине апреля - начале

Таблица 29

Широтные отличия сезонного цикла лысухи в Северной Палеарктике (Среднеазиатско-Западносибирский регион)

Район	Прилет первых особей	Массовый прилет	Откладка первого яйца	Массовое выупление птенов	Образова- ние скоп- лений се- голетков	Линька взрослых птиц	Массовый отлет се- голетков	Отлет последних особей	Источник сведений
Южный Каспий	Частично оседлая	Частично оседлая	20/IV	25/V	Не опр.	VI-VII	Частично оседлая	Частично оседлая	Греков, 1965a
Дельта р. Амударья	28/II- 7/III	15/III	26/IV	5-15/V	Не опр.	VI-VIII	XII	XI	Ажмура- тов, 1970
Киргизия	25/IV	Не опр.	20/V	23/VI	Не опр.	VII	20-30/IX	15/X	Кыдыра- лиев, 1973
Северный Казахстан	20/III	1-5/V	25/IV	20-30/V	Не опр.	VII-VIII	20-30/IX	30/X	Дробовцев, 1974
Барабинская лесостепь	20/IV	25/IV- 5/V	27/IV	27/V- 5/VI	25/VI- 15/VIII	20/VI- 10/IX	IX	13/X	Наши данные
Верхнее Приобье, подтаежные леса	5/V	15/V	19/V	17/VI	Не опр.	Не опр.	Не опр.	1-15/IX	30/IX

мая, в Кузнецкой степи - в середине мая (табл. 29). Прилет лысух в Западной Сибири по линии Челябинск - Омск - Новосибирск совпадает по срокам, в горных районах он запаздывает. Севернее (Колынянь) первые птицы отмечаются в первой декаде мая, а у Томска - 5-10 мая. В целом по региону сроки прилета как первых птиц, так и основной массы значительно отличаются. Однако за счет различия в длительности периодов между прилетом и началом гнездования сроки откладки яиц, также как и других явлений жизненного цикла, примерно совпадают. В горах лысухи приступают к размножению позднее, чем на равнине.

Осенний отлет в регионе начинают лысухи, гнездящиеся в северных районах. Под Томском они исчезают в конце сентября, на оз. Чаны - в середине октября, на Алтае - в середине сентября - начале октября, в дельте Амударьи задерживаются до середины декабря. С высокогорных озер Киргизии отлет идет с середины сентября до середины октября, южнее (в Узбекистане и Туркмении) - остаются на зимовку. Следовательно, сроки отлета определяются климатом и погодными условиями данного года.

Приведенные данные показывают, что в суровых климатических условиях северной части ареала и горных областей все явления годового цикла у лысухи проходят в сжатые сроки и едва укладываются в промежутки времени с благоприятными условиями. В Западной Сибири даже на юге птенцы из повторных кладок в отдельные годы не успевают подняться на крыло до наступления заморозков (конец сентября) и гибнут.

Глава 6

ПИТАНИЕ

Разнообразие корма лысухи в Барабинской лесостепи велико: свыше 30 видов растений и около 20 видов животных /Янушевич, 1940; Янушевич, Золотарева, 1947/. В основе питания взрослых лысух во все сезоны года лежат массовые и легкодоступные растительные корма. В желудках и пищеводах добытых птиц наиболее часто встречались вегетативные части тростника, гребенчатого рдеста, роголистника, пузырчатки, нитчатки и их семена. Они найдены в 90% обследованных желудков и составляли 30-90% их содержимого по объему.

В целом для лысух характерна неизбирательность в выборе пищи, но имеет место предпочтение того или иного вида корма отдельными особями (визуальные наблюдения). При отсутствии или недостатке предпочитаемого корма птицы быстро переходят на другой вид его. При неравномерном распределении корма лысухи совершают суточные и местные кормовые переходы. Это свойственно им и на зимовках /Исаков, Воробьев, 1940; Пятков, 1957/.

Разнообразие способов и приемов добычи корма (см. гл. 4) позволяет им использовать самые разнообразные стаии. При добыче корма лысуха проявляет высокую степень пластичности (табл.30). С равным успехом она кормится на мелководьях и глубоких местах, на отмелях и берегу, ныряет за пищей и срывает высокорастущие части растений /Кошелев, 1974; Neu, 1931; Huber, 1934; Ruppel, 1939; Bopp, 1955, 1959; Kornowski, 1957; Zajicek, Pav, 1961; Wagner, 1962; Hurter, 1972; Glütz von Blotzheim, 1973; Boer, 1974/. Иногда она переходит к пищевому паразитизму, отбирает корм у уток. Это явление у водоплавающих птиц при неблагоприятных для питания условиях происходит довольно часто /Einarson, 1955/.

Смена видов корма у лысухи в зависимости от сезона в Барабе выражена слабо (табл. 31), изменяется их соотношение. Во все сезоны преобладают вегетативные части рдеста гребенчатого (37,5%), ряски (33,3), тростника (32), меньше - роголистника (10,3) и нитчатки (6,9%). Лысуха охотно поедает семена роголистника (14,2%), озерного камыша (10,3), гребенчатого рдеста (7,8) и ежеголовника (5,9%). Максимальное их количество в одном желудке составляло: семян ежеголовника - 70-120, озерного камыша - 200-280, рдестов и роголистника - по 10-30. Но обычно семена встречались в желудках в меньшем количестве. Наряду с целыми попадались и раздробленные семена. Весной лысуха изредка и в небольшом количестве поедает семена тростника вместе с метелками.

Животный корм наиболее часто используется весной и в начале лета. Он составляет основу питания пуховых птенцов в первые 2 нед жизни /Блум, 1973; Rutschke, 1939; Kornowski, 1957; Borowiec, 1972/. В желудках взрослых птиц в небольшом числе встречаются остатки моллюсков, рачков (гаммарусов), жуков и комаров. Рыба в желудках добытых нами птиц не отмечена, хотя в других районах она довольно часто входит в рацион лысух /Попов, 1939; и др./. По-видимому, животные корма добываются взрослыми птицами попутно с растительной пищей, склевыванием мелких животных с поверхности воды и надводных растений. В Казахстане в отдельные годы лысуха кормится саранчовыми, падающими в воду во время лёта /Формозов, 1937 /. На местах зимовок птицы питаются преимущественно растениями, поедая также беспозвоночных (в основном моллюсков) /Исаков, Воробьев, 1940; Пятков, 1957/.

Особенность лысухи в сравнении с мелкими видами пастушковых птиц состоит в большой потребности в гастролитах (механических примесях), они обнаружены нами в 99,5% обследованных желудков. Преобладает мелкий и средний песок. Весной у прилетевших лысух встречается мелкая галька, видимо она приносится с мест зимовок и пролета. Семена растений и обломки раковин моллюсков встречаются в качестве гастролитов реже и в небольшом количестве, причем только весной и в начале лета. Возможно, это связано с недостатком песка в гнездовых стаиях - зарослях с илистым дном. Количество гастролитов в желудках закономерно изменяется в течение сезона: максимум приходится на весну, затем идет заметное снижение (до 0,5-2 г), обусловленное преобладанием летом

Способ добывания корма	Кормовые растения				Всего кормовых актов			
	гребенчатый рдест		муточатая уруть на глубине 0,4 м				выбросы рдеста и роголистника на берегу	
	n	%	n	%	n	%		
Склевывание корма с поверхности воды	110	53,5	10	6,1	30	58,8	150	35,8
судьи растений	0	0,0	0	0,0	6	11,8	6	1,4
Добывание корма из верхних слоев воды с погружением головы	2	0,9	2	1,2	1	1,9	5	1,2
Сбор пищи с поверхности воды при плаванье с раскрытым клювом	60	29,1	35	21,5	5	9,8	100	23,8
Добывание пищи из глубоких слоев воды, переворачивая вертикально тело	1	0,5	2	1,2	0	0,0	3	0,7
Нырание за кормом	20	9,7	45	27,6	5	9,8	70	16,7
"Шелочение" воды клювом на мелководьях	12	5,8	64	39,3	0	0,0	76	18,1
Подпрыгивание за высоко растущими частями растений	0	0,0	0	0,0	3	6,0	3	0,7
Клептопаразитизм	1	0,5	0	0,0	1	1,9	2	0,5
Всего...	0	0,0	5	3,1	0	0,0	5	1,1
	206	100,0	163	100,0	51	100,0	420	100,0

* Залив Пинегинский, август 1975 г. (по 6 ч наблюдений в скоплениях сеголетков и ливных птиц в трех пунктах).

Таблица 31

Встречаемость различных кормов в желудках и пищеводах лисух, добытых в Барабинской лесостепи

Вид корма	Апрель - май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь-октябрь		За весь период	
	n = 28 экз.		n = 7 экз.		n = 20 экз.		n = 92 экз.		n = 57 экз.		n = 204 экз.	
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
Вегетативные части растений												
Тростник	15	55,6	3	42,9	12	60,0	27	29,3	9	15,8	66	32,3
Рогоз узколистный	0	-	0	-	0	-	1	1,1	0	-	1	0,5
Рдест гребенчатый	1	3,6	2	28,5	6	30,0	34	36,9	33	57,9	76	37,3
Рдест пронзеннолистный	0	-	0	-	1	5,0	1	1,1	0	-	2	1,0
Уруть колосистая	0	-	0	-	0	-	1	1,1	0	-	1	0,5
Роголистник темно-зеленый	8	28,6	0	-	0	-	9	9,8	4	7,0	21	10,3
Пузырчатка	0	-	0	-	2	10,0	1	1,1	0	-	3	1,5
Ряска тройчатая	4	14,3	0	-	7	35,0	37	40,2	20	25,1	68	33,3
Частуха	0	-	0	-	1	5,0	0	-	0	-	1	0,5
Нитчатка	0	-	0	-	3	15,0	8	8,7	3	5,3	14	6,9
Осоки	0	-	0	-	0	-	1	1,1	1	1,8	2	1,0
Неидентифицированные растительные остатки	7	25,0	3	42,9	5	25,5	3	3,3	2	3,5	15	7,3

Семена растений

Роголистник	3	10,7	0	-	2	10,0	14	15,2	10	17,5	29	14,2
Рдест гребенчатый	0	-	0	-	1	5,0	3	3,3	11	18,3	16	7,8
Рдест пронзелистный	0	-	0	-	1	5,0	1	1,1	0	-	2	1,0
Пузырчатка	0	-	0	-	1	5,0	1	1,1	0	-	2	1,0
Камыш озерный	1	3,6	2	28,5	1	5,0	8	8,7	9	15,8	21	10,3
Осоки	0	-	0	-	0	-	1	1,1	0	-	1	0,5
Ежеголовка	6	21,4	2	28,5	0	-	2	2,2	1	1,8	12	5,9
Неидентифицированные семена	0	-	0	-	0	-	0	-	1	1,8	1	0,5

Животные корма

Жуки	6	21,4	0	-	0	-	0	-	1	1,8	7	3,4
Прочие насекомые	2	7,1	1	14,3	1	5,0	0	-	0	-	4	2,0
Гаммарусы	2	7,1	0	-	1	5,0	0	-	0	-	3	1,5
Моллюски	8	28,6	1	14,3	5	25,0	9	9,8	2	3,5	25	12,3

Механические компоненты

Песок	28	100,0	4	57,1	16	80,0	86	93,5	57	100,0	191	93,6
Раковины моллюсков	8	28,6	3	42,8	4	20,0	5	5,4	1	1,8	21	10,3
Остатки оболочек семян рдестов, ежеголовок	0	-	0	-	1	5,0	1	1,1	0	-	2	1,0

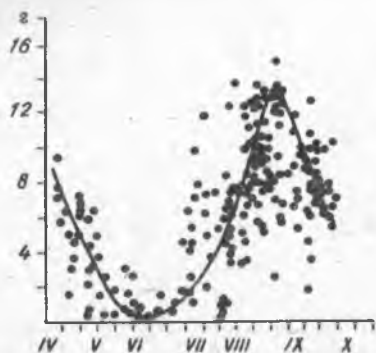


Рис. 31. Сезонная динамика веса гастролитов лысух.

лысух как при активном заглатывании, так и попутно при поедании придонных частей растений (клубеньков рдестов, проростков тростника и др.).

Во время линьки взрослые лысухи питаются исключительно массовым легкодоступным кормом. На оз. Белуха они поедали ряску, роголистник, листья и проростки тростника, пузырчатку. Во всех просмотренных желудках (50 экз.) остатки этих растений составляли до 70–100% общего объема пищи /Кошелев, 1976в/. Основой рациона линных одногодových птиц на заливах оз. Мал. Чаны служит гребенчатый рдест, произрастающий здесь в большом количестве. Аналогичные данные для Башкирии приводит В.А. Попов /1939/. Реже линные птицы поедают вегетативные части и семена растений, произрастающие на мелководьях, сплаvine и по берегам (лебеду, мари, осоку и др.), в небольшом количестве в их желудках встречаются животные корма и гастролиты. Отметим, что в желудках лысух нами не обнаружена свинцовая дробь, что исключает возможность отравления ею. В Западной Европе и Северной Америке это негативное последствие массовой охоты приобретает местами угрожающие масштабы.

Вольерные наблюдения показали, что лысуха съедает за сутки около 200–260 г травянистых кормов /Попов, 1939; Wagner, 1962/. Исходя из этих данных, мы попытались оценить воздействие лысух на водные фитоценозы. Так, на заливах оз. Мал. Чаны осенью ежегодно скапливается по 10–40 тыс. лысух-сеголетков. Они добывают корм преимущественно на участках заливов со сплошными зарослями гребенчатого рдеста и роголистника. Ориентировочно 10 тыс. лысух съедает за сутки 2,6 т растений, а за все время пребывания на заливах – сотни тонн. К концу сентября в местах постоянной кормежки птиц заросли рдестов, роголистника и урутей выедаются лысухами и дикими утками на 80–100%. Следует учитывать также, что птицы предпочитают поедать клубеньки и семена рдестов; вырванные стебли выбрасываются сильной волной на берег, образуя

в рационе нежных растительных и животных кормов. К осени вес гастролитов повышается, достигая второго максимума в конце августа – начале сентября (до 12–13 г на один желудок), когда птицы переходят на питание грубыми вегетативными частями растений и семенами (рис. 31), а в сентябре – октябре снова снижается. В.А. Попов /1939/ связывает последнее с необходимостью облегчения веса перед осенней миграцией, что, по нашему мнению, маловероятно.

Объем и вес гастролитов определяется спектром питания. Механические примеси попадают в желудки

Таблица 32

Обилие (а) и встречаемость (б, %) массовых видов корма в желудках лысухи в сентябре на разных водоемах

Вид корма	Оз.Озейкино (1969 г.), n = 27		Оз.Белуха (1973 г.), n = 30		Зал. Пинегинский (1973 г.), n = 110	
	а	б	а	б	а	б
Вегетативные части						
Тростник	+++	3,7	+++	20,0	+++	3,6
Рдест гребенчатый	-	0	-	0	+++	93,6
Роголистник	+++	18,5	+++	60,0	+++	36,4
Ряска тройчатая	+++	92,5	+++	86,7	+++	9,1
Пузырчатка	+++	0	+++	70,0	+++	6,7
Нитчатка	+++	85,2	+++	7,6	+++	2,7
Семена						
Озерный камыш	++	29,6	-	0	++	9,1
Рдест гребенчатый	-	0	-	0	+++	81,8

Примечание. - отсутствует; ++ обычный; +++ многочисленный.

вал высотой до 0,5 м. Однако запасы растительных и животных кормов в озерах юга Западной Сибири очень большие. Например, биомасса гребенчатого рдеста достигает 200-300 ц/га, на 1 м² произрастает до 1000-1200 его стеблей. Запасы семян рдестов составляют 15-19 ц/га. Биомасса бентоса на разных озерах составляет от 12,5 до 3795 кг/га, в среднем - 91,2 кг/га (оз.Чаны). На 1 м² дна насчитывается до 150-200 моллюсков, до 3120 экз. хирономид /Формозов, 1934; Янушевич, 1940; Янушевич, Золотарева, 1947; Фолитарек, 1976; и др./ К сожалению, роль лысухи в водных экосистемах практически не изучена, имеются лишь частные работы /Dobrowolski, 1969, 1973; Hurter, 1979/.

Анализ содержимого желудков лысух, добытых на разных водоемах, показывает значительные различия в спектре питания. На каждом водоеме его основу составляют 1-2 массовых вида растений (см. табл. 32). Приведем несколько примеров. Так, на оз.Озейкино в сентябре 1969 г. во всех просмотренных желудках лысух обнаружены ряска и нитчатка - фоновые виды данного водоема. На оз. Белуха в сентябре 1973г. в районе преобладали ряска и роголистник, а на заливах Глухая отнога и Пинегинский - исключительно гребенчатый рдест. Это подтверждает отсутствие предпочтительности при выборе корма и поедание массовых видов растений.

Анализ литературных данных показал, что во всем ареале лысуха употребляет в пищу преимущественно растительные корма: вегетативные части, клубеньки и проростки, семена. В разных районах кормовой спектр различается прежде всего соотношением тех или иных компонентов. Повсеместно основу рациона составляют массовые виды растений (табл. 33). На Дальнем Востоке это дикий дальневосточный рис, в Западной Сибири – рдесты, роголистник и ряска, в Казахстане – рдесты и роголистник, в Прибалтике – харовые водоросли. Животная пища повсеместно используется только в летние месяцы и при выкармливании птенцов в первые недели их жизни.

В целом в пределах ареала состав поедаемых лысухой кормов насчитывает свыше 60 видов растений и более 40 различных видов животных, преимущественно беспозвоночных. При определенных условиях она поедает также мелкую рыбу, выпивает яйца некоторых птиц – серошекой поганки, камышницы, озерной чайки, кряквы, фазана /Glutz von Blotzheim, 1973/. В выборе кормовых стадий, вида корма и способов его добычи лысуха очень пластична. Географические различия в ее питании связаны, прежде всего, с наличием определенного вида корма в тот или иной сезон на каждом конкретном водоеме.

На зимовках основу питания лысухи также составляют растительные корма, на Каспии это – харовые водоросли, кладофора, руппия (встречаемость 40–100%) и моллюски /Исаков, Воробьев, 1940/; на оз. Иссык-Куль – харовые водоросли /Пятков, 1953, 1957/; на южно-европейских зимовках – рдесты, водоросли, элодея и моллюски /Ворр, 1959; Hurten, 1979/. В Нидерландах лысуха выходит на ближайшие поля, где поедает всходы сельскохозяйственных культур /Voer e.a., 1974/.

Специальные исследования по выяснению межвидовой пищевой конкуренции лысухи в Западной Сибири не проводились. Рацион лысухи достаточно широк (см. табл. 31) и она не испытывает недостатка в пище. Речные и нырковые утки питаются теми же растениями, что и лысуха, но, как отмечалось выше, запасы кормов в озерах велики. Видимо поэтому острой пищевой конкуренции между разными видами водоплавающих птиц не наблюдается. В Сибири конкуренции между лысухой и ондатрой не отмечено. В Западной Европе при недостатке корма зимой и весной в тех местах, где основу рациона лысух составляет тростник, возникает острая конкуренция между ней и ондатрой /Крауф, 1979 /.

Предметом специального изучения некоторых исследователей было выяснение роли лысухи как вредителя рыбоводных прудов. Показано, что она не наносит заметного ущерба рыбному хозяйству, но при определенных обстоятельствах поедает корм, выкладываемый рыбам /Попов, 1939; Buttiker, 1949; Schulz, Soding, 1951; Gwinner, 1956; Peitzmeier, 1960; Wundsch, Maerten, 1964; Stichmann, 1965; Hassi, Wobus, 1966, 1967; Schlegel, 1969; Hurter, 1972, 1979; и др./. Несостоятельными оказались предположения охотников об отрицательном влиянии лысухи на численность и успех гнездования диких уток /Блум, 1973; наши наблюдения/. Нами показано проги-

Таблица 33

Географическая изменчивость питания лысухи в северной Палеарктике в летний период (встречаемость, % к общему числу исследованных за сезон желудков)

Вид корма	Район, источник сведений					
	Западная Европа /Ворр, 1959/	Латвия /Блум, 1973/	Башкирия /Попов, 1939/	Казахстан /Бикбулатов, личное сообщение/	Западная Сибирь, наши данные	Дальний Восток /Поливанова, 1971/
	n =152	n =113	n =278	n =400	n =200	n =47
Вегетативные части растений						
Тростник	5,0	23,0	16,5	5,9	32,3	0
Рогоз узколистный	0	1,8	0,1	7,1	0,5	0
Озерный камыш	0	1,8	0	0	0	0
Роголистник	0	0	5,8	19,4	14,2	0
Рдест гребенчатый	0	3,5	12,6	21,2	37,3	0
Рдесты других видов	2,1	2,7	4,0	51,1	1,0	0
Ряска тройчатая	0	0	1,1	2,1	33,3	0
Осоки	18,1	0	0	0	0	0
Рис дикий	0	0	0	0	0	100,0
Нитчатки	0	0	10,4	4,7	6,9	0
Харовые водоросли	19,6	53,7	0	1,2	0	0
Неидентифицированные зеленые части растений	2,2	5,3	28,6	15,0	7,3	75,0
Семена водных и прибрежных растений	0	69,0	77,4	66,7	43,0	34,0
Животные корма						
Насекомые	44,5	36,0	22,0	0,5	5,4	0
Моллюски	1,8	6,2	6,8	0,5	12,3	2,8
Ракообразные	0,8	0	0	0,5	1,5	0

воположное явление (см. гл. 4, 5). Местами на зимовках лысухи выходят кормиться на посевы, нанося значительный ущерб /Голованова, 1975; Воер е.а., 1974 /. Для Западной Сибири подобные случаи не известны.

Таким образом, трофические связи лысухи не отражаются отрицательно на состоянии водных экосистем и их сочленов, прежде всего водоплавающих птиц.

СТРУКТУРА ВИДА И ОТДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Лысуха (*Fulica atra*) по последним данным образует три хорошо обособленные географические подвиды: *F.a.atra*, *F.a.australis*, *F.a.novaeguinea* /Степанян, 1975; Glutz von Blotzheim, 1973; Boer e.a., 1974; Fjeldsa, 1982; и др./. Однако ряд авторов признает существование четырех подвидов, выделяя в качестве самостоятельного *F.a.lugubris* /Ripley, 1977 /. Из них *F.a.australis* населяет Австралию, Тасманию, Новую Зеландию; *F.a.novaeguinea* - высокогорные озера Новой Гвинеи, Западного Ирана, Индонезии; *F.a.lugubris* - горные озера в Индонезии.

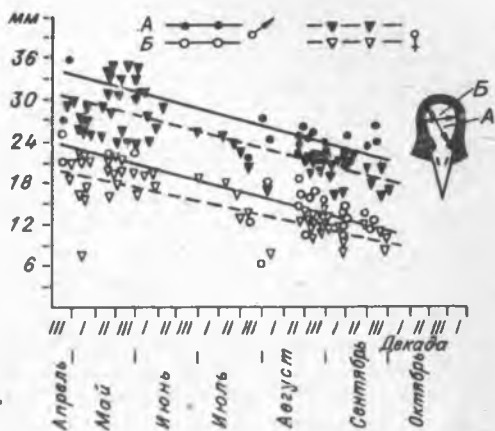
Номинальный подвид *F.a.atra* встречается на обширной территории Евразии от Англии до о. Сахалин, от Индии и о. Шри-Ланка до таежной зоны Западной Сибири, а также в Северной Африке, населяя все природные зоны. В пределах ареала подвид представлен популяциями различного ранга, на севере - перелетными, на юге - частично или полностью оседлыми. На территории СССР до недавнего времени предполагалось существование трех крупных географических популяций: западной (европейской), восточной (западносибирско-казахстанско-среднеазиатской) и дальневосточной (восточносибирско-дальневосточной) /Сапегин, Шеварева, 1959; Винокуров, 1961/. Накопленные за последние годы данные кольцевания позволяют внести уточнения. На основании общности мест зимовок выделяется пять географических популяций: европейская, азово-черноморская, каспийско-западносибирская, западносибирско-казахстанская и восточно-сибирская /Блум, Лицбарский, 1982/. Кроме того, кольцеванием подтверждается реальность существования более мелких, элементарных популяций, приспособленных к местным климатическим и биотопическим условиям.

Под элементарной популяцией животных понимается пространственно обособленная многочисленная группа особей, тесно связанных совпадающим во времени жизненным циклом всех особей этой группы в силу их физиологической однородности и сходства, мигрирующих и зимующих в одном месте /Исаков, 1949; Наумов, 1963/. Выделяется также местная гнездовая популяция /Поливанов, 1957/ как совокупность особей, населяющих участок территории со сходными экологическими условиями, на которых возможно формирование осенних стай. Существенными составляющими внутрипопуляционной структуры, как указывает Н.П. Наумов /1963, 1972/, является возрастная и половая структура, этологическая и пространственная организация популяции, что определяет ее состояние и динамику численности.

Среди различных популяций лысухи наибольший интерес представляют элементарные, или местные, как с научной, так и особен-

Рис. 32. Изменение размеров бляшки у взрослых гнездящихся лысух в среднем за 1972-1980 гг.

А - длина; Б - ширина.



но с практической точкой зрения. Рассмотрим структуру конкретной популяции, обитающей в районе оз. Чаны.

Половой и возрастной диморфизм

Для выделения различных группировок особей в популяции необходимы достоверные признаки их отличия. Однако пол и возраст лысух в полевых условиях по внешним признакам установить практически невозможно. Пол легко устанавливается по крикам, имеющим резко выраженный половой диморфизм (см. гл. 4). Пол добытых птиц можно идентифицировать по ряду морфологических показателей. Так, самцы отличаются от самок большими размерами бляшки (рис. 32), более широкой и круглой формой ее /Попов, 1939; Бородулина, 1964; Блум, 1973; Ворр, 1959/. Известно, что величина бляшки регулируется гормональным путем /Синицкий, 1960; Gullion, 1953, 1954; Kornowski, 1957/. У западно-сибирских лысух она имеет максимальные размеры в конце апреля - начале мая, во время занятия и активной защиты гнездовых участков птицами обоих полов. Уменьшение размеров бляшки в июне - августе связано с заметным снижением агрессивности лысух, особенно в период образования массовых скоплений на время линьки. Некоторое увеличение ее размеров в конце августа - начале сентября связано, по-видимому, с возрастанием половой активности после окончания линьки и осенним образованием пар. В период размножения установить пол по форме бляшки невозможно, имеющиеся различия недостоверны (табл. 34). По нашим данным, у годовалых неразмножающихся птиц и сеголетков осенью и зимой половые различия по форме и размерам бляшки достоверны. Более надежным признаком пола взрослых гнездящихся птиц весной и летом, как показал П.Н. Блум /1973/, может быть не один показатель бляшки, а их сумма - условный индекс (сумма длины и ширины). У самцов латвийских лысух он равняется 45,0-49,2 мм, у самок - 38,0-40,3 мм.

Самцы лысухи крупнее и тяжелее, чем самки (см. табл. 34). Это установлено для многих районов /Попов, 1939; Исаков, 1940; Долгушин, 1960; Ажимуратов, 1970а; Блум, 1973; Niemeyer,

Таблица 34

Размеры (мм) и масса (г) взрослых западно-сибирских лысух

Показатель	Самец			Самка				
	п	мин.	макс.	средн.	п	мин.	макс.	средн.
Длина крыла	25	190	223	212±1,8	44	180	219	200±1,1
хвоста	25	45	63	57±1,0	44	49	64	55±0,7
клюва с бляшкой	25	30	68	50±2,0	44	26	66	44±1,8
от ноздри	33	16	19	18±0,2	41	15	22	16±0,3
цевки	33	52	65	60±0,5	51	50	64	56±0,5
среднего пальца	18	80	97	92±0,9	28	74	90	85±0,6
когтя среднего пальца	15	14	20	16±0,4	31	12	16	14±0,2
Длина бляшки	4	27	32	31±1,9	23	23	35	29±0,8
Ширина бляшки	4	19	26	22±1,5	23	13	25	20±0,6
Масса особи весной	9	580	1000	744±39	31	540	868	660±16
летом	13	780	1040	931±21	21	630	930	756±16
осенью	17	775	1100	964±24	13	510	980	774±31

Vauk, 1969; Grummi, Haensel, 1972; и др./ Наименьший вес лысухи имеют в сезон размножения (весной и в начале лета), максимальный - во время осенних миграций. Отметим, что географические различия в размерах и массе тела несущественны и значительно перекрываются индивидуальными (рис. 33).

Достоверные половые различия имеются по такому показателю, как средняя длина крыла, однако пол особей с длиной крыла 212-219 мм определить невозможно. Особи разного пола отличаются также длиной клюва, среднего пальца и его когтя, поэтому отличительным признаком полов в течение года может служить условный индекс длины ноги (сумма длины цевки, среднего пальца и его когтя), предложенный П.Н. Блумом /1973/. У 95% промерянных латвийских лысух он оказался: у самцов - 153 мм и выше, у самок - 152 мм и ниже.

Половой диморфизм в окраске оперения практически отсутствует, но все же отдельные самки имеют менее интенсивную окраску, чем самцы /Попов, 1939; Спангенберг, 1951; Ворр, 1959; и др./.

Крайне редко среди лысух встречаются полные и частичные альбиносы. Для Западной Европы их перечень известен до 1958 г. /Jach, 1956; Ворр, 1959/. Об отдельных встречах альбиносов на Каспии упоминает В.С. Греков /1965а/. Для Западной Сибири известно всего три случая альбинизма (менее 0,000001% птиц). В 1971 г. на оз. Мал. Чаны охотником добыта лысуха с полностью светлым кремовым оперением (экземпляр не сохранился). В августе 1975 г. на зал. Пинегинский Г.И. Ходковым добыта из скопления частично светлоокрашенная лысуха. Ею оказалась одногодовалая неразмножившаяся самка, полностью перелинявшая, с наполовину белыми брюхом и грудью, отдельными чисто белыми перьями на шее, а также некоторыми белыми перво-, второ- и третьестепенными маховыми перьями на обоих крыльях (экземпляр хранится в зоологическом музее БИ СО АН СССР, г. Новосибирск). В сентябре 1979 г. вблизи г. Челябинска охотником добыта полностью белая лысуха (лич. сообщ. А.Ю. Харитонova), также утерянная.

В естественных условиях лысухи достигают возраста 11, а в неволе - 18 лет /O.Heinroth, M.Heinroth, 1968; Glutz von Blotzheim, 1973 /, но до предельного возраста доживают лишь отдельные особи. Смертность велика, особенно в первые годы жизни /Блум, 1970б, 1973; Бикбулатов, 1972; Mac Clure, 1974/.

Выделение возрастных групп у лысухи связано с трудностями определения точного возраста по морфологическим признакам; метод кольцевания для этих целей трудоемок. Мы попытались составить шкалу возрастных классов по некоторым внешним признакам на основе анализа литературных данных (табл. 35) /Синицкий, 1960; Бикбулатов, 1969; Блум, 1973; Kornowski, 1957; Glutz von Blotzheim, 1973; Fjeldsa, 1977, 1982; и др./.

Наиболее надежным показателем определения возраста является окраска цевки и пяточного сустава, менее достоверным - размер фабрициевой сумки, которая, по мнению М.Н. Бикбулатова /1969/, сохраняется у лысух

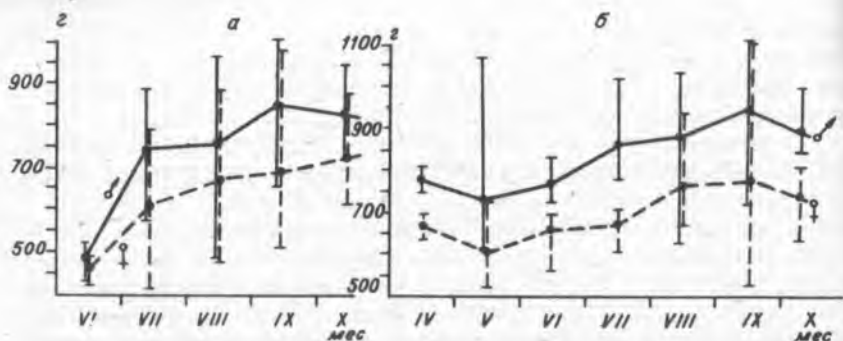


Рис. 33. Сезонная динамика массы тела лысух в среднем за 1972-1980 гг.

а - сеголетки: ♂ n = 112, ♀ n = 105; б - взрослые: ♂ n = 67, ♀ n = 88.

до 3-4-летнего возраста. Другие авторы считают, что она может исчезать уже с возраста 1,5 года /Блум, 1973/. Весьма приблизительно можно определить возраст по размерам и состоянию гонад /Попов, 1939; Греков, 1965a/. Так, осенью на основании этого признака мы различали сеголетков, одногодовалых и взрослых птиц. Длина зеркальца на второстепенных маховых перьях не может служить надежным показателем возраста птиц /Kornowski, 1957/. Существует методика приблизительного определения возраста лысух по весу сухого хрусталика глаза /Ажимуратова, 1970б/, но нами она не применялась. Осенью и зимой взрослые птицы отличаются от сеголетков голубовато-черной окраской оперения, особенно на спине. У сеголетков спина обычно с коричневым оттенком /Попов, 1939; Спангенберг, 1951; Kornowski, 1957/. Некоторые авторы считают этот признак ненадежным, так как окраска варьирует в широких пределах /Блум, 1973; Glutz von Blotzheim, 1969, 1973/. Нами он использовался только в качестве вспомогательного.

Возрастная и половая структура популяции

Соотношение полов и разных возрастных групп в популяции - важный показатель ее состояния, без знания которого невозможно рационально использовать запасы вида. Сведения по популяционной структуре лысухи имеются для Западной Европы /Melde, 1962, 1968/, Украины /Гулай, 1974, 1975/, Казахстана /Бикбулатов, 1972/. Краткие сведения содержатся в работах В.А. Попова /1939/ для степного Зауралья (Башкирия) и Х. Ажимуратова /1970б/ для дельты р.Амударьи. Для других районов, включая Западную Сибирь,

Таблица 35

Выделение возрастных групп лысухи по некоторым внешним признакам

Возрастная группа	Окраска		Средние размеры фабричной сумки, мм
	цевки, пальцев	пяточного сустава	
Пуховики	Темно-серая	Темно-серая	5x3
Нелетные молодые	Темно-серая	Зеленовато-желтая или оливковая	48x15
Летные молодые (сеголетки до 1 года)	Цевка зеленовато-желтая, пальцы темно-серые	Желтая	28x10
Взрослые неполовозрелые (1,1-2 года)	Цевка зеленовато-желтая с оранжевым оттенком, пальцы серо-голубые	Желто-оранжевая	25x7
Взрослые половозрелые 2-3 года	Цевка оранжевая с желтым, пальцы серо-голубые	Темно-оранжевая	10x3
старше трех лет	Цевка интенсивно оранжевая, пальцы серо-голубые	Красно-оранжевая	Отсутствует

такие данные отсутствуют. Ниже приводятся материалы по структуре популяции и ее динамике по сезонам года и годам для оз.Мал. Чаны (табл. 36).

В апреле - мае популяция была представлена прилетевшими гнездящимися лысухами, соотношение полов составляло 1:1, что свидетельствует о моногамности вида. Изменения в соотношении полов вызываются неблагоприятными условиями в местах гнездования, что показано М.Н. Бикбулатовым /1972/ для Казахстана. В Западной Сибири, по данным отстрелов, самки численно преобладали весной 1974 г. (1:8) и весной 1975 г. (1:4). В эти годы весна была затяжной, холодной, маловодной. Усыхание и обмеление многих гнездовых озер привело к массовому негнездованию самок и их концентрации в руслах рек Чулым и Каргат /Кошелев, 1981/. В Башкирии в предыдущие годы, напротив, в отстрелах численно преобладали самцы, что связывается с их большой подвижностью и активностью по охране границ участков /Попов, 1939/.

По нашим наблюдениям, возрастная структура изменяется с появлением птенцов (конец мая - середина июня). В это время численно преобладают молодые птицы - сеголетки (1:4). Поскольку пуховики и подростки птенцы почти не добывались, данные табл.36

Таблица 36

Соотношение половых и возрастных групп среди добытых лисух в районе оз. Мал. Чаны, 1973-1979 гг.

Год	Апрель-май		Июнь				Июль				Август				Сентябрь-октябрь			
	Взрослые		Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
1973	4	4	1	1	2	3	0	0	5	5	11	15	23	33	8	8	10	10
1974	3	25	1	3	0	2	0	0	0	0	0	0	11	11	0	0	11	6
1975	1	4	0	3	1	2	1	3	1	2	2	1	7	9	2	2	28	41
1976	10	29	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	12	15	5	2	6	10
1977	1	6	1	6	0	0	0	2	1	1	0	0	3	9	0	0	10	22
1978	2	7	7	2	0	0	7	3	5	5	1	4	27	17	1	3	7	12
1979	2	1	0	0	4	3	0	0	0	0	1	1	0	0	11	16	44	74
1973-1979	23	86	12	16	7	10	8	8	12	13	15	23	83	94	27	31	106	175
Соотношение ad : juv	1:0		1:0,6				1:1,6				1:4,7				1:4,8			
Соотношение полов	1:3,7		1:1,3		1:1,4		1:1		1:1,1		1:1,6		1:1,1		1:1		1:1,7	

не отражают истинной картины. В выводках лысух в июне самцы и самки находятся в равном соотношении (1:1).

Во второй половине мая – первой половине июня в разные годы прилетают на линьку годовалые птицы /Кошелев, 1975а, 1981/, и популяция с этого времени представлена птицами трех возрастных групп: взрослыми гнездящимися, одногодовальными негнездящимися и сеголетками. По данным визуальных учетов, их соотношение в 1975–1978 гг. составляло 1:2:4. Соотношение полов среди годовалых птиц также было равным ($n = 20$ экз.). В течение июля структура популяции не претерпевает особых изменений, незначительно уменьшается доля сеголетков за счет гибели части птенцов.

В августе возрастная и половая структура популяции также не меняется, однако из данных отстрелов (см. табл. 36) вытекает, что соотношение полов среди птиц–сеголетков изменяется в сторону преобладания самок, особенно резко в 1977 г. (1:3), причины этого явления не установлены. С образованием скоплений линяющих птиц /Кошелев, 1976в, 1977а/ происходит перераспределение птиц разных возрастных групп (см. след. раздел). По результатам выборочных отстрелов, соотношение полов в скоплениях всех типов одинаковое – 1:1. В состав скоплений линных взрослых птиц входят также одногодовальные птицы и сеголетки (соотношение 6:1:1,5, $n = 50$, оз. Белуха, 1973 г.). Некоторое преобладание взрослых птиц в сравнении с июнем и июлем (отношение к сеголеткам равно 1:4,7 за все годы исследований) связано с повышенным их выборочным отстрелом в 1973 г.

С открытием осенней охоты структура популяции претерпевает определенные изменения, к тому же в сентябре – октябре проходит пролет и отлет лысух. К середине сентября из гнездовой области улетают годовалые птицы, закончившие линьку, к 20–25 сентября – взрослые перелинявшие лысухи, с этого времени и до отлета популяция представлена только сеголетками /Кошелев, 1975а, 1981/. Соотношение полов среди взрослых птиц 1:1. У сеголетков незначительно преобладают самки (1:1–1,7 в разные годы), причины этого не выяснены. Возможно, это связано с избирательностью отстрела во время охоты и разной степенью осторожности самцов и самок. Кроме того, самцы–сеголетки быстрее разбиваются и уходят в транзитные скопления, а самки дольше задерживаются в зарослях, где более доступны для охотников.

В других районах наблюдается аналогичная картина динамики структуры популяции в осенний период /Попов, 1939; Ажимуратов, 1970а,б; Гулай, 1975; Melde, 1962, 1968 /. Мнение В.И. Гулая /1975/ о значительном возрастании доли взрослых птиц на Украине в сентябре за счет отстрела и миграции сеголетков не соответствует действительности, происходит, как показано выше, противоположное явление.

На местах зимовок происходит, видимо, частичное объединение птиц разных возрастных групп /Исаков, Воробьев, 1940; Пятков, 1957; Ажимуратов, 1970б; Кошелев, 1981/. Вместе с тем мы предполагаем, что и зимой лысухи разного возраста пространствен-

но обособленны. В этом нам пришлось убедиться на зимовках в северо-западной части Черного моря в 1981/82 и 1982/83 гг., где проводят зиму исключительно сеголетки (просмотрено более 5 тыс. особей). Возвраты колец показывают, что сеголетки из Западной Сибири проводят зиму на северных зимовках. Неясно, птицы какого возраста зимуют в Индии /Mac Clure, 1974 /, мы предполагаем, что это могут быть годовалые и взрослые особи.

Среди осмотренных в декабре 1972 г. лысух, добытых в Узбекистане, было 35 взрослых и 6 сеголетков, соотношение полов оказалось равным. Однако имеются данные, что в суровые зимы самки отлетают и зимуют южнее, а самцы преобладают севернее /Исаков, Воробьев, 1940/. Для латвийских лысух эти закономерности (совместное пребывание на зимовках взрослых и молодых птиц, тяготение самок к южным районам) доказаны кольцеванием /Блум, 1973/.

Пространственно-этологическая структура

Под этологической структурой популяции у животных понимается ее иерархическая структура, т.е. особенности поведения, лежащие в основе общения особей и приводящие к существованию различных группировок /Наумов, 1972/. Упорядоченная система общения возникает, как правило, в длительно существующих группировках. В случайно возникающих и кратковременно существующих скоплениях животных такие отношения если и возникают, то не становятся прочными. Необходимым условием возникновения и существования внутрigrупповой, этологической, организации является возможность различения и опознавания своих соседей, способность воспринимать их как индивидов /Тинберген, 1969; Наумов, 1972; Шовен, 1972; и др./, понимать их сигналы и действия. Наиболее существенна в этом плане развитая система сигнализации, для птиц прежде всего звуковая и зрительная. Ранг особи в системе общения с другими особями определяется многими причинами, в первую очередь отношением к территории, а также возрастом, физической силой, этапом годового жизненного цикла.

Характерные звуковые сигналы, позы, поведенческие реакции лысухи, играющие важную роль в общении во все сезоны года, рассмотрены выше (см. гл. 4). По нашим наблюдениям, у лысухи имеет место доминирование, выраженное в разной степени, одних особей над другими как в гнездовой период, так и вне сезона размножения. Самец доминирует над самкой в паре в сезон размножения, а в выводке – взрослые птицы над птенцами. Однако мы наблюдали редкие случаи доминирования самки, что объясняется, видимо, индивидуальными особенностями партнеров и условиями конфликтной ситуации. Среди птиц-соседей в территориальных конфликтах преимущественно всегда пользуется хозяин территории, он обычно и побеждает в драках. В конфликтах соседних пар птицы одного пола конфликтуют только между собой. В случае, когда оба партнера высту-

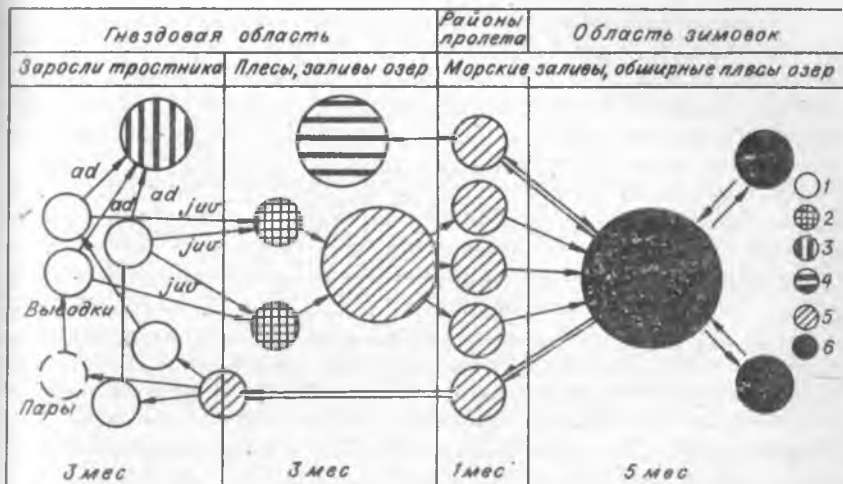


Рис. 34. Пространственно-этологическая структура популяции лысухи на юге Западной Сибири.

1 - семейные группы; скопления: 2 - локальные сеголетков, 3 - линных взрослых птиц, 4 - линных одногодных птиц, 5 - транзитные, 6 - зимовочные.

пают против одного противника, они всегда побеждают. Интересно, что преследуя чужих птенцов из соседних выводков, взрослые лысухи иногда заходят и нападают на них за пределами своего выводкового участка /Дубовик, Кошелев, 1974; Кошелев, 19766; Kownowski, 1957/.

Существующая в период размножения система доминирования - подчинения у лысух очень подвижна, она изменяется в различных ситуациях, например, при отсутствии одного из партнеров, вселении новых особей, изменении внешних условий (характера растительности, погоды и пр.). Образование и поддержание определенных границ гнездовых и выводковых участков парами и выводками лысух определяют довольно равномерное распределение их на водоеме, а развитая система звуковой и зрительной сигнализации предотвращает и уменьшает число конфликтов.

Адаптивный характер этологической структуры популяции вида подтверждается закономерным ее изменением в зависимости от времени года и возраста птиц (рис. 34), состояния мест обитания, плотности населения, обеспеченности пищей и т.д. При распадении выводков и образовании скоплений различного типа происходит переход от оседлого семейного образа жизни к кочевому стайному и изменение в связи с этим характера внутри- и межвидовых отношений. Птицы в скоплениях предъявляют совершенно иные требования к местам обитания, занимают иные станции, за счет чего между ними поддерживается обособленность и изолированность.

Размножающаяся часть популяции в гнездовой и послегнездовой периоды (апрель - июль) занимает лучшие места обитания с хорошими защитными и кормовыми условиями. Скопления линных одногодных птиц ведут кочевой образ жизни, задерживаясь в одном месте лишь в период линьки на 1-2 мес, обычно они придерживаются кромки зарослей около открытой воды, реже встречаются на обширных плесах. Скопления сеголетков ведут в гнездовой области также кочевую жизнь в радиусе до 300 км от родных водоемов. Задерживаются на некоторое время лишь в кормных безопасных местах, поэтому для них характерны весьма значительные изменения численности. Придерживаются открытых пространств воды, а недостаток мест для укрытия от пернатых врагов компенсируется групповым образом жизни. Вместе с тем, одиночные сеголетки и мелкие их группы продолжают оставаться в зарослях и по кромке зарослей.

Благодаря заселению различных биотопов птицами разных возрастных групп популяции лысухи пространственно упорядочены в течение года на всей территории, включая пролетные пути и места зимовок (см. рис. 34; табл. 37).

В массовых скоплениях, по нашим наблюдениям, видимо отсутствуют четкая иерархия и постоянное доминирование. Возможно, это связано с высокой подвижностью особей, обменом их между соседними скоплениями. Наблюдается временное доминирование одних особей над другими, что определяется условиями ситуации и положением птицы в данное время. Преимущество в конфликтах имеют особи, защищающие свои временные, порой сиюминутные индивидуальные микроучастки (во время кормежки, отдыха на корягах, кочках и т.п.), а также взрослые птицы - над сеголетками, более крупные особи - над мелкими. Конфликты разрешаются соответствующими криками и поведением (см. гл. 4), несущими иной характер, чем в период размножения.

Сезонное размещение

Для западно-сибирских лысух оно выяснено в общих чертах. Кольцевание проведено лишь в отдельных пунктах и небольшом объеме на местах гнездования и зимовок /Винокуров, 1961; Юрлов, Барабаш, 1966; Mac Clure, 1974 /. За последние годы число возвратов заметно возросло, полученные данные позволяют представить более подробную картину сезонного размещения лысух.

Сеголетки начинают кочевать в августе в разные стороны. Так, окольцованные нами в мае 1973-1979 гг. на оз. Мал. Чаны пуховики встречены в конце августа - начале сентября на севере оз. Чаны, на озерах Тандово, Убинское и других в 100-300 км от гнездовых водоемов. Они скапливаются в наиболее кормных местах (плесы и заливы озер), где держатся в составе транзитных скоплений вплоть до отлета на зимовки. В миграционном направлении в августе сеголетки не передвигаются, взрослые птицы в этом месяце держатся еще на гнездовых водоемах (рис. 35).

Пространственно-экологическая структура популяции лысухи на юге Западной Сибири

Специальная группировка	Весенние миграции			Гнездовой период				Послегнездовой период				Осенние миграции			
	Лысух, залеты	Редкие взрослые	Густые взрослые	Лысух, залеты	Редкие взрослые	Кромка взрослых	Густые взрослые	Лысух, залеты	Редкие взрослые	Кромка взрослых	Густые взрослые	Лысух, залеты	Редкие взрослые	Кромка взрослых	Густые взрослые
Одиночные птицы	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Семейные группы (пары, выводки)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Пролетные стаи и скопления пролетных взрослых птиц	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Локальные скопления сеголетков	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Транзитные скопления сеголетков	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Скопления линных взрослых огнезвизшихся птиц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Скопления линных одногодовалых неразмножающихся птиц	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

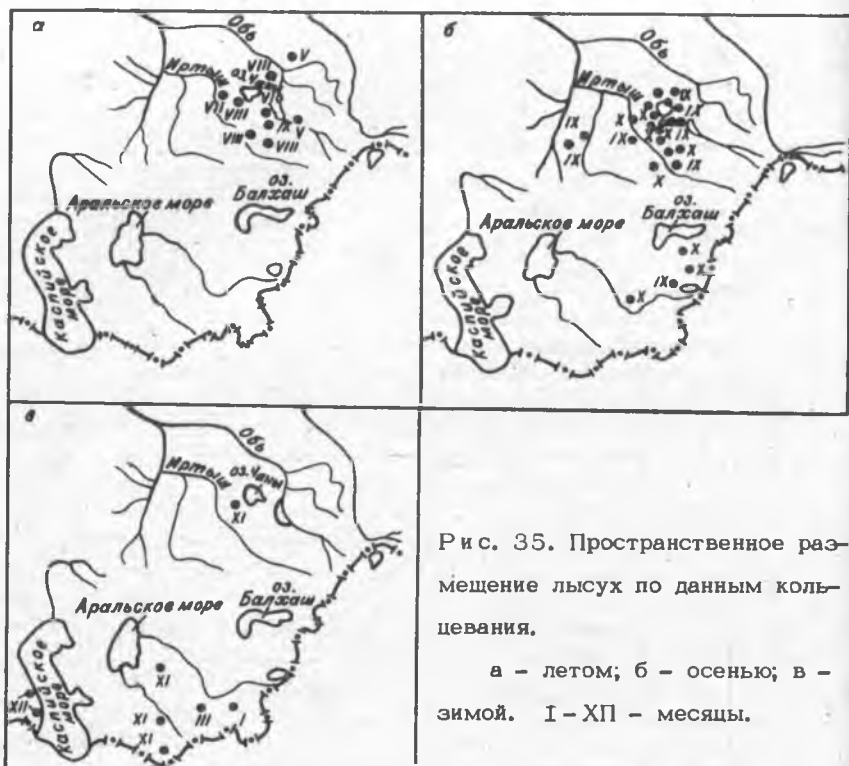


Рис. 35. Пространственное размещение лысух по данным кольцевания.

а - летом; б - осенью; в - зимой. I - XII - месяцы.

К местам зимовок сеголетки начинают отлетать раньше взрослых. Уже с середины сентября они встречаются на юге Казахстана (оз. Балхаш) и в Узбекистане (см. табл. 15). Их миграция растягивается до середины октября. Отлет взрослых птиц проходит в сжатые сроки в середине сентября, лишь единичные особи по неизвестным причинам задерживаются в теплую осень до 10 ноября. Возможно, это связано с запоздалым размножением в случае утраты первых кладок (см. рис. 35).

Распределение лысух на зимовках довольно пестрое, а площадь его охватывает огромную территорию, о чем свидетельствуют встречи сеголетков, помеченных нами на оз. Чаны, и в предыдущие годы (см. рис. 35, в). Поскольку в последние годы с Каспия не поступают сведения о возвратах колец западно-сибирских лысух, а участились случаи возврата их с внутренних водоемов Средней Азии, мы предполагаем смещение области зимовок на восток и юг /Кошелев, 1978а/ и связываем это с ухудшением условий на Каспии (обмеление, ухудшение кормовой базы) и возникновением новых искусственных водоемов в Средней Азии. Картину зимнего размещения лысух осложняет то, что они относятся к двум географическим популяциям, области зимовок которых частично перекрываются /Блум, Лидбарский, 1982/. Происхождение лысух, проводящих зиму

в Индии, не ясно, так как весной они разлетаются по огромной территории Западной Сибири.

В летнее время (май - август) в гнездовой области находятся лысухи всех возрастных групп. Предпринимаемые ими перемещения незначительны: у выводков - десятки и сотни метров в пределах водоема и соседних водоемов, у негнездящихся птиц - десятки километров. Судя по отсутствию в районе оз. Мал. Чаны годовалых птиц в отдельные годы, их связи с территорией подвижны и определяются гидрологическим режимом озер. Мы допускаем, что часть годовалых птиц может проводить лето на пролетных путях.

Более детальный анализ сезонного размещения лысухи по месяцам с учетом возрастных и половых особенностей пока не представляется возможным из-за недостатка фактических данных по кольцеванию птиц.

Итак, пространственно-этологическая структура популяции западно-сибирских лысух динамична. Упорядоченная система гнездовых и выводковых участков в сезон размножения, поддерживаемая звуковой маркировкой и агрессивным поведением, ослабляет внутривидовое давление и конкуренцию, способствует освоению всей гнездопригодной территории, регулируя тем самым численность и плотность гнездования. Выработывается определенный стереотип поведения, направленный на выживание особей. Образование массовых скоплений вне периода размножения также способствует наилучшему размещению птиц разных возрастов в соответствии с их потребностями, повышает жизнеспособность вида, эффективность кормодобывания и защиты от врагов /Шилов, 1973; Кошелев, 1977а, 1978б; Михеев, 1978; и др./. Оно является важным условием формирования прелетных и мигрирующих стай. Сезонные миграции западно-сибирских лысух, сопровождающиеся сменой пространственно-этологической структуры популяции, также способствуют выживанию особей в неблагоприятные периоды и расселению вида за счет временного использования обширной территории за пределами оптимума экологических факторов.

Постоянство популяций

Степень постоянства популяций перелетных птиц, имеющих большие возможности для перемещения в пространстве, у большинства видов слабо изучена. Так, в отношении утиных, группы достаточно изученной, существует две совершенно противоположных точки зрения: утки в Палеарктике популяций не образуют /Чельцов-Бебутов, Кошкина, 1969/, и наоборот, популяции уток формируются, причем довольно стабильные, рангом от географических до местных, или элементарных /Исаков, 1947, 1969б; Михельсон и др., 1968, 1969; Шеварева, 1969; и др./. Если существование крупных географических популяций уток сейчас бесспорно, то вопрос о наличии местных популяций остается открытым. Существование их для некоторых видов птиц доказано кольцеванием. Установлено, что взрослые птицы,

Таблица 38

Сравнительная характеристика яиц лысухи на некоторых водоемах Барабинской лесостепи, 1970-1977 гг.

Озеро, год обследования	Число яиц	Размеры яиц, мм		Масса, г
		длина	ширина	
Участок 1 (окр. с. Рождественка)				
Филимоново, 1970	171	53,79±0,19	36,51±0,10	38,15±0,27
Озейкино, 1970	163	53,48±0,19	36,16±0,12	37,78±0,28
Ремох, 1970	130	52,70±0,22	36,13±0,11	36,21±0,25
Объединенная выборка за 1970г.	464	53,38±0,12	36,28±0,07	37,48±0,16
Филимоново, 1971	89	52,70±0,25	36,06±0,30	35,00±0,30
Озейкино, 1971	127	53,98±0,20	36,58±0,11	37,41±0,30
Ремох, 1971	177	53,02±0,16	36,52±0,08	36,19±0,25
Объединенная выборка за 1971 г.	393	53,26±0,12	36,44±0,06	36,48±0,18
Объединенная выборка за 1970-1971 гг.	857	53,32±0,08	36,35±0,04	37,09±0,12
Объединенная выборка по каждому озеру за 1970-1971 гг.				
Филимоново	260	53,42±0,16	36,37±0,08	37,35±0,23

Озейкино	290	53,70±0,14	36,35±0,08	37,62±0,21
Ремок	307	52,89±0,13	36,35±0,06	36,20±0,18
Участок 2 (окр. с. Широкая Курья)				
Белуха, 1973	445	53,16±0,11	36,06±0,05	36,50±0,17
Устье р. Чулым, 1976	120	52,28±0,23	35,77±0,10	35,05±0,83
Майское, 1977	24	50,72±0,31*	35,92±0,23	34,68±0,45
Объединенная выборка	689	53,16±0,11	36,06±0,05	35,90±0,17

Достоверность различий по критерию Стьюдента по выборкам

Участок 1

Филимоново, 1970-1971 гг.	260	3,47	2,86	7,87
Озейкино, 1970-1971 гг.	290	1,84	3,69	0,88
Ремок, 1970-1971 гг.	307	1,18	2,89	0,05
Суммарная выборка по трем озерам	857	0,70	1,73	4,15

Участок 2

Оз. Белуха - устье р. Чулым	565	3,45	2,59	1,71
Оз. Белуха - оз. Майское*	469	7,41	0,59	3,78
Устье р. Чулым - оз. Майское*	144	4,04	0,60	0,39
Суммарная выборка по участку 1- суммарная выборка по участку 2	1546	1,26	4,25	2,79

* В расчет попали поздние кладки.

ежегодно возвращающиеся на места гнездования, составляют ядро популяции, расселение же идет за счет молодых /Исаков, 1947; Поливанов, 1967; Михельсон и др., 1968, 1969; Мальчевский, 1974; и др./.

Что же касается лысух, то имеется немало фактов, подтверждающих, с одной стороны, привязанность взрослых лысух к местам гнездования, с другой - широкий разлет молодых на десятки и даже сотни километров /Kornowski, 1957; Блум, 1973; и др./.

Это касается популяций, обитающих в условиях относительно постоянного уровня воды в водоемах, например, на приморских озерах в Латвии. Иная картина на юге Западной Сибири в условиях циклического изменения увлажненности и резкого колебания уровня воды (см. гл. 8), приводящих к полному пересыханию малых озер. При этом условия обитания становятся непригодными. Птицы переселяются для гнездования на сохранившиеся крупные озера. Однако они возвращаются на родной водоем после его очередного наполнения. Окончательную картину может дать только массовое кольцевание лысух с последующим многократным отловом.

Мы попытались оценить постоянство популяции западно-сибирских лысух по данным размеров и веса яиц. Правомерность использования этих признаков для характеристики популяций отдельных видов показана раньше /Онно, Лиллелехт, 1972; Костин, 1977/. Но для лысух, обитающих в Латвии на двух соседних озерах (Энгурес и Бабитес), не выявлено достоверных различий по этим показателям, чтобы отнести их к разным элементарным популяциям /Блум, 1963, 1973/.

Анализ собранного материала по кладкам лысух (табл. 38) показал отсутствие достоверности различий в размерах и весе яиц для птиц, гнездящихся на соседних озерах, расположенных в 1-5 км на одном участке, а также на озерах в 100 км друг от друга на разных участках лесостепи. Это свидетельствует о том, что в условиях лесостепи и степи Западной Сибири стойкие изолированные и постоянные по составу элементарные популяции лысухи отсутствуют, что косвенно подтверждается данными кольцевания: широким разлетом на места зимовок из одного места гнездования и на места гнездовий птиц, зимующих в одном пункте (см. рис. 8).

Таким образом, постоянное перемешивание птиц на гнездовании и зимовках приводит к однотипности состава и структуры популяции на обширных пространствах юга Западной Сибири. Этому способствует также быстрое обновление возрастного и полового состава популяции за счет высокой смертности. В первый год жизни в некоторых популяциях она достигает 80-90%, а средняя ежегодная смертность в последующие годы - 60-65% /Бикбулатов, 1972; Блум, 1973; Voer e.a., 1974; Mac Clure, 1974/. Видимо, это свойственно и западно-сибирским птицам. Аналогичные данные известны и для *F. americana* /Ryder, 1962; Fredrickson, 1969/. Слабая привязанность западно-сибирских лысух к гнездовым местам, массовое негнездование одногодных птиц в некоторые годы и их гнездование в другие, широкий размах кочевков и миграций, - адаптация популяции к изменяющимся условиям среды.

ЧИСЛЕННОСТЬ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА

Численность и факторы, ее определяющие

Сравнительно недавно, 10–30 лет назад, южные районы (степь и лесостепь) Западной Сибири характеризовались высокопродуктивными водоемами, производящими значительное число водоплавающих птиц, в том числе лысух. В настоящее время эти районы теряют свою былую славу: из категории производящих (по терминологии Ю.А. Исакова /19696/) они переходят в категорию потребляющих, т.е. таких, где изъятие добычи равняется приросту и даже превышает его. Основные причины резкого снижения численности гнездящихся и пролетных водоплавающих птиц заключаются в ухудшении условий гнездования и сокращении площади мест обитания за счет циклического усыхания и осушения водоемов человеком, а также в усилении прессы охоты и в результате постоянного пребывания людей на водоемах /Исаков, 19696; Кошелев, 1971; Иванов, 1972, 1973, 1976/. Относительно лысухи имеются данные, свидетельствующие о заметном снижении численности с 60-х годов /Абашкин, Бергер, 1965/. Эта тенденция прослеживается и сейчас (рис. 36). Тем не менее, запасы лысухи на юге Западной Сибири остаются большими как в целом, так и на отдельных водоемах (см. табл. 40–42). Это связано с благоприятными климатическими условиями летнего периода, высокой кормностью степных водоемов /Формозов, 1934, 1937/ и, главное, с многочисленностью озер (табл. 39).

По анкетным данным Новосибирского областного охотничьего общества, нами проведена оценка запасов на территории области. Так, в 1971 г. было добыто 20 тыс. лысух, что составило 7,6% от общего числа добытых водоплавающих птиц. Исходя из этих, явно заниженных данных, в области гнездилась ориентировочно 80–100 тыс. пар лысух, а осенью – свыше 400–500 тыс. особей (принимая, что осенью добывается около 10% запасов). Аналогичные цифры получены В.А. Кузякиным /1977/ на основании результатов авиаучетов, проведенных в Новосибирской области.

Не менее многочисленна лысуха в Омской, Курганской, на юге Тюменской области и в степных районах Алтайского края, однако конкретных сведений по этим областям нет, оценка запасов проведена приблизительно и основана на анализе результатов авиаучетов, анкетных и опросных данных о численности и объеме добычи /Гаврин, Герасимова, 1975, 1976/. Всего на территории Западной Сибири осенью обитает около 3,3 – 4,3 млн. лысух (см. табл. 39). В.Г. Кривенко /1978/ оценивает ресурсы водоплавающих в среднем регионе в 28 млн. особей, а лысухи – приблизительно в 4 млн. Однако эта оценка включает данные по северному Казахстану, конкретных сведений для которого в литературе нет, кроме упоминаний о многочисленности и обилии там лысухи /Долгушин, 1960; Сурвилло, 1969; Дробовцев, 1974/.

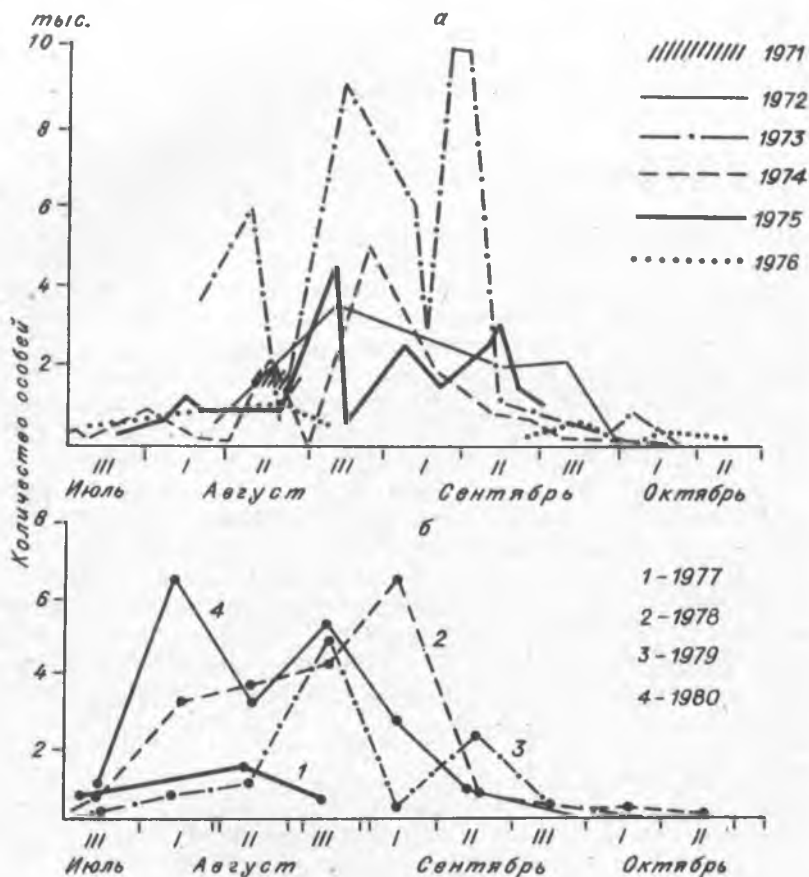


Рис. 36. Летне-осенняя динамика численности лысух-сеголетков (залив Пинегинский, оз. Мал. Чаны).
а - 1971-1976 гг.; б - 1977-1980 гг.

Максимальная плотность лысухи в Барабинской лесостепи, по данным авиаучетов, установлена для южной подзоны. Сходные данные получены Л.И. Сорокиной /1969/ путем наземных учетов. Практически отсутствует лысуха в заболоченных лесах Новосибирской, Томской и Тюменской областей (табл. 40) /Юрлов и др., 1978/.

Более точные данные получены нами для контрольных водоемов и отдельных охотничьих хозяйств Новосибирской области (табл. 41-42). Так, на озерах Чановской системы в 1973 г. на площади 20 тыс. га водных угодий гнездились около 2 тыс. пар лысух, линяло 4-4,5 тыс. взрослых птиц. Осенью здесь насчитывалось до 19 тыс. сеголетков, из которых добыли около 400 экз. /Кошелев, 1975а,б, 1977б/. В 1975-1979 гг. здесь же в июне - августе

Таблица 39

Водные угодия юга Западной Сибири и осенняя численность лысухи*

Край, область	Площадь территории, тыс. км ²	Количество озер	Площадь озер, тыс. га	Осенняя численность лысух, тыс. особей
Алтайский (степная часть)	66,7	1500	300	700-800
Кемеровская	95,5	Не опр.	Не опр.	1-2
Курганская	71,0	2000	376	1000-1200
Новосибирская	178,2	3000	673	400-500
Омская	139,5	1600	293	1000-1500
Томская (южная часть)	316,9	Не опр.	Не опр.	1-2
Тюменская (южная часть)	235,0	Не опр.	Не опр.	200-300

* Данные о количестве и площади озер приводятся по Г.К. Корсакову /1965б/ и Ю.А. Исакову /1969а, б/.

держалось около 1,5 тыс. линных одногодальных птиц. Южнее, в окр. с. Рождественка, на малых по площади озерах (80-120 га каждое) в 1969-1975 гг. гнездились приблизительно 800 пар лысух (по 30-100 пар на озере), а осенью учтено было более чем по 8 тыс. особей.

Численность водоплавающих птиц, включая лысуху, определяется на юге Западной Сибири прежде всего состоянием гнездовых водоемов. Для озер степной и лесостепной зон характерны многолетние колебания уровня воды, они закономерны, цикличны и их можно предсказать /Шнитников, 1950, 1969/. Среди многолетних циклов увлажненности выделяются короткие 11-летние, совпадающие с периодичностью солнечной активности, и более длительные - 25-45 лет и более /Шнитников, 1969, 1976/. В засушливые годы небольшие озера и займища полностью пересыхают, крупные водоемы сильно мелеют и сокращаются, их уровень падает на 1,5-2 м. В период усыхания резко уменьшаются не только глубина и площадь озер, но изменяются конфигурация берегов, степень минерализации воды, газовый режим, глубина промерзания и, как следствие, видовой состав и численность водных растений и животных /Формозов, 1934, 1937; Михеев, 1939; Чельцов-Бebutov, 1954; Корсаков, 1969б/. Наши исследования проводились в период регрессивной фазы обводненности степной и лесостепной зон, начавшейся в 1951 г. В это время не существовали многие мелкие и небольшие по площади водоемы.

Таблица 40

Размещение и численность лысухи в Западной Сибири в гнездовой период по результатам авиаучетов 1977 г.

Маршрут, дата	Протя- женность маршру- та, км	Охвачен- ная пло- щадь, км ²	Учтено, особей	Плотность, особей / 100 км ²
<u>Маршрут 1:</u> Новосибирск - Камень-на-Оби - оз. Ку- лундинское - Карасук - оз. Чаны - оз. Убинское - долина р. Каргат - Но- восибирск, 4 мая	1320	396,0	47	11,9
<u>Маршрут 2:</u> Новосибирск - долина р. Чулым - оз.Ала- буга - Новосибирск, 5 мая	1304	391,2	279	71,3
<u>Маршрут 3:</u> Новосибирск - долина Оби - с. Пара- бель - Колпашево - устье р. Томь - оз. Мезелин- ское - Новосибирск, 11 мая	1264	379,2	2	0,5
Суммарно по регионам:				
Кулундинская степь	428	128,4	4	3,1
Барабинская лесостепь южная подзона	1692	507,6	301	59,3
северная подзона	494	148,2	21	14,2
Подтаежные леса, пойма Оби	1264	379,2	2	0,5

Так, в окрестностях с. Рождественка полностью высохли 10 озер и займиш. Их наполнение весной тальми водами было кратковременным.

Гидрологический режим существенно влияет на территориальное размещение водоплавающих птиц, их видовой состав, численность, временное и пространственное перераспределение, проходящее зачастую в очень короткий промежуток времени. С пересоших малых озер птицы перемещаются на сохранившиеся водоемы или вообще не гнездятся, т.е. исчезновение озер приводит к массовому отказу многих особей от гнездования. На обмелевших озерах прекращают гнездиться лебеди, серые гуси, утки - хохлатая чернеть и савка, сокра-

Численность лысухи на некоторых озерах Барабинской лесостепи

Озеро, год	Тип водоема, площадь, га	Зарастание, га	Гнездились, пар на 100 га водоема	Осенняя численность особей
Участок 1 (окр. с. Рождественка)				
Озейино, 1970*	С внутриозерной тростниковой и рогозовой сплавиной, 100 га	60	50,0	500-550
1971	То же, 150 га	60	30,0	350
Ремок, 1970*		70	52,0	300
1971			25,0	220-250
Филмоново, 1970	Бордюрное, тростниково-рогозово-вейниковое, 80 га	70	43,8	400
1971			40,0	350
1980			56,3	550
Плоское, 1970	Бордюрное, осоково-кочковатое, 150 га	40	26,7	500
Участок 2 (окр. с. Широкая Курья)				
Белуха, 1973	Барьерно-куртинно-займишное, тростниковое, 400 га	40	75,0	1000
Фадиха, 1975	Барьерно-займишное, тростниковое, 600 га	60	20,0	8000
1979			80,0	4000
1980			66,6	2000
Майское утро, 1977	С внутриозерной тростниковой сплавиной, 200 га	60	40,0	800
1979			50,0	1000
1980			40,0	700
Гольянское, 1979	С рогозово-сабельниковой сплавиной, осоково-кочковатое, 100 га	80	40,0	250-300

* Проводилось зимнее выкашивание тростника.

Таблица 42

Численность лысухи в некоторых охотничьих хозяйствах Новосибирской области в 1977 г. (анкетный опрос)

Название охотничьего хозяйства (район)	Территория охотничьего хозяйства, га		Осенняя численность лысух, особей	Добыто, экз.
	общая	занятая водоемами		
Венгеровское (Венгеровский р-н)	1729600	Данных нет	3000	300
Чановское экспериментальное (Здвинский р-н)	30000	20000	18000	500
"Спартак", на оз. Мензелинское (Кольванский р-н)	Данных нет	19000	500	50
Кукаринское (Карасукский р-н)	30000	23000	10000	1500
Кирзинский заказник (Барабинский р-н)	16600	10000	10000	0
Мангазерский заказник (Куйбышевский р-н)	10200	Данных нет	3000	0
Казатовский заказник (Куйбышевский р-н)	10500	- " -	2000	0

шается численность других видов. Часть птиц гнездится в нетипичных местах, что приводит к повышенной гибели кладок и птенцов /Иванов, 1976/, вследствие чего резко уменьшается число летящих и пролетных птиц, вплоть до полного их отсутствия в отдельных местах. Так, в 1966 г. на пересошем оз. Озейкино лысух и уток не встречали. В 1967 г. озеро обводнилось, на нем гнездились 20 пар лысух, в 1968 г. их было 35 пар, а в 1969-1971 гг., когда уровень воды был высок, учтено 40-45 пар /Кошелев, 1971; Дубовик, Кошелев, 1972/. В 1975-1976 гг. на заливах оз. Мал. Чаны наблюдали скопления одногодových негнездящихся лысух, не приступивших к гнездованию в связи с падением уровня воды в окрестных озерах.

При обводнении небольшие водоемы заселяются лысухами этой же весной. Предполагается, что заселение идет именно за счет одногодových птиц, не участвующих в размножении в неблагоприятные годы /Бикбулатов, 1972; Кошелев, 1976а/. К сожалению, эти вопросы детально не изучены с помощью массового кольцевания птиц, хотя они неоднократно затрагивались в литературе /Формозов,

1937; Шапошников, 1947; Чельцов-Бebutov, 1954; Дубовик, Кошелев, 1972; Азаров, 1972; Дробовцев, 1974; Елжин и др., 1974; и др./ Отмечается, что многолетнее усыхание водоемов усугубляется все возрастающим действием антропогенных факторов, усилением пресса охоты и фактора беспокойства /Гаврин и др., 1974/.

На водоплавающих птиц сильное воздействие оказывают не только многолетние, но и сезонные колебания уровня воды. Наиболее резко они проявляются на небольших по площади водоемах. Весной такие водоемы заполняются тальми водами, к середине лета сильно усыхают, а к осени при отсутствии проливных летне-осенних дождей полностью пересыхают. Уровень воды снижается на 0,8-1,2 м, площадь сокращается в 1,5-3 раза, береговая линия отступает на 100-300 м по сравнению с таковой в весенний период. Поскольку основная масса лысух гнездится в прибрежной мелководной зоне, то усыхание вызывает переселение выводков в центральную часть озера, где они занимают новые участки /Кошелев, 1976а, 1982/. Это свойственно также уткам, поганкам и чайкам. В центре озера создается повышенная плотность выводков, что приводит к обострению внутри- и межвидовых отношений, гибели птенцов. Полное пересыхание гнездового водоема вынуждает выводки водоплавающих птиц перемещаться на соседние сохранившиеся озера, на расстояние до 2-10 км. Во время переходов происходит повышенная гибель птенцов /Треков, 1965а; Иванов, 1976/. Ещё более губительно обсыхание озер в сухие годы, наступающее уже в мае - июне, когда птицы насиживают кладки, поскольку гнезда становятся доступными наземным хищникам. Как правило, лысуха, камышница и поганки оставляют такие гнезда заблаговременно.

Изменение уровня воды в степных реках и прилегающих к ним озерах носит иной характер. Резкое повышение его в озерах и займищах происходит за счет разлива рек и приходится на середину мая - июня, когда большинство птиц имеет кладки. Гнезда уток, поганок и лысух в этом случае затопляются и размываются. Лишь часть лысух успевает надстроить поверх старого гнезда новое и откладывает яйца повторно, остальные птицы бросают гнезда. Только некоторое количество гнезд лысухи и поганок всплывает и не гибнет.

В тростниковых займищах, прилегающих к рекам, при весеннем обводнении гнездятся в массе утки, поганки, лысухи, чайки и кулики, образуются скопления линяющих уток. При летнем усыхании их выводки спускаются вниз по руслу рек, скапливаются на сохранившихся озерах и протоках.

В пойме Оби весенний паводок очень высок и существенно влияет на видовой состав, численность и распределение как гнездящихся, так и пролетных птиц. В годы высокого длительного паводка пойма долгое время находится под водой и значительное число птиц вообще не гнездится, либо гнездится в отдаленных местах или поздно - после спада воды, что отрицательно сказывается на размножении. Сходные результаты получены для поймы Оки /Карташев, Теплов, 1958/. Создание Обского водохранилища и регулирование стока реки привело к отсутствию паводков ниже плотины. Послед-

ние 12-15 лет пойма не заливается, что привело к усыханию и полному исчезновению многих пойменных водоемов. Лысуха здесь стала малочисленной.

Наиболее губительны для водоплавающих птиц в период гнездования резкие подъем и спады уровня воды. Так, исследования, проведенные К. Вольфом /Wolf, 1955/ в США на водоемах трех типов, показали, что на водохранилище и ирригационном водоеме по сравнению с природным озером сезонные колебания сказываются особенно резко и ведут к обеднению видового состава и общей численности водоплавающих птиц, гибели их гнезд. У американской лысухи успешность вылупления птенцов составила соответственно 74, 72 и 95%.

Наконец, для крупных водоемов с большим зеркалом воды характерны кратковременные резкие изменения уровня за счет нагонных и сгонных ветров большой силы. На заливах оз. Мал. Чаны (Глухая отнога, Пинегинский, Селезневка, Бажениха) сильные ветры западного и юго-западного направлений приводят к подъему уровня воды на 0,4 - 1 м за счет нагона из озера по протокам Глубокая и Селезневка. При смене направления ветра изменение уровня воды составляет 1-1,2 м. В гнездовой период это приводит к затоплению и размыву гнезд лысух, поганок и уток, расположенных вдоль кромки зарослей. Большая глубина и сильная волна затрудняют птицам кормежку, отдых и чистку оперения, поэтому при подъеме воды они перемещаются на более мелководные участки залива или уходят под защиту тростниковых зарослей. Снижение уровня воды, образование мелководий и отмелей привлекают птиц. Иногда мелководья образуются при нагонных ветрах на наветренных низких берегах (например, южный и восточный берега оз. Мал. Чаны затопляются на 300-400 м). Здесь кормятся и отдыхают тысячи гусей, уток, лысух, чаек и куликов.

Водный режим оказывает и косвенное влияние на водоплавающих птиц, изменяя защитные и кормовые условия водоемов /Шапошников, 1947; Чельцов-Бебутов, 1954; Корсаков, 1969б; Дробовцев, 1974; и др./.

На огромных пространствах Западной Сибири циклы обводнения и усыхания в разных природных зонах и районах не совпадают. Это смягчает общее изменение численности водоплавающих птиц на больших территориях, приводит к их массовым переселениям и периодическому негнездованию /Азаров, 1972; Дубовик, Кошелев, 1972; Гаврин и др., 1974; Дебело, 1974а, б/. Шилохвость, например, в степной и лесостепной зонах гнездится лишь в небольшом числе, а в многоводные годы с затяжной весной - в массе /Гаврин, 1964; Дебело, 1974б; Иванов, Михантьев, 1976/. Несовпадением циклов гидрологического режима в разных зонах Западной Сибири, видимо, объясняется массовая линька одногодových лысух и северных видов уток (гоголь, свиязь, турпан) на водоемах Барабинской лесостепи и Северного Казахстана в одни годы и их полное отсутствие в другие /Гаврин и др., 1974; Дробовцев, 1974; и др./.

Фазы изменения гидрологического режима не совпадают также

на водоемах разных типов и площади, даже расположенных по соседству, в 0,5-5 км друг от друга. Так, вблизи с. Широкая Курья лишённые зарослей горькие озера Малое и Большое полностью пересыхают к середине июня. Соседнее с ними пресное оз. Хорбшенское с прибрежными зарослями тростника лишь усыхает, уровень его снижается на 20-40 см. Изменения уровня воды идут асинхронно на водоемах крупных и малых, глубоких и мелких, с разным типом питания (атмосферным, за счет паводковых вод и т.д.).

Таким образом, гидрологический режим водоемов Западной Сибири существенно влияет на водоплавающих птиц как прямо (многолетние, сезонные и кратковременные изменения уровня воды), так и косвенно, изменяя условия обитания. Образ жизни, поведение лысухи адаптированы к колебаниям гидрологического режима. Птицы проявляют с одной стороны, гнездовой консерватизм, с другой - территориальную подвижность. Им свойственна высокая степень экологической пластичности в выборе мест обитания, гнездования, расположении и устройстве гнезд, размещении выводков и скоплений, в выборе мест кормежки, отдыха и ночевки применительно к конкретным условиям.

Роль и значение других экологических факторов для лысухи выяснены в общих чертах. Температура воздуха играет важную роль весной, определяя сроки прилета и начала гнездования, осенью низкие температуры ускоряют отлет лысух. Снежный покров в годы с поздней весной отрицательно сказывается на гнездовании. Так, в 1979 г. обилие снега и льда в зарослях тростника в конце апреля привело к гнездованию лысух на открытой воде, что вызвало их повышенную гибель от волнобоя и хищников.

Использование запасов

В настоящее время промысловая охота на водоплавающих птиц в Западной Сибири не ведется, однако добыча их велика. Большинство охотников-любителей, проживающих в регионе, предпочитают охоту на водоплавающих птиц, которых они ежегодно добывают по 6-7 млн. экз. Из них лысуха по добыче уступает лишь крякве, шилохвости и чиркам /Гаврин, Герасимова, 1975, 1976/. Также в значительном количестве она добывается во время пролета и на зимовках. Ориентировочно вне гнездовой области добывается около 1 млн. западно-сибирских лысух /Ажимуратов, 1970б; Русанов, 1976; и др./.

Определение количества добываемых водоплавающих птиц для всей территории РСФСР, включая Западную Сибирь, впервые осуществлено с применением анкет в 1973-1974 гг. сотрудниками ШНИЛ Главохоты РСФСР. Из 346,7 тыс. охотников, проживающих в регионе, опрошено в 1973 г. 18,2 тыс., в 1974 - 19,6 тыс. ими добыто соответственно, 5 млн. 670 тыс. и 6 млн. 669,5 тыс. водоплавающих птиц, из них лысух - 354,7 тыс. и 485,4 тыс., или 9,2% от общего числа птиц /Гаврин, Герасимова, 1975, 1976/.

Таблица 43

Доля лысухи и большой поганки в осенней добыче охотников на территории Чановского экспериментального охотничьего хозяйства СО АН СССР

Год	Добыто водоплавающих птиц, экз.	Лысуха		Большая поганка	
		экз.	%	экз.	%
1976	224	41	18,3	0	0
1977	149*	73	49,0	0	0
1978	401	29	7,2	2	0,5
1979	545	151	27,7	12	2,2
1980	837	114	13,6	14	1,7
Всего...	2083	408	19,6	28	1,4

* С конца сентября.

Это составило на одного охотника в Омской области - 4, в Новосибирской - 2, в Алтайском крае - 2 экз.

На примере Новосибирской области хорошо прослеживаются общие тенденции охоты на лысуху. По данным областного охотничьего общества, собранных анкетным путем, в 1971 г. добыто 19 857 экз. лысух (7,6% всех водоплавающих птиц), в 1976 г. - 9696 экз. (19,1%), а в 1978 г. - 7428 экз. (17,1%). Эти цифры отражают заметное снижение общего числа добываемых водоплавающих птиц и возрастание доли второстепенных видов - лысухи и поганок (табл. 43), но не дают представления о действительном объеме добычи (занижены, ориентировочно, в 5-10 раз).

В 1978 г. в отдельных районах области доля лысухи составила 29-35% (табл. 44), в других (Болотинский, Тогучинский, Маслянинский) она не добывалась. Это связано с распределением вида на территории области (см. рис. 1).

В 40-60-х годах на лысуху не охотились, поскольку бытовало мнение о неспортивности такой охоты, непривлекательности вида как охотничьего трофея, о его плохих вкусовых качествах. Все это не соответствует действительности, однако эти взгляды сохранились в какой-то мере и поныне. Запасы лысухи в Западной Сибири большие, но осваиваются они слабо. В значительной мере ее добыча ограничивается особенностями экологии. Весенняя охота на водоплавающих на юге региона запрещена с 1970 г. В сезон же осенней охоты взрослые птицы находятся в густых труднодоступных зарослях, где линяют, а после выхода на открытую воду вскоре отлетают, т.е. фактически недоступны для охотников. Сеголетки держатся скоплениями на обширных песах и заливах вдали от зарослей

Таблица 44

Добыча водоплавающих птиц в различных районах Новосибирской области в 1978 г. (анкетные данные областного охотничьего общества)

Район	Добыто водоплавающих птиц, экз.	Из них лысух	
		экз.	%
Баганский	2059	457	22,2
Барабинский	3810	604	15,8
Бердский	107	37	34,6
Болотнинский	372	0	0
Венгеровский	2851	337	11,8
Доволенский	6994	730	10,4
Здвинский	3365	479	14,2
Искитимский	518	101	19,5
Карасукский	2900	960	33,1
Каргатский	2274	379	16,7
Кольванский	336	59	17,6
Кочковский	710	60	8,4
Краснозерский	2690	843	31,3
Куйбышевский	1690	151	8,9
Купинский	3450	326	9,4
Маслянинский	263	0	0
Тогучинский	659	0	0
Убинский	3173	666	20,9
Чановский	2856	818	28,6
Чистоозерный	1304	71	5,4
Чулымский	93	0	0
Черепановский	579	27	4,7
Новосибирский	2270	323	14,2
Всего по области...	45323	7428	17,1

также вне досягаемости охотников. Добываются те из них, которые держатся одиночно и кормятся у кромки зарослей. Как менее осторожные, более многочисленные и доступные, сеголетки составляют более 90% добытых лысух (табл. 45).

По нашим данным, основная масса лысух отстреливается в начале сезона осенней охоты (конец августа - начало сентября), когда птицы не пуганы и держатся на доступных охотникам малых водоемах, а также в конце сезона (конец сентября - октябрь), когда становится мало уток.

Способы ружейной охоты на лысуху традиционны. Так, в Барабе их отстреливают попутно при охоте на уток с чучелами, а также с подъезда на лодках с шестом. Одиночные птицы добываются при

Таблица 45

Дифференциация добытых лысух по полу и возрасту в период осенней охоты на территории Чановского экспериментального охотничьего хозяйства СО АН СССР

Год	Взрослые, экз.		Сеголетки, экз.			Всего, экз.	Соотношение взрослых сеголетки
	♂	♀	♂	♀	пол неопределен		
1973	6	3	19	25	12	65	1:6
1974	0	1	7	2	14	24	1:23
1975	2	2	30	39	17	90	1:22
1976	5	3	10	20	3	41	1:4
1977	0	1	14	30	28	73	1:72
1978	1	3	7	12	6	29	1:6
1979	11	17	48	75	0	151	1:4
За годы исследования ...	25	$\frac{30}{5,3}$	$\frac{135}{6,3}$	$\frac{203}{28,5}$	$\frac{80}{16,9}$	$\frac{473}{100,0}$	1:8

Примечание. В числителе - число, в знаменателе - %.

охоте на перелетных через гривы, разделяющие соседние водоемы. На малых озерах они нередко становятся жертвами запрещенного способа охоты "котлом", когда группа охотников окружает озеро и преследует птиц, поднимая их на крыло. Известны случаи браконьерства с применением моторных лодок в местах массовых скоплений сеголетков на плесах и заливах озер Мал. Чаны, Убинское, Сартлан.

В 30-е годы в Барабе численность лысухи была высока и промысел ее велся в больших масштабах. Птиц отлавливали волосяными петлями и в капканы, а в период линьки загоняли в сети. Широко практиковался также массовый сбор яиц водоплавающих птиц, в том числе лысухи. Нередко при этом применялось выжигание тростниковых зарослей для облегчения сбора яиц, что наносило огромный ущерб воспроизводству дичи /Долгушин, 1929; Жданович, 1929; Зверев, 1930; Формозов, 1934; и др./. В наши дни эти способы охоты запрещены. К сожалению, весенние палы имеют место, равно как и случаи массового сбора яиц пастухами и подростками.

На местах зимовок в 30-40-е годы также существовал промысел лысух с помощью сетей, устанавливаемых над водой /Дементьев, 1952/. В настоящее время применяется только ружейная охота с подъезда на лодках, из засидок. Очень широкие масштабы приобрело браконьерство с использованием моторных лодок, а в ночное время - сильных прожекторов, устраиваются облавные охоты "котлом"

/Скворцов, 1962; Михеев и др., 1972; наши наблюдения в 1972 г./ Объем добычи лысухи на зимовках велик. Только на Каспии он составляет 60% всех добываемых водоплавающих птиц, возникает опасность подрвать запасы лысухи /Русанов, 1976/. В добыче также преобладают сеголетки /Кошелев, 1981/, об этом косвенно свидетельствует и высокий процент возвратов меченых птиц (до 25-35%).

Таким образом, запасы лысухи в Среднеазиатско-западносибирском регионе используются интенсивно. С каждым годом возрастает доля ее в общей добыче, что в значительной степени определяет наблюдаемое снижение численности.

Охрана и воспроизводство

Неуклонное снижение численности лысухи, резкие ее изменения по годам, связанные с гидрологическим режимом озер и другими причинами, требуют неотложного проведения организационных и биотехнических мероприятий, направленных на охрану, расширенное воспроизводство и рациональное использование ее запасов. При их проведении необходимо исходить из таких биологических особенностей вида, как пластичность в выборе мест обитания и корма, высокие плотность гнездования в мозаичных стациях, плодовитость и большой успех размножения, способность образовывать массовые скопления в различные сезоны года.

Поскольку численность лысухи на гнездовании и в местах линьки в значительной степени определяется уровнем воды в водоемах, целесообразно последний регулировать в основных гнездовых озерах, поддерживая на оптимальных отметках, улучшать водоснабжение (задержание снега, строительство артезианских скважин, каналов и т.д.), уменьшать непроизводительные расходы воды на полив и пр. /Иванов, Михантьев, 1976; Фолитарек, 1976; Кошелев, 19786/. Положительное значение будет иметь повышение уровня оз. Чаны путем переброски части вод р. Оби /Шнитников, 1976/.

Стремление лысух гнездиться в кромке зарослей вблизи участков открытой воды и избегание ими сплошных густых зарослей, вызывает необходимость коренного улучшения гнездовых стаций путем повышения их мозаичности. С этой целью целесообразно устраивать прокосы шириной 10-15 м в сплошных зарослях тростника и рогоза, между которыми следует оставлять полосы зарослей шириной 10-20 м в зависимости от их густоты. Прокосы следует делать в зимнее время по льду, применяя тракторные сенокосилки, способом, которым ведут заготовку тростника для промышленных целей. На малых озерах оправдан и ручной способ выкашивания. Этим мероприятием значительно расширяется гнездопригодная площадь. Так, на оз. Озейкино в 1970 г., когда тростник был выкошен полосами, загнездились 50 пар лысухи. На следующий год заросли не скашивались и на гнездовье отмечено только 30 пар /Кошелев, 1976а/. На соседнем оз. Филимоново, где тростник не скашивали, числен-

ность лысухи в эти годы держалась на одном уровне (см. табл. 41). Прореживание сплошных зарослей рекомендуется и хорошо оправдало себя в других районах страны /Кривенко, 1964; Костоглад, 1968; Падутов, Голодушко, 1968; Маркузе, 1974; и др./.

На крупных рыбных озерах юга Западной Сибири лов рыбы проводится ставными сетями, которые обычно устанавливаются вблизи зарослей тростника, на проходах между плесами. В сети попадает большое количество водоплавающих птиц (уток, поганок, лысух). Так, по данным С.Г. Приклонского /1958/, на оз. Мал. Чаны только за 12 сут в 24 сети попало 67 птиц, из них 6 (9%) лысух, а всего за летний период таким образом погибло свыше 5 тыс. водоплавающих. По нашим данным, на этом же озере в 1973-1978 гг. несмотря на существующий запрет устанавливалось ежегодно до 400 сетей одновременно. В них погибали сотни лысух. Аналогичные данные приводятся для озер Казахстана /Бикбулатов, 1972/. Поэтому установка сетей вблизи зарослей в гнездовое время недопустима. Существенный урон поголовью водоплавающих птиц, особенно лысухи, наносит капканный промысел ондатры ранней осенью /Злобин, 1972; Злобин, Павлов, 1965/.

Запрет весенней охоты на водоплавающих птиц, действующий в Новосибирской, Омской, Курганской областях и Алтайском крае с 1970 г., благоприятно сказался на численности и успешности размножения лысухи. Поскольку у лысухи самец и самка внешне не различаются, при патрулировании границ гнездовых участков они добываются в равной степени. Но отстрел даже одного из партнеров (самца или самки) приводит к гибели гнезда, поскольку вид моногамен. Крайне отрицательно действует на результаты размножения и сопутствующий охоте фактор беспокойства (пребывание людей в гнездовых стациях, стрельба, частое вспугивание птиц с гнезд и т.п.), а сроки весенней охоты совпадают со временем откладки яиц и насиживания кладок (первая декада мая). Поэтому запрет весенней охоты на водоплавающих птиц биологически и экономически оправдан и его следует соблюдать на юге Западной Сибири и в дальнейшем. Сроки открытия осенней охоты (первая суббота сентября) вполне обоснованы и не нуждаются в изменениях.

В гнездовой период следует также исключать частое посещение водоемов человеком. Фактор беспокойства обуславливает значительную гибель кладок лысухи, которая в Барабе составляет 10-15%, а у уток - 40%. Очень губительны весенние палы на водоемах /Алексеев, 1930; Венгеров, 1974; Кошелев, 1976а, б/. Поэтому важно ограничить пребывание на озерах в мае - июне рыбаков и пастухов. В сезон охоты неумеренная стрельба приводит к полному распугиванию птиц с малых озер, распадению скоплений, перемещению их на недоступные плесы и отмели. Целесообразно на территории охотничьих хозяйств выделять в обязательном порядке зоны покоя, с включением в них мест массовых скоплений лысух и уток, охоту же проводить на периферии скоплений и на перелетах.

Важнейшим мероприятием следует считать установление диффе-

ренцированных норм и объема добычи лысухи в охотничьих хозяйствах, что возможно только на основе учетов их численности перед открытием охоты. Перспективны учеты в местах массовых скоплений днем с берега, а также авиаучеты. Нормы добычи лысухи следует ограничить 5 экз. в день и 15 экз. в целом за выезд. Пока такие нормы существуют только в Казахстане /Елкин, 1968/.

На зимовках западно-сибирские лысухи в большом количестве гибнут как от охоты, так и от истощения, обмерзания и во время ураганов в суровые зимы, в меньшей степени от нефтяного и мазутного загрязнения водоемов /Исаков, Воробьев, 1940; Пятков, 1967; Хакыев, 1969/. Этим объясняют В.Ф. Гаврин с соавторами /1974/ резкое снижение в 1970 г. на гнездовании и местах линьки на крупных озерах Казахстана численности лысух (в 15-19 раз). Аналогичные данные известны для латвийской популяции лысухи /Блум, 1973/. Гибель на зимовках резко возрастает при частом беспокойстве птиц человеком, в большинстве случаев это ведет к распадению зимовочных скоплений, переселению лысух в безопасные, но малокормные места. Крайне важно сохранить основные места зимовок водоплавающих птиц в Средней Азии и на Каспии, решительно бороться с браконьерством, жестче подходить к срокам охоты, ограничивая их осенними месяцами.

Поскольку основные зимовки лысухи расположены в пределах СССР, целесообразна разработка и заключение соглашений между управлениями охотничьего хозяйства областей Западной Сибири и республик Средней Азии об объеме ее добычи, проведении регулярных учетов (включая авиаучеты), расширении исследований по экологии данного вида.

Усиливающийся процесс урбанизации определяет повышенный интерес к жизни птиц в антропогенном ландшафте, обогащению орнитофауны городов и сел местными видами. В этом плане перспективна лысуха. Ее птенцов довольно легко выращивать в неволе, а взрослых птиц - содержать в зоопарках и на прудах /Калмыкова, Куприянов, 1958; Бородулина, Благодосклонов, 1959; Синицкий, 1960; Wagner, 1962; O.Heinroth, M.Heinroth, 1968; и др./.

Успешными оказались опыты по искусственной инкубации яиц с последующей подсадкой птенцов к диким выводкам /Синицкий, 1960; Блум, 1973/. При отсутствии частого беспокойства и преследования со стороны человека и наличии хороших гнездовых и защитных условий лысуха успешно размножается в черте крупных городов и в окультуренных ландшафтах /Строков, 1968; Чирков, 1978; Hassi, Wobus, 1967, 1971; Wüst, 1969; и др./.

Это характерно и для сибирских городов. Так, в Омске лысуха весьма многочисленна на гнездовье в заказнике "Птичья гавань" в центре города.

Западно-сибирская популяция лысухи обитает в условиях континентального климата. Благоприятный для размножения период ограничен 3-4 мес, а срок пребывания птиц в регионе - 6,5-7 мес. Наступление осенних холодов вынуждает лысух сравнительно рано покидать гнездовую область. Резкие похолодания в отдельные годы ускоряют отлет основной массы птиц. Краткость благоприятного периода наложила свой отпечаток на экологию вида, прежде всего на сроки гнездования. Интервал между прилетом и началом размножения сокращен до минимума и составляет 2-5 дней. Птицы прибывают с зимовок сформированными парами, физиологически подготовленные к размножению (упитанные, без признаков линьки, с развитыми гонадами, бляшкой и т.д.).

Северная граница распространения лысухи в Западной Сибири проходит по южной границе подтаежных лесов, лишь отдельные пары продвигаются далеко на север по долинам и поймам крупных рек, и то не ежегодно. Дальнейшее продвижение вида на север сдерживается недостатком тепла и отсутствием развитых зарослей тростника и рогоза; в целом северная граница ареала совпадает с изотермой + 5°C. Наиболее многочисленна лысуха на гнездовье в степной и лесостепной зонах.

В выборе мест гнездования лысуха проявляет высокую степень пластичности, заселяет заросшие жесткой надводной растительностью водоемы различных типов и площади. В Западной Сибири она предпочитает озера с барьерным и бордюрным типом зарастания, с прибрежными и внутриозерными сплавинами, где гнездится основная масса птиц. Наиболее высокая плотность гнездования отмечена на озерах со сплавинами - 36,6 пар на 100 га водоема, а также с куртинным типом зарастания, заросших тростником, рогозом и камышом, - 28,7 пар на 100 га.

Лысухи западно-сибирской популяции перелетные, с коротким периодом размножения. Первые птицы прилетают во второй половине апреля, основная масса - в конце апреля - начале мая. Сначала появляются взрослые половозрелые птицы, а во второй половине мая прибывают на линьку одногодовалые неполовозрелые птицы, образующие вторую пролетную волну. Весенний пролет сжат, проходит в темное время суток. Днем одиночные птицы укрываются в зарослях, а крупные стаи отдыхают и кормятся на открытой воде. Самцы и самки прилетают одновременно в составе пар.

Гнездование начинается в конце апреля, массовая откладка яиц

проходит в первой декаде мая. Период откладки яиц в целом непродолжителен, но растягивается за счет позднего размножения годовалых птиц и откладки повторных кладок взамен утраченных. Массовое вылупление птенцов проходит в конце мая - первой декаде июня, распределение выводков и подъем молодых птиц на крыло - в конце июля - начале августа. Число яиц в кладке варьирует от 5 до 15, средняя величина кладки составляет $8,8 \pm 0,11$ яиц, средний размер выводка - $6,8 \pm 0,09$ птенцов. Среднее число яиц в кладке изменяется по годам, что связано, по-видимому, с динамикой плотности и возрастным составом популяции, а также с погодными условиями весны. Молодые птицы откладывают меньшее число яиц, чем взрослые. Величина первых кладок больше, чем поздних и повторных.

Выход птенцов у западно-сибирской лысухи высок. Гибель кладок составляет 14,2%. Основные разорители гнезд - серая ворона и болотный лунь. Выживаемость птенцов наиболее высокая в пределах ареала вида - 77,3%.

В период размножения лысуха проявляет резко выраженный гнездовой территориализм, агрессивность к чужим особям своего и других видов водоплавающих и околоводных птиц, т.е. строгую видоспецифичность. Ее поведение не отличается от такового в других районах обитания, следовательно, стереотипно. Смена гнездовых участков на выводковые при обсыхании прибрежных участков может рассматриваться как адаптивный признак к переменным гидрологическим условиям.

Вне сезона размножения лысухи ведут совместный образ жизни в составе массовых скоплений различного типа. С распадением выводков поведение птиц изменяется. Взрослые лысухи уходят на линьку в густые заросли, образуя скопления из 300-500 особей. Выросшие сеголетки соседних выводков также объединяются в локальные скопления по 60-300 особей, а в начале августа выходят на открытую воду, образуя транзитные скопления. Между соседними скоплениями существует обмен особями. Одногодовальные лысухи, не участвующие в размножении, образуют обособленные скопления из 300-500 особей на границе зарослей и открытой воды на мелководных плесах и заливах. Скопления различного типа занимают разные стадии в пределах одного водоема. Суточный ритм деятельности птиц в скоплениях определяется освещенностью и погодными условиями.

Линька взрослых лысух в Западной Сибири начинается во второй половине июля по окончании размножения и заканчивается в первой декаде сентября. Маховые и рулевые перья меняются в августе. Линька одногодовальных птиц начинается и заканчивается в среднем раньше. Самцы и самки линяют в составе одних скоплений примерно в одинаковые сроки.

Основу питания лысухи составляют массовые легкодоступные растительные корма: рдесты, уруть, роголистник, тростник, ряска и другие, остатки которых встречены у 90% обследованных птиц. Сезонная смена кормов выражена слабо. Животные корма поедают-

ся преимущественно в летнее время (моллюски, насекомые, ракообразные). Содержание гастролитов в желудках максимально весной (6-8 г) и осенью (12-14 г), что связано с поеданием в это время преимущественно грубых кормов (листья и семена растений). В выборе мест кормежки, вида корма и способа его добывания лысуха проявляет высокую пластичность, в определенных условиях переходит к клептопаразитизму.

Возрастная и половая структура популяции лысухи изменяется во времени в течение года и в разные годы, что определяется успехом размножения и уровнем смертности. Гибель сеголетков в отдельные годы достигает 80-90%, смертность в старших возрастных группах ниже. Основные причины гибели - интенсивная охота и суровые климатические условия, особенно на местах зимовок. Сильное воздействие пернатых хищников лысуха испытывает как в гнездовой период (разорение кладок, похищение птенцов), так и зимой (нападения орлана-белохвоста, болотного луна на взрослых лысук), особенно при наличии фактора беспокойства со стороны человека. Взрослые лысухи активно защищаются от нападений пернатых хищников, прибегая к коллективной обороне. В конце лета в гнездовой области популяция представлена взрослыми гнездящимися, годовальными неполовозрелыми птицами и сеголетками, в среднем их соотношение составляет 1:2:4. Однако в отдельные годы доля сеголетков существенно изменяется, что косвенно свидетельствует о их гибели в соответствии с условиями размножения данных лет. Но снижение результативности размножения не обязательно строго сопровождается уменьшением доли сеголетков в этом сезоне или в следующем. Соотношение полов во всех группах близко 1:1, но в отдельные годы самки численно преобладают, по-видимому, из-за неблагоприятных условий размножения. Омоложение популяции, т.е. уменьшение доли взрослых самок, ведет, в свою очередь, к уменьшению успеха размножения на следующий год и снижению средней величины кладки.

Пространственно-этологическая структура популяции представлена различными группировками: парами, выводками, скоплениями, обособленность которых поддерживаются приуроченностью к разным станциям и поведенческими механизмами. Стайный образ жизни лысук способствует наилучшему использованию кормовых ресурсов и перенесению неблагоприятных условий (особенно в зимний период), а также лучшей защите от хищников. В составе скоплений взрослые птицы проводят 9-10 мес в году, а неполовозрелые - весь год.

Осеннему отлету лысук на зимовки предшествуют местные кочевки в пределах гнездовой области на расстояние 100-300 км и образование транзитных скоплений в кормных безопасных местах. Птицы разного возраста летят в различные сроки. Первыми в начале сентября отлетают одногодальные перелинявшие особи, затем в середине сентября - взрослые, пролет сеголетков растянут с начала сентября до середины октября, с пиком в первой декаде сентября. Осенние миграции, как и весенние, проходят в ночное время, птицы летят широким фронтом и значительно рассеиваются в области зимовок.

Основные места зимовок западно-сибирских лысух располагаются на Каспийском море, внутренних водоемах Средней Азии в пределах СССР, а также в Индии. В последнее время происходит, по-видимому, смещение зимовок вида на юг и восток, что связано с образованием новых искусственных водоемов и ухудшением условий зимовок на Каспии. На зимовках птицы разных половых групп держатся вместе; предполагается, что зимовки лысух разных возрастных групп разобщены.

Численность лысухи в Западной Сибири не остается стабильной, в последние годы отмечается повсеместное неуклонное ее сокращение. Ориентировочно в регионе гнездится 400–500 тыс. пар, осенние запасы исчисляются в 3,3–4,3 млн. особей. Ежегодно добывается 0,4–0,5 млн. экз., что составляет 10% запасов и 7–10% общего числа добываемых водоплавающих птиц, доля добычи лысухи возрастает с каждым годом. Значительное число западно-сибирских лысух (около 1 млн. экз.) добывается на пролетных путях и местах зимовок. С ростом населения и числа охотников в регионе Средняя Азия – Западная Сибирь увеличивается пресс охоты на лысуху и других водоплавающих птиц. Нерегулируемый объем добычи, частые случаи браконьерства, неблагоприятные природные явления, прежде всего циклическое усыхание водоемов, и хозяйственная деятельность (особенно, выкашивание и вжигание тростниковых зарослей, использование озер) ведут к снижению численности лысухи.

Рекомендации по рациональному использованию запасов лысухи в регионе могут быть сведены к следующему.

1. С целью определения осенних запасов и объема добычи проводить ежегодно до открытия охоты (в августе) учеты лысух в местах массовых скоплений на отдельных контрольных водоемах и авиаучеты на больших площадях.

2. Запретить охоту в местах ежегодных массовых скоплений лысух, объявить их зонами покоя или сезонными заказниками. Охоту проводить на периферии скоплений и на путях местных перелетов (передвижений) птиц.

3. В охотничьих хозяйствах запретить с конца апреля до середины июня посещение гнездовых стаций лысухи и других водоплавающих птиц. Регулировать численность болотного луна и серой вороны в районе гнездовых водоемов, поддерживать ее на минимальном уровне. Определить нормы отстрела лысухи, ограничив их 5 птицами за день и 15 за выезд продолжительностью не более трех дней. Организовать контроль за добычей водоплавающих птиц (включая лысуху) на местах охоты путем сбора анкетных данных и заполнения путевок, а также пробным отстрелом с целью выяснения динамики полового и возрастного состава популяции по годам. Пресекать все случаи браконьерских способов охоты на лысух ("котлом", с моторных лодок и т.п.), особенно на зимовках.

4. Разработать соглашения между областными управлениями охотничьего хозяйства Западной Сибири и соответствующими управлениями республик Средней Азии об использовании запасов, определении объема добычи и по дальнейшему изучению вида. Для со-

хранения и увеличения численности водоплавающих птиц основные районы их гнездования (например, Чановская, Баганская, Карасукская озерные системы в Новосибирской области) и зимовок целесообразно объявить водоемами, имеющими национальное значение (категория В по классификации конвенции МАР), предусмотреть создание в них сети заказников и заповедников. В перспективе предусмотреть разработку дву- и многосторонних международных соглашений с Ираном, Ираком, Афганистаном и Индией об использовании и охране ресурсов водоплавающих птиц, зимующих за рубежом.

5. В охотничьих хозяйствах лесостепной и степной зон Западной Сибири необходимо организовать и провести комплекс биотехнических мероприятий, направленных на расширенное воспроизводство и рациональное использование ресурсов водоплавающих птиц. Следует поддерживать на водоемах оптимальный уровень воды, расширять площадь и мозаичность гнездопригодных стаций путем устройства прокосов в сплошных массивах тростниковых зарослей, выведения островов сплавины на плес, прокладки каналов, установки искусственных гнездовий.

Реализация предложенных мероприятий в значительной степени позволит упорядочить охоту на лысуху и создаст предпосылки для общего роста численности вида в регионе. Использование запасов должно сопровождаться вышеизложенными организационными и хозяйственными мероприятиями в пределах всей территории обитания популяции, т.е. в местах размножения, на путях пролета и зимовки.

Абашкин С.А., Бергер Н.М. Численность основных видов водоплавающих птиц на оз. Чаны и рациональное использование их запасов. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 26-28.

Абдусалимов А.И. Фауна Таджикской ССР. Т. 19, ч. 1. Душанбе: До-ниш, 1971. 404 с.

Аверин Ю.В., Ганя И.М. Птицы Молдавии. Т. 1. Кишинев: Штиинца, 1970. 250 с.

Ажимуратов Х. К вопросу о возрастной структуре популяции *Fulica atra* L. - В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популя-ций животных. Вып. 2. Свердловск: Наука, 1970а, с. 23-25.

Ажимуратов Х. Популяционная экология и морфофизиологические особен-ности лысух *Fulica atra* L. дельты Амударьи. Автореф. канд. дис. Сверд-ловск, 1970б. 17 с.

Ажимуратов Х. Размножение лысухи *Fulica atra* L. в низовьях Амударьи. - Зоол. журн., 1974, т. 53, № 4, с. 653-655.

Азаров В.И. Влияние необычайной весны 1970 г. в Западно-Сибирской лесостепи на пролет и размножение водоплавающих. - В кн.: Ресурсы водо-плавающих птиц СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 52-54.

Алексеев Н. Чаны горят. - Охотник и рыбак Сибири, 1930, № 6, с. 15-16.

Ардамацкая Т.Б. Значение Тендровского и Ягорльцкого заливов Черного моря как мест гнездования и линьки водоплавающих птиц. - В кн.: Геогра-фия ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 118-121.

Ардамацкая Т.Б. Учет зимующих водоплавающих птиц в районе Черномор-ского заповедника в январе 1968 г. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 101-103.

Ардамацкая Т.Б. Экология лысухи в Северном Причерноморье и ее зна-чение в спортивной охоте. - В кн.: Материалы совещания по промысловой орнитологии. М.: Сельхозиздат, 1976, с. 73-76.

Барабаш-Никифоров И.И., Семаго Л.Л. Птицы юго-востока Черноземно-го центра. Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та, 1963. 210 с.

Белопольская М.М. Обзор паразитофауны птиц Судзужинского заповед-ника (Приморье). - В кн.: Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. Вып. 21. Л.: Наука, 1963, с. 221-244.

Бикбулатов М.Н. Об использовании фабрициевой сумки для характерис-тики возрастного состава популяций лысухи. - В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1969, с. 60-63.

Бикбулатов М.Н. Плодовитость и смертность лысухи в Алакульской котловине. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц в СССР, их воспроизвод-ство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 26-29.

Благовещенский Д.И. Mallophaga с птиц Барабинских озер. - В кн.: Паразитологический сборник ЗИН АН СССР, Вып. 10. Л.: Наука, 1948, с. 130-137.

Блум П.Н. Результаты кольцевания латвийских пастушковых. - В кн.: Миграции водоплавающих и прибрежных птиц Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1962а, с. 71-76.

Блум П.Н. Материалы по биологии лысухи в Латвийской ССР. - В кн.: Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции. Кн. 1. Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1962б, с. 42-43.

Блум П.Н. Лысуха в Латвии. - В кн.: Орнитология. Вып. 6. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963, о. 272-279.

Блум П.Н. Сезонное размещение и миграции латвийских лысух по данным кольцевания. - В кн.: Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Ч. 2. Рига: Зинатне, 1970а, с. 54-57.

Блум П.Н. О смертности лысух (по данным кольцевания). - В кн.: Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Ч. 2. Рига: Зинатне, 1970б, с. 48-53.

Блум П.Н. Численность, биология и хозяйственное значение лысухи в Латвийской ССР. Автореф. канд. дис. Рига, 1970в, 20 с.

Блум П.Н. Лысуха в Латвии. Рига: Зинатне, 1973, 156 с.

Блум П.Н., Бауманис Я. Межвидовые отношения лысухи и других водоплавающих птиц в период размножения. - В кн.: Материалы VI Прибалтийской орнитологической конференции. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1966, с. 42-43.

Блум П.Н., Бауманис Я., Балтвилкс Я.Т. Методика и результаты кольцевания пастушковых птиц в Латвии. - В кн.: Новости орнитологии. Алмата: Изд-во АН КазССР, 1965а, с. 38-39.

Блум П.Н., Леиньш Г.Г., Климпиньш В.А., Михельсон Х.А. Кольцевание только что вылупившихся утят и пуховиков лысухи. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи СССР и их воспроизводство. (Реферативная информация). Вып. 5. М., 1965б, с. 55-60.

Блум П.Н., Лицбарский Х. Миграции журавлеобразных. Лысуха *Fulica atra* L. - В кн.: Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (хищные - журавлеобразные). М.: Наука, 1982, с. 209-273.

Болотников А.М., Каменский Ю.Н., Королев В.К. Морфология яиц, конструкция гнезда и некоторые процессы инкубации. - Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1969, т. 96, с. 84-100.

Болотников А.М., Добродеева А.А., Пономарев А.В., Калинин С.С. Некоторые вопросы биологии и охраны промысловых водных и околоводных птиц Курганской области. - В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 305-306.

Борисов А.А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. М.: Просвещение, 1975, 432 с.

Бородулина Т.Л. К экологии и морфологии лысухи (*Fulica atra* L.). - В кн.: Функциональная морфология птиц. М.: Наука, 1964, с. 58-93.

Бородулина Т.Л., Благосклонов К.Н. Лысуха как возможный объект одомашивания. - В кн.: Тезисы докладов II Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959, с. 31-32.

Брем А. Жизнь животных. Т. 7. Птицы. Ч. 2. Спб, 1911. 430 с.

Быховская-Павловская И.Е. Фауна сосальщиков птиц Западной Сибири и ее динамика. - В кн.: Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. Вып. 15. Л.: Наука, 1953, с. 5-116.

Велижанин А.П., Велижанин Г.А. Список птиц Барнаульского округа. - Uragus, Томск, 1929, т. 9, № 1, с. 5-15.

Венгеров М.П. Учеты водоплавающей дичи на озере Чаны осенью 1966 г. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 46-48.

Венгеров М.П. Результаты учета численности водоплавающих птиц на озере Тандово (Новосибирская область). - В кн.: Сборник научно-технической информации (охота-пушнина-дичь). Вып. 42. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974, с. 29-34.

Виноградов В.В., Чернявская С.И. Методы учета массовых скоплений водоплавающих и степных птиц на зимовках в Кызылагачском заповеднике. - В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 83-90.

Винокуров А.А. Результаты кольцевания лысух. - В кн.: Кольцевание и мечение животных. (Информационный бюллетень). М.: Наука, 1961, № 1, с. 5-17.

Воробьев К.А. Птицы Уссурийского края. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 360 с.

Воробьев К.А. Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 335 с.

Гаврин В.Ф. Экология шилохвости в Казахстане. - В кн.: Охотничьи птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1964, с. 5-58.

Гаврин В., Герасимова М. Добыча пернатой дичи и зайцев. Охота и охотн. хоз-во, 1975, № 7, с. 22-25.

Гаврин В., Герасимова М. Добыча пернатой дичи и зайцев. - Охота и охотн. хоз-во, 1976, № 8, с. 14-16.

Гаврин В.Ф., Ауэзов Э., Бикбулатов М., Грачев Ю.Н. Динамика численности водоплавающих птиц на озерах Кургальжин и Тениз. - В кн.: Охотоведение. М.: Лесная пром-сть, 1974, с. 75-87.

Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресноводных водоемов. М.: Наука, 1966. 345 с.

Гизенко А.И. Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 280 с.

Глютов И.Н. Хищные птицы Новосибирской области и их хозяйственное значение. - Изв. ЗСФ АН СССР, 1951, т. 4, вып. 1, с. 41-52.

Голованова Э.Н. Птицы и сельское хозяйство. Л.: Лениздат, 1975. 168 с.

Греков В.С. Зимовки птиц в заповедниках Южного Каспия. - В кн.: Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1962, с. 103-105.

Греков В.С. К экологии лысухи (*Fulica atra* L.), летящей на юго-западе Каспия. - В кн.: Труды заповедников Азербайджана. Вып. 1. М.: Лесная пром-сть, 1965а, с. 114-129.

Греков В.С. Зимовка водоплавающих птиц в Кызылагачском заповеднике в период с 1955 по 1958 г. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965б, с. 145-148.

Греков В.С. Гнездование лысухи и султанской курицы в Кызылагачском заповеднике. - Там же, 1965в, с. 152-155.

Гулай В.И. К популяционной экологии некоторых водоплавающих птиц Подolia. - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с. 258-260.

Гулай В.И. Структура популяций и численность некоторых охотничьих птиц. - Вестн. зоол., 1975, № 6, с. 69-72.

Гынгазов А.М. Фауна птиц поймы реки Оби. - Тр. Томск. гос. ун-та, 1962, т. 152, с. 302-308.

Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977. 350 с.

Гынгазов А.М., Москвитин С.С. К орнитофауне среднего и нижнего течения р.Кеть. - В кн.: Биология. Т.1. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1970, с. 33-44.

- Данилов О.Н. К экологии хищных птиц Барабинской низменности. - В кн.: Животный мир Барабы. Новосибирск: Наука, 1965, с. 133-156.
- Данилов О.Н. Хищные птицы и совы Южной Барабы и Северной Кулунды. Новосибирск: Наука, 1976, 186 с.
- Данилов О.Н., Федорова Т.Н., Матюхин В.Н. Результаты обследования птиц Северной Кулунды на наличие антител к вирусу омской геморрагической лихорадки. - В кн.: Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1969, с. 333-338.
- Дебело П.В. К биологии лысухи в Уральской области. - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974а, с. 46-47.
- Дебело П.В. Охотничьи водоплавающие птицы Уральской области. Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1974б, 21 с.
- Дебело П.В. Лысуха в Уральской области. - В кн.: Фауна и экология животных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Казахск. пед. ин-та им. Абая, 1981, с. 39-46.
- Дементьев Г.П. Руководство по зоологии. Т. 7. Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940, 856 с.
- Дементьев Г.П. Птицы Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1952, 547 с.
- Докучаева Ю.И., Стрижак В.М., Кошелев А.И., Ходков Г.И., Чернышов В.М., Юрлов А.К. Результаты серологического обследования перелетных птиц в районе оз. Чаны (Западная Сибирь). - В кн.: Экология и биоэкологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981, с. 252-255.
- Долгушин И.А. Хищнический промысел водоплавающих птиц в Барабе. - Урагус, Томск, 1929, т. 10, № 2, с. 17-18.
- Долгушин И.А. Птицы Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960, 470 с.
- Дробовцев В.И. Необычайное гнездование лысух в Северном Казахстане. - Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1970, № 10, с. 19-20.
- Дробовцев В.И. Влияние колебания уровня воды в озерах лесостепи Северного Казахстана на численность водоплавающих птиц. - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с. 262-263.
- Дробовцев В.И. Типы малых озер лесостепи Северного Казахстана. - Геогр. науки, 1976, вып. 6, с. 58-67.
- Дубинин В.Б. Перьевые клещи птиц Барабинской степи. - В кн.: Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. Вып. 15. Л.: Наука, 1953, с. 117-239.
- Дубовик А.Д. Осеннее формирование пар у уток. - В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1969, с. 218-221.
- Дубовик А.Д., Кошелев А.И. Некоторые особенности динамики численности водоплавающих птиц на мелких озерах Барабы и поймы Оби в таежной зоне. - В кн.: Тезисы докладов VIII Всесоюзной конференции по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Ч. 2. Киров: Волго-Вятск. кн. изд-во, 1972, с. 52-53.
- Дубовик А.Д., Кошелев А.И. Поведение выводков водоплавающих птиц. - В кн.: Биология. Т. 4. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1974, с. 23-30.
- Дьюсбери Д. Поведение животных (сравнительные аспекты). М.: Мир, 1981, 480 с.
- Елкин К.Ф. Регулирование охоты и организации охраны водоплавающей дичи в Казахстане. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 45-46.
- Елкин К.Ф., Волков Е.Н., Жулин В.А. Состояние обводненности озер Центрального Казахстана и распространение водоплавающих птиц. - В кн.:

Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с. 265-267.

Западная Сибирь (отв. ред. Рихтер Г.Д.) М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.

Ермолаев Н.П. Орнитологические наблюдения. - Вестн. Томск. орнитол. о-ва, Томск, 1921, ч. 1, с. 267-271.

Жданович С.В. 9 000 000 яиц. (Берегите охотугодия от палов и пожаров). - Охотник и рыбак Сибири, 1929, № 4, с. 22-23.

Залесский И., Залесский М. Птицы Юго-Западной Сибири. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1931, т. 40, вып. 3-4, с. 145-206.

Зверев М.Д. Хищнические способы добычи промысловых птиц в Барабичской степи. - В кн.: Известия Краевой научной охотничье-промысловой станции. Новосибирск, Зап.-сиб. кн. изд-во, 1930, с. 14-18.

Злюбин Б.Д. О размещении и динамике численности уток и лысухи в дельте реки Или. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 21-22.

Злюбин Б.Д., Павлов М.Н. Влияние промысла ондатры на состояние запасов водоплавающей и болотной дичи в дельтах рек Амударьи и Или. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 16-20.

Иванов А.И. Птицы Якутского округа. - В кн.: Материалы комиссии по изучению Якутской автономной Советской социалистической республики. Вып. 25. М., 1929, с. 1-206.

Иванов А.И. Птицы Памиро-Алая. М.: Наука, 1969. 448 с.

Иванов Г.К. Влияние гидрологического режима на численность водоплавающих птиц на озерах Северной Кулунды. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 48-49.

Иванов Г.К. Водоплавающие птицы Северной Кулунды и пути их рационального использования. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1973. 24 с.

Иванов Г.К. Факторы, определяющие численность водоплавающих птиц на озерах Северной Кулунды. - В кн.: Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976, с. 269-283.

Иванов Г.К., Михантьев А.И. Опытные работы по повышению численности водоплавающих птиц на озерах Северной Кулунды. - Там же, с. 283-297.

Измайлов И.В., Боровицкая Г.Г. Птицы Юго-Западного Забайкалья. Владимир: Владимирск. кн. изд-во, 1973. 314 с.

Иоганзен В.Г. Описание яиц и гнезд птиц Сибири и прилежащих к ней стран. - Изв. Томск. ун-та, 1923, т. 72, с. 1-31.

Иоганзен Г.Э. Материалы для орнитофауны степей Томского края. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1907. 239 с.

Иоганзен Г.Э. По Чулыму (отчет о зоологических экскурсиях). - Изв. Томск. ун-та, 1923, т. 72, с. 1-68.

Ирисов Э.А., Баскаков В.В., Стахеев В.А., Ирисова Н.Л. Опыт оценки особенностей миграции птиц в условиях гор (Алтай). - В кн.: Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. Ч. 2. М.: Наука, 1975, с. 60-62.

Исаков Ю.А. Экология зимовки водоплавающих птиц на Южном Каспии. - В кн.: Труды Всесоюзного орнитологического заповедника Гассан-Кули. Вып. 1. М.: Сельхозиздат, 1940, с. 160-312.

Исаков Ю.А. Упитанность птиц и методы ее изучения. - Зоол. журн., 1947, т. 26, вып. 2, с. 151-158.

Исаков Ю.А. К вопросу об элементарных популяциях у птиц. - Изв. АН СССР, сер. биол., 1949, № 1, с. 340-368.

Исаков Ю.А. Размещение запасов промысловых водоплавающих птиц в СССР в настоящее время и в недалеком прошлом. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 1, с. 41-50.

Исаков Ю.А. Судьба зимовок водоплавающих птиц в Юго-Восточном Закавказье. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 142-145.

Исаков Ю.А. Краткие итоги зимних учетов водоплавающих птиц в СССР. В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969а, с. 63-66.

Исаков Ю.А. О состоянии ресурсов водоплавающих птиц в СССР. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969б, с. 70-78.

Исаков Ю.А., Воробьев К.А. Обзор зимовок и пролета птиц на Южном Каспии. - В кн.: Труды Всесоюзного орнитологического заповедника Гассан-Кули. Вып. 1. М.: Сельхозиздат, 1940, с. 15-159.

Исаков Ю.А., Кривонос Г.А. Пролет и линька водоплавающих птиц в дельте Волги. Астрахань: Астраханск. кн. изд-во, 1969. 270 с.

Калинин С.С., Болотников А.М., Воронова В.И. Переворачивание и перемещение яиц в гнезде обыкновенной чайки. - В кн.: Сборник статей по орнитологии. Пермь: Изд-во гос. пед. ин-та, 1974, с. 16-20.

Калмыкова З.М., Куприянов И.П., Лысуха в зоопарке. - В кн.: Московский зоопарк. Вып. 2. М., 1958, с. 65-69.

Карташев Н.Н., Теплов В.П. К вопросу о роли весеннего паводка в экологии водоплавающих птиц. - В кн.: Труды Окского государственного заповедника. Вып. 2. М.: Лесная пром-сть, 1958, с. 64-70.

Каспарсон Г.Р. Наблюдения над болотным лугом на озере Энгурес. - В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига: Зинатне, 1961, с. 129-134.

Ковшарь А.Ф. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1966. 435 с.

Королева А.С., Краснобаев И.М., Пеньковская Е.Ф. Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 1973. 368 с.

Корсаков Г.К. Состояние водных охотничьих угодий в лесостепи Западной Сибири и Северного Казахстана. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 23-25.

Корсаков Г.К. Классификация водных угодий лесостепи и степи Западной Сибири. - В кн.: Производительность и продуктивность охотничьих угодий в СССР. Т. 1. М.: Лесная пром-сть, 1969а, с. 130-145.

Корсаков Г.К. Изменение озера Мохнатого в период усыхания. - В кн.: Научно-техническая информация ВНИИОЗ. Вып. 26. Киров: Волго-Вятск. кн. изд-во, 1969б, с. 39-46.

Корш П.В. О сроках сезонных миграций некоторых видов птиц в лесостепи Омской области. - В кн.: Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1969, с. 91-94.

Костин Ю.В. О морфологии птичьих яиц и терминологии их описания. - В кн.: Сборник работ по лесоводству и охотоведению. Вып. 5. Симферополь: Таврия, 1959, с. 135-140.

Костин Ю.В. О запасах водоплавающей дичи в районе Лебяжьих островов. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 127-129.

Костин Ю.В. О методике морфологических исследований и унификации описаний оологических материалов. - В кн.: Методики исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1977, с. 14-22.

Костоглад В.Е. Состояние численности водоплавающих птиц в плавнях реки Бейсуг летом 1967 г. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 92-94.

Котс А.Ф. Заметки об орнитологической фауне Юго-Западной Сибири. - В кн.: Материалы к познанию флоры и фауны Российской империи. Отдел зоологии. Т. 21. М., 1910, с. 100-258.

Кошелев А.И. Орнитофауна озер Южной Барабы и ее охрана. - В кн.: Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1971, с. 163-164.

Кошелев А.И. Поведение лысух в местах их скопления на заливах озера Малые Чаны (Западная Сибирь). - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с. 149-151.

Кошелев А.И. Характер сезонных миграций лысухи в районе озера Малые Чаны (Западная Сибирь). - В кн.: Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. Ч. 1. М.: Наука, 1975а, с. 205-208.

Кошелев А.И. Численность, территориальное распределение лысухи на некоторых водоемах Барабинской лесостепи. - В кн.: Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск: Наука, 1975б, с.33-35.

Кошелев А.И. Экологическая пластичность лысухи в гнездовой период на водоемах Западной Сибири. - В кн.: Вторая Всесоюзная конференция молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М.: Наука, 1975в, с. 166-167.

Кошелев А.И. Лысуха в Западной Сибири. - Охота и охотн. хоз-во, 1976а, № 2, с. 22-23.

Кошелев А.И. Гнездовая жизнь лысухи в Барабе. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1976б, т. 81, вып. 1, с. 56-64.

Кошелев А.И. Места, сроки и характер линьки лысухи (*Fulica atra* L.) на водоемах Барабинской лесостепи. - Зоол. журн., 1976в, т. 55, вып. 6, с. 879-884.

Кошелев А.И. Процесс формирования массовых скоплений лысух (*Fulica atra* L.) на озерах Барабы (Западная Сибирь). - Зоология, 1977а, №2, с. 88-92.

Кошелев А.И. Численность лысухи в Барабинской лесостепи и способы ее учета. - В кн.: Фауна и экология гусеобразных птиц. М.: Наука, 1977б, с. 86-88.

Кошелев А.И. Пространственно-этологическая структура популяции лысухи в Западной Сибири в связи с миграцией. - В кн.: Вторая Всесоюзная конференция по миграциям птиц. Ч. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1978а, с. 77-79.

Кошелев А.И. Массовое скопление водоплавающих. - Охота и охотн. хоз-во, 1978б, № 7, с. 14-16.

Кошелев А.И. Размещение выводков водоплавающих птиц на водоемах Барабинской лесостепи. - В кн.: Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1978в, с. 86-88.

Кошелев А.И. Материалы к изучению структуры популяции лысухи (*Fulica atra* L.) на юге Западной Сибири. - В кн.: Экология и биоденотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981а, с. 78-87.

Кошелев А.И. Размножение поганок на юге Западной Сибири. - Там же, 1981б. с. 48-66.

Кошелев А.И. Размещение и поведение выводков некоторых водоплаваю-

щих птиц на водоемах Барабинской лесостепи. - В кн.: Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982, с. 135-153.

Кошелев А.И., Ходков Г.И., Шило В.А. Биотехническое устройство оз. Белька как путь повышения продуктивности водоема. - В кн.: Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск: Наука, 1975, с.35-37.

Кошелев А.И., Чернышов В.М. Распространение и биология пастушковых птиц на юге Западной Сибири. - В кн.: Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 197-226.

Кривенко Г.А. Эксплуатация тростниковых зарослей в дельте Волги и запасы охотничье-промысловых птиц. - В кн.: Тезисы межведомственного совещания по комплексному использованию водных и земельных ресурсов и охрана природы на советском участке Дуная. М., 1964, с. 101-105.

Кривенко В.Г. Число яиц в кладке и гибель птенцов водоплавающих птиц в дельте Волги. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 109-110.

Кривенко В.Г. Ресурсы водоплавающих птиц срединного региона СССР и их воспроизводство. - В кн.: Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. М., 1978, с. 194-197.

Кузякин В.А. Авиачет водоплавающих птиц в Новосибирской области. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц в СССР, их воспроизводство и использование. М.: Наука, 1977, с. 83-85.

Кучин А.П. Птицы Алтая. Барнаул: Барнаульск. кн. изд-во, 1976, 230 с.

Кыдыралиев А.К. Птицы водоема Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1973. 116 с.

Лавров С.Д. Птицы окрестностей Омска и их хозяйственное значение. - В кн.: Труды Сибирской сельскохозяйственной академии. Т. 4. Омск, 1925, с. 1-20.

Лавров С.Д. Материалы к изучению орнитофауны озера Чаны и его окрестностей. - В кн.: Труды Сибирского института сельского хозяйства. Т.13. Омск, 1929, с. 1-37.

Лапшина Е.Н. Картирование растительности лесостепи Западной Сибири. - В кн.: Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1963, с. 63-76.

Ларионов В.Ф. Перечень птиц Тобольского округа. - Изв. Томск. гос. ун-та, 1926, т. 77, вып. 3, с. 185-186.

Лебедева М.И., Шеварева Т.П. Сводная таблица о кольцевании птиц в СССР за 1953-1959 гг. - В кн.: Кольцевание и мечение животных. (Информационный бюллетень, вып. 2). М.: Наука, 1964, с. 7-45.

Леиньш Г.Т. Техника мечения однодневных утят. - В кн.: Орнитология. Вып. 7. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963, с. 394-396.

Ливрон А.Р.-де. Птицы Наурзумских степей. - В кн.: Труды Наурзумского государственного заповедника. Вып. 1. М.: Сельхозиздат, 1937, с.29-126.

Лиллелехт В. Величина кладки у водоплавающих птиц в Матсалуском заповеднике (Эстонская ССР). - Кн.: Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. Вып. 8. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1975, с.156-195.

Луговой А.Е. Питание чаек-ихтиофагов в низовьях дельты Волги. - В кн.: Труды Астраханского государственного заповедника. Вып. 5. М.: Лесная пром-сть, 1957, с. 220-231.

Луговой А.Е. Птицы дельты Волги и побережий Каспия. Астрахань: Астраханск. кн. изд-во, 1963, с. 9-186.

Лури В.И., Сабиневский Б.В. О состоянии восточно-каспийских зимовок птиц в январе 1968 г. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 3-4.

Львов Д.К. Птицы и арбовирусы. - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с.10-11.

Львов Д.К., Ильичев В.Д. Миграции птиц и перенос возбудителей инфекции. М.: Наука, 1979. 270 с.

Мальчевский А.С. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц). - Вестн. Ленингр. ун-та, 1974, № 3, с. 5-15.

Маркузе В.К. Влияние хозяйственной деятельности на численность лысухи в средней зоне дельты Волги. - В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, с. 275-276.

Мензбир М.М. Птицы России. Т. 1. М., 1895. 836 с.

Миграции птиц в Азии. Фрунзе: Илим, 1974. 96 с.

Михеев А.В. Влияние усыхания степных озер Западной Сибири на фауну водоплавающих птиц. - Природа, 1939, № 6, с. 52-57.

Михеев А.В. К вопросу о формировании стаи и распадении выводков птиц. - Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 2, с. 159-163.

Михеев А.В. Линька и миграции птиц. - В кн.: Орнитология. Вып. 4. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962а, с. 336-347.

Михеев А.В. О закономерностях размещения зимовок и пролетных путей популяций у птиц. - Зоол. журн., 1962б, т. 41, вып. 8, с. 1210-1219.

Михеев А.В. Пространственная структура популяций у птиц. - Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 12, с. 1834-1841.

Михеев А.В., Кудленок И.А. Видовой состав и численность водоплавающих птиц на искусственных водоемах Узбекистана. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 7-9.

Михеев А.В., Кудленок И.А., Орлов В.И. Зимовки водоплавающих птиц в Средней Азии. - В кн.: Фауна и экология. М.: Изд-во Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1968, с. 7-9.

Михельсон Х.А., Леиньш Г.Т., Меднис А.Л. К вопросу о постоянстве местных гнездовых популяций уток. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 7-10.

Михельсон Х.А., Леиньш Г.Т., Меднис А.Л. Результаты экспериментального изучения местных гнездовых популяций уток. - Там же. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969, с. 14-18.

Модестов В.И. Экология колониально-гнездящихся птиц. - В кн.: Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 5. М.: Лесная промышленность, 1967, с. 49-154.

Москвитин С.С., Москвитина Н.С. Питание хищных птиц на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. - В кн.: Вопросы ботаники, зоологии и почвоведения. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1973, с. 117-123.

Муянгану А.И. Экология лысухи в Молдавии. - Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 1970, № 1, с. 29-35.

Мурашка И.В. К биологии размножения лысухи в заповеднике Жуви́нтас. - В кн.: Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1972, с. 71-72.

Налобин Б.С. О гнездовании лысухи в Абакано-Минусинской котловине. - В кн.: Материалы VII Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. Киев: Наукова думка, 1977, с. 291.

Налобин Б.С. Гнездование лысухи на территории заказника озера Большой Кызылкуль. - В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермск.гос. пед. ин-та, 1979, с. 39-47.

Налобин Б.С., Федоров А.А. Фенология и успех размножения лысухи на озерах Малый и Большой Кызылкуль в Абакано-Минусинской котловине. - В кн.: Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермск. гос. пед. ин-та, 1978, с. 57-60.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 613 с.

Наумов Н.П. Структура и саморегуляция биологических макросистем. - В кн.: Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1972, с. 301-361.

Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука, 1953. 502 с.

Огнев С.И., Воробьев К.А. Фауна позвоночных Воронежской губернии. М., 1927. 255 с.

Онно С., Лиллелехт В. Изучение микроэволюционного значения структуры популяции у птиц. - В кн.: Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1972, с. 30-32.

Павлов А.В. Трематоды пастушковых птиц СССР. - В кн.: Труды Гельминтологической лаборатории. Вып. 12. М.: Наука, 1962, с. 61-88.

Павлов А.В. Цестоды и акантоцефалы пастушковых птиц СССР. - Там же. Вып. 17, 1966, с. 147-160.

Павлов А.В., Сергеева Т.П. Нематоды пастушковых птиц СССР. - Там же. Вып. 11, 1961, с. 180-193.

Падутов Е.Е., Голодушко Б.В. Роль охранных мероприятий в повышении численности нырковых уток и лысухи на оз. Выгоновском (северо-западное Полесье). - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 28-29.

Панадиани А.Д. Барабинская низменность (природа, хозяйство и перспективы развития). М.: Госиздат Георг. лит-ры, 1953. 268 с.

Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1973. 470 с.

Панов Е.Н. Социальное поведение и эволюция организации. - В кн.: Проблемы эволюции. Т.4. Новосибирск: Наука, 1975, с. 24-43.

Панов Е.Н. Проблема коммуникации у животных: ее состояние и перспективы развития. - Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 11, с. 1597-1611.

Поливанов В.М. Местные популяции у птиц и степень их постоянства. Вологда: Вологодск. кн. изд-во, 1957. 155 с.

Попов В.А. К экологии лысухи *Fulica atra* L. - В кн.: Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 55, вып.3-4. Казань, 1939, с. 95-122.

Поползин А.Г. Озера Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск: Наука, 1967. 350 с.

Приклонский С.Г. О гибели водоплавающих птиц в рыболовных сетях на степных озерах в Новосибирской области. - В кн.: Труды Окского государственного заповедника. Вып. 2. М.: Лесная пром-сть, 1958, с. 165-167.

Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.-Л.: Советская наука, 1956. 312 с.

Пятков Ф.Ф. Озеро Иссык-Куль как район зимовки водоплавающих птиц. Автореф. канд. дис. Томск, 1953. 10 с.

Пятков Ф.Ф. Зимовки водоплавающих птиц на Иссык-Куле. Фрунзе: Илим, 1957. 110 с.

Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.

Рахматуллина Н.К. Зараженность диких птиц кокцидиями в Казахстане. - В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1965, с.318-319.

Рахматуллина Н.К. Зараженность лысух кокцидиями в Казахстане. - В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1969, с.529-530.

Рева П.П., Самарский С.Л. Гнездование водоплавающих птиц на Кременчугском водохранилище. - В кн.: Ресурсы водоплавающих птиц СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, с. 72-74.

Рузский М.Д. Зоодинамика Барабинской степи. - В кн.: Труды Томского государственного университета. Т. 97. Томск, 1946, с. 17-68.

Русанов Г.М. Рекомендации по сохранению и рациональному использованию запасов лысухи на основе изучения ее экологии в дельте Волги и на северо-западном побережье Каспийского моря. Астрахань: Астраханск. кн. изд-во, 1976. 23 с.

Сабиевский Б.В. Численность и размещение водоплавающих птиц, зимующих на Ягорлышкөм и Тендровском заливах Черного моря. - В кн.: География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965, с. 122-125.

Сапегин Я.В., Шеварева Т.П. Распределение на зимовках уток и лысух, гнездящихся в СССР. - В кн.: Орнитология. Вып. 5. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959, с. 271-275.

Синицкий М.М. Смена морфоэкологических фаз в онтогенезе лысухи. - В кн.: Труды Института зоологии АН УССР. Т. 16. Киев, 1960, с.3-22.

Скворцов В. Трагедия лысухи. - Охота и охотн. хоз-во, 1962, № 10, с. 17.

Сорокина Л.И. Водоплавающие птицы. - В кн.: Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 1969, с. 195-205.

Спангенберг Е.П. Лысуха. - В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 3. М.: Советская наука, 1951, с. 608-618.

Спангенберг Е.П., Фейгин Г.А. Птицы нижней Сырдарьи и прилегающих районов. - В кн.: Труды государственного зоологического музея. Т. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1936, с. 41-184.

Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР (неворобьиные). М.: Наука, 1975. 370 с.

Страутман Ф.И. Птицы западных областей УССР. Т. 1. Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1963. 280 с.

Строков В.В. Гнездование водных птиц на мелких водоемах, созданных человеком. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с.21-23.

Стуче Т.С. Паразитические черви пастушковых птиц Казахстана. - В кн.: Труды Института зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1964, т. 22, с. 134-143.

Суваидло А.В. О птицах прибрежных биотопов южных районов Восточно-Казахстанской области и их связях с арбовирусами. - В кн.: Перелетные птицы и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1969, с. 24-31.

Сушкин П.И. Птицы средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской). М., 1908. 804 с.

Сушкин П.П. Птицы советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 210 с.

Ташлиев А.С. Орнитологические комплексы Юго-Восточной Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1973. 270 с.

- Тинберген Н. Поведение животных. М.: Мир, 1969. 192 с.
- Тугаринов А.Я., Козлова-Пушкарева Е.В. Жизнь птиц на зимовках в Кызылагачском заповеднике им. С.М. Кирова. М.: Изд-во АН СССР, 1938. 110 с.
- Ушаков В.Е. Предварительный перечень птиц Тарского уезда Тобольской губернии. - Орнитол. вестн., Томск, 1913, № 1, с. 1-16.
- Федюшин А.В. Род лысуха. - В кн.: Птицы Белоруссии. Минск: Изд-во АН БССР, 1967, с. 68-71.
- Фолитарек С.С. Некоторые вопросы охраны и преобразования природы. - В кн.: Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976, с. 3-70.
- Формозов А.Н. Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как область массового обитания водяных птиц. - Бюл. МОИП, отд. биол., 1934, т. 43, вып. 2, с. 256-284.
- Формозов А.Н. Материалы к экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах государственного Наурзумского заповедника. - В кн.: Памяти академика М.М. Мензбира. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 551-595.
- Формозов А.Н. Орнитофауна водоемов восточной части Наурзумского заповедника по наблюдениям 1945 года. - В кн.: Труды Наурзумского государственного заповедника. Вып. 2. М.: Лесная пром-сть, 1949, с. 87-108.
- Формозов А.Н. Равнинность Западной Сибири и связанные с ней особенности животного мира. - В кн.: Развитие и преобразование географической среды. М.: Наука, 1964, с. 205-230.
- Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Хакыев А. Зимовка водоплавающих птиц на внутренних водоемах Туркмении. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969, с. 66-68.
- Халлов В.А. Кузнецкая степь и Салаир. Птицы. Ч. 1, 2. - В кн.: Ученые записки Пермского государственного педагогического института. Вып. 1. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1937, с. 1-243.
- Чельцов-Бebutov А.М. Влияние на птиц и млекопитающих колебаний уровня Наурзумских озер. Автореф. канд. дис. М., 1954. 16 с.
- Чельцов-Бebutov А.М., Кошкина А.К. Консервативны ли территориальные связи речных уток? - В кн.: Орнитология. Вып. 9. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 80-95.
- Чирков А.Я. Лысухи гнездятся в Москве. - Природа, 1978, № 6, с. 123.
- Шалопников Л.К. Экологическое значение наполнения озер Наурзумского заповедника для промысловых водоплавающих птиц. - Зоол. журн., 1947, т. 26, вып. 3, с. 277-283.
- Шаралов В.М., Кузьмина В.С. Кератинофильные грибы птиц Западной Сибири. - Микробиология и фитопатология, 1976, т. 10, вып. 5, с. 330-334.
- Шеварева Т.П. Размещение географических популяций основных видов уток в СССР по данным кольцевания. - В кн.: Ресурсы водоплавающей дичи в СССР, их воспроизводство и использование. Ч. 3. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969, с. 6-14.
- Шилов И.А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. 251 с.
- Шилов И.А. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных. - Биол. науки, 1973, № 5, с. 7-18.
- Шнитников А.В. Внутривековые колебания озер Западно-Сибирской лесостепи. - В кн.: Труды лаборатории озероведения. Вып. 1. Л.: Наука, 1950, с. 160-185.

Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности (очерки). Л.: Наука, 1969. 243 с.

Шнитников А.В. Большие озера срединного региона и некоторые пути их использования. - В кн.: Озера срединного региона. Л.: Наука, 1976, с. 5-133.

Шнитников В.И. Птицы Минской губернии. М., 1913. 476 с.

Шнитников В.И. Птицы Семиречья. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 665 с.

Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972. 248 с.

Штегман Б.К. О летных особенностях пастушковых птиц. - Зоол. журн., 1952, т. 32, вып. 5, с. 714-721.

Щербинина О.Х. О приуроченности пухоедов к определенным частям тела птицы. - В кн.: Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1969, с. 739-742.

Эверсман Э. Естественная история птиц Оренбургского края. Казань, 1866. 621 с.

Юрлов К.Т. Изучение миграций птиц Западной Сибири. - В кн.: Миграции птиц в Азии. Фрунзе: Илим, 1974, с. 54-78.

Юрлов К.Т. Документация наблюдений и сборов при полевых исследованиях миграций птиц. - В кн.: Ориентация и миграции птиц. М.: Наука, 1975, с. 149-161.

Юрлов К.Т., Барбаш Л.А. Результаты кольцевания некоторых птиц в Карасукском очаге омской геморрагической лихорадки. - В кн.: Роль перелетных птиц в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1966, с. 61-63.

Юрлов К.Т., Кошелев А.И., Юрлов А.К. Авиаучет водоплавающих на весеннем пролете в Западно-Сибирской низменности. - В кн.: Вторая Всесоюзная конференция по миграциям птиц. Ч. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1978, с. 173-174.

Якоби В.Э. Биологические основы предотвращения столкновений самолетов с птицами. М.: Наука, 1974. 166 с.

Янушевич А.И. Материалы по биологии водоплавающей дичи Барабы. - В кн.: Труды Биологического института при Томском государственном университете. Т. 7. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1940, с. 89-110.

Янушевич А.И., Золотарева О.С. Водоплавающая дичь Барабы. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1947. 80 с.

Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семенова Н.И. Птицы Киргизии. Т. 1. Фрунзе: Илим, 1959. 228 с.

Ясков В.А. Новые и залетные виды птиц в Нижнем Приобье (Западная Сибирь). - В кн.: Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981, с. 180-181.

Alleter H. Bleßhuhn als Eierräuber. - Falke, 1967, N 2, S. 66.

Alley R., Boyd H.J. The hatching and fledging success of some Coot. - Brit. Birds, 1947, vol. 40, p. 199-203.

Alley R., Boyd H.J. Effects of the cold spell of 1947 on the Coot in Northsomerset. - Brit. Birds, 1949, vol. 42, p. 182-187.

Alley R., Boyd H.J. Parent-joung recognition in the Coot *Fulica atra*. - Ibis, 1950, vol. 92, p. 46-51.

Ashmole N.P., Brown R.G., Tinbergen N. Feeding association between Coot and Little Grebe. - Brit. Birds, 1956, vol. 49, p. 501.

Askaner T. Narga iakttagelser över häckningsbeteende

- och häckningsresultat hos sothönan (*Fulica atra*). - Var. fagelvårt, 1959, vol. 18, N 4, p. 285-310.
- Beljshev B.V. (Белышев Б.Ф.), Птицы Томской области. - Acta ornithol., 1960, vol. 5, N 13, p. 347-369.
- Bezzel E. Sturm- und Lächmöwen (*Larus canus* und *L. ridibundus*) als Nahrungsschmarotzer. - Ornithol. Mitt., 1958, N 10, S. 315.
- Bezzel E. Beobachtungen zur Nistökologie des Bläßhuhns (*Fulica atra*). - Vogelring, 1959, Bd 28, S. 81-90.
- Bezzel E. Beobachtungen über Fremdkörper in Enten- und Bläßhuhn-nestern. - J. Ornithol., 1963, Bd 104, N 1, S. 16-22.
- Bezzel E. Über Gelegegröße und Legebeginn beim Bläßhuhn (*Fulica atra*) in Oberbayern. - Anz. Ornithol. Ges. Bayern, 1967, N 8, S. 133-185.
- Bezzel E. Durchzug und Überwinterung des Bläßhuhns in Bayern. - Anz. Ornithol. Ges. Bayern, 1970, N 9, S. 202-207.
- Boer P., Kattens J.R.M., Vlies K. De Meerkoet. Haag, 1974. 116 p.
- Bopp P. Einige Verhaltens- und Bewegungsweisen bei Bläßhuhnern. - Vogel der Heimat, 1955, N 5, S. 217-219.
- Bopp P. Das Bläßhuhn (*Fulica atra*). - In: Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1959. 63 S.
- Borowieg E. Nahrung des Bläßhuhns in der Sniardwy- und Nicolajki-Seen. - In: Unveröffenen Diplomarbeiten Zoologischen Institut Universität Warschau, 1972, S. 23-45.
- Boyd H.J., Alley R. The function of the headcoloration of the nesting Coot and other Rallidae. - Ibis, 1948, vol. 90, p. 582-593.
- Brikmann W. Schwaneneinvasion im Frühjahr im Emsland.- Ornithol. Mitt., 1956, N 8, S. 113.
- Brown R.G.B. The migration of the Coot in relation to Britain. - Bird Study, 1955, vol. 2, N 3, p. 135-143.
- Burkill H.J. Notes on Coot. - Brit. Birds, 1933, vol. 26, p. 342-347.
- Burton J.H. Some population mechanics of the American Coot. - J. Wildlife Manag., 1959, vol. 23, N 2, p. 203-210.
- Büttiker W. Zur Biologie des Untersees, speziell in der Ermatinger Buch und zur Frage Fischereisschnadlichkeit des Bläßhuhns. - Sweizer Naturschutz, 1949, N 15, S. 105-112.
- Ciword R.D. Comparison of Trapping methods for America Coots. - Bird Study, 1977, vol 48, N 4, p. 309-313.
- Crook J.H. The adaptive significance of avian social organisation. - In: Symposium Zoological Society. N 14. L., 1965, p. 181-218.
- Deetjen H. Zur feldornithologischen Kennzeichnung von *Fulica atra* und *F. cristata*. - J. Ornithol., 1969, Bd 110, N 1, S. 107.
- Dobrowolski K.A. Structure of the occurence of waterfowl types and morfo-ecological forms. - Ecol. pol., 1969, N 2, p. 40-70.
- Dobrowolski K.A. Role of Birds in Polish wet Land ecosystems. - Pol. arch. hydrobios, 1973, vol. 20, N 1, p. 217-221.

- Einarson A.S. Food crises and the interrelationship of waterfowl. - Murrelet, 1955, vol. 36, N 3, p. 39-40.
- Engler H. Die Teichralle. - In: Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1980. 228 S.
- Feiler M., Paepke H.J. Über die Biologie und die Verluste des Bläßhuhns auf Postdamer Havelseen während des Winters 1962/63. - Falke, 1964, N 4, S. 112-126.
- Feindt P. Zur Frage von Siedlungsdichte-Untersuchungen an Rallen. - Ornithol. Mitt., 1968, N 7-8, S. 159-163.
- Fjeldså J. Territorial regulation of the progress of breeding in a population of the Coot *Fulica atra*. - Dansk. ornithol. foren. tidsskr., 1973, vol. 67, N 3-4, p. 115-127.
- Fjeldså J. The Coot and Moorhen. Copenhagen, 1977. 56 p.
- Fjeldså J. Biology and Systematic relations on the Andean Coot *Fulica americana ardesiaca* (Aves, Rallidae). - Steenstrupia, 1982, vol. 8, N 5, p. 1-21.
- Fredrickson L.H. Measurements of the Coots related to sex and age. - J. Wildlife Manag., 1968, vol. 32, N 2, p.409-411.
- Fredrickson L.H. Mortality of the Coots during severe spring weather. - Wilson Bull., 1969, vol. 81, p. 450-453.
- Glutz von Blotzheim U. Gattung *Fulica*. - In: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd 5. Frankfurt am Main, 1973, S. 519-566.
- Grummi W., Haensel J. Ergebnisse metrischer Untersuchungen an Bläßralen vom Berliner Muggelsee. - Beitr. Vogelk., 1972, Bd 18, S. 19-50.
- Gramp S. Notes of territory in the Coot. - Brit. Birds, 1947, vol. 40, p. 105-106.
- Gullion G.W. The frontal shield of the American Coot. - Wilson Bull., 1951, vol. 63, p. 157-166.
- Gullion G.W. The displays and calls of the American Coot. - Wilson Bull., 1952, vol. 64, p. 43-50.
- Gullion G.W. Territorial behavior of the American Coot. - Condor, 1953, vol. 55, N 4, p. 169-186.
- Gullion G.W. The reproductive cycle of the American Coot in California. - Auk, 1954, vol. 71, p. 366-412.
- Gwinner E. Mischgelege von Lachmöwe (*Larus ridibundus*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*). - Ornithol. Mitt., 1956, N 11, S. 215.
- Hassi H., Wobus U. Fundliste in Brandenburg und Sachsen gekennzeichnete Bläßhühner. - Anspicium, 1966, N 2, S. 251-258.
- Hassi H., Wobus U. Ergebnisse an in Brandenburg und Sachsen gekennzeichneten Bläßhühnern. - Beitr. Vogelk., 1967, N 12, S. 354-362.
- Hassi H., Wobus U. Das Bläßhuhn (*Fulica atra*) in der Oberlausitz. - Abh. und Ber. Naturkunde mus., Görlitz, 1971, Bd 46, N 4, S. 15.
- Havlin J. Birds breeding on the Namestské rybníky ponds (Czechoslovakia). - Acta sci. nat., Brno, 1967, N 1, p. 429-471.
- Havlin J. Breeding season and success of the Coot (*Fulica atra*)

ca atra) on the Namestske rybniky ponds (Czechoslovakia). - Zool. listy, 1970, vol. 19, N 1, p. 35-53.

Heinroth O., Heinroth M. Die Vogel Mitteleuropas. Bd 3. Leipzig-Jena-Berlin, 1968. 570 S.

Heyder D. Bläßhuhn plündert Haubentauchergelege. - Falke, 1969, N 11, S. 390.

Honegger R. Abwehr- und Imponierreaktion beim Bläßhuhn. - Ornithol. Beob., 1955, Bd 55, N 4, S. 128.

Huber J. Das Bläßhuhn am Sempachersee. - Vogel der Heimat, 1934, N 4, S. 54-56.

Hurter H.U. Nahrung und Ernährungsweise des Bläßhuhns *Fulica atra* am Sempachersee. - Ornithol. Beob., 1972, Bd 69, N 3-4, S. 125-149.

Hurter H.U. Nahrungsökologie des Bläßhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. - Ornithol. Beob., 1979, Bd 76, N 3, S. 257-288.

Johansen H. Bläßhuhn (Die Vogelfauna Westsibiriens). - J. Ornithol., 1961, Bd 102, N 3, S. 249-250.

Jach W. Flavismus beim Bläßhuhn (*Fulica atra*). - Vogel der Heimat, 1956, N 11, S. 31-37.

Kear J. The pecking response of young Coots *Fulica atra* and Moorhen *Gallinula chloropus*. - Ibis, 1966, vol. 108, p. 118-122.

Klemetsen A. Check method census of the Coot *Fulica atra* and Moorhen *Gallinula chloropus*, in Östensjövann, South Norway 1967-1968. - Nytt. Mag. Zool., 1970, vol. 18, p.199-207.

Kornowski G. Beiträge zur Ethologie des Bläßhuhns (*Fulica atra*). - J. Ornithol., 1957, Bd 98, N 3, S. 318-355.

Krauß M. Zur Nahrungsökologie des Bläßhuhns *Fulica atra* auf den Berliner Havelseen und der Einfluß von Bläßhuhn und Bismarckratte *Ondatra zibethica* auf das Schilf *Phragmites communis*. - Anz. Ornithol. Ges. Bayern, 1979, Bd 18, N 2-3, S. 105-144.

Kuhk R., Schutz E. Zur Biologie des Bläßhuhns in Winterquartir. - Vögelwarte, 1959, Bd 20, S. 144-158.

Lelek A. Poznamky k bionomii lysky cerne (*Fulica atra*). - Zool. listy, 1958, vol. 7, N 2, p. 130-158.

Lelek A., Havlin J. Studie o hrnsdeni a snusee lysky cerne (*Fulica atra*). - Zool. listy, 1956, vol. 5, N 3, p.193-210.

Lord J. Defence behavior of a flock of Coot. - Brit. Birds, 1955, vol. 48, p. 176.

Lunau C. Verleitendes Bläßhuhn. - J. Ornithol., 1968, Bd 102, N 2, S. 231-232.

Mac Clure H.E. Migration and survival of the Birds of Asia. Bangkok, 1974. 470 p.

Mac Clelland S. Autumn and Winter movements and flocks of the Coots. - Brit. Birds, 1956, vol. 49, p. 224-225.

Melde M. Über das Revier des Bläßhuhns. - Falke, 1959, N 6, S. 68-69.

Melde M. Über einige Bläßhuhnpopulationen in Kreis Kamenz. - Falke, 1962, N 9, S. 255-259.

Melde M. Über einige Bläßhuhnpopulationen in Kreis Kamenz (2). - Falke, 1968, N 3, S. 76-81.

Melde M. Der Haubentaucher. - In: Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1973. 126 S.

Muthorst B.H. Zur Biologie des Teichhuhns (*Gallinula chloropus*) und des Bläßhuhns (*Fulica atra*) (Aves). - Abh. Verh. Naturwiss. Ver., Hamburg, 1970, Bd 15, S. 107-126.

Mylne C.K. Water rail taking Moorhens egg. - Brit. Birds, 1963, vol. 56, p. 27.

Neu W. Schwimmbewegungen der Tauchvögel (Bläßhuhn und Pinguine). - Z. Vergl. Physiol., 1931, Bd 15, S. 683-692.

Niemeyer H., Vauk G. Biometrische Untersuchungen an einer Bläßhuhn-Serie vom Neusiedler See/Österreich. - Z. Jagdwiss., 1969, Bd 15, S. 158-162.

Niethammer G. Handbuch der deutschen Vögelkunde. Bd 3. Leipzig, 1942. 330 S.

Nylund P. Bidrag till kännedomen om sothönans biologi.- Orn. fenn., 1945, vol. 22, p. 100-121.

Peitzmeier J. Fische als Nahrung des Bläßhuhns (*Fulica atra*). - Ornithol. Mitt., 1960, N 12, S. 209.

Pfeifer S. Abwehrreaktion von Bläßhühnern (*Fulica atra*) gegenüber einer angreifenden Rohrweiche (*circus aeruginosus*). - Ornithol. Mitt., 1956, N 8, S. 53.

Repa P. Grösse der Gelege und Eier bei der Bläßralle *Fulica atra* (Aves: Ralliformes). - Vest. Cs. Spolec. zool., 1976, Bd 40, N 4, S. 289-295.

Repa P. Der Brutbeginn der Bläßralle (*Fulica atra*) an den Teichen mit stark und wenig Brschädigten Pflanzenbeständen. - Folia zool., 1979a, Bd 28, N 2, S. 147-153.

Repa P. Unterbringung und Gedeicheng der Nestern der Bläßralle (*Fulica atra*) an den Teichen in Südwestböhmen (Aves: Ralliformes). - Vest. Cs. Spolec. zool., 1979b, Bd 43, N 2, S. 48-59.

Ripley S.D. Rails the World. A Monograph of the Family Rallidae. Boston, 1977. 406 p.

Robel D., Paudtke B. Zum Zweitbrüten der Bläßralle (*Fulica atra*). - Ornithol. Mitt., 1971, N 9, S. 167-168.

Rüppel W. Physiologie und Akustik der Vogelstimme. - J. Ornithol., 1933, Bd 81, N 2, S. 450-451.

Rüppel W., Schifferli A. Versuche über Winter-Ortstreue an *Larus ridibundus* und *Fulica atra* in 1935.- J. Ornithol., Bd 87, N 2, S. 224-239.

Rutschke P. Eine Abwehrhandlung von *Fulica atra* am Nest. - Ornithol. Monatsber., 1934, Bd 32, S. 152.

Rutschke P. Beobachtungen am Bläßhuhn (*Fulica atra*). - Ornithol. Monatsber., 1939, Bd 47, S. 141-147.

Ryan M.R., Dinsmore J.J. A quantitative study of the behavior of breeding American Coots. - Auk, 1979, vol.96, p. 704-713.

Ryder P.A. Migration and population dynamics of American Coot in Western North America. - In: Proceedings of XIII International Ornithological Congress. Ithaca, 1962, p. 441-453.

Sage B.L. Breeding biology of the Coot. - Brit. Birds, 1969, vol. 62, p. 134-143.

Schlegel R. Zur Nahrung des Bläßhuhn (*Fulica atra*) an ober Lausitzer Karpfentauchen. - In: Aufsätze zu Vogel-schutz und Vogelkunde. Bd 3, 1969, S. 29-31.

Schulz H., Soding K. Nahrungsschmarotzende Bläßhuhner. - Ornithol. Mitt., 1951, N 3, S. 38.

Schutz E. Von Zug des Bläßhuhns *Fulica atra* an Hand der Beringungsergebnisse. - Der Vogelzug, 1930, Bd 1, N 1, S. 14-20.

Siegmund L. Mexanik und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle (*Rallus aquaticus* L.), Teichhuhn (*Gallinula chloropus* L.) und Bläßhuhn (*Fulica atra* L.). - J. Ornithol., 1959, Bd 100, N 1, S. 3-24.

Soding K. Pfeifenten als Nahrungsschmarotzer bei Bläßhuhnern. - Ornithol. Mitt., 1950, N 2, S. 146-147.

Sokolowski J. Ilosciove rozmies zezenie gniazd ptasich w roznym biotopach. - Wszechswiat, 1956, N 4, S. 82-84.

Steinbacher G. Entwicklung und Bau der roten Stirnpapillen bei Dunenjung von *Fulica atra* L. - J. Ornithol., 1930, Bd 78, N 2, S. 53-58.

Stichmann W. Die Lächmöwe (*Larus ridibundus*) als Nahrungsschmarotzer. - J. Ornithol., 1965, Bd 106, N 3, S. 318-323.

Stresemann E., Heyder R. Zugbeobachtungen an Wasservogeln Mittelsachsens. - Verhand. Ornithol. Ges. Bayern, 1920, N 1, S. 20.

Tembrock G. Verhaltensforschung (eine Einführung in die Tier-Ethologie). Jena, 1961. 420 S.

Visser J. An evolution of factors affecting wing length and its variability in the Coot *Fulica atra*. Arnhem, 1979. 21 p.

Wagner S. Über Verhalten und Brutbiologie des Bläßhuhns (*Fulica atra*). - Beitr. Vogelk., 1962, Bd 7, N 6, S. 381-440.

Ward P., Zahavi A. The importance of certain assemblage of birds as "information-centres" for food-finding. - Ibis, 1973, vol. 115, p. 517-534.

Weidmann U. Colour preference and pecking response in young Moorhens *Gallinula chloropus* and Coots *Fulica atra*. - Ibis, 1965, vol. 107, p. 108-110.

Witherby H.E., Jourdain F.G.R., Ticehurst N.F., Tucker B.W. The handbook of British birds. Vol. 5. L., 1958. 380 p.

Witkowski J. Niespotykany wypadek obrony gniazda lysky przed blotniakiem Stawowym. - Prz. Zool., 1961, t. 5, N 3, s. 237-239.

Witt K. Daten zur Brutbiologie des Blashuhns im Schwarzwald. - Vogelwelt, 1968, Bd 89, S. 227-230.

Wobus U. Die Rothalstaucher. - In: Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1964. 104 S.

Wolf K. Some effects of fluctuating and falling waterlevels on waterfowl production. - J. Wildlife Manag., 1955, vol. 19, N 1, p. 13-23.

Wundsch H.H., Maerten A. Das schwarze Wasserhuhn (*Fulica atra*) und seine Ernährung auf norddeutschen Fischgewässern. - Z. Fiscerei und Hilfswiss., 1964, Bd 12, N 3-5, S. 411-431.

Wüst W. Zur Verständerung des Bläßhuhns *Fulica atra* im Nymphenburg. - Bonn. Zool. Beitr., 1969, Bd 20, N1-3, S. 171-174.

Предисловие	3
<u>Глава 1.</u> Условия обитания лысухи	6
<u>Глава 2.</u> Материал и методика	11
<u>Глава 3.</u> Распространение и размещение	14
Распространение	-
Размещение	18
<u>Глава 4.</u> Внутривидовые и межвидовые отношения	31
Индивидуальное поведение	33
Внутривидовые отношения	37
Межвидовые отношения	45
Враги и паразиты	53
<u>Глава 5.</u> Сезонный цикл жизни	57
Зимовки	58
Весенние миграции	63
Размножение	66
Массовые скопления	91
Линька взрослых птиц	98
Осенние миграции	104
<u>Глава 6.</u> Питание	111
<u>Глава 7.</u> Структура вида и отдельных популяций	120
Половой и возрастной диморфизм	121
Возрастная и половая структура популяции	124
Пространственно-этологическая структура	128
Сезонное размещение	130
Постоянство популяций	133
<u>Глава 8.</u> Численность, использование и охрана	137
Численность и факторы, ее определяющие	-
Использование запасов	145
Охрана и воспроизводство	149
<u>Заключение</u>	152
<u>Литература</u>	157

Александр Иванович Кошелев

ЛЫСУХА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
(экология, поведение и хозяйственное значение)

- Утверждено к печати
Биологическим институтом СО АН СССР

Редакторы издательства Н.А. Тихомирова,
В.В. Волковинцер
Художественный редактор Е.Ф. Гришин
Художник Н.А. Пискун
Технический редактор Л.Г. Филина
Корректоры Г.И. Шведкина, О.Д. Першина

ИБ № 23387

Сдано в набор 28.02.84. Подписано к печати 27.07.84.
МН-02055. Формат 60x90¹/16. Бумага типографская № 3.
Офсетная печать. Усл. печ. л. 11,0. Усл.кр.-отт.11,4.
Уч.-изд. л.14,0. Тираж 1000 экз. Заказ № 5. Цена 2р.10к.

Издательство "Наука", Сибирское отделение.
630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.

4-я типография издательства "Наука".
630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.