

В. Б. Мастеров, М. С. Романов



ТИХООКЕАНСКИЙ ОРЛАН
Haliaeetus pelagicus

ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ, ОХРАНА

МЕЖРЕГИОНАЛЬНАЯ ОБЩЕСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ «РУССКОЕ ОБЩЕСТВО
СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ПТИЦ ИМЕНИ М.А. МЕНЗБИРА»

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

ИНСТИТУТ МАТЕМАТИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ БИОЛОГИИ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

В. Б. Мастеров, М. С. Романов

Тихоокеанский орлан
Haliaeetus pelagicus:
ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ, ОХРАНА

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2014

УДК 598.279.23(265)

ББК 28.693.35(94)

МЗ2

Мастеров В. Б., Романов М. С. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 384 с.

Книга представляет собой итог многолетних исследований биологии и экологии белоплечего орлана. Она основана на оригинальных данных, собранных преимущественно на Сахалине, в юго-западном Приохотье и в Нижнем Приамурье и дополненных сведениями из литературных источников по всему ареалу. Обсуждаются эволюционные адаптации вида, направленные на получение конкурентных преимуществ в нестабильной, но высокопродуктивной среде. В современной все более стремительно меняющейся обстановке крупные размеры, лимитированность энергетического бюджета, тесная связь с побережьями, высокая чувствительность к беспокойству и низкие темпы воспроизводства делают белоплечего орлана чрезвычайно уязвимым. Перспективы выживания этого уникального вида зависят в первую очередь от экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов в местах его обитания.

Книга адресована широкому кругу читателей: специалистам-биологам, экологам, природоохранным деятелям, менеджерам в сфере хозяйственной деятельности, студентам биологических отделений вузов, а также всем любителям природы.

Научный редактор: В. М. Галушин

Редактор: А. Б. Поповкина

Переводчик: М. А. Батрукова

*Книга издана при финансовой поддержке
компании «Эксон Нефтегаз Лимитед»,
грант № РА-2013-09*

ISBN 978-5-87317-959-6

© В. Б. Мастеров, М. С. Романов, текст, научная графика, 2014

© Е. А. Коблик, иллюстрации (акварель и графика), 2014

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2014

RUSSIAN SOCIETY FOR CONSERVATION AND STUDY OF BIRDS
(MOO ROSIP)

LOMONOSOV MOSCOW STATE UNIVERSITY

INSTITUTE OF MATHEMATICAL PROBLEMS OF BIOLOGY,
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

Vladimir B. Masterov & Michael S. Romanov

The Steller's sea eagle
Haliaeetus pelagicus:
ecology, evolution, conservation

KMK Scientific Press Ltd.

Moscow ❖ 2014

Masterov V. B., Romanov M. S. The Steller's sea eagle *Haliaeetus pelagicus*: ecology, evolution, conservation. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2014. 384 p.

The book is the result of many years of research of the biology and ecology of the Steller's sea eagle. It is based on the original data collected mostly in Sakhalin, in the southwestern areas of the Sea of Okhotsk, and in the Lower Amur region, which are supplemented with information from the literature for the entire range. The evolutionary adaptations of this species aimed at acquiring competitive advantages in unstable but highly productive environment are discussed. In the current increasingly changing environment, the large size, limited energy budget, tight confinement to coasts, high sensitivity to disturbance, and low reproductive rates make the Steller's sea eagle an extremely vulnerable species. The prospects for the survival of this unique species depend primarily on an environmentally responsible approach to the development of natural resources in its habitats.

This book is intended for a wide range of readers: biologists, ecologists, environmental activists, managers in economic activities, students of biological departments of universities, and all nature lovers.

Scientific editor: V. M. Galushin

Editor: A. B. Popovkina

Translator: M. A. Batrukova

*The book was published with the financial support
of Exxon Neftegaz Limited, grant N PA-2013-09*

ISBN 978-5-87317-959-6

© V. B. Masterov, M. S. Romanov, text and scientific graphics, 2014.

© E. A. Koblik, illustrations (watercolor and graphics), 2014.

© KMK Scientific Press Ltd., publication, 2014.





Содержание

Предисловие	11
Глава 1. Общая характеристика вида	15
История открытия и первоописания белоплечего орлана <i>Haliaeetus pelagicus</i> (Pallas, 1811)	16
Юридический статус белоплечего орлана	17
Происхождение орланов, их систематика и филогения	18
Палеонтология	18
Систематика и филогения	20
Черный орлан	22
Близкие родственники и их распространение	24
Белоплечий орлан — самый крупный из орланов земного шара	27
Определительные признаки	27
Возрастные наряды	28
Значение окраски	41
Экологическая энергетика	42
Особенности организации, связанные с крупными размерами	42
Метаболизм	43
Бюджет времени-энергии	45
Терморегуляция	47
Полет	47
Цена транспорта	51
Оптимальное фуражирование	52
Кормовые потребности птиц	53
Различные стратегии охоты и их энергетическая эффективность	54
Модель энергетической устойчивости гнездящихся птиц	55
Некоторые экологические особенности, связанные с крупными размерами	58
Особенности морфологического строения челюстного аппарата	59
Положение в экосистеме и индикаторная роль	63
Глава 2. Питание	67
Основные способы охоты орланов	67
Активные способы охоты	67
Пассивные способы охоты	68
Смешанные способы охоты	69
Клептопаразитизм (пиратство)	71
Особенности зимней охоты орланов	72
Особенности зимних агрегаций на Камчатке	72
Влияние обеспеченности кормом на уровень клептопаразитизма	76
Оптимизация кормодобывания или сбой поведенческой программы?	80
Спектры питания орланов в различных частях ареала	112
Оптимальная добыча	112
Зимний период	112
Весенний период	119

Летне-осенний период	122
Избирательность питания	131
Сезонное изменение состава диеты в гнездовой период	132
Региональные различия диеты орланов	133
Глава 3. Распространение, численность, миграции	136
Гнездовой ареал и численность	136
Осенние кочевки и миграции	139
Послегнездовая дисперсия	140
Маршруты осенней миграции к местам зимовки	140
Сроки миграции и места остановок	144
Зимовки	144
Весенние миграции	146
Маршруты весенней миграции	147
Прибытие в места гнездования	147
Филопатрия	148
Глава 4. Гнезда и местообитания	150
Гнезда: многообразие форм и характер использования	151
Гнездовой субстрат и присады	153
Возраст и особенности архитектоники гнездовых деревьев	154
Размеры гнездового дерева	156
Присады	157
Территории обитания	158
Гнездовые биотопы	160
Кормовые биотопы	161
Типы местообитаний	162
Качество местообитаний	164
Сахалин	166
Нижнее Приамурье	168
Использование территорий обитания (на примере контрольной группы птиц)	170
Глава 5. Гнездовая биология и размножение	175
Начало гнездового периода	175
Образование пар и ухаживание	175
Строительство гнезда	176
Откладка яиц и инкубация	177
Выращивание птенцов	178
Развитие и взаимоотношение птенцов в выводке	178
Вылет из гнезд и послегнездовой период жизни	179
Забота о птенцах и защита гнезд	181
Глава 6. Биология развития птенцов	183
Развитие птенцов, методы определения возраста	183
Методы определения пола, соотношение полов в выводках	185
Влияние сроков кладки на рост, соотношение полов и число птенцов в выводке	207
Влияние обеспеченности кормом на развитие птенцов и успех гнездования	209

Глава 7. Численность и структура популяции белоплечего орлана на Сахалине и в Нижнем Приамурье	210
Распределение гнездовых территорий белоплечих орланов на Сахалине	210
Оценка гнездовой емкости местообитаний на северо-восточном Сахалине	213
Возрастной состав популяции	214
Территориальный статус взрослых особей	216
Численность белоплечих орланов на Сахалине	216
Состояние гнездового фонда	217
Обитаемость гнездовых территорий	220
Гнездовая активность территорий	222
Глава 8. Воспроизводство	225
Показатели продуктивности	225
Размер выводка	226
Птенцовая смертность	228
Продуктивность	228
Природные факторы, влияющие на продуктивность	232
Качество местообитаний	232
Погодно-климатические факторы	233
Гидрологический режим кормовых водоемов	235
Кормовые условия гнездового сезона	236
Опыт предыдущего гнездования	236
Динамика гнездового фонда	237
Хищничество медведей	238
Глобальные климатические изменения	241
Глава 9. Моделирование популяционной динамики	245
От чего зависит численность популяции	245
Стратегии воспроизводства и выживаемости	246
Демографические параметры	246
Продуктивность	247
Продолжительность жизни крупных хищных птиц	247
Выживаемость и методы ее оценки	249
Выживаемость взрослых особей	250
Выживаемость молодых особей	253
Матричная модель динамики популяции	256
Результаты моделирования	258
Популяционные тренды и перспективы сахалинской и амурской популяций	259
Глава 10. Генетическое разнообразие сахалинской популяции	262
Факторы, влияющие на уровень генетической изменчивости	263
Генетическая изменчивость в сахалинской популяции белоплечего орлана	264
Социально-пространственная структура и родственные связи	266
Глава 11. Антропогенные и иные факторы неблагоприятного воздействия на орланов	270
Трансформация местообитаний	271

Антропогенная трансформация местообитаний	271
Пирогенная трансформация местообитаний	274
Воздействие беспокойства	275
Дистанция испугивания	277
Тип источника беспокойства	278
Временной аспект беспокойства	280
Возраст особей	281
Число птиц в группе	282
Шумовое воздействие	282
Загрязнение среды обитания	283
Загрязнение тяжелыми металлами	283
Загрязнение хлорорганическими соединениями	285
Загрязнение углеводородами	286
Гибель на линиях электропередач и другие техногенные угрозы	288
Браконьерство и истощение кормовых ресурсов	289
Глава 12. Меры по охране орланов	291
Охрана гнезд и гнездовых территорий	291
Зонирование	291
Защита гнезд от разорения наземными хищниками	295
Предотвращение гибели птиц на линиях электропередач	296
Строительство искусственных гнезд	297
Строительство искусственных присад	299
Снижение воздействия строительных операций	300
Глава 13. Заключение	304
Список литературы	315
Приложение	337
Указатель видов	352
Резюме	358
Summary	372



Предисловие

Белоплечий орлан занимает особое место среди фауны птиц России. Этот один Дальнего Востока — один из самых крупных орлов мира. Обладая необычайно узким ареалом, орланы на протяжении всей жизни тесно связаны с морскими побережьями и пресноводными водоемами.

До недавнего времени относительно благополучное состояние популяции белоплечего орлана было связано с удаленностью и труднодоступностью районов их обитания. Однако на рубеже тысячелетий ситуация стала коренным образом меняться. На шельфе Охотского моря обнаружены крупные месторождения углеводородов, некоторые из них уже начали осваиваться. Значительная часть гнездового ареала белоплечего орлана перекрывается с перспективными нефтегазоносными площадями. Обладая сравнительно небольшой численностью и медленными темпами воспроизводства, белоплечий

орлан оказался чрезвычайно уязвимым в условиях глобального изменения прибрежных экосистем, что не может не вызывать беспокойства за его судьбу.

В районах реализации масштабных промышленных проектов на первый план выступает осознание необходимости нового отношения к редким и уязвимым видам, и среде их обитания. Разработка эффективной стратегии охраны этих видов требует глубоких знаний современного состояния популяции, особенностей образа жизни, а также «узких» мест в биологии, определяющих их устойчивость и способность адаптации к новым реалиям.

Хотя история изучения белоплечего орлана насчитывает не одно десятилетие, этот вид, тем не менее, остается одним из наименее изученных в нашей фауне. Накопившиеся за это время сведения об экологии вида до сих пор оставались разрозненными и нуждались в обобщении. Вниманию читателей предлагается первая книга, целиком посвященная белоплечему орлану.

В основу монографии легли результаты собственных многолетних исследований авторов, но при обсуждении основных тем мы стремились к максимальному использованию всей имеющейся достоверной информации. В книге широко цитируются опубликованные данные по биологии и экологии белоплечего орлана из разных частей ареала (Камчатки, Магаданской области, Курильских островов и северной Японии), а также данные исследований по близкородственным видам — орлану-белохвосту и белоголовому орлану. Оригинальные не опубликованные ранее результаты приводятся без ссылок.

Исходным замыслом книги было не столько подготовить «классическую» монографию, объединяющую все существующие знания о виде, сколько ознакомить читателей с особенностями организации и жизнедеятельности белоплечих орланов, определяющими их место в прибрежных сообществах.

Книга адресована широкому кругу читателей. Она может быть интересна студентам-биологам и специалистам-орнитологам, так как содержит большое количество новых оригинальных данных и объемный обзор литературы, посвященной белоплечему орлану. В то же время мы надеемся, что она будет понятна и полезна всем читателям, любящим природу и размышляющим над ключевыми вопросами естествознания. Этому способствуют более 70 иллюстраций, позволяющих преподнести научные результаты в наиболее простой для восприятия форме. Отдельный интерес представляет большое количество фотографий белоплечих орланов в период гнездования и во время зимовки птиц, сделанных авторами книги и известными российскими фотографами-анималистами: Игорем Шпиленком, Сергеем Горшковым и Евгением Слободским. Книгу украшают рисунки замечательного орнитолога и художника Евгения Коблика.

История знакомства с белоплечим орланом первого автора — Владимира Борисовича Мастерова, сотрудника Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, — началась еще в 1983 г. на нижнем Амуре. С тех пор он посвятил орланам большую часть своей научной деятельности. С 1986 г. он организовал регулярные исследования биологии этого вида

в Нижнем Приамурье, а с 1989 г. — и на севере о. Сахалин. Системный подход позволил собрать уникальные данные, отражающие динамику популяции на протяжении почти трех десятилетий. Помимо перечисленных районов, автору удалось поработать в юго-западном Приохотье, на Шантарских островах, на Камчатке, на Южных Курилах и на о. Хоккайдо. В 1996–1997 гг. при поддержке Всемирного фонда дикой природы им были организованы исследования распространения и биологии белоплечих орланов на северо-западном и южном побережье Охотского моря, в восточной Камчатке, на северном Сахалине и в Татарском проливе. В 1997–1999 гг. проведены масштабные аэровизуальные учеты численности и уточнены границы распространения этого вида в южной части ареала. В 1998–1999 гг. осуществлен проект по изучению миграции белоплечих орланов с использованием современных методов дистанционного слежения. В этот же период проведены оценки численности и возрастного состава орланов, зимующих на Южных Курилах. В 2003 и 2007 гг. выполнены исследования зимовки орланов на о. Хоккайдо. Благодаря усилиям автора удалось узнать много нового об экологии, физиологии, численности и продуктивности белоплечего орлана в разных частях ареала. Часть этих данных легла в основу его диссертации «Экологическая энергетика и межвидовые отношения орланов (*Haliaeetus albicilla* L., *Haliaeetus pelagicus* Pall.) на нижнем Амуре и острове Сахалин» (1992 г.).

Второй автор книги — Михаил Романов, сотрудник Института математических проблем биологии РАН. Темой его исследований была и остается экология хищных птиц, что нашло отражение в кандидатской диссертации. С 2004 г. он присоединился к группе В. Б. Мастерова, и с тех пор белоплечий орлан остается в фокусе его научных интересов.

В центре повествования находятся нижний Амур и о. Сахалин, которые на протяжении многих лет служили авторам основным исследовательским полигоном. Здесь обитает одна из наиболее крупных группировок белоплечего орлана — около двух с половиной тысяч особей. Объектами многолетнего мониторинга стали 1845 гнезд и 717 гнездовых участков орланов. Основной фактический материал по экологии, демографии и фенологии вида был собран в этом регионе в 1986–2013 гг.

Помимо Сахалина и Нижнего Приамурья, изучением популяции белоплечего орлана в настоящее время занимаются орнитологи Камчатского края и Магаданской области. На Камчатке в течение многих лет биологию этого вида исследовал Е. Г. Лобков, автор ряда основополагающих работ по орнитофауне полуострова. Значительный вклад в изучение зимней экологии и морфологии белоплечего орлана внес А. В. Ладыгин. В Магаданской области на базе Государственного природного заповедника «Магаданский» организован многолетний мониторинг контрольной популяции белоплечего орлана под руководством Е. Р. Потапова и И. Г. Утехиной. По результатам мониторинга совместно с иностранными коллегами (М. McGrady, D. Rimlinger и др.), периодически приезжающими для полевых исследований,

ими подготовлен ряд публикаций. Экологию орланов во время зимовки на о. Хоккайдо изучали японские специалисты—К. Saito, М. Ueta, Н. Nakagawa, N. Kurosawa, S. Shiraki и др. Мы благодарны всем авторам, опубликовавшим результаты своих исследований различных аспектов биологии белоплечего орлана, и надеемся, что нигде не исказили смысл их рассуждений.

При подготовке некоторых глав этой книги основной вклад был внесен рядом специалистов, которым авторы выражают свою искреннюю благодарность:

- раздел «История открытия и первоописания белоплечего орлана...» главы 1 — А. П. Иванов, с. н. с. Государственного Биологического музея имени К. А. Тимирязева;
- раздел «Палеонтология» главы 1 — Е. С. Шпинева, н. с. Государственного Биологического музея им. К. А. Тимирязева;
- глава 10 «Генетическое разнообразие сахалинской популяции» — В. А. Александров, аспирант Биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова.

Сбор материала для этой книги был бы невозможен без поддержки коллектива орнитологов, принимавших на разных этапах участие в полевых исследованиях на нижнем Амуре и острове Сахалин. В их числе [Н. Д. Поярков], В. Б. Зыков, З. В. Ревякина, В. В. Романов, А. П. Иванов, М. В. Бабушкин, Н. Г. Пирогов, В. Д. Александров, В. В. Буслаков, И. Г. Покровский, [Н. В. Науменко], П. С. Ктиторов, Г. Г. Савченко, И. А. Талденков.

Мы искренне благодарим жителей Приамурья за помощь и поддержку во время длительных экспедиций: С. В. Анохина, Р. К. Юрочкина, А. А. Пикова, Ю. А. Ковальчука, С. А. Ковальчука, А. В. Буторина, И. В. Буторина, В. Бочарова, А. В. Федорова, [Н. Яковлева]. Также мы глубоко признательны директору Комсомольского государственного природного заповедника О. М. Головешко и сотрудникам заповедника Г. В. Вану, Е. Кондратьевой за помощь в подготовке и проведении работ на особо охраняемых природных территориях Нижнего Приамурья и надеемся на продолжение тесного сотрудничества.

Неоценимую помощь при выполнении полевых исследований оказали местные жители-сахалинцы Л. П. Поздеев, А. Ю. Жданков, А. П. Лиханов, А. А. Недайвозов, А. В. Бородаев, А. П. Сусин, В. А. Митрофанов, В. Макаров, В. И. Смоляков, П. А. Барковский, А. И. Данилин и многие другие энтузиасты, которым небезразлична судьба редких видов животных острова Сахалин.

Издание этой книги не состоялось бы без финансовой и организационной поддержки компанией «Эксон Нефтегаз Лимитед» (грант № РА-2013-09), одобрившей идею подготовки монографии по одному из ключевых видов, обитающих в районе освоения нефтегазовых месторождений на шельфе о. Сахалин.

В. Мастеров, М. Романов



1 Общая характеристика вида

Отряд Соколообразные — Falconiformes
Семейство Ястребиные — Accipitridae
Род Орланы — *Haliaeetus*

Белоплечий орлан
Haliaeetus pelagicus (Pallas, 1811)

Aquila pelagica. Pallas. Zoographia Rosso-Asiatica, I, 1811, p. 343.

Steller's sea eagle (англ.), Pygargue empereur (фр.),
Riesenseeadler (нем.), O-washi (яп.)

Русские синонимы: тихоокеанский орлан, менее употребимые — камчатский орлан, морской орлан, пёстрый морской орёл.

История открытия и первоописания белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811)

По-английски белоплечий орлан именуется «Steller's sea eagle» («Стеллеров орлан»), в честь немецкого врача и натуралиста Георга Вильгельма Стеллера (1709–1746), который, будучи в 1737–1742 годы участником Второй Камчатской экспедиции Витуса Беринга (1681–1741), первым поведал миру о «пестром орле сорочьего окрасу». На обратном пути от берегов Аляски экспедиция В. Беринга, в которой участвовал Г. Стеллер, потерпела кораблекрушение на острове, впоследствии получившем имя Беринга. Г. Стеллер и другие оставшиеся в живых члены экспедиции были вынуждены зимовать на острове в крайне тяжелых условиях. Однако, несмотря на все лишения, Г. Стеллеру удалось весьма подробно изучить и описать местную флору и фауну.

Белоплечий орлан — один из видов, информация о котором была впервые опубликована в 1774 г. в издании на немецком языке «Beschreibung von dem Lande Kamtschatka». В этом издании Г. Стеллер ограничивается перечислением крупных орлов, встречающихся на Камчатке, не упоминая об их встречах в других местах. Вот как Георг Стеллер описывает свои наблюдения: «Из хищных птиц водятся три орла: 1) морской орел (*Haliaeetus*); 2) снежный орел (*Naevia*) и 3) вид неизвестных и очень красивых орлов, встречающихся на Камчатке, впрочем, гораздо реже, чем в Америке и на островах». Исходя из этих описаний, можно понять, что автор говорит о трех видах орланов: белоплечем орлане (*Haliaeetus pelagicus*), орлане-белохвосте (*Haliaeetus albicilla*) и белоголовом орлане (*Haliaeetus leucocephalus*). Первые два вида гнездятся и в настоящее время на Камчатке, а белоголовый орлан является залетным видом, хотя во времена Г. Стеллера гнезился на Командорских островах. Автор подробно описывает гнездо этого вида, которое он обследовал на о. Беринга.

Во Второй Камчатской экспедиции участвовал также Степан Петрович Крашенинников (1711–1755). В опубликованной им в 1755 г. книге «Описание земли Камчатки» также содержатся сведения о белоплечем орлане. С. П. Крашенинников, упоминая описания господина Стеллера, приводит не три, а четыре «рода орлов», встречающихся на Камчатке: 1) «черной, у которого голова, хвост и ноги белыя. На Камчатке их редко видают; напротив того весьма много по островам лежащим между Камчаткой и Америкой...»; 2) «Белой по Тунгузски Ело называемой, котораго нам в Нерчинске случилось видеть, токмо оной не бел, но сер, а белого орла почитает за Ело господин Стеллер...»; 3) «Черно-бело-пестрый»; 4) «Темно-глинистой, у котораго по конец крылья и хвоста пестрины овальные». Описание первого вида явно указывает на американского белоголового орлана. Под «белым орлом», на наш взгляд, следует понимать орлана-белохвоста. «Черно-бело-пестрый», скорее всего, — белоплечий орлан (в составленном С. П. Крашенинниковым списке животных и растений с названиями на местных наречиях он прямо

приводит «орла белокрылого»). Под «темно-глинистыми орлами» здесь, вероятно, нужно признать молодых особей разных возрастов белоплечего орлана и, возможно, орлана-белохвоста.

Несмотря на имеющиеся упоминания о белоплечем орлане в трудах Г. Стеллера и С. П. Крашенинникова, всестороннее научное описание вида было сделано лишь спустя много лет после смерти обоих авторов. В 1811 г. на латинском языке вышло издание «*Zoographia Rosso-Asiatica*» немецкого зоолога и ботаника Петера Симона Палласа (1741–1811). В этом издании автор впервые дает научное описание белоплечего орлана, сделанное по двум экземплярам, доставленным в Петербург доктором Карлом Мерком, участником правительственной Северо-восточной экспедиции под командованием Иосифа Биллингса (1787–1791). В полном латинском названии *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) увековечено имя ученого. П. С. Паллас считал, что «морским орлом (*Haliaeetus*)» Г. Стеллер называл именно белоплечего орлана, поскольку эта птица единственная из крупных орлов гнездится на морских скалах побережий Охотского моря и Камчатки, вдоль которых пролегли пути участников Второй Камчатской экспедиции. Паллас описал белоплечего орлана в роде орлы *Aquila*, поэтому его имя и дата первоописания, согласно принципам зоологической номенклатуры, приводятся в скобках.

Описание рода орланы (*Haliaeetus*) дал в 1809 г. французский натуралист и зоолог Жюль Сезар Савиньи (1777–1851). Латинское название рода *Haliaeetus* происходит от древнегреческих слов «hali» («у моря») и «aetos» («орел»). Видовое название «*pelagicus*» также подчеркивает связь этих птиц с морем.

Общепринятое русское название вида — «белоплечий орлан» — отражает особенности окраски оперения этих птиц. У русского названия есть синонимы: «тихоокеанский» и «камчатский» орлан. Первый указывает на географическое распространение вида, а второй не совсем верен, поскольку на Камчатке обитает лишь часть его популяции.

Юридический статус белоплечего орлана

Белоплечий орлан — эндемик Дальнего Востока России. Вид внесен в Красный список Международного Союза Охраны Природы (МСОП) со статусом С2a(ii) — уязвимый вид с тенденцией популяции к сокращению, отнесен к категории III Красной книги РФ как редкий вид с ограниченным распространением, включен в Международную Красную книгу Азии (BirdLife International, 2001). Белоплечий орлан занесен в региональные Красные книги Хабаровского края, Сахалинской области, Камчатки и Магаданской области, на территории которых простирается его гнездовой ареал, а также Приморья, где зимует часть популяции.

Природоохранный статус белоплечих орланов определяется рядом международных соглашений, направленных на сохранение редких и уязвимых видов.

Этот вид включен в Приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (СИТЕС), Приложение I Боннской Конвенции по сохранению мигрирующих видов диких животных (1979 г.), двустороннюю Конвенцию между Россией и Японией об охране перелетных птиц и птиц, находящихся под угрозой исчезновения, и среды их обитания, Приложения двусторонних соглашений, заключенных Россией с США, Республикой Корея и КНДР об охране мигрирующих птиц. В Японии белоплечий орлан имеет статус «Национального памятника».

Категория «редкий» означает, что данный вид животных представлен небольшими популяциями, которые в настоящее время не находятся под угрозой исчезновения, но рискуют оказаться таковыми. Эти животные обычно имеют узкую экологическую нишу, распространены на ограниченной территории либо рассеяны на значительной территории с низкой плотностью. Уязвимость вида часто связана с особенностями биологической организации — крупными размерами, большой площадью участка обитания, малой численностью и плотностью популяции, поздним достижением половой зрелости, низкой плодовитостью. Все эти признаки в полной мере относятся к белоплечему орлану.

На национальном уровне белоплечий орлан, как и другие редкие виды нашей фауны, охраняется Федеральным Законом № 7 «Об охране окружающей среды» (2002 г.), Федеральным Законом № 52 «О животном мире» (1995 г.), Постановлением Правительства Российской Федерации № 158 «О Красной книге Российской Федерации» (1996 г.).

Согласно законодательству, объекты животного и растительного мира, занесенные в Красную книгу Российской Федерации, подлежат особой охране. В отношении краснокнижных видов запрещается любая деятельность, ведущая к сокращению их численности и ухудшению среды обитания. Юридические лица и граждане, осуществляющие хозяйственную деятельность на территориях и акваториях, где обитают животные, занесенные в Красную книгу, несут ответственность за сохранение и воспроизводство этих объектов животного мира. Места обитания редких видов птиц, включая зимовки, места линьки, отдыха, миграций, сезонных скоплений и размножения, имеют тот же природоохранный статус, что и сами виды.

Происхождение орланов, их систематика и филогения

Палеонтология

Несмотря на существенный прогресс палеорнитологии в последние десятилетия, происхождение и эволюция многих современных птиц остаются еще крайне слабо изученными. Не все группы видов одинаково хорошо

представлены в палеонтологической летописи, и дневные хищные птицы попадают в руки палеонтологов нечасто. Даже те остатки, что имеются в распоряжении ученых, чаще всего представлены фрагментами костей конечностей, по которым не всегда удается точно сказать, кому они принадлежали. Так, от дневных хищников зачастую сохраняются только когтевые и предкогтевые фаланги пальцев, обладающие, по сравнению с остальным скелетом, несравненно большей прочностью. Хотя по фалангам можно отличить многие современные роды ястребиных, они оказываются менее полезными при изучении морфологически промежуточных форм, живших в древности. Поэтому, рассуждая о ранних этапах эволюции орланов, приходится учитывать не только находки этих птиц (весьма и весьма редкие), но также и данные по развитию орнитофауны в целом.

История становления современных фаун птиц берет начало в олигоцене (34–23 млн. лет назад) и, очевидно, связана с происходившими в то время глобальными климатическими перестройками. В это время вымирают многие архаичные группы и появляется большинство современных семейств, в результате чего формируется общий облик орнитофауны, сходной с современной. Нет никаких сомнений, что близкие родственники современных орланов в это время уже существовали. Так, в олигоценовых отложениях Египта была найдена фрагментарная плечевая кость крупного дневного хищника, морфологически близкая к костям орланов и коршунов, но по размерам сопоставимая именно с костями орланов (Rasmussen *et al.*, 1987). Из среднего миоцена Франции известен ископаемый вид *Haliaeetus piscator*, впервые описанный по нескольким костям выдающимся французским палеонтологом Альфонсом Мильн-Эдвардсом еще на рубеже 60-х – 70-х годов XIX в. Однако нужно иметь в виду, что фауны птиц олигоценового и более поздних ранне- и среднемиоценового возрастов (примерно 23–10 млн. лет назад) состояли в основном из вымерших родов, родственные связи которых с современными формами не всегда очевидны. Поэтому к определениям птиц олигодена, раннего и среднего миоцена, как принадлежащих к современным родам, следует относиться с известной осторожностью. Не исключено, что олигоценовые и ранне-среднемиоценовые орланы относились к другому роду, не обязательно предковому для *Haliaeetus*.

Достоверные находки орланов современного рода *Haliaeetus* известны с конца миоцена (10–5 млн. лет назад) из нескольких местонахождений Азии и Северной Америки (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2011; Becker, 1987). Уже тогда орланы, по-видимому, обитали вблизи крупных водоемов (как соленых, так и пресных), что характерно для них и поныне. Фауны околородных птиц позднего миоцена – плиоцена на территории Восточной Европы, Азии и Северной Америки были очень сходными и состояли из современных родов птиц (Зеленков, Курочкин, 2011). Можно предположить, что единственный описанный из позднего миоцена – раннего плиоцена Западной Монголии вид *Haliaeetus fortis* (Курочкин, 1985) имел широкое

распространение в Голарктике, хотя остатки орланов пока не найдены в позднем миоцене – плиоцене за пределами Западной Монголии и восточных регионов Северной Америки.

Древнейшее указание на современный вид орланов относится к позднему плиоцену (около 2.5 млн. лет назад): орлан-белохвост (*H. albicilla*) отмечен из верхнего плиоцена Франции (Mourer-Chauviré, 2004). Появление современных видов в это время — обычная ситуация для многих групп птиц. Не исключено, что какому-то из современных видов принадлежат изолированные кости очень крупного орлана, найденные в позднем плиоцене Забайкалья (Курочкин, 1985).

Четвертичная палеонтологическая летопись орланов значительно богаче. Чаще всего в ней представлен орлан-белохвост, остатки которого относительно часто встречаются в среднем и позднем плейстоцене Европы, Средиземноморья и Кавказа (Tyrberg, 1998; 2008). Орлан-крикун (*H. vocifer*) известен из позднего плейстоцена Зимбабве (Tyrberg, 1998). Остатки *H. cf. pelagicus* (то есть близкие, но не идентичные *H. pelagicus*, белоплечему орлану) известны из позднего плейстоцена Японии (Tyrberg, 1998; 2008). Помимо этого, из нижнего и среднего плейстоцена Восточной Европы известны остатки вымершего *H. angustipes* (Tyrberg, 1998; 2008). Возможно, вымерший вид орлана мог обитать в четвертичное время на Гавайях (Olson, James, 1991).

Систематика и филогения

Поскольку ископаемые остатки соколообразных пока слишком малочисленны для того, чтобы должным образом проследить по ним эволюцию орланов, для понимания филогении и систематики хищных птиц и, в частности, места рода *Haliaeetus* в семействе Accipitridae, в основном приходится ориентироваться на результаты изучения современных представителей группы.

Классическое исследование М. Джолли (Jollie, 1977), выполненное на обширном материале с привлечением данных, в основном, по остеологии и миологии ястребиных, показало, что ближайшим родственником орланов среди современных дневных хищников следует считать рыбных орлов рода *Ichthyophaga*. Близкими к орланам и рыбным орлам оказались коршуны. Более позднее остеологическое исследование с использованием кладистической методологии (Holdaway, 1994) подтвердило эти представления. На родство орланов, рыбных орлов и коршунов, в частности, указывает срастание первой и второй фаланг внутреннего пальца стопы, характерное только для представителей этих групп (Olson, 1982).

Молекулярные данные также в целом указывают на филогенетическую близость *Haliaeetus* и *Ichthyophaga* с одной стороны и их близкое родство с коршунами (*Milvus* и, в большей степени, *Haliastur*) — с другой (Wink *et al.*, 1996; Lerner, Mindell, 2005; Griffiths *et al.*, 2007) (рис. 1). Ранее род *Hali-*

aetus считался монофилетичным (Siebold, Helbig, 1996), однако более поздние исследования на обширном материале подтвердили монофилетичность подсемейства *Haliaeetinae*, но не рода *Haliaeetus*. При включении в анализ представителей *Ichthyophaga* оказалось, что африканский и мадагаскарский рыбные орлы ближе к орлам, традиционно относимым к роду *Ichthyophaga*, чем к прочим представителям рода *Haliaeetus* (Lerner, Mindell, 2005). Таким образом, монофилия *Haliaeetus* поддерживается только при включении в него видов рода *Ichthyophaga*. Вся же эта группа (орланы + коршуны) считается либо частью эволюционной радиации канюковых в широком смысле (*Buteoninae*) (Griffiths *et al.*, 2007), либо занимающей базальное положение по отношению к канюковым (Lerner *et al.*, 2008).

Те же исследования показывают, что род *Haliaeetus* разделяется на две филогенетические ветви (рис. 2). В первую входят виды с северным распространением — *H. albicilla*, *H. leucocephalus* и *H. pelagicus* (Lerner, Mindell, 2005). Ко второй группе принадлежат виды с тропическими ареалами (*H. vocifer*, *H. vociferoides*, *H. leucogaster* и *H. sanfordi*). *H. leucoryphus* — вид, круглый год обитающий в тропиках, однако он также гнездится в зоне умеренного климата Северного полушария и, согласно молекулярным данным (Wink *et al.*, 1996), входит в один кластер с северными бореальными видами. *Ichthyophaga ichthyetus* и *I. humilis*, согласно Лернеру и Минделлу (Lerner, Mindell, 2005), также относятся к тропической ветви группы. Мадагаскарский орлан *H. vociferoides* и африканский орлан *H. vocifer* являются сестринскими видами, что подтверждается молекулярно-генетическими методами,

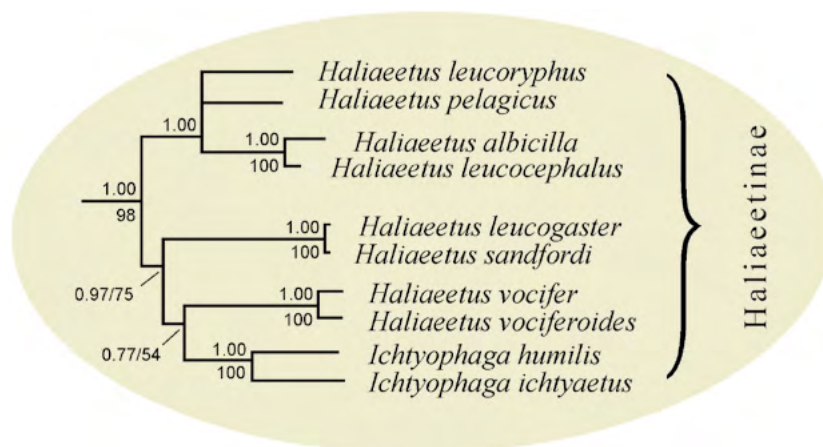


Рис. 1. Филогенетическое древо хищных птиц, построенное по митохондриальной ДНК (сyt-b и ND2). По: Lerner, Mindell, 2005 (фрагмент). Топология соответствует байесовскому дереву (Bayesian inference majority rule tree). Верхние цифры — байесовские апостериорные вероятности (Bayesian posterior probability values), нижние цифры — значения максимальной экономии (maximum parsimony values (> 50%).

а также морфологическими и поведенческими признаками: красноватым оперением и сложными мелодичными вокализациями.

Таким образом, ближайшими родственниками белоплечего орлана являются орлан-долгохвост и пара близких друг к другу орланов — белоголовый и белохвостый.

Черный орлан

Больше ста лет ученые спорят о том, существуют ли подвиды у белоплечего орлана. Некоторые авторы выделяют два подвида: номинальный *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas, 1811), распространенный по всему ареалу, и *H. pelagicus niger* (Heude, 1887) — так называемый черный орлан, обитавший на Корейском полуострове. Впервые черный орлан был описан как отдельный вид *Haliaeetus niger* в 1887 г. (Austin, 1948; Vaurie, 1965). И сегодня некоторые специалисты склонны рассматривать его как самостоятельный вид (Peters, 1931; Степанян, 1975; 2003; Коблик и др., 2006) или как исчезнувшую географическую расу в статусе подвида (Коблик, Архипов, 2014). Другие же считают его цветовой вариацией или морфой *H. pelagicus* с локальным распространением (Дементьев, Гладков, 1951; Meyburg, 1994; Ferguson-Lees, Christie, 2001).

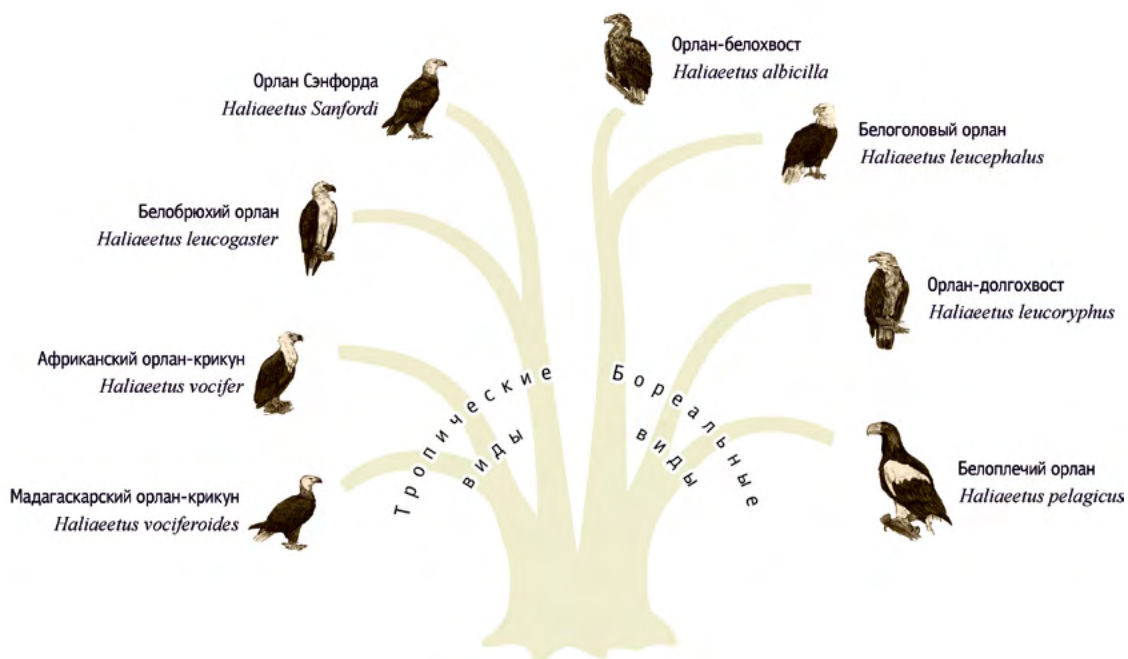


Рис. 2. Генеалогическое древо ближайших родственников *Haliaeetus*. По: Stalmaster (1987).

Окраска оперения взрослых особей черного орлана очень похожа на окраску белоплечего, но отличается более тусклым и почти черным тоном, а также отсутствием белых пятен на лбу, крыльях и темным цветом оперения голеней. Рулевые перья и их кроющие белые (Zukowsky, 1966) либо бурые с белыми пятнами на концах (Бутурлин, Дементьев, 1936; Kaizer, 2010). Клюв и лапы ярко-желтые. Неполовозрелые особи обеих форм, судя по всему, заметно не отличаются друг от друга (Штегман, 1937; Fischer, 1982), хотя фактических данных, подтверждающих это, пока не существует.

Все сведения о встречах черного орлана в природе относятся преимущественно к зимнему периоду. Достоверных случаев гнездования не описано, однако в сводке по птицам Северной Кореи (Tomé, 1999) упоминается, что размножающаяся популяция орланов на полуострове представлена темными особями.

Семнадцать из восемнадцати известных встреч этих птиц зарегистрированы в Корее. Там же зимуют и белоплечие орланы. Одного черного орлана добыли 25.02.1902 г. в Южном Приморье (Сидими). С конца Первой мировой войны из Кореи не поступало достоверных сведений о черном орлане. Последние неподтвержденные сообщения о встречах этого «вида» в природе (в дельте р. Нактонган и на о-вах Кочежо) относятся к январю, февралю и декабрю 1968 г. (Gore, Won, 1971). Эти авторы причисляли черного орлана к редким оседлым и зимующим птицам Южной Кореи. По мнению многих специалистов, черный орлан мог исчезнуть еще в начале прошлого столетия (Zukowsky, 1966; Dathe, 1966; Neufeldt, Wunderlich, 1980; Fischer, 1982; Brazil, 2009).

В конце XIX в. черные орланы содержались в зоопарках Берлина, Лондона, Гамбурга, Марселя, Риги, Петербурга, в Китае, Корее и Японии, но к началу XX в. живых особей не осталось (Austin, 1948; Zukowsky, 1966). В течение почти 100 лет не было сведений о существовании черной морфы ни в зоопарках, ни в природе.

Однако в 2008 г. в зоопарке Berlin Tierpark появился взрослый орлан с черным оперением (Kaiser, 2010; 2011). Это была самка, рожденная в неволе в 2001 г. и надевшая в семилетнем возрасте свой окончательный наряд. Ее оперение оставалось полностью темным, только хвост был испещрен белыми пятнами, наиболее крупными на концах рулевых перьев. Клюв и лапы этой особи были ярко-желтыми, как и у белоплечего орлана. Родители птицы были отловлены птенцами в 1983 г. на нижнем Амуре и имели обычную для белоплечих орланов окраску (Kurilovich, 2008). В 2009 г. она образовала пару с нормально окрашенным самцом и вывела одного птенца (Kaiser, 2010). Этот пример свидетельствует в пользу гипотезы, что черный орлан — всего лишь цветовая вариация орлана белоплечего.

В 2009 г. у семейной пары, состоящей из темной самки и обычно окрашенного самца появилось первое потомство. Птенца отправили в зоопарк г. Таллина. Осталось подождать до 2016 г., чтобы выяснить, какой окраски будет взрослый черный орлан второго поколения.

Анализ различных вариантов окраски птенцов белоплечих орланов и ее возрастных изменений (Гл. 1, раздел «Возрастные наряды») свидетельствует о том, что птицы даже из одного гнезда могут заметно различаться по степени выраженности темных тонов в оперении. В частности, окраска хвоста птенцов может варьировать от почти чисто-белой до темно-бурой с отдельными светлыми пятнами, образующими мраморный рисунок. Некоторые особи надевают взрослый наряд уже в четырехлетнем возрасте, тогда как другие сохраняют черты «юношеского» наряда до пяти лет. Возможно, степень выраженности меланистических признаков в окраске птиц имеет географическую изменчивость. Марк Бразил (Brazil, 2009) не исключает вероятность ошибки при идентификации особей белоплечих орланов в переходных возрастных нарядах.

Предварительные результаты анализа ДНК, выделенной из перьев черного орлана, хранящегося в Зоологическом институте РАН, не выявили значимых различий между этой и номинальной формами белоплечего орлана (Е. Г. Лобков, личн. сообщ.).

Близкие родственники и их распространение

Белоплечий орлан *H. pelagicus* — самый крупный представитель рода *Haliaeetus*. Средний вес самцов колеблется в пределах 4.9–7.5 кг, самок — 6.8–8.9 кг (Штегман, 1937; Дементьев, Гладков, 1951; Портенко, 1951; Weick, 1980; Fischer, 1982). Этот вид населяет побережье Охотского моря, п-ов Камчатку, побережье Корякского нагорья, низовья Амура и о. Сахалин (рис. 3). Численность вида составляет ориентировочно 5–7 тысяч особей. Белоплечий орлан, безусловно, является одним из наиболее эффектных орлов в мире. Темная черновато-бурая спина, грудь, живот и крылья контрастируют с ярко-белыми хвостом, надхвостьем, оперением голеней и подхвостьем. Наряд дополняют белые пятна на сгибе крыла, создающие эффект «белых плеч», а иногда и отдельные белые маховые перья. С возрастом на задней и боковой поверхности шеи взрослых особей формируется светло-палевый «капюшон», который «седеет» с возрастом. Добавляют эффектности ярко-желтый массивный клюв и лапы, сверкающие на солнце.

Орлан-белохвост *H. albicilla* населяет всю северную Евразию. Небольшая популяция (около 100 пар) обитает на юге о. Гренландия. В настоящее время численность этого вида достигает 9–11 тысяч пар. На Дальнем Востоке России ареал белоплечего орлана перекрывается с ареалом орлана-белохвоста, однако эти виды далеко не везде соседствуют. Белоплечие орланы больше тяготеют к побережью, тогда как их более мелкие собратья предпочитают внутренние водоемы и долины рек. Вес самцов орланов-белохвостов составляет 3.1–5.4 кг, самок — 4–6.9 кг. В отличие от белоплечих орланов, взрослые птицы этого вида окрашены не так ярко. Светло-коричневое с па-

левым оттенком оперение тела сочетается с ярко-белым хвостом и светлой, «седеющей» с возрастом головой. Иногда в лучах заходящего солнца старые особи выглядят как их другие близкие родственники — белоголовые орланы, населяющие Северную Америку. Темно окрашенное подхвостье и надхвостье надежно отличают этот вид от белоголового орлана.

Белоголовый орлан *H. leucocephalus* — житель Северной Америки, распространён от Аляски до Калифорнии и Флориды и образует два подвида: более мелкий южный *H. l. leucocephalus* и более крупный северный *H. l. Washingtoniensis*. Граница между областями обитания этих подвидов проходит приблизительно по 38° северной широты. Средняя масса этих хищников 4–6 кг, хотя отдельные крупные особи северного подвида могут весить до 7.5 кг.

Визитная карточка этого вида — ярко-белая голова и верхняя часть шеи, что отражено в его названии. Такой же белый цвет имеет клиновидный хвост, а также надхвостье и подхвостье. Остальное оперение тела, крыльев и «штанов» темно-бурое. Клюв и лапы желто-оранжевого цвета, чуть менее яркого, чем у белоплечих орланов. В 1782 г. решением Конгресса США белоголовый орлан удостоился чести стать национальной эмблемой страны.

В начале XVIII в. численность этого вида предположительно оценивалась в несколько сотен тысяч особей. В первой половине XX в. численность популяции белоголового орлана значительно снизилась в результате прямого преследования фермерами, разрушения местообитаний и воздействия пестицидов (ДДТ). К середине прошлого века численность орланов

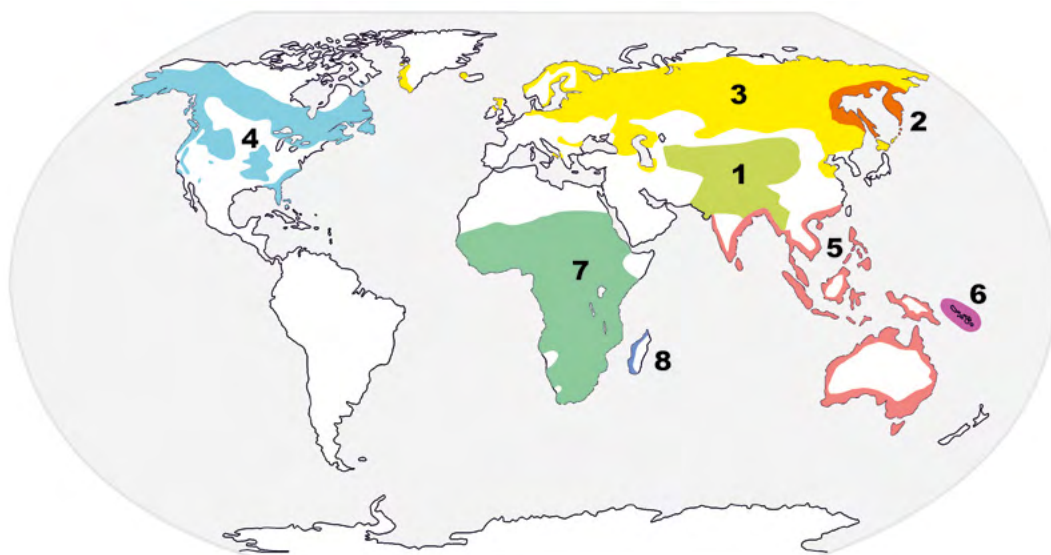


Рис. 3. Распространение орланов рода *Haliaeetus*. 1 — орлан-долгохвост, 2 — белоплечий орлан, 3 — орлан-белохвост, 4 — белоголовый орлан, 5 — белобрюхий орлан, 6 — орлан Сэнфорда, 7 — африканский орлан-крикун, 8 — мадагаскарский орлан-крикун.

сократилась до критической отметки — около 400 гнездящихся пар в 48 штатах. В 1962 г. этот вид был взят под охрану федеральным правительством США. Принятые меры позволили приостановить сокращение популяции, и, начиная с 1970-х годов, количество гнездящихся пар стало увеличиваться. К настоящему времени численность популяции оценивается в 110–115 тысяч особей, что позволило исключить белоголовых орланов из федерального перечня видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Известны случаи проникновения белоплечих орланов на американский континент по Алеутской гряде, и наоборот, американские белоголовые орланы изредка залетают на азиатское побережье. В XIX в. оба вида встречались на Командорских островах (о. Беринга).

Белобрюхий орлан *H. leucogaster* населяет побережье Южной Азии и Австралии. Это птица средних размеров и весом до 3.4 кг. Вид довольно обычен: его численность оценивается до 100 тысяч особей. У взрослых орланов ярко-белые голова, шея, грудь и живот, а также оперение лап и хвоста, основание которого прикрыто темными перьями подхвостья. Спина, верхняя поверхность крыльев и маховые перья темные, серовато-бурые. В отличие от других видов, это не мигрирующие птицы; они продолжают держаться парами в зимний период. Помимо рыбы, белобрюхие орланы часто охотятся и на морских змей, иногда погружаясь в воду, чтобы схватить добычу.

Орлан Сэнфорда *H. sanfordi*, известный также как Соломонов орлан — эндемичный вид, населяющий только Соломоновы острова в южной Пацифике. Окраска этого хищника не такая яркая и выглядит как окраска молодых белобрюхих орланов, сочетая черные, коричневые и золотистые тона в оперении. Белые участки оперения практически отсутствуют. Это один из самых маленьких орланов на планете. Средний вес птиц составляет около 2–2.7 кг. Современный статус этого вида остается неопределенным. Их численность не превышает 1000 особей.

Как и другие орланы, эти хищники населяют морские побережья, но часто встречаются на удалении от моря в горных тропических лесах, где охотятся преимущественно на птиц и млекопитающих.

Орлан-долгохвост *H. leucoryphus* также не отличается крупными размерами (его вес составляет 2.6–3.5 кг). Он населяет Центральную Азию и Монголию. Этот вид избегает морских побережий и гнездится по берегам крупных пресноводных озер и рек.

Серовато-белая окраска головы и шеи контрастирует с темно-серой окраской спины и крыльев. Изящество наряда дополняет золотисто-рыжая грудь. Но наиболее яркая часть оперения — это белый хвост, окаймленный темной, почти черной полосой, и такой же темный в основании. Этот хищник предпочитает рыбу, особенно мертвую, и довольно часто ворует добычу у других птиц. Орланы-долгохвосты любят собираться большими группами в кормных местах, особенно во время зимовки. Численность оценивается в диапазоне от 1 до 10 тысяч особей.

Оставшиеся два представителя этой группы относятся к так называемым рыбным орлам — это африканский и мадагаскарский рыбные орлы. Отличительной чертой рыбных орлов является их громкий мелодичный крик, напоминающий переливчатый йодль альпийских горцев. Поэтому второе популярное название этих птиц — орланы-крикуны.

Африканский орлан-крикун *H. vocifer* распространен в центральной и южной Африке и весьма обычен (их численность превышает 100 тысяч особей). Это сравнительно некрупная хищная птица весом от 2 до 3,6 кг. У взрослых особей ярко-белые голова, шея, грудь и хвост, а оперение спины и крыльев ржаво-коричневое. Однако маховые перья и их кроющие практически черные, что делает оперение этого хищника особо элегантным.

Эндемичный **мадагаскарский орлан-крикун** *H. vociferoides* населяет западное побережье Мадагаскара и внутренние мангровые заросли. Этот сходный по размерам со своим африканским собратом орлан весит 2,2–3,5 кг и отличается более скромной окраской. Голова и шея мадагаскарского рыбного орла ржавчато-рыжие, и только щеки грязно-белого цвета; такой же белый хвост. Общий тон окраски оперения черновато-бурый, с рыжеватыми каемками кроющих перьев крыла и груди. В настоящее время численность этих птиц достигла критически низкого уровня (около 120 гнездящихся пар), и вид оказался на грани полного вымирания.

Белоплечий орлан — самый крупный из орланов земного шара

Определительные признаки

Белоплечий орлан по праву входит в когорту наиболее крупных пернатых хищников мира. Длина тела самцов составляет 88 см, самок — 102 см, а средний размах крыльев — 200–245 см. Вес отдельных особей может достигать 9 кг при размахе крыльев 2,7 м или даже 2,87 м (Красная книга Камчатки, 2006), что позволяет отнести белоплечего орлана к самым крупным орлам планеты (Brazil, 1991).

Пальму первенства с ним разделяет обитающая в Южной Америке гарпия (*Harpia harpia*), вес самок которой может достигать 8 кг. Вооруженная длинными когтями¹, гарпия охотится на такую добычу, как ленивцы (4–6 кг) или обезьяны-ревуны (7–14 кг). Сила, с которой гарпия хватает жертву, составляет 18 300 ньютон-метров, что в два раза превышает дульную энергию пули. Общеизвестно, что гарпия является наиболее сильным орлом в мире современных пернатых (Ferguson-Lees, Christie, 2001; Schulenberg, 2009).

¹ Когти у гарпии достигают длины 3,75 см. У белоплечего орлана они еще длиннее — до 4,55 см, в среднем 3,96 см.

Другой хозяин неба — африканский боевой орел (*Polemaetus bellicosus*) — имеет размах крыльев до 260 см (обычно от 188 до 227 см) и весит до 6.2 кг. Вероятно, наиболее крупные самки могут весить до 7 кг. Этот хищник способен убивать такую добычу, как молодые антилопы импалы или дукеры весом до 32 кг, однако предпочитает охотиться на добычу весом менее 5 кг.

Возрастные наряды

Взрослые птицы имеют броскую окраску, которую приобретают только на 6–7-й год жизни, а до этого сменяют пять нарядов. Перьевой покров со временем снашивается, и его восстановление происходит во время линьки. Линька у орланов протекает с середины мая до конца сентября — начала октября (Дементьев, Гладков, 1951). Однако за год птицы не успевают полностью сменить оперение, особенно это касается маховых перьев. За одну линьку белоплечие орланы обновляют от 1/2 до 2/3 всего оперения, причем только от 1/4 до 1/3 маховых перьев, и продолжают линьку на следующий год (Morioka, 2000). Поэтому маховые перья одной генерации могут сохраняться до 2–3 лет. У близкого вида — орлана-белохвоста за год сменяется только 3–4 первостепенных и 6–7 второстепенных маховых перьев (Forsman, 1981).

Линька первостепенных маховых перьев (P) происходит центробежно — от внутреннего к наружному (P1 → P10). Смена второстепенных маховых (S) идет полицентрично: на разных участках предплечья одновременно выпадают 1–3 пера (рис. 4). Следующий цикл линьки начинается до окончания предыдущего; это так называемая «серийная линька» (Ginn, Melville, 1983; Edelstam, 1984). Маховые перья линяют асинхронно: очередное перо выпадает тогда, когда соседнее новое перо достигает 1/3–1/2 конечной длины, так что орланы никогда не утрачивают способность к полету. Параллельно происходит смена кроющего оперения.

Порядок смены рулевого оперения у белоплечих орланов пока не вполне выяснен. В отличие от других видов орланов, у белоплечих хвост состоит из 14 перьев, тогда как, например, у орлана-белохвоста и белоголового орлана — из 12. У последнего вида смена рулевого оперения, по всей видимости, происходит в случайном порядке (Bortolotti, Honeyman, 1983). У орлана-белохвоста сначала меняется самая внутренняя (центральная) пара рулевых перьев (R1), а затем две пары самых наружных (R5, R6) (Love, 1983). Судя по снимкам, у белоплечего орлана в ходе первых двух линек сменяются центральная пара рулевых (R1), третье–пятое рулевые (R3–R5), а также самое крайнее рулевое перо (R7), причем линька происходит асимметрично. У взрослых птиц чаще всего встречаются варианты, когда линяют внешние рулевые (R6, R7) — 54%, заметно реже — R4 (15%). По-видимому, это говорит о том, что линька идет от наружных рулевых к средним (Дементьев, Гладков, 1951).

Первая линька называется ювенильной, или гнездовой, в ходе которой эмбриональный наряд сменяется ювенильным. Послегнездовая линька происходит летом следующего года, и тогда юношеское оперение заменяется первым годовым нарядом. В ходе последующих линек первый годовой наряд меняется на второй, третий и т. д. В таблице 1 представлена схема линьки махового оперения и смены возрастных нарядов белоплечих орланов.

Синтез нового оперения требует от птиц больших затрат энергии. У крупных птиц общее число перьев достигает 25 000 (Ильичев и др., 1982). Интенсивность метаболизма в период энергичной линьки может увеличиваться на 25–35% и больше, а общие затраты энергии эквивалентны 20–40 суточным бюджетам энергии существования (Дольник, 1975). Поэтому затраты на линьку при определенных условиях могут конкурировать с затратами энергии на другие формы активности птиц, в частности, на размножение. Нами подмечено, что у орланов интенсивная смена кроющего оперения характерна для неразмножающихся птиц.

Во время формирования пера в клетках откладываются пигменты — меланины и липохромы, определяющие его окраску. Уже сформировавшееся перо сохраняет свою окраску до следующей линьки. Меланины представлены в двух видах: эумеланина и феомеланина, которые выглядят как зерна



Рис. 4. Схема крыла белоплечего орлана. По: Morioka (2000). Цифрами указано, на каком году жизни происходит смена соответствующего махового пера.

Таблица 1. Основная схема линьки махового оперения белоплечих орланов. По: Morioka (2000).

№ линьки	juv	1-я				2-я				3-я				4-я				5-я							
Возраст, лет	0	1				2				3				4				5				6			
Годы жизни	1-й год				2-й год				3-й год				4-й год				5-й год				6-й год				
Сезоны	Л	О	З	В	Л	О	З	В	Л	О	З	В	Л	О	З	В	Л	О	З	В	Л	О	З	В	Л
Наряды	Ювенильный				1-й годовой				2-й годовой				3-й годовой				4-й годовой				5-й годовой				
Наряды-П	Гнездовой				Юношеский								Подростковый								Взрослый				
Перья	Генерации перьев																								
P1	I				II				III				III				IV				IV				
P2	I				II				II				III				III				?				
P3	I				II				II				III				III				?				
P4	I				I				II				II				III				III				
P5	I				I				II				II				III				III				
P6	I				I				II				II				III				III				
P7	I				I				II				II				II				?				
P8	I				I				I				II				II				?				
P9	I				I				I				II				II				?				
P10	I				I				I				II				II				?				
S1	I				II				II				III				III				?				
S2	I				I				II				II				III				III				
S3	I				I				II				II				III				III				
S4	I				I				I				II				II				?				
S5	I				II				II				III				III				?				
S6	I				I				II				II				III				III				
S7	I				I				II				II				III				III				
S8	I				I				II				II				II				?				
S9	I				I				I				II				II				?				
S10	I				I				I				II				II				?				
S11	I				I				II				II				II				?				
S12	I				I				II				II				II				?				
S13	I				I				II				II				II				?				
S14	I				I				II				?				?				?				
S15	I				II				?				?				?				?				
S16	I				II				?				?				?				?				

Обозначения сезонов: Л — лето, О — осень, З — зима, В — весна. Римскими цифрами обозначены генерации перьев: I — первая, II — вторая, III — третья, IV — четвертая. ? — отсутствие информации о смене оперения в соответствующем возрасте.

пигмента различной формы и величины. Гранулы эумеланина придают перу упругость и механическую прочность, поэтому их особенно много в маховых перьях. Благодаря эумеланину перо окрашивается в различные оттенки черного и коричневого цветов. Для гранул феомеланина характерен желтый или оранжевый цвет. Белый цвет образуется в результате полного отражения света от полых роговых клеток пера, не содержащих пигментов.

Под воздействием внешних факторов пигменты разрушаются, и окраска пера постепенно становится более тусклой (Ильичев и др., 1982).

Ниже мы предприняли попытку обобщить существующую информацию о смене возрастных нарядов белоплечих орланов с момента вылупления до обретения окончательного взрослого наряда. В основу анализа легли многолетние наблюдения за изменением окраски оперения орланов в природе и птиц, содержащихся в вольерах на севере о. Сахалин¹. Кроме того, были проанализированы фотографии диких меченых птиц, возраст которых был точно известен, фотографии птиц в различных возрастных нарядах и литературные данные (Белопольский, 1939; Дементьев, 1949, Штарев, 2004). При описании линьки махового оперения преимущественно использовали данные японского исследователя Тэруаки Мориока (Morioka, 2000) с некоторыми собственными дополнениями.

Эмбриональный и ювенильный наряды птенцов

Птенцы орланов появляются на свет с закрытыми глазами, с ярко-розовыми лапами, покрытые намокшим в амниотической жидкости эмбриональным пухом, особенно длинным на голове. Однако спустя 3–4 часа глаза открываются, пух подсыхает и расправляется. Эмбриональный пух имеет серебристо-белый цвет и шелковистый блеск благодаря волосовидным окончаниям бородок, выходящих пучком из коротких перьевых сумок. В этом возрасте на кончике клюва птенцов можно видеть небольшой острый беловатый шипик — эмбриональный зуб, с помощью которого птенцы прокалывают скорлупу яйца во время вылупления. Специальная мускулатура на голове и шее помогает расколоть скорлупу. В ходе вылупления птенцы вращают телом, в результате чего на тупом конце яйца образуется трещина в форме кольца. Птенцы периодически делают попытки вытолкнуть образовавшийся колпачок из скорлупы, пока, наконец, не удастся освободиться от него и просунуть в образовавшееся окошко клюв. Полностью птенец освобождается от скорлупы за 5–6 часов, а весь процесс вылупления может продолжаться около двух суток после того, как появляется первый проклев (Богданович и др., 1994; Чередов, 1995; Балахонова, Карнаухов, 2002).

Спустя 10–12 дней после вылупления у птенцов закладываются серые пуховые перья ювенильного наряда². Лапы светлеют и становятся

¹ Считается (Jollie, 1947), что в условиях неволи характер линьки может отличаться от естественного. В частности, имеет место задержка смены возрастных нарядов; интенсивность окрашивания клюва и лап заметно ниже, чем у диких птиц. В условиях Сахалина задержек со сменой нарядов не было, а окраска клюва и лап содержащихся в вольерах птиц была такой же, как у их сверстников на воле.

² У птенцов хищных птиц сначала развиваются пуховидные перья гнездового наряда (создается впечатление, что развивается вторая генерация пуха), а затем с некоторым запаздыванием начинает расти контурное оперение гнездового наряда (Ильичев и др., 1982).

бледно-розовыми. Птенцы выглядят грязно-серыми, поскольку короткий ювенильный пух просвечивает сквозь сравнительно редкий эмбриональный. Постепенно бородки эмбрионального пуха вытесняются бородками второго пухового наряда. В возрасте 16–18 дней эмбриональный пух замещается на ювенильный мышино-серого цвета, который относительно равномерно покрывает все тело. Остатки эмбрионального пуха торчат в виде небольших кисточек на голове, шее и плечах. Ювенильный пух значительно гуще и длиннее, и обладает более высокими теплоизолирующими свойствами. В это время орлята постепенно приобретают способность самостоятельно поддерживать постоянную температуру тела. До трехнедельного возраста они непрерывно нуждаются в опеке родителей (Шилов, 1965; Bortolotti, 1984b).

Ювенильное оперение начинает отрастать в месячном возрасте, в первую очередь на крыльях, голове, спине, плечах и груди. Первые пеньки перьев появляются на 26–30-й день. Часть ювенильных перьев развивается из перьевых сумок эмбрионального наряда. Растущие пеньки выталкивают эмбриональный пух, и какое-то время можно видеть, как вершины новых перьев венчают остатки белого пуха, т. е. присутствуют все три генерации перьевого покрова.

Ювенильное оперение растет довольно быстро, особенно на крыльях. К 5-недельному возрасту перья уже покрывают спину, голову, зашеек, грудные птерилии и плечи. Начинают раскрываться кисточки кроющих перьев крыла, надхвостья и подхвостья. Опахала маховых перьев торчат из пеньков на 2–3 см. Рулевые перья растут медленнее, поэтому в этом возрасте на месте будущего хвоста можно видеть только их пеньки. Лапы, бока, брюхо, зоб и внутренняя поверхность крыльев остаются неоперенными.

К 8-й неделе тело птенцов почти полностью оперено. Серый пух остается только на бедрах и исподе крыльев, но и там сквозь него пробиваются кроющие перья. Первостепенные и второстепенные маховые расправляются на 25%. Полный гнездовой наряд формируется к 12–13-й неделям постнатального развития. В возрасте около 14 недель слетки покидают гнездо.

В первый год жизни до следующей линьки птицы остаются в ювенильном или гнездовом наряде. Подробные характеристики возрастных нарядов белоплечих орланов представлены в Приложении 1.

Гнездовой (ювенильный) наряд слетков отличается однотонным черновато-бурым цветом. Основание кроющих перьев грязно-белое, и только вершина и стержень имеют бурый окрас, создающий отчетливое темное пятно каплевидной формы. На пояснице кроющие перья оторочены тонкими светлыми каймами, создающими чешуйчатый рисунок. Если перья взъерошены, появляется много светлых грязно-белых пятен. Темя покрыто рассученными заостренными черно-бурыми перьями со светло-серым основанием. На щеках и ушных перьях таких пестрин нет, поэтому они выглядят темными.

Белые поля на кроющих перьях крыла формируют две хорошо заметные светлые непрерывные полосы, идущие вдоль верхней поверхности

крыла: верхнюю широкую, образованную белесыми опахалами средних кроющих, и нижнюю тонкую прерывистую, образованную светлыми кончиками больших кроющих перьев. На нижней поверхности крыла внутренние опахала средних кроющих второстепенных маховых перьев грязно-белого цвета также формируют хорошо заметную белую продольную полосу. Более тонкая светлая пунктирная полоса образована белыми основаниями второстепенных маховых, но она не всегда заметна, т.к. прикрыта большими кроющими перьями. Маховые перья темно-серые. Беловатые основания некоторых первостепенных маховых перьев и соответствующих им верхних и нижних больших кроющих образуют светлое пятно на сгибе кисти, которое на раскрытом крыле имеет форму веера. Кроме того, грязно-белые подмышечные и нижние плечевые перья, испещренные буроватыми пятнами, формируют заметное светлое поле в основании крыла.

Эта конфигурация светлых полей и полос постепенно трансформируется и исчезает по мере взросления птиц и смены оперения. Интенсивность окраски оперения зависит от содержания меланина. Уже в ювенильном наряде можно выделить своеобразных «блондинов» и «брюнетов» по окраске хвоста (рис. 5).

Встречаются вариации окраски от чисто-белой, с небольшими темными пятнами на вершинах крайних рулевых перьев, до грязно-белой, с широкой бурой полосой по краю хвоста. Темное поле занимает примерно 1/4–1/3 площади хвоста «брюнетов». Кроме того, возможны промежуточные варианты окраски. Подмечено, что у птенцов с темными хвостами интенсивность окрашивания клюва также выше, а площадь белого пятна на сгибе кисти, напротив, меньше (светлое поле может охватывать только первые три первостепенных маховых пера). Возможно, эта закономерность сохраняется и во взрослом состоянии, определяя индивидуальные различия наряда птиц. Во всяком случае, для камчатских белоплечих орланов показана значительная изменчивость интенсивности и цветовой гаммы в окраске клюва (Лобков, 2008а).

В первую зиму все маховые перья сохраняются от ювенильного (гнездового) наряда. Внутренние первостепенные (P1–P4) и второстепенные (S) маховые перья на 5–10% длиннее, чем у старших птиц, и имеют заостренную вершину. Поэтому крыло молодого орлана выглядит более широким и в расправленном виде обладает большей площадью. Задний край крыла имеет пилообразный контур. Гнездовой наряд сохраняется до следующего лета, когда происходит линька оперения.

При описании нарядов птиц разного возраста нередко возникает путаница, связанная с тем, что «день рождения» не соответствует дню перехода одного возрастного наряда в другой. Основная часть птиц появляется на свет в конце мая–начале июня, а линька заканчивается в сентябре–начале октября, т. е. на четыре месяца позже (табл. 1).

Первый годовой наряд

В целом первый годовой наряд орланов очень похож на гнездовой, но несколько светлее и отличается усилением интенсивности окраски клюва и лап. Первые три первостепенных маховых пера (P1–P3) меняются на перья следующей генерации. Они похожи на ювенильные, но темная часть на конце пера чернее и больше, а вершина закругленная. Наружные второстепенные маховые (S1 и S5) также обычно сменяются следующим поколением перьев

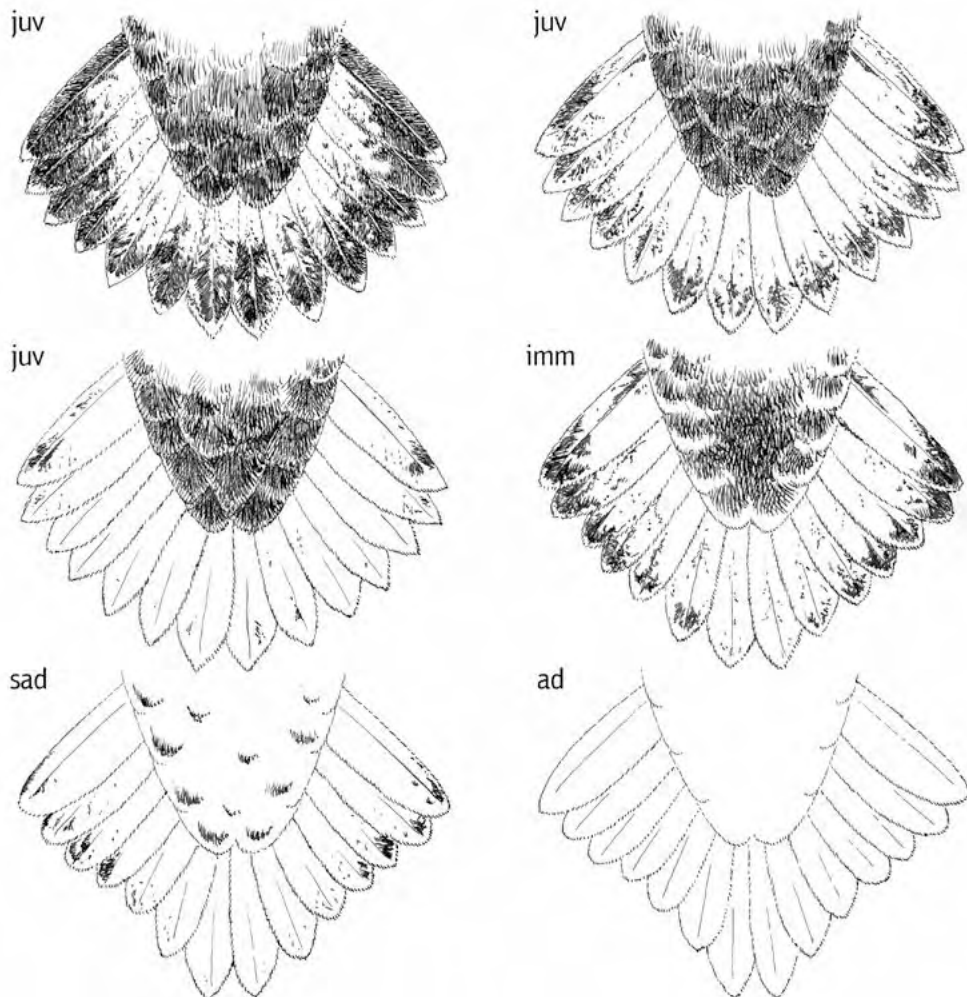


Рис. 5. Возрастные и индивидуальные изменения окраски хвоста белоплечего орлана. juv — варианты окраски хвоста слетков в гнездовом (ювенильном) наряде; imm — вариант окраски хвоста птицы в юношеском наряде (1-м и 2-м годовом); sad — вариант окраски хвоста птицы в подростковом наряде (3-м и 4-м годовом); ad — окраска хвоста взрослой птицы (в 5-м годовом наряде и старше).

(у некоторых особей сменяется только одно из них, либо сменяются S5 и S6, но остается S1). Среди внутренних второстепенных маховых всегда линяют самые ближние к телу 2 или 3 пера (S15–S16–S17). Перья второй генерации шире, с ровной вершиной, немного короче и чернее, чем перья предыдущего наряда. Таким образом, в этом возрасте большинство второстепенных маховых остаются длинными ювенильными, а укороченные перья второй генерации расположены с латеральной и медиальной стороны. Задний край крыла выглядит пилообразным с несколькими плоскими зубцами.

Второй годовой наряд

Окраска оперения птиц на третьем году жизни напоминает наряд годовалых особей. На спине и крыльях хорошо заметен чешуйчатый рисунок. Сохраняются светлые полосы и пятна на крыле, но они немного уменьшаются в размерах. Окраска клюва и лап становится интенсивнее.

Согласно данным Т. Morioka (2000), в этом возрасте P4–P7 меняются на перья второй генерации. P1 меняется на перо третьей генерации и становится полностью черным. Обычно S2, S3, S6–S8, S13 и S14 заменяются перьями второй генерации, которые заметно темнее, шире и обладают плоской вершиной. В этом возрасте S4 и S9–S12 еще остаются ювенильными, выглядят потертыми и изношенными, но более длинными. Однако линька второстепенных маховых часто бывает нерегулярной. У некоторых особей происходит смена S2, S3, S6–S8 и S11–S14, в то время как S4, S9 и S10 остаются ювенильными, или меняются S2–S4, S6, S7, S9, S13 и S14, но S8 и S10–S12 сохраняются от прежней генерации. Еще один вариант линьки — смена S2–S4, S6–S9, S12 и S13, тогда как S10 и S11 остаются старыми. В любом случае у птиц в этом возрасте сохраняются от 1 до 4 ювенильных перьев, отличающихся от перьев второй генерации длиной и заостренностью вершины. Задний край крыла выглядит неровным с отдельными выступающими «зубчиками» старых ювенильных перьев.

Третий годовой наряд

После третьей линьки в окраске орланов происходят разительные перемены. Если первые два годовых наряда принципиально не отличались друг от друга, то в третьем начинают проявляться черты окраски взрослой птицы — желтые клюв и лапы, белые «плечи». Окраска тела светлеет, приобретает буро-серые тона и перестает быть пестрой. У некоторых особей на лбу начинают появляться белые перышки — предвестники будущего белого пятна.

В этом возрасте происходит замена P8–P10 на перья второй генерации. По меньшей мере P2 и P3 сменяются перьями третьей генерации.



Рис. 6. Изменение возрастных нарядов белоплечего орлана. Слева: вид сверху, справа: вид снизу. juv — гнездовой, imm — юношеский, sad — подростковый, ad — наряд взрослых птиц.





Рис. 7. Возрастные наряды белоплечего орлана. Вид сбоку. juv — гнездовой, imm — юношеский, sad — подростковый, ad — наряд взрослых птиц.

У содержащихся в вольере птиц в ходе третьей линьки менялись первые 4 первостепенных маховых пера. Оставшиеся от ювенильного оперения второстепенные маховые (обычно S4 и S9–S12) меняются на перья второй генерации, а S1 и S5 — на перья третьей. Задняя кромка крыла становится выровненной, без выступающих «зубцов».

Четвертый годовой наряд

Четвертый годовой наряд однотонный черно-коричневый. Благодаря светлым бежевым каемкам на кроющих перьях окраска спины, груди и поясницы выглядит слегка чешуйчатой. На боках шеи и зашееке появляется заметный «капюшон» палевого цвета, образованный длинными узкими перьями с беловато-бежевыми продольными пестринами. Количество белых перьев на лбу несколько увеличивается, но у некоторых особей они отсутствуют вовсе. На крыле формируется отчетливое белое пятно с отдельными светло-бурыми пестринами.

В ходе пятой линьки обычно меняются P4–P6 на перья третьей генерации; P1 предположительно меняется на перо четвертой генерации. Среди второстепенных маховых на перья третьей генерации обычно меняются S2, S3, S6 и S7. Другие второстепенные также могут линять, но какой-либо общей закономерности их смены выявить не удастся, поскольку накапливаются индивидуальные отклонения, возникшие при предыдущих линьках. Задняя кромка крыла выровнена, без выступающих «зубцов».

Пятый годовой наряд

На шестой год жизни общий тон оперения становится графитно-бурым и очень похож на окрас взрослых птиц. Обновленные маховые перья становятся темными, черно-бурыми. «Капюшон» палевого цвета из длинных острых перьев на боках шеи и зашееке отчетливо выражен. На лбу над восковицей появляется небольшое белое пятно. Развитие этого признака имеет индивидуальные вариации: некоторые птицы в возрасте 3–4 лет уже имеют такие пятна, но у других птиц старше пяти лет они могут еще отсутствовать.

Шестой годовой наряд

Окраска тела шестилетних птиц темная, графитно-бурая. «Капюшон» на боках шеи и зашееке несколько светлее общего тона оперения. С возрастом пестрины на «капюшоне» становятся еще светлее, из-за чего он

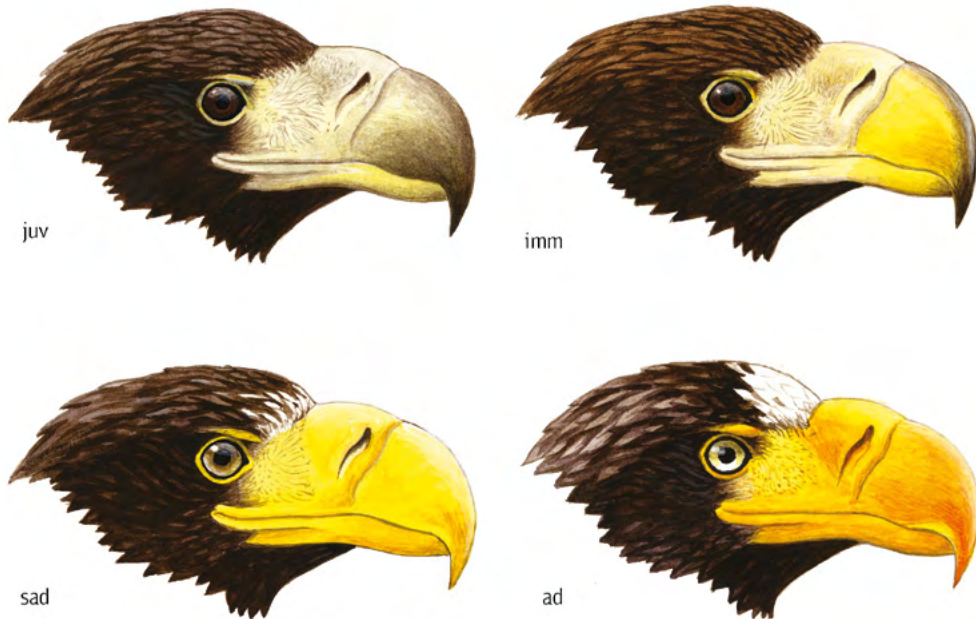


Рис. 8. Изменение окраски головы белоплечего орлана с возрастом. *juv* — гнездовой, *imm* — юношеский, *sad* — подростковый, *ad* — наряд взрослых птиц.

приобретает седоватый оттенок. Белые пятна на лбу хорошо заметны. Их размер, по-видимому, индивидуален и, возможно, увеличивается со временем. Также с возрастом на затылке появляется небольшое белое пятнышко. Белое плечо, образованное малыми и краевыми кроющими перьями крыла (перьями пропатагиума), практически без темных пестрин. Крылышко становится почти чисто белым, благодаря чему вертикальная порция белого на сгибе крыла становится хорошо заметной у сидящих птиц.

У содержащихся в неволе орланов на шестое лето происходила смена P8–P10 на перья третьей генерации. Маховое оперение дымчато-черного цвета, без белых пятен. На некоторых внутренних первостепенных маховых, а также на больших кроющих перьях крыла может сохраняться белый крап. По всей видимости, это индивидуальные особенности окраски, поскольку нередко и у взрослых птиц можно видеть целиком белые (одно или несколько) внутренние первостепенные маховые перья, или отдельные белые наружные и внутренние кроющие перья. Вместе с тем у птиц в зрелом возрасте белые пестрины на опахалах маховых перьев встречаются крайне редко. В дальнейшем окраска оперения принципиально не меняется.

Анализ изменения окраски оперения, клюва, радужины и лап позволяет с большей или меньшей точностью определить возраст птиц. Однако в полевых условиях далеко не всегда удается различить тонкие оттенки окраски,

особенно с учетом ее индивидуальной изменчивости. Поэтому с практической точки зрения удобно выделить четыре основных наряда, надежно отличающиеся друг от друга:

Гнездовой, *juv* (juvenile), соответствует наряду птиц в первый год жизни до первой линьки. Свежее темное оперение и характерная зазубренность кромки крыла выдает молодых птиц.

Юношеский, *imm* (immature), т. е. потерявший ювенильные признаки, но еще не обретший признаки наряда половозрелых птиц, соответствует первому и второму годовому наряду.

Подростковый, *sad* (subadultus), соответствует третьему и четвертому годовому наряду. В этом возрасте птицы уже могут демонстрировать признаки брачного поведения и попытки образовывать пары, но достоверных случаев размножения неизвестно. В оперении появляются первые черты взрослой окраски — белое пятно на плече, яркие желтые клюв и лапы.

Взрослый наряд, *ad* (adultus), соответствует пятому и шестому годовому наряду. В этом возрасте птицы достигают половой зрелости (достоверно известно размножение пятилетней птицы в неволе), но чаще всего первое размножение происходит в возрасте 7 лет и старше (Богданович и др., 1994; Остапенко, 1995; Мастеров и др., 2012). Окраска оперения соответствует типичной окраске взрослых птиц, в которой возможно присутствие отдельных признаков подросткового наряда. На рис. 6–8 представлены основные возрастные наряды белоплечего орлана.

Окраску оперения птиц в возрасте старше 6 лет мы считаем окончательной, т. е. принципиально не меняющейся по мере взросления особей, за исключением индивидуальной изменчивости. Однако существует точка зрения, что окончательный наряд белоплечие орланы надевают только на 8-й год жизни (Штарев, 2004).

Значение окраски

Почему окраска взрослых птиц столь разительно отличается от окраски неполовозрелых? На этот счет существует несколько гипотез, каждая из которых требует своего подтверждения. Окраска у белоплечих орланов выполняет несколько функций, в зависимости от возраста птицы.

Взрослые белоплечие орланы — территориальные животные. Победитель в борьбе за территорию получает возможность размножиться, поэтому борьба может принимать ожесточенный характер. Известны случаи гибели птиц в ходе территориальных конфликтов. Поэтому орланы стремятся по возможности избегать прямых столкновений. Контрастная окраска взрослых особей — черно-белое оперение, яркие желто-оранжевые клюв и лапы — имеет сигнальную функцию; такая окраска призвана сделать птиц как можно более заметными. Даже невооруженным глазом сидящего на дереве орлана можно

различить на расстоянии 800–900 м! Сам вид сидящей птицы в совокупности с демонстрационным поведением (полетами, окрикиванием) предупреждает соседей о том, что территория занята и не стоит нарушать ее границы.

С другой стороны, броская окраска взрослых птиц может свидетельствовать об их готовности к размножению и служить для привлечения потенциального партнера. Не исключено, что особенности окраски сигнализируют о разном социальном статусе птиц (например, форма и размеры белого пятна), что особенно важно при групповом поселении, когда расстояние между гнездами может сокращаться до 100–200 м. Наблюдение за такими парами наводит на мысль, что птицы узнают своих соседей и даже нарушение границ гнездовых территорий не приводит к конфликтам. Установив определенные отношения в весенний период при занятии территорий, птицы поддерживают их все лето.

Для нетерриториальных взрослых птиц в летний период или во время зимовки броская окраска отдельных особей может служить сигналом, привлекающим других птиц к источнику пищи или комфортному месту ночевки.

Молодые неполовозрелые особи, напротив, имеют неброскую окраску оперения, которая делает птиц малозаметными в природных ландшафтах. По всей видимости, отсутствие ярких контрастных пятен в оперении сигнализирует о том, что птица не готова к размножению и захвату гнездовой территории, поэтому ее присутствие не вызывает агрессии у взрослых птиц. Обычно взрослые орланы атакуют молодых особей, только когда те уж слишком приближаются к гнезду с птенцами, или с целью отобрать пойманную ими добычу. В этом смысле неброская окраска может способствовать маскировке молодых птиц, снижая вероятность грабительских атак старших особей.

Широкая индивидуальная изменчивость окраски, возможно, позволяет молодым орланам узнавать друг друга, например, сибсам после вылета из гнезда. Неполовозрелые орланы склонны собираться в группы, своего рода «молодежные клубы», особенно в местах скопления кормовых ресурсов. Не исключено, что в таких временных ассоциациях устанавливаются определенные отношения между птицами, основанные на индивидуальном распознавании. По мере наступления половой зрелости оперение постепенно приобретает черты окраски взрослых птиц, соответственно, меняется и социально-территориальный статус ее обладателей.

Экологическая энергетика

Особенности организации, связанные с крупными размерами

В мире пернатых северного полушария белоплечие орланы, пожалуй, самые крупные хищники, которые добывают себе пропитание активной охотой. Под этим мы понимаем активный поиск добычи, связанный с продолжитель-

ным машущим полетом. Вес ближайшего родственника, орлана-белохвоста, в среднем на 2 кг меньше — 4.8 кг. Средний вес беркута (*Aquila chrysaetos*) и орла-могильника (*Aquila heliaca*) составляет 4.1 кг и 3.2 кг, соответственно (Дементьев, Гладков, 1951).

Конечно, орланы используют и другие охотничьи стратегии — подкарауливание, высматривание погибших животных во время парения на большой высоте, а также пиратство, т. е. отнимание добычи у другого, более удачливого охотника. Но активная охота играет важнейшую роль в арсенале этих хищников.

Сравниться с белоплечими орланами по массе и размаху крыльев в нашей фауне могут только крупные грифы: черный гриф (*Aegypius monachus*), белоголовый сип (*Gyps fulvus*), бородач (*Gypaetus barbatus*). Но эти птицы придерживаются иной стратегии кормодобывания. Все они падальщики, и их основной способ поиска добычи — высматривание павших животных с воздуха, при парении на высоте 100–200 м. При этом птицы не только старательно осматривают поверхность земли благодаря своему уникальному зрению, в 8 раз более острому, чем у человека, но и следят друг за другом (Pennycuik, 1972). Это позволяет им контролировать значительные территории. Стоит одной птице заметить добычу и начать спуск, как к ней тут же присоединяются соседи. За считанные минуты на туше павшего животного может собраться большая группа грифов.

Ключевой стратегией кормодобывания этой группы является парение. Парящий полет позволяет грифам обследовать обширные территории, затрачивая при этом минимум энергии. Однако для парения необходимы мощные восходящие токи воздуха (термики) над прогретыми солнцем склонами, или потоки обтекания ветром горных хребтов, скал и обрывистых склонов. В отсутствие поддерживающих потоков грифы не охотятся. Именно поэтому они встречаются только в гористой местности. До того, как утреннее солнце прогреет землю и появятся первые термики, грифы вынуждены сидеть на обрывах или вершинах холмов в ожидании, когда воздушные потоки наберут необходимую силу.

Дают ли хищникам какие-то преимущества крупные размеры? Чтобы ответить на этот вопрос, обратимся к разделам биологии, изучающим физиологию птиц.

Метаболизм

Для нормального функционирования любому организму необходима энергия. Животные получают ее в форме химической энергии, содержащейся в пище. Общий расход энергии, или энергетический обмен называют метаболизмом. Метаболизм — фундаментальное свойство живого организма. Даже когда животное находится в состоянии покоя, в отсутствии затрат на

переваривание пищи, рост, линьку, синтез половых продуктов (скрытые продуктивные процессы), оно продолжает расходовать энергию на физиологические процессы, обеспечивающие жизнедеятельность. Эту минимальную интенсивность метаболизма у теплокровных животных в термонейтральных условиях¹ принято называть базальным метаболизмом. Все виды активности и жизнедеятельности сопровождаются расходом энергии, превышающим базальный метаболизм.

Базальный метаболизм аллометрически связан с весом тела и описывается обобщающим уравнением для неворобьиных птиц в летний период:

$$BM = 0.0988M^{0.7282},$$

где BM — базальный метаболизм (кДж/ч), M — масса тела (г) (Kendeigh *et al.*, 1977). Интенсивность базального метаболизма птиц зависит от сезонной настройки организма и от систематического положения вида. У воробьиных птиц базальный метаболизм в 1.65 раза выше, чем у неворобьиных.

Для близкого вида — белоголового орлана — методом непрямой калориметрии (измерение интенсивности обмена веществ по скорости потребления кислорода) была рассчитана интенсивность базального метаболизма, составившая 11.595 кДж/ч на каждый килограмм веса (Stalmaster, Gessaman, 1984). Значение интенсивности базального метаболизма у белоплечего орлана составило 77.12 кДж/ч (для самцов — 69.57 кДж/ч, для самок — 82.39 кДж/ч).

С увеличением массы тела абсолютное значение базального метаболизма животных растет пропорционально массе в степени 0.73. Показано, что количество пищи, потребляемой хищными птицами в неволе (соответствует минимальной потребности для поддержания обмена веществ), также аллометрически связано с массой их тела с коэффициентом 0.721 (Kendeigh, 1970).

Однако в пересчете на единицу массы животного удельный метаболизм уменьшается с увеличением размеров в степени -0.25 (Peters, 1983). Иными словами, обмен веществ на единицу массы у крупных животных ниже, чем у мелких. Как следствие, удельная потребность в пище у них тоже ниже, т. е. крупные животные могут дольше жить за счет собственных энергетических резервов при недостатке пищевого ресурса.

Для того, чтобы поддерживалось постоянство энергетического обмена организма, суммарные затраты энергии должны компенсироваться эквивалентным поступлением пищи, т. е. должен сохраняться энергетический баланс. Если пищи не хватает, часть энергетических потребностей покрывается за счет внутренних резервов организма. Большая или меньшая приспособленность животного определяется соответствием скорости притока

¹ Термонейтральными условиями называют тот диапазон температур, в котором интенсивность метаболизма не зависит от температуры (отсутствуют затраты на терморегуляцию).

и потери энергии. Любые изменения во внешней среде, влекущие за собой нарушение этого баланса, будут определять какое-то ухудшение состояния организма, если они не приведут к компенсаторным реакциям (Калабухов, 1946). В более выгодном положении, очевидно, будут находиться те виды, которые смогут поддерживать свой энергетический баланс в широком диапазоне условий.

Из чего же складывается энергетический баланс животного?

Бюджет времени-энергии

Схематически поступление энергии в организм и расходование ее на основные статьи, связанные с жизнеобеспечением и воспроизводством, или бюджет энергии, представлено на рисунке 9. Суточный бюджет энергии (DEB) — это найденная в процессе отбора необходимая для жизни порция энергии, которую животное стремится получить и израсходовать ежедневно. Птицы сходных размеров и таксономического статуса имеют сходные способности потребления энергии с пищей и расходования ее на различные формы активности (Дольник, 1968; 1982а).

Существенная часть суточного бюджета энергии складывается из затрат на развертывание поведенческого репертуара. Помимо этого, бюджет энергии включает еще три основных статьи расхода: затраты на базальный

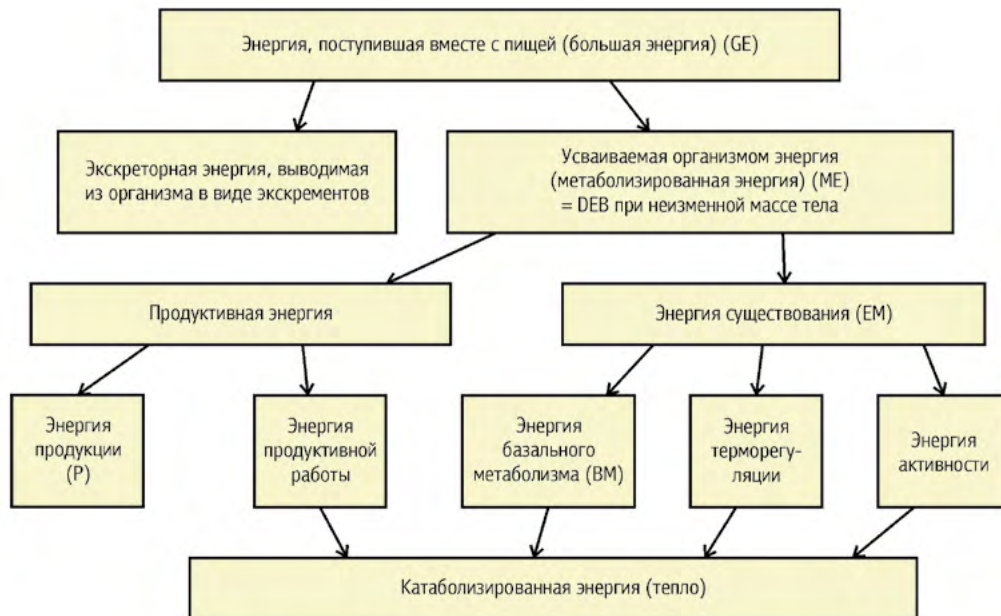


Рис. 9. Поток энергии через организм взрослой птицы. По: Дольник, Гаврилов (1982).

метаболизм, затраты на терморегуляцию (зависят от температуры среды) и затраты на скрытые продуктивные процессы. В отличие от затрат на все формы мускульной активности, этими затратами животное может управлять в очень ограниченном диапазоне, обусловленном физиологическими возможностями (Дольник, 1986).

Бюджет энергии неразрывно связан с бюджетом времени (ДТВ), который представляет собой распределение в течение суток различных форм активности, направленных на самоподдержание и воспроизводство особи. Отдельные поведенческие акты характеризуются определенной энергетической ценой, т. е. расходом энергии на их осуществление.

Поэтому основным способом поддержания энергетического баланса со средой является изменение суточного бюджета времени: чем больше времени затрачивается на добывание энергии (поиск и обработку пищи), тем меньше его остается для других видов деятельности, при которых эта энергия расходуется (Orians, 1961). Птицы не могут слишком долго находиться в состоянии активности с большим расходом энергии, так как суточной порции энергии может не хватить для других необходимых затрат.

В результате перераспределения различных активностей, сезонных изменений настройки базального метаболизма, продуктивной энергии и терморегуляции суммарные затраты энергии варьируют сравнительно мало. Это обеспечивает постоянство суточного бюджета энергии в различных экологических условиях (Дольник, 1995). Величина суточных затрат энергии сохраняется вблизи некоторого среднего «нормального» значения, характерного для птиц определенной массы тела (Дольник 1982б, 1986).

Энергетическая стоимость большинства видов локомоторной активности вычислена экспериментальным путем и аллометрически связана с весом тела. Поэтому она может быть выражена числом, кратным величине базального метаболизма (Дольник, 1982а). Используя эти показатели и зная структуру суточного бюджета времени, можно рассчитать суточный бюджет энергии по формуле (Дольник, 1980б):

$$DEB = (K \times t)BM + h(30 - T_a)(24 - t_f) + P,$$

где DEB — суточный бюджет энергии, K — коэффициенты для каждой формы активности, t — время этой активности в течение суток, BM — расход энергии на базальный метаболизм в час; второе слагаемое — затраты на терморегуляцию: h — удельная теплопроводность птицы, T_a — средняя температура среды, t_f — период, когда птица находилась в термонеutralных условиях или летала¹; третье слагаемое P — затраты энергии на скрытые продуктивные процессы.

¹ Температура 30°C считается термонеutralной для птиц (Дольник, 1995).

Средние суточные бюджеты энергии у белоплечих орланов, обитающих в принципиально разных условиях — на пресноводных водоемах Нижнего Приамурья и на морском побережье о. Сахалин — в гнездовой период практически не различались (1.47 ВМ и 1.44 ВМ, соответственно¹). В зависимости от кормовых условий сезона бюджет энергии гнездящихся птиц мог варьировать от 1.21 ВМ в наиболее благоприятной кормовой ситуации до 1.76 ВМ в годы депрессии массового корма, т. е. становился более напряженным. Даже во время зимовки бюджет энергии близкого вида — белоголового орлана — оказался схожим: 1.34 ВМ (Stalmaster, Gessaman, 1984).

Считается, что птицы предпочитают поддерживать суточный бюджет энергии на уровне 1.5 ВМ без учета затрат на терморегуляцию и продуктивные процессы (Дольник, 1982а). Полученные данные свидетельствуют в пользу того, что орланы разных популяций стремятся поддерживать расход энергии на некотором оптимальном уровне, близком к 1.5 ВМ. По классификации Т. Шёнера (Schoener, 1971), таких крупных птиц, как орланы, следует относить к эпитомным видам, т. е. видам, минимизирующим время наиболее энергоемких форм активности.

Терморегуляция

Важной характеристикой, связанной с размерами животных, является их способность к терморегуляции. Температура тела у птиц в покое не зависит от размеров тела и составляет в среднем $40 \pm 1.5^\circ\text{C}$. Согласно принципу Броди, с увеличением массы тела объем продуцирующей тепло материи растет пропорционально весу в третьей степени, тогда как излучающая тепло поверхность увеличивается пропорционально квадрату. Таким образом, относительная площадь поверхности уменьшается с увеличением размеров тела. Кроме того, при увеличении размеров теплопроводность уменьшается быстрее, чем относительная поверхность тела. Поэтому крупные птицы расходуют на терморегуляцию меньше энергии, чем мелкие, в результате чего им легче переносить низкие температуры.

Полет

Различное отношение видов к среде обитания определяется различиями в морфологии и поведении животных при консервативности их энергетического плана строения (Дольник, 1978, 1986). Например, внутренняя и внешняя морфология летательного аппарата птиц определяют аэродинамическое

¹ Без учета затрат на скрытые продуктивные процессы и терморегуляцию.

качество крыла, что в свою очередь влияет на стоимость полета и его продолжительность (Дольник, 1969; Гаврилов, Дольник, 1983).

Виды, которые используют полет преимущественно с транспортной целью, обычно проводят в воздухе 0.1–10 % времени суток (Дольник, 19826). Причем общая продолжительность полета отрицательно коррелирует с массой тела:

$$T_f = 44.3M^{-0.603},$$

где T_f — общая продолжительность полета в % от суток, M — масса тела (г) (Walsberg, 1983). В самом деле, общая полетная активность в суточном бюджете времени орланов занимает незначительную часть. Для белоплечих орланов, населяющих Нижнее Приамурье и о. Сахалин, этот показатель, соответственно, равен 4.07 % ДТВ (58.6 мин.) и 3.00 % ДТВ (43.2 мин.). Полетная активность зимующих белоголовых орланов занимала всего 1 % бюджета времени (около 15 минут) (Stalmaster, Gessaman, 1984). Общее время неполетных активностей составляет 96–97 % ДТВ.

В состав полетной активности входит несколько типов полета, играющих разную роль в жизни птиц.

Машущий полет — наиболее энергоемкая форма локомоции. Энергетическая стоимость машущего полета соответствует 12–13 ВМ (Дольник, 1982а). В суточном бюджете времени орланов машущий полет занимает около 2 %, что составляет в среднем 26 минут в сутки (Мастеров, 1992). У птиц, обитающих в разных экологических условиях, доля активного машущего полета в бюджете времени изменялась незначительно. Столь низкая полетная активность орланов обусловлена ограниченной возможностью поддерживать энергетический баланс при большей продолжительности полета.

Форсированный полет соответствует машущему полету с повышенным расходом энергии до 16–18 ВМ. Этот тип полета занимает у белоплечих орланов всего 0.16 % суточного бюджета времени — 2.3 мин. (Мастеров, 1992). Судя по внешним признакам, такой полет является серьезной нагрузкой для птиц крупных размеров. Возвращаясь с добычей, хищник заметно проигрывает в скорости и высоте машущему полету. Нередко птица старается лететь над самой водой, по всей видимости, используя поддерживающие потоки воздуха, отраженные от поверхности.

Существует еще один тип машущего полета — трепещущий полет. Затраты энергии на этот тип полета в два–три раза больше, чем при машущем поступательном полете (Шмидт-Ниельсен, 1987; Дольник, 1995). Поэтому для белоплечих орланов такой трепещущий полет недоступен на протяжении сколько-нибудь длительного времени. Вместе с тем, для более мелких хищников он вполне обычен, особенно в ветреную погоду. Трепещущий полет (ховеринг) обеспечивает зависание птицы на месте и лучшее прицеливание перед броском на добычу. Ховеринг часто можно видеть в охотничьем репертуаре таких специализированных мышеедов, как пустельга и канюк.

Трепещущий полет обычно использует скопа (*Pandion haliaetus*) перед броском на мелкую рыбу. Изредка и непродолжительно способен зависать на месте и орлан-белохвост.

Считается, что с максимальной нагрузкой и расходом энергии в 25 ВМ птица может лететь всего несколько минут, и то в режиме кислородной задолженности (подобно тому, как бегут спринтеры на короткой дистанции) (Дольник, 1995).

Парящий полет орланов возможен лишь в определенных аэродинамических условиях: при появлениях восходящих потоков воздуха или возникновении устойчивых волн обтекания вдоль высоких препятствий на пути движения воздушных масс (обрывистых берегов, склонов сопки, скал). Восходящие воздушные потоки (термики) образуются при прогревании обширных мелководий, открытых участков суши и используются орланами для набора высоты. С увеличением высоты сила термик возрастает (Якоби, 1960), поэтому орланы предпочитают парить на высоте 150–300 м. В прибрежных потоках обтекания орланы способны пролетать большие расстояния в поисках морских выбросов.

Энергетическая стоимость парящего или скользящего полета невелика и составляет всего 3.5 ВМ. Парение и скольжение позволяет птицам сберечь значительное количество энергии на поиск и добычу корма. В суточном бюджете времени белоплечих орланов с о. Сахалин и Нижнего Приамурья парение занимало от 0.86 % (12.4 мин.) до 2.11 % (30.38 мин.), соответственно. Заметно меньшая интенсивность парения сахалинских орланов связана с преимущественно облачной погодой и холодной водой Охотского моря, которые препятствуют возникновению восходящих потоков. В бюджете времени их более мелкого собрата — орлана-белохвоста — парение занимает 8.94 % (128.7 мин.). Такое различие продолжительности парения, вероятно, связано с различной весовой нагрузкой (MS) на крыло (отношение массы тела (M) к площади поверхности крыльев (S), которая у орланов-белохвостов примерно на 11 % меньше (0.88 г/см^2), чем у белоплечих орланов (0.99 г/см^2).

Птицы с меньшей нагрузкой на крыло способны парить в более узких и слабых термических потоках (Pennycuik, 1975, 1979). Однако в жаркое время дня, когда термические потоки становятся шире и мощнее, их преимущество в скорости подъема исчезает. Вместе с тем, сравнительно большая нагрузка на крыло крупных птиц делает их полет более устойчивым в сильных воздушных течениях.

Существуют ли ограничения размеров птиц, способных к продолжительному машущему полету? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо более детально рассмотреть энергетику и аэродинамику полета.

У подавляющего большинства птиц большие грудные мышцы, обеспечивающие опускание крыла, составляют примерно 15.5 % массы тела независимо от размера (Шмидт-Нильсен, 1987). Все летательные мышцы составляют около 17 % массы тела.

С увеличением размера тела максимальное потребление кислорода в полете (т. е. способность поддерживать соответствующую мощность) также растет. Зависимость мощности, развиваемой в активном полете птицами с разной массой тела, описывается уравнением

$$E_f = 1.21M^{0.72},$$

где E_f —мощность (кДж/ч), M —масса тела (г) (Berger, Hart, 1974). Теоретически потребная для полета мощность при увеличении веса птиц растет быстрее располагаемой пропорционально $M^{0.83}$ (Дольник, 1978)¹. Поэтому масса тела летающих птиц имеет верхний предел, выше которого машущий полет невозможен, т. к. не будет хватать развиваемой мускулатурой мощности. Критическая точка соответствует массе тела примерно 12 кг—размеры наиболее крупных птиц, способных к более или менее длительному машущему полету, таких как африканская дрофа (*Ardeotis kori*) и наиболее крупные лебеди (Шмидт-Ниельсен, 1987). Вес белоплечих орланов вплотную приближается к этому пределу.

С увеличением размера птицы запас располагаемой мощности исчерпывается, но способность к активному полету сохраняется благодаря увеличению аэродинамического качества крыла, т. е. повышению экономичности полета. Такое преобразование связано с изменениями в морфологическом строении летательного аппарата и его подчинением целям аэродинамики (Дольник, 1969).

Аэродинамическое качество в горизонтальном полете описывается уравнением

$$K = L / D,$$

где K —аэродинамическое качество, L —подъемная сила, D —лобовое сопротивление (Дольник, 1969). С увеличением массы тела птиц (кроме специализированных летунов, таких как стрижи и ласточки) K растет пропорционально $M^{0.33}$ (Дольник, 1995). Подъемная сила и лобовое сопротивление, создаваемое крылом, зависят от площади несущей поверхности, скорости потока обтекания, угла атаки, кривизны профиля и формы контура крыла. Все эти переменные птицы могут менять в полете, изменяя таким образом значение K . Оптимальным сочетанием является развитие максимальной подъемной силы при минимальном лобовом сопротивлении.

Минимальная скорость полета, достаточная для создания подъемной силы, уравновешивающей вес тела, прямо пропорциональна весовой нагрузке на крыло и его аэродинамическому качеству. С увеличением массы птиц весовая нагрузка на крыло, аэродинамическое качество и минимальная скорость полета растут (табл. 2).

¹ По другим данным, согласно аэродинамическим моделям, потребная для полета мощность возрастает быстрее и пропорционально $M^{1.17}$ (Кокшайский, 1982).

У мелких птиц аэродинамическое качество может быть заметно ниже. Иными словами, морфология крыла мелких птиц в меньшей степени подчинена требованиям аэродинамики, что обеспечивает им возможность иных адаптаций и занятия разнообразных экологических ниш. Морфология летательного аппарата крупных или много летающих видов (таких, как стрижи и ласточки) должна быть в значительной степени подчинена обеспечению экономичности полета. Такие птицы обычно имеют сравнительно узкие экологические ниши (Якоби, 1966; Дольник, 1995).

Крупным птицам с большой массой тела приходится либо отказаться от длительного машущего полета, либо непродолжительно летать в кислородном дебете, либо парить. В отсутствии устойчивых поддерживающих потоков для создания необходимой подъемной силы белоплечим орланам теоретически необходимо развивать скорость около 55–60 км/ч, что влечет за собой повышенные энергетические затраты (Якоби, 1955). Эта величина получена для модели планера, характеристика крыльев и вес которого соответствуют белоплечему орлану. Фактически необходимая скорость полета, очевидно, может быть ниже за счет динамичности самого крыла, а также использования птицами небольших воздушных потоков. Фактическая скорость полета белоголовых орланов составляла 45 км/ч (Stalmaster, Gessaman, 1984).

Цена транспорта

Еще один важный вопрос, связанный с размерами птиц, — цена транспортировки груза. Питание животной пищей требует от хищников транспортировки добычи на гнездо либо на кормовую присаду, часто расположенные достаточно далеко от места охоты.

С увеличением размера и массы тела птицы затраты энергии для переноса единицы веса на единицу расстояния снижаются пропорционально $M^{-0.15}$ (Greenewalt, 1975). Иными словами, перемещение 1 кг массы на

Таблица 2. Некоторые аэродинамические характеристики моделей крыльев рыбоядных хищных птиц. По: Мастеров (1995а).

Вид	M	MS	K	V
Черный коршун	0.84	3.36	3.19	12.0
Скопа	1.53	5.23	3.45	12.3
Орлан-белохвост	4.80	7.60	3.70	13.2
Белоплечий орлан	6.65	9.20	4.51	17.1

Обозначения: M — масса тела (кг), MS — весовая нагрузка на крыло (г/см²), K — аэродинамическое качество крыла, V — минимальная скорость полета (м/сек).

определенное расстояние крупной птице обходится дешевле, чем мелкой (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Поэтому с энергетической точки зрения большой вес хищнику выгоден именно при питании крупной добычей. Но большая масса тела накладывает ограничения на возможность разнообразить способы охоты, что, в свою очередь, делает хищника зависимым от «оптимальной» добычи. В условиях, когда пищевые ресурсы ограничены, крупные размеры хищников теряют преимущество, поскольку мелкое животное может найти больше доступной пищи.

Оптимальное фуражирование

В рамках существующих ограничений, определяемых физическими и химическими константами, животные стараются действовать настолько экономично, насколько это возможно. Согласно теории «оптимального фуражирования» (Pyke *et al.*, 1977), отдельные потребители стремятся максимизировать свою индивидуальную приспособленность (чистую скорость поступления энергии) путем оптимизации поведения, связанного с добычей пищи. Эволюционное следствие такой стратегии заключается в том, что, если животное будет оптимально использовать кормовые ресурсы, то оно получит достаточно времени и энергии для успешного воспроизводства и, в конечном счете, оставит более многочисленное потомство (Бигон и др., 1989). Вместе с тем, оптимизация стратегии фуражирования в значительной степени зависит от размеров животного и связанных с этим возможностей.

Итак, какие же преимущества или ограничения дают крупные размеры орланам:

<i>Изменение физиологических показателей</i>	<i>Экологические и физиологические последствия</i>
1. Уменьшение удельного метаболизма	Снижение скорости обмена веществ, более низкая удельная потребность в пище и, как следствие, способность к продолжительному голоданию
2. Снижение цены транспорта	Возможность охотиться на крупных животных, но появление жесткой зависимости от оптимальной по размерам добычи
3. Увеличение аэродинамического качества крыльев	Подчинение морфологии крыла требованиям аэродинамики, снижение возможности иных адаптаций, не связанных с обеспечением экономичности полета и, как следствие, уменьшение разнообразия способов охоты

4. Увеличение весовой нагрузки на крыло	Необходимость в более мощных восходящих потоках воздуха для парения. Повышение устойчивости полета в сильных воздушных течениях
5. Снижение общей продолжительности полетной активности	Ограниченная возможность использования пространства. Сокращение времени активного машущего полета в среднем до 26–28 мин. в сутки
6. Низкое относительное значение суточного бюджета энергии	Минимизация наиболее энергоемких форм полетной активности, снижение разнообразия поведенческого репертуара, сужение экологической ниши
7. Уменьшение теплопроводности и увеличение теплоизоляции	Меньший расход энергии на терморегуляцию и повышение способности переносить суровые климатические условия (сохранять тепловой баланс при более низких температурах)

Перечисленные закономерности говорят о том, что с увеличением размеров тела комплекс условий среды, в которых птицы способны поддерживать свой энергетический баланс, становится все более ограниченным. Птицы, имеющие вес тела близкий к критическому, будут наиболее остро реагировать на существенные изменения условий обитания.

Кормовые потребности птиц

Для компенсации затрат энергии на самоподдержание, выкармливание птенцов, защиту территории и другие статьи расхода хищники должны добыть определенное количество корма. Пищевая потребность может быть определена, если известен суточный расход энергии (Дольник и др., 1982). Рассчитанная потребность в пище взрослых белоплечих орланов составляет 840–860 г рыбы в сутки. Суммарная энергия, принесенная родителями на гнездо за сутки, может быть представлена как

$$GE = \frac{(S \times C) + (EM \times N)}{0.7},$$

где GE —суммарная энергия, S —прирост выводка, C —калорийность сырой биомассы, EM —энергия существования птенца, N —число птенцов, 0.7—коэффициент утилизации пищи птенцами (Дольник, 1971).

В начале гнездового периода среднесуточный прирост массы птенцов орланов составляет 33.5 г/сут. В середине гнездового периода птенцы орланов прибавляют в среднем 93.4 г/сут. Чтобы обеспечить их потребности, родители должны приносить ежедневно около 700 г рыбы на гнездо с одним птенцом и около 1380 г на гнездо с двумя птенцами среднего возраста. Анализ остатков добычи на гнездах орланов дал близкие результаты: 817 ± 132 г

и 1545 ± 207 г, соответственно. Таким образом, расчетные и фактические данные оказались очень близкими. Общая потребность в корме семьи орланов с одним и двумя птенцами составляет 2401 г (2.6 шт.) и 3090 г (3.3 шт.) рыбы в сутки (в скобках указано число единиц добычи с учетом ее среднего веса на нижнем Амуре — 940 г).

Первые две–три недели после вылупления птенцов самка почти не покидает гнезда, обогревая и защищая потомство. Охотится преимущественно только самец. Потребности птенцов в этом возрасте невелики и составляют всего 143 и 201 г рыбы для выводков с одним и двумя орлятами. Охотничья нагрузка на одну взрослую особь эквивалентна 1.89 и 1.95 единицам добычи в сутки, соответственно.

В середине гнездового периода, когда охотятся оба партнера, средняя нагрузка на одну взрослую птицу уменьшается, несмотря на то, что потребности орлят возрастают, и составляет 1.35 и 1.65 единицы добычи в сутки для выводков с одним и двумя птенцами.

Различные стратегии охоты и их энергетическая эффективность

С точки зрения вероятности обнаружить добычу и расхода энергии на ее поимку можно выделить две основные стратегии охоты орланов: активную и пассивную.

Активная стратегия предполагает охотничьи вылеты с возвращением на гнездовой участок. Значительную часть (84 %) охотничьего полета составляет машущий полет. Хищники активно разыскивают добычу, обследуя перспективные участки. Далеко не каждый вылет бывает успешным. Порой орланы делают 4–6 попыток, прежде чем поймают добычу. Это наиболее энергоемкий способ охоты. Его стоимость равна примерно 919.17 кДж/ч. Вместе с тем, это и наиболее успешный способ — в среднем 4.62 единицы добычи в час. Средняя протяженность охотничьего вылета белоплечих орланов составляет 2650 м, а площадь охотничьего участка составляет — 5.37 км² (Мастеров, 19956). Близкие значения радиуса охотничьей территории (2–3 км) приводят для Камчатки Е. Г. Лобков и И. А. Нейфельдт (1986). У более мелкого родственника — орлана-белохвоста — эти показатели выше: 4690 м и 13.3 км², соответственно (Мастеров, 1992).

Пассивная стратегия предполагает пассивное выжидание появления жертвы, сидя на присаде. Это наименее энергоемкий способ охоты (103.66 кДж/ч), однако его эффективность в значительной степени зависит от распределения рыбы вблизи побережья. Успешность подкарауливания составляет в среднем 0.1 единицы добычи в час. Птицы могут комбинировать оба этих метода, перемещаясь на более кормные участки, находящиеся порой на значительном расстоянии, и там подстерегают добычу.

Зная энергетическую стоимость и успешность различных способов охоты, можно рассчитать их эффективность. Успешность активной охоты в 48–50 раз выше, чем подкарауливания. Вместе с тем, энергетическая стоимость подкарауливания в 9–10 раз ниже, поэтому его эффективность приблизительно в 5 раз меньше, чем при активной охоте.

Для добычи суточной порции корма одна взрослая птица затрачивает 21–28 минут активной охоты. Продолжительность подкарауливания с этой же целью составит 1031–1218 минут, т. е. 17–20 часов в середине и в начале гнездового периода, соответственно. Если продолжительность активной охоты ограничена располагаемой энергией, то продолжительность подкарауливания — только светлым временем суток. Сочетая обе эти стратегии, орланы поддерживают энергетический баланс на определенном уровне.

Модель энергетической устойчивости гнездящихся птиц

Эффективность охоты орланов (количество полученной энергии на единицу затраченных усилий) зависит от двух факторов — среднего веса добычи и ее доступности. При уменьшении среднего веса добычи эффективность охоты падает. То же самое происходит при снижении доступности и сокращении численности основных объектов питания.

Можно предположить, что доступность рыбы для хищника связана с глубиной. Вероятно, поэтому орланы предпочитают гнездиться на побережье водоемов с обширными отмелями. В связи с этим интересно упомянуть тот факт, что африканский орлан-крикун начинает гнездиться в период засухи, когда водоемы мелеют и доступность рыбы повышается (Brown, 1960).

Суточные затраты времени на охоту можно представить как

$$T = \frac{DFN}{HS \times W},$$

где T — время (мин.), W — средний вес добычи, DFN — суточная потребность в корме, HS — успешность охоты. Для добывания суточной порции корма хищники затрачивают определенное количество энергии, которое зависит от продолжительности различных способов охоты и их энергетической стоимости:

$$EH = T \times EC = \frac{DFN \times EC}{HS \times W},$$

где EH — затрачиваемая энергия, T — продолжительность способа охоты, EC — энергетическая стоимость способа охоты.

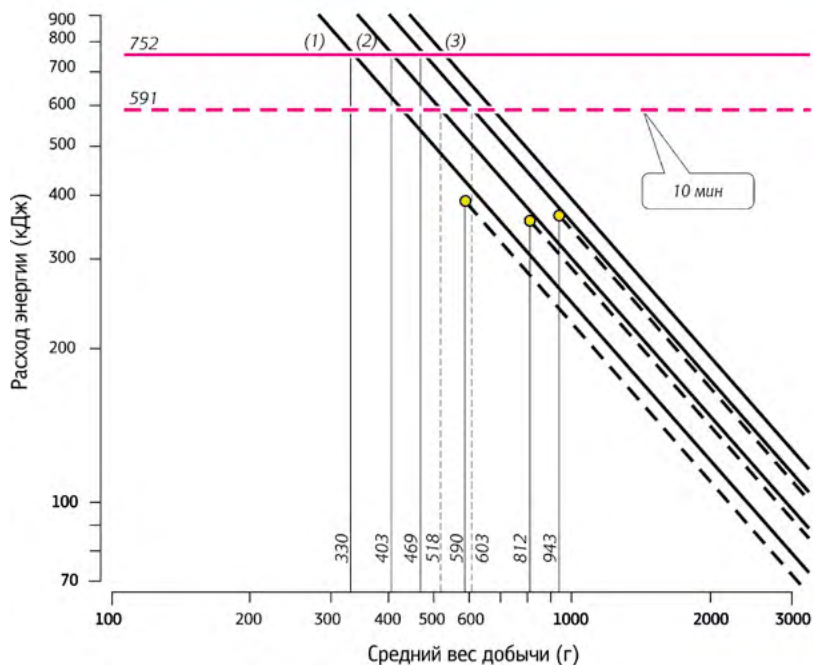


Рис. 10. Изменение энергетической нагрузки на одного белоплечевого орлана при вылавливании суточной порции добычи. Логарифмический масштаб.

На рис. 10 представлена модель, описывающая ожидаемые изменения затрат энергии на вылавливание дневной нормы добычи каждым из родителей при изменении среднего веса жертв.

Сплошная наклонная линия — расход энергии при активной охоте (в начале гнездования и в середине гнездового периода) в зависимости от изменения среднего веса добычи. Сплошная горизонтальная линия — энергетическая асимптота. Пунктирная наклонная линия — расход энергии при подкарауливании в зависимости от изменения среднего веса добычи. Пунктирная горизонтальная линия — энергетическая асимптота при дополнительном расходе энергии на 10 минут машущего полета. (1) — семья с одним птенцом в середине гнездового периода; (2) — семья с двумя птенцами в середине гнездового периода; (3) — семья с одним и двумя птенцами в начале гнездового периода.

Продолжительность активной охоты ограничена энергетической асимптотой (энергией, располагаемой для охоты, которая равна суточному бюджету энергии за вычетом расхода на базальный метаболизм и некоторые другие статьи, не связанные с добыванием пищи). Продолжительность подкарауливания ограничена светлым временем суток (светлый период принимается за 17 часов).

Хотя энергетическая стоимость подкарауливания ниже, птицы могут обеспечить этим способом необходимую порцию корма только до извест-

ного предела снижения среднего веса добычи (590 и 812 г для семьи с 1 и 2 птенцами, соответственно, или 943 г для семьи в начале гнездового периода, когда охотится один из родителей). При дальнейшем уменьшении веса жертв хищники могут обеспечивать свой рацион только активной охотой. Но и в этом случае птицы смогут поддерживать энергетический баланс, если средний вес добычи будет не меньше 330, 403 и 469 г, соответственно.

При увеличении дополнительных затрат энергии, не связанных с охотой, диапазон устойчивости орланов сокращается. Чем больше будут эти затраты, тем больший вес добычи необходим для поддержания энергетического баланса. Однако охота на крупную добычу возможна до известного предела, поскольку затраты энергии на ее поимку и доставку могут быть слишком большими.

В модели рассматривается изменение стоимости охоты в зависимости только от одного параметра — среднего веса добычи. Увеличение доступности рыбы (повышение успешности охоты) приведет к расширению зоны устойчивости. При одновременном снижении доступности и среднего веса добычи угол наклона линии регрессии увеличивается, т. е. произойдет заметное сужение зоны устойчивости хищников.

Сохранение энергетического баланса гнездящихся орланов при ухудшении кормовых условий возможно путем снижения энергозатрат. Это достигается изменением стратегии охоты, исключением активностей, не связанных с добыванием корма, либо сокращением кормовых потребностей семьи, вплоть до отказа от размножения. На Камчатке в неблагоприятные в кормовом отношении годы до 40% территориальных пар белоплечих орланов не размножаются (Лобков, 1987; 1990а). Справедливость этой модели подтвердилась на нижнем Амуре в 2013 г., когда из-за аномально высокого паводка снизилась доступность рыбы и орланы практически перестали гнездиться (см. Гл. 8, раздел «Гидрологический режим кормовых водоемов»).

Охота на участках, расположенных на удалении от гнезда, сопровождается дополнительным расходом энергии на транспортные перелеты. Очевидно, в более выгодном положении будут находиться те пары, чьи гнезда максимально приближены к месту охоты. Видимо, поэтому орланы стремятся строить свои гнезда как можно ближе к кормовому водоему (средняя дистанция 64.8 м). Из 1047 гнезд белоплечих орланов 75% располагались не далее 500 м от береговой линии, причем около 45% гнезд находились в пределах 100-метровой зоны. Около 12% гнезд были расположены на расстоянии 500–1000 м от побережья и только 13% были удалены от него больше, чем на километр. Сюда относятся, как правило, незанятые или давно брошенные гнезда орланов. Сходное распределение гнезд отмечено у белоголовых орланов в штате Орегон: 84% из 200 гнезд располагались не дальше 1.6 км от кормовых водоемов (Anthony, Isaacs, 1989).

Дополнительный расход энергии может быть связан с территориальными конфликтами. Чтобы сэкономить энергию на территориальное поведение,

птицам выгодно заменить активную демонстрацию на менее энергоемкую акустическую и пассивную демонстрацию (развитие яркой окраски) (Гл. 1, раздел «Значение окраски»).

Приближение человека вызывает у орланов реакцию избегания, которая сопровождается машущим полетом в форсированном режиме. Особенно продолжительным полет-беспокойство бывает, если птиц потревожили в районе гнезда (в среднем 3.36 мин.). Для снижения располагаемой для охоты суточной порции энергии на 25% достаточно 3–5 раз побеспокоить птиц у гнезда. Действие перечисленных факторов отражается на поведении птиц и, в конечном итоге, на успехе гнездования.

«Энергетический портрет» позволяет определить ряд условий, необходимых для успешного гнездования белоплечих орланов:

- расположение гнезд по возможности ближе к кормовому водоему;
- наличие обширных мелководных участков недалеко от гнезд с удобными для подкарауливания присадами на берегу;
- наличие высоких обрывистых берегов, возле которых образуются устойчивые волны обтекания, а также прогреваемые участки, над которыми возникают восходящие потоки воздуха;
- стабильные кормовые условия на протяжении гнездового периода (особенно первой его трети);
- минимизация расхода энергии на активности, не связанные с охотой (территориальные конфликты и фактор беспокойства).

Некоторые экологические особенности, связанные с крупными размерами

Размеры животных — важнейший показатель, с которым связаны многие экологические функции особей и популяций (Peters, 1983; Holling, 1992). Например, численность более крупных животных, как правило, меньше, чем мелких, а плотность популяции аллометрически связана с размером тела коэффициентом -0.75 (Damuth, 1981, 1987; Alexander, 1998).

Известно, что продолжительность жизни крупных животных больше, чем мелких, имеющих сходный экологический облик (Шмидт-Ниельсен, 1987). Крупные виды хищных птиц отличаются более поздним наступлением половой зрелости. Белоплечие орланы начинают размножаться в возрасте 6–7 лет, хотя половозрелыми становятся, вероятно, на 1–2 года раньше.

Для более крупных видов характерны низкие темпы воспроизводства популяции (Newton, 1979). Обычный размер кладки аллометрически связан с массой тела хищных птиц коэффициентом -0.273 (Peters, 1983), т. е. снижается с увеличением размеров птицы. Средний размер кладки белоплечих орланов составляет всего 1.14–1.80 яйца (Лобков, 1985). Продолжительность периодов инкубации и постнатального развития (от вылупления до вылета

из гнезда) связана с массой тела коэффициентами +0.137 и +0.354. Это обуславливает длительность цикла размножения крупных птиц. Гнездовой период и забота о потомстве у белоплечих орланов продолжаются около 7 месяцев. В течение 3.5–4 месяцев хищники должны обеспечивать кормом подрастающих птенцов. За это время они приносят для каждого птенца около 98 кг рыбы.

Крупные долгоживущие виды, такие как орланы, получают сравнительно меньшую отдачу от каждой попытки размножения и выращивания птенцов с поздним наступлением половой зрелости. К этому следует добавить, что, по некоторым оценкам, до момента наступления половой зрелости доживает только около 10 % слетков (Sherrod *et al.*, 1977). Естественный отбор благоприятствует снижению риска напрасных энергетических затрат в неблагоприятные сезоны в пользу повышения шансов выживания взрослых особей и их успешного размножения в последующие годы. Вероятно, поэтому орланы нередко отказываются от размножения, если условия гнездования их не устраивают.

У крупных видов смена поколений в популяции в целом идет медленно, различные поколения значительно перекрываются и популяция имеет более стабильную возрастную структуру. В совокупности это приводит к тому, что существенная часть особей не участвует в размножении. Поэтому скорость воспроизводства такой популяции обычно остается на весьма низком уровне.

Особенности морфологического строения челюстного аппарата

Даже при беглом взгляде на белоплечего орлана бросается в глаза его необычно большой вздутый клюв. Если рассматривать строение черепа этого хищника, то можно увидеть ряд морфологических особенностей, заметно отличающих его от других близких видов. Череп белоплечего орлана крупнее и массивнее, чем черепа других представителей рода *Haliaeetus* и всего семейства ястребиных, включая грифов (*Gyps* sp.).

Череп состоит из трех основных частей: черепной коробки, верхней и нижней челюстей, соединенных между собой связками, комплексом костей и мускулатурой. Черепная коробка белоплечего орлана сравнительно объемная, представляет собой прочную капсулу, которая защищает мозг, глаза и органы слуха. Кроме того, она служит основой для крепления большинства челюстных связок и мышц. Отношение затылочного сегмента к общей длине черепа у белоплечего орлана на 8–9% меньше, чем у белоголового и белохвостого орланов, тогда как общая длина черепа на 10–15% больше¹.

¹ Согласно информации с сайта «Bird Skull Collection» (URL: www.skullsite.com).

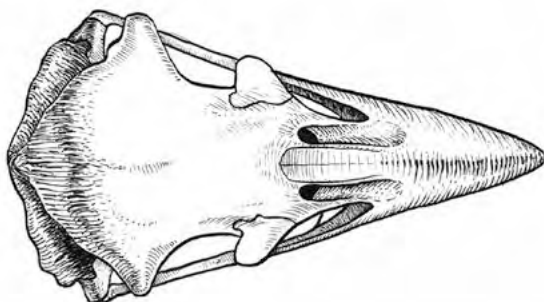
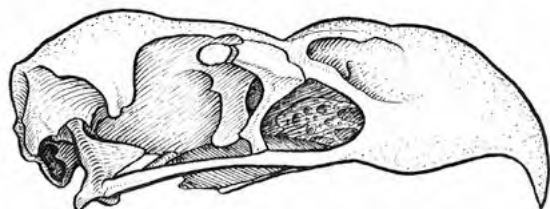
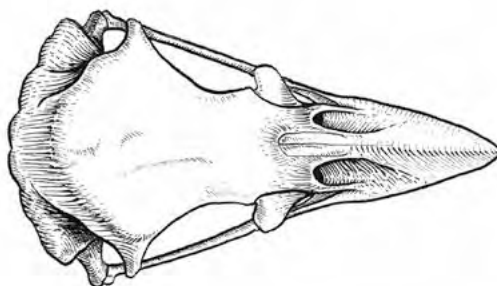
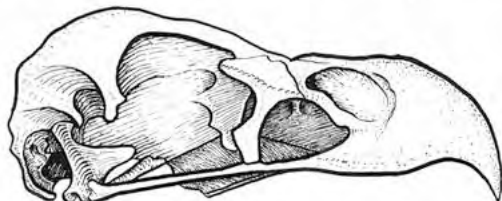
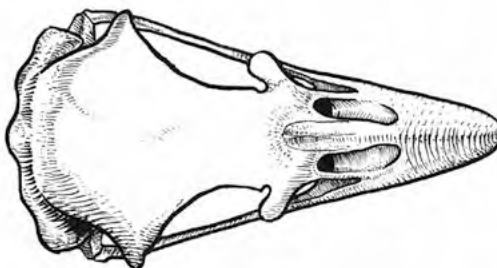
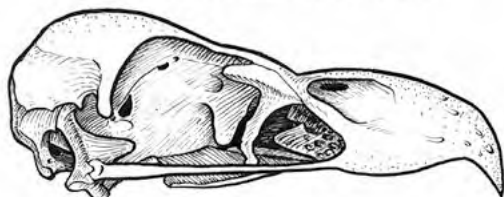
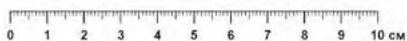
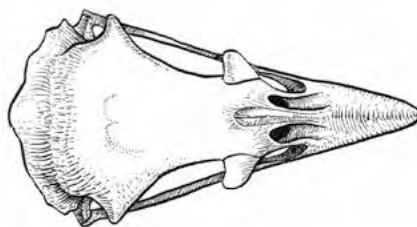
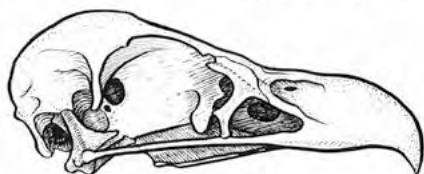
Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus*Белоголовый орлан *Haliaeetus leucocephalus*Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*Орлан-долгохвост *Haliaeetus leucoryphus*

Рис. 11. Рисунки черепов некоторых представителей рода *Haliaeetus*. Слева: вид сбоку, справа: вид сверху. Автор рисунков: А. В. Ладыгин.

За счет этого относительный размер глазниц на 6 % меньше, чем, например, у орлана-белохвоста (Ладыгин, 1992) (рис. 11).

Межглазничная перегородка у взрослых орланов не имеет отверстий, что отличает их от других хищных птиц. Возможно, это связано с относительно небольшим размером глазных яблок. Из-за ограниченности объема черепной коробки крупные глазные яблоки у хищных птиц смещены наружу. Поэтому межглазничная перегородка у многих видов истончается и даже имеет отверстия, облегчающие всю конструкцию. Но череп белоплечего орлана, вероятно, должен обладать особой прочностью, что в свою очередь требует повышения прочности всех костей в его составе (Ladyguin, 2000).

У белоплечих орланов заметно развита височная яма, свидетельствующая о большой величине наружного аддуктора — мышцы, приводящей нижнюю челюсть. Это позволяет хищникам развивать значительные усилия при сжатии челюстей (Гуртовой, Дзержинский, 1992).

Клюв белоплечего орлана необычно длинный по сравнению с другими ястребиными птицами и очень высокий, даже среди орланов. Прокинетическая гибкая зона¹ существенно расширена в поперечном направлении, что обеспечивает более прочное сочленение с затылочным сегментом.

Сразу за прокинетической гибкой зоной образуется вздутие конька надклювья, лежащее над ноздрями, отчего его форма становится выпуклой. Эта зона очень важна, поскольку здесь клюв соединяется с черепной коробкой и место сочленения испытывает наибольшие нагрузки при разрывании добычи. Во время кормления птица делает резкие отщипывающие движения. При этом на надклювье могут возникать опасные нагрузки, т. к. нижний контур работает на растяжение, а верхний — на сжатие. Поэтому при разделке крупной добычи птицам необходимо иметь прочное монолитное надклювье. Увеличение высоты надклювья приводит к тому, что плоскость крыши черепа белоплечих орланов становится почти параллельной с верхней линией конька надклювья. У других видов они сходятся под некоторым углом (Ладыгин, 1987).

Носовые ямы у белоплечего орлана уменьшены по сравнению с клювом орланов-белохвостов на 8 %. Назальная перегородка обычно окостеневает и лишена отверстий, что придает клюву дополнительную прочность. Другие виды орланов имеют более слабую и укороченную верхнюю челюсть (Ладыгин, 1992). Нижняя челюсть при виде сверху треугольной формы. По сравнению с другими видами она толще и имеет сравнительно большую боковую поверхность, куда крепится сильная челюстная мускулатура.

¹ Прокинетическая гибкая зона у основания клюва птиц обеспечивает возможность ограниченного движения надклювья относительно черепной коробки.

Череп орланов десмогатного типа¹. Хорошо развитые небные кости срастаются друг с другом по средней линии и полностью окостеневают. Эта особенность также помогает обеспечивать белоплечим орланам дополнительную прочность клюва, направленную против поперечных нагрузок, которые возникают при отрывании кусков добычи.

Мощный вздутый клюв белоплечего орлана служит совершенным инструментом для разрывания добычи на небольшие куски, удобные для проглатывания. Усиление гибкой зоны и увеличение массивности надклювья вызваны необходимостью разрывать прочные покровы жертв. Основная добыча орланов — крупная рыба, которая иногда может весить до 5 кг и более, т. е. быть сопоставимой с весом самих птиц. На Камчатке это преимущественно анадромные лососи, обладающие крепкой кожей. Недаром коренные жители изготавливали из нее одежду и обувь.

Все обнаруженные лососи были расклеваны с головы. Обычно хищник вставляет крючок надклювья в жаберную щель и рвет кожу, задирая ее чулком. Полевые наблюдения показывают, что белоплечий орлан может проглотить около 900 г рыбы за 3–4 минуты. При этом хищники расчленяют и заглатывают добычу большими кусками. Орлан-белохвост затрачивает на это 18 минут, а беркуту понадобится 28 минут (Ладыгин, 1994; Ladyguin, 1996). Орланы-белохвосты поедают добычу частично, оставляя хвосты и иногда головы. По всей видимости, обладая более слабым клювом, они не способны быстро справиться с крупной жертвой. Во время зимовки на нерестилищах Камчатки беркуты также не способны самостоятельно разделать крупного лосося. Обычно они подбирают остатки добычи белоплечих орланов, отщипывая небольшие куски так, что остается объединенный скелет рыбы.

Быстрота разделки пойманной жертвы может оказаться полезной при кормлении в больших скоплениях особей своего вида, как это имеет место на зимовках. В скоплениях белоплечих орланов, как правило, возникают многочисленные конфликты, напоминающие столкновения в группе грифов, кормящихся на туше погибшего животного. Быстрое проглатывание добычи позволяет избежать острой конкуренции с соседями и в некоторых случаях может стать ключевым фактором, определяющим выживание особи (Ladyguin, 2000).

По строению черепа к белоплечим орланам ближе всего находится белоголовый орлан, в питании которого лососи и морские выбросы также играют ведущую роль. У обоих видов надклювье разрастается в верти-

¹ Согласно формальной типологии, предложенной Т. Гексли, на основании положения небных костей, небных отростков верхнечелюстных костей и сошника выделяют несколько типов строения неба птиц. У хищных птиц, а также гусеобразных и голенастых благодаря срастанию небных отростков верхнечелюстных костей образуется сплошная пластина в крыше ротовой полости. Такой тип черепа называется десмогатным. Десмогатия увеличивает прочность коробчатого надклювья (Гуртовой, Держинский, 1992).

кальной плоскости. Уменьшение относительных размеров носовой ямы увеличивает монолитность верхней челюсти и повышает ее сопротивляемость нагрузкам. Сходные морфологические признаки связаны, по всей видимости, с общим направлением адаптаций к питанию крупной рыбой, такой как лососи.

Белоголовый орлан занимает по строению черепа промежуточное положение между белоплечим и белохвостым орланами. На последнем месте находится орлан-долгохвост. Этот хищник предпочитает охотиться на сравнительно мелкую добычу, в связи с чем имеет более облегченную конструкцию челюстного аппарата среди рассмотренных видов.

Положение в экосистеме и индикаторная роль

Выдающийся отечественный эколог В. Н. Беклемишев предложил различать четыре группы экологических связей: топические — воздействующие на условия обитания популяций, трофические — связанные с питанием животных, фабрические — возникающие при сооружении животными своих жилищ, и форические — возникающие, когда один вид способствует распространению другого (Беклемишев, 1951). В. М. Галушин (2005) добавляет к этому набору еще защитные и репродуктивные связи. Белоплечий орлан участвует во всех них, но его положение в экосистеме в первую очередь определяется трофическими и топическими связями.

Трансформация вещества и энергии в экосистеме происходит по трофическим цепям, представляющим собой систему взаимоотношений типа «пища–потребитель». В состав пищи каждого потребителя входит обычно не один, а несколько или много видов, а сам потребитель может служить пищей нескольким другим видам. Трофические цепи замыкают так называемые хищники высшего уровня. Белоплечий орлан является именно таким «суперхищником», т. е. видом, у которого в природе нет естественных врагов (рис. 12). Это определяет его потенциальную способность регулировать численность популяций видов-жертв.

На примере белоголового орлана можно проследить, как менялось общественное мнение в отношении роли этих хищников на протяжении последних нескольких десятилетий. В первой половине XX в. считалось, что орланы подрывают ресурсы рыбы и дичи, являясь конкурентами человека и вредителями хозяйства. Правительство США даже устанавливало награду в 20 долларов за убитого орлана (аналогичное отношение к хищным птицам было и в других странах). Парадигма сменилась, когда усилиями биологов и природоохранных деятелей было доказано, что хищники играют в экосистемах оздоравливающую роль, выбирая преимущественно больных

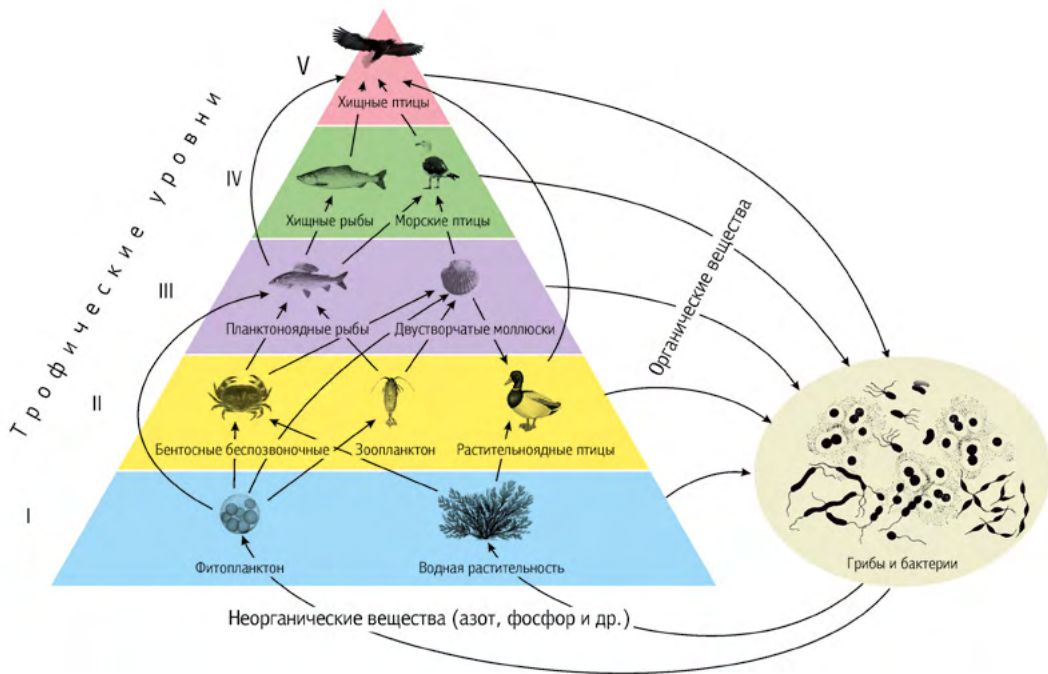


Рис. 12. Схема организации трофических цепей водной экосистемы.

и ослабленных животных и тем самым способствуя поддержанию устойчивости их популяции, в то время как общее влияние пернатых хищников на численность жертв невелико.

Так, например, даже в крупных зимовочных скоплениях на озере Курильское (юг Камчатки), достигающих иногда нескольких сотен особей, белоплечие орланы вылавливали лишь небольшую часть популяции лососевых рыб— в разные годы от 0.5 до 5% общей численности пришедшей на нерест нерки (Ладыгин, 1997; 2000). Добывая рыбу, орланы способствуют переносу биогенов между водоемами и прилегающим побережьем. Хищники нередко уносят добычу в лес, где поедают ее, сидя на присаде. Остатки добычи и помет птиц обогащают почву азотом и фосфором. Биоценологическая роль орланов особенно ярко проявляется в местах расположения гнёзд, в радиусе 5–7 м от которых биомасса травянистых растений и кустарников возрастает на 5–18% благодаря аккумуляции биогенов и повышенной концентрации минеральных веществ (Лобков, 20086).

Находясь на вершине трофических цепей, орланы способны накапливать в организме различные токсические вещества (тяжелые металлы, хлорорганические соединения), причем их содержание может намного превышать таковое в окружающей среде благодаря эффекту биомагнификации (Muir *et al.*, 1988).

Токсические вещества по пищевой цепочке передаются на высшие трофические уровни, при этом их концентрация возрастает в десятки раз. В итоге «суперхищники» аккумулируют загрязняющие вещества в наибольшей степени, т. к., питаясь рыбой, околородными птицами и морскими выбросами, они получают уже концентрированные дозы токсинов. Хищные птицы накапливают загрязняющие вещества в перьях, тканях тела и яйцах. Хроническая интоксикация приводит к тому, что птицы могут оказаться ослабленными, не способными добывать необходимое количество пищи или производить потомство. Птенцы у таких родителей часто появляются на свет с аномалиями развития, что снижает их выживаемость.

Хорошо известен пример, когда в 60-х и 70-х гг. XX в. популяции сапсана, орлана-белохвоста и белоголового орлана были существенно подорваны в крупных регионах Европы и Северной Америки в результате неограниченного использования ДДТ и других стойких пестицидов (Newton, 1979). В тот период доля успешно размножившихся пар и размеры выводков орлана-белохвоста на Балтийском побережье Швеции снижались синхронно с увеличением концентрации токсикантов в окружающей среде. Продуктивность его популяции упала в 4 раза (Helander *et al.*, 2008). После запрета на использование этих веществ популяции хищников начали постепенно восстанавливаться.

Примечательно, что накопление токсических соединений в тканях птиц может происходить и за пределами районов их гнездования, например, во время зимовки. Известен факт питания зимующих в Приморье белоплечих орланов рыбой, отравленной производственными стоками (Шибнев, 1981). И наоборот, в тканях белоплечих орланов, погибших зимой на о. Хоккайдо (Япония), были обнаружены сравнительно высокие концентрации ДДТ и полихлорбифенилов, сопоставимые с концентрацией этих соединений в тканях белоголовых орланов из района Великих озер (США), а также в тканях орланов-белохвостов с Балтийского побережья Европы. Надо отметить, что содержание этих токсических соединений в пробах воздуха из Хабаровска и Магадана было намного выше, чем на Хоккайдо (Iwata *et al.*, 1995). По всей видимости, орланы могли аккумулировать загрязнения в гнездовой период и во время миграции.

Когда данная проблематика привлекла внимание большого количества специалистов, оказалось, что орланы лучше других подходят для мониторинга загрязнения окружающей среды. В 1984 г., по заключению совместной американско-канадской комиссии (International Joint Commission), белоголовый орлан был признан «сентинельным» видом — индикатором¹ состояния водных и околородных экосистем. Начиная с 1990-х гг., белоголовые орланы активно используются в целях мониторинга окружающей среды в масштабах

¹ В нашей стране чаще приходится слышать термин «виды-индикаторы». В англоязычной литературе обычно употребляется термин «сентинельные виды». Слово «sentinel» имеет французское происхождение и означает «сторожевая башня».

отдельных штатов (Bowerman *et al.*, 1998, 2002). Аналогичным образом с 1989 г. популяция орлана-белохвоста, населяющая Балтийское побережье Швеции, была включена в Национальную программу мониторинга как индикатор загрязнения окружающей среды экотоксикантами, т. е. токсическими соединениями, способными накапливаться в трофических цепях.

Склонность орланов питаться погибшими животными, а также избирательная охота на ослабленных или подраненных особей, нередко содержащих в тканях свинцовую дробь или осколки пуль, делает их заложниками загрязнения среды этим тяжелым металлом. Случаи отравления орланов свинцом известны из разных регионов: Европы (Falandysz *et al.*, 2001; Krone *et al.*, 2006; Müller *et al.*, 2007), России (Мастеров, неопубл.), Японии (Kim *et al.*, 1999; Iwata *et al.*, 2000; Kurosawa, 2000) и Северной Америки (U. S. Fish..., 1986; Wiemeyer *et al.*, 1989) (см. также Гл. 11, раздел «Загрязнение тяжелыми металлами»).

В настоящее время орланы являются признанными сентинельными объектами для изучения эффекта биоаккумуляции сельскохозяйственных и промышленных загрязнений, которые рано или поздно попадают в водную среду. Мониторинг водных экосистем с использованием индикаторных видов позволяет не только определить уровень и характер загрязнений той или иной территории, но также анализировать их динамику в широких пространственно-временных интервалах. Таким образом, хищники-ихтиофаги являются наилучшими биоиндикаторами, которые указывают на проблему загрязнения экосистемы хлорорганическими соединениями и тяжелыми металлами, даже когда она не может быть выявлена традиционными методами (Kottferova *et al.*, 1996; Лебедева, 1999; Bowerman *et al.*, 2002; Helander *et al.*, 2008).

Помимо высокой чувствительности к химическому загрязнению среды, белоплечие орланы остро реагируют на изменения структуры гнездовых местообитаний. Техногенная трансформация прибрежных территорий способна привести к снижению занятости гнездовых участков и эффективности размножения. Случайные флуктуации кормовой базы и сокращение численности кормовых объектов, вызванные антропогенным воздействием, также отражаются на продуктивности популяции (Terborgh, Winter, 1980; Pimm, 1984). Поэтому благополучное состояние популяции хищника высшего трофического уровня свидетельствует о здоровье экосистемы в целом.

В дополнение к индикаторным свойствам, белоплечие орланы соответствуют критериям так называемого «зонтичного вида» (*umbrella species*), поскольку их территории обитания включают в себя все основные типы околководных биотопов — лесные сообщества, открытые пространства, литораль, берега водоемов и сами водоемы. Охраняя местообитания орланов, мы автоматически охраняем местообитания многих других уязвимых видов, входящих в состав прибрежных комплексов.



2 Питание

Основные способы охоты орланов

Как обсуждалось в разделе «Различные стратегии охоты и их энергетическая эффективность» предыдущей главы, в кормовом поведении орланов существуют две основные стратегии: активная (активный поиск добычи) и пассивная (подкарауливание), а также их сочетание. Очевидно, эффективность добывания корма будет тем выше, чем больше энергии получит организм на единицу затраченных усилий. В соответствии с этим принципом рассмотрим различные способы охоты орланов.

Активные способы охоты

Активная охота имеет наибольшую энергетическую стоимость, но и высокую вероятность обнаружения добычи.

Обычно орланы высматривают добычу с высоты 30–50 м. Завидев жертву, хищник резко снижается, переваливаясь с крыла на крыло подобно движению

падающего сухого листа. Такой способ позволяет птице снижаться по крутой траектории, что важно для точного и быстрого броска. Иногда перед ударом орлан зависает на несколько секунд над самой водой, делая 2–3 быстрых взмаха. Очевидно, в этот момент птица дополнительно прицеливается. Хищник выхватывает рыбу, плывущую у поверхности воды, выбрасывая на излете длинные лапы, а иногда и полностью погружаясь в воду. Бывает, что после неудачного броска орлан не может взлететь и добирается до берега вплавь. Орланы могут плавать достаточно быстро, выкидывая оба крыла вперед и подтягивая тело. Получается своеобразный стиль баттерфляй.

В колониях морских птиц хищники используют тактику вспугивания сидящих на карнизах кайр, моевок и бакланов. Орлан пролетает вдоль склона или внезапно появляется сверху скалы и пикирует вниз, вызывая панику. При появлении опасности кайры и моевки лавиной срываются со скал. Хищник преследует в угон выбранную жертву. Из-за обилия пищи охота на птичьих базарах занимает у орланов считанные минуты.

Во время массового кормления чистиковых на море орланы обычно летают низко над водой и ловят птиц в момент их выныривания на поверхность. В весенний период для охоты на больших конюг орланы применяют другую тактику. Хищник сидит на льду, дожидаясь активного роя птиц, затем поднимается в воздух и пикирует на стаю сверху, хватая одну из конюг (Утехина, 2004).

Охотясь на морских уток (каменушек, турпанов), орланы намечают жертву и атакуют ее вновь и вновь, заставляя постоянно нырять. Летая кругами над водой, хищник может повторить 5–6 атак, прежде чем схватит обессилевшую птицу, но чаще выдыхается быстрее и возвращается ни с чем на берег.

Другая форма активной охоты — инспектирование, т. е. поиск морских выбросов при скольжении в потоках обтекания вдоль обрывистого побережья. Этот способ менее расточителен с точки зрения затрат энергии, однако вероятность найти подходящую добычу ниже и зависит от случая. Кроме того, в поисках пищи орланы вынуждены обследовать значительные по протяженности отрезки береговой линии, далеко улетаю от гнездовых участков.

Классическое парение в термиках на большой высоте лишь с натяжкой можно отнести к активной стратегии кормодобывания, поскольку успешно атаковать живую добычу с высоты больше 50–60 м орланы, скорее всего, не в состоянии.

Пассивные способы охоты

К ним относится подкарауливание добычи с присады, т. е. пассивное ожидание появления жертвы в радиусе броска хищника. Успешность этой тактики

зависит от появления добычи в нужном месте и в нужное время. Вместе с тем, энергетическая стоимость подкарауливания мала и, как мы видели, она ограничена лишь продолжительностью светлого времени суток.

Белоплечие орланы стремятся строить гнезда так, чтобы с охотничьей присады на берегу контролировать ситуацию возле гнезда. В наиболее продуктивных угодьях расстояние между гнездами соседних пар может сокращаться до 100–200 м, но индивидуальные отрезки береговой линии, как правило, не пересекаются.

Обычно орланы подкарауливают добычу, сидя на возвышенных присадах — на обрыве, стоящих на берегу или склонившихся над рекой деревьях, застрявших на мелководье корягах или крупных камнях. Чем выше присада, тем лучше обзор и выше вероятность обнаружить добычу. В момент броска с присады птица разгоняется, сделав несколько интенсивных взмахов крыльями. Охота с присады весьма результативна. Более половины попыток оказываются успешными.

Любопытной разновидностью подкарауливания является охота «на слух». В этом случае хищник сидит на пляже возле воды, иногда повернувшись к ней спиной. Птица как будто отдыхает, не проявляя особого интереса к тому, что происходит вокруг. Внезапно орлан делает короткий бросок, пролетая низко над водой несколько десятков метров, и хватает добычу. Каким образом хищнику удается угадать в волнах точное местоположение жертвы, остается загадкой. Возможно, орланы ориентируются на слух или выпугивают рыбу, летя низко над водой. Так или иначе, но этот способ охоты бывает весьма успешным, т. е. броски чаще всего заканчиваются поимкой рыбы.

Смешанные способы охоты

В зависимости от ситуации орланы могут использовать обе стратегии добывания корма в разном сочетании.

Собирательство напоминает инспектирование. Разница заключается в том, что орланы пешком или во время коротких низких перелетов обследуют обнажившуюся во время отлива литораль и подбирают оставшихся в мелких лужицах морских животных. Чаще всего это иглокожие (морские ежи и даже морские звезды), крабы, брюхоногие и двустворчатые моллюски, застрявшая на мелководье рыба.

На Шантарских островах орланы нередко добывают таким способом зубаток *Anarhichas orientalis*, прячущихся в залитых водой пещерках в ожидании прилива. В этом районе во время отлива уровень воды может падать на 1.5–2 м, обнажая каменистую литораль у подножия скалистых мысов. В таких местах во время отлива и любят собираться орланы.

На лагунных заливах северо-восточного побережья о. Сахалин во время отлива обнажаются обширные отмели. Зашедшая в залив рыба не успевает уйти на глубину и остается на мелководье. Особенно много рыбы обсыхает во время хода на нерест горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Обилие легкодоступной добычи привлекает сюда орланов со всей округи. Скопления могут насчитывать от нескольких десятков до сотни особей и более. Птицы сидят или бродят по отмели в поисках рыбы, временами перелетая с места на место. Обычно орланы сидят поодиночке или небольшими группами по 2–3 особи в нескольких десятках или сотнях метров друг от друга. На ночевку птицы перемещаются в ближайший лес с подходящими деревьями, на удалении 1.5–3 км от кормового участка.

На озерах Нижнего Приамурья собирательство появляется в охотничьем репертуаре орланов, когда уровень воды значительно падает. В это время мелководные заливы, на побережье которых гнездятся орланы, могут полностью пересыхать. Хищникам ничего не остается, как собирать оставшуюся в лужицах не крупную рыбу. С обмелением водоемов средний вес добычи орланов статистически значимо уменьшается (Мастеров, 1992; Masterov, 2003б). Хищники довольствуются рыбой весом до 100 г и размером до 15–20 см, которую в нормальных условиях обычно игнорируют (за исключением косатки-скрипуна *Tachysurus fulvidraco*).

Любопытно, что в такие сезоны значимую роль в диете орланов начинают играть пресноводные моллюски. Орланы разыскивают на отмелях крупные раковины беззубок (гребенчатки рода *Cristaria*) и, предположительно, когтями, пробивают отверстие в створке раковины. Дальнейшая разделка идет с помощью мощного клюва. Птицы обычно поедают моллюсков тут же на отмели, поскольку тяжелая твердая раковина — не самый удобный объект для транспортировки на берег. Вместе с тем, орланы часто приносят в гнезда раковины брюхоногих моллюсков — прудовиков *Lymnaea*. Возможно, они подхватывают плавающие на воде пустые раковины, в изобилии встречающиеся после весеннего половодья.

Собирательство — широко распространенный способ добычи корма во время зимовки. Значительная часть зимующих на о. Хоккайдо орланов тесно связана с промыслом рыбаков, занимающихся подледным ловом. Рыбаки оставляют на льду некондиционную рыбу и прилов, которую охотно подбирают пернатые хищники (см. Гл. 2, раздел «Спектры питания... Зимний период»). По возвращении весной на заливы северо-восточного Сахалина орланы также не отказываются от оставленного рыбаками угощения — наваги *Eleginus gracilis*, бельдюги *Zoarces elongatus*, угая *Tribolodon hakonensis*.

В колониях морских птиц орланы нередко собирают яйца моевок и кайр, переходя от одного гнезда к другому. За один раз орлан может расклевать несколько кладок (Утехина, 2004).

Клептопаразитизм (пиратство)

Внутривидовой и межвидовой клептопаразитизм или пиратство — широко распространенная форма пищевых взаимоотношений у широкого круга таксономических групп животных (Brockmann, Barnard, 1979). Если в случае собирательства орлан самостоятельно разыскивает корм, то, используя тактику пиратства, он выжидает, когда другая птица поймает рыбу. Хищник атакует и отбирает добычу у менее удачливого собрата. Птица не тратит сил на поиск жертвы, но должна суметь отобрать ее у хозяина. И в этом случае крупные размеры могут играть решающую роль. Явление клептопаразитизма достаточно часто встречается в поведенческом репертуаре белоплечих и белохвостых орланов, как в зимний период, так и летом (Лабзюк, 1975; Helander, 1975; Калякин, 1983; Данилов и др., 1984; Fischer, 1985).

Летом орланы чаще всего отбирают добычу у скопы — более специализированного рыболова. Орлан выжидает, сидя на прибрежном дереве, когда скопа поймает рыбу, и атакует ее. Нападавший хищник подбирает брошенную рыбу на лету или с поверхности воды, но и сам может быть атакован другими орланами, участвующими в пиратском налете. Иногда добыча несколько раз переходит от одного агрессора к другому, порой падает в воду и тонет. После этого пираты снова рассаживаются на присады и ждут, когда скопа поймает следующую рыбу. Особенно часто такой способ охоты мы отмечали у орланов на морском побережье залива Счастья (в устье р. Амур). В качестве охотничьих присад хищники облюбовали столбы старой телефонной линии, протянувшейся вдоль берега. Скопы, в свою очередь, выработали ответную тактику. Поймав добычу, птицы стремились быстрее набрать высоту и, не снижаясь, преодолеть линию поджидающих пиратов. Орланы, как правило, не атакуют летящих выше них птиц.

Помимо скоп, белоплечие орланы нередко отбирают добычу друг у друга, у орлана-белохвоста (хотя случаются и обратные ситуации), изредка у черного коршуна *Milvus migrans*. В Магаданской области орланы также время от времени отбирали добычу у воронов, тихоокеанских чаек и даже у сапсанов (Утехина, 2004).

Существует точка зрения, что пиратство способствует расширению спектра потребляемых орланами кормов, поскольку другие хищники могут быть более специализированы в вылове добычи, малодоступной для более крупного собрата.

В весенний период, с появлением промоин, на заливах северо-восточного Сахалина порой выстраивается целая цепочка пиратов. Большие и длинноносые крохали ловят рыбу, ныряя в промоинах. Вынырнув с добычей на поверхность, они подвергаются атакам тихоокеанских чаек, которые заставляют их бросить пищу. Чайки вытаскивают рыбу на лед, и здесь наступает очередь орланов.

Особенности зимней охоты орланов

Взаимоотношения птиц при групповом кормлении зависят от характера распределения корма и его обилия. На зимних нерестилищах тихоокеанских лососей белоплечие орланы могут собираться в большом количестве, до 60–70 птиц на 0.1 км². Порой их численность достигает нескольких сотен особей на одном нерестилище. Такие скопления известны на оз. Курильское на Камчатке (Ладыгин, 1997), оз. Куйбышевское и р. Славная на о. Итуруп (Masterov et al., 2003) и др.

Плотная агрегация птиц в группе приводит к тому, что пиратство начинает доминировать в отношениях птиц. Частые проявления клептопаразитизма характерны для орланов, зимующих на Камчатке, на о. Хоккайдо и на Курильских островах.

Особенности зимних агрегаций на Камчатке

Одно из наиболее многочисленных зимовочных скоплений белоплечих орланов формируется на оз. Курильское. Птиц привлекает сюда самое крупное на полуострове нерестилище нерки (*Oncorhynchus nerka*). Исключительно важным фактором, определяющим успешность зимовки орланов, являются сроки и продолжительность нереста лососей (Ладыгин, 2000). Ход нерки начинается в мае – июне и продолжается до декабря – января (Селифонов, 1986). На нерестилищах рыба остается в течение всей зимы, вплоть до конца марта. Нерест происходит на мелководье вдоль береговой линии, а также в реках и ключах, впадающих в озеро.

На ключевых нерестилищах численность лососей обычно бывает выше по сравнению с другими типами нерестилищ (Селифонов, 1988). В течение всей зимы хотя бы часть водоемов не замерзает. Это дает возможность орланам добывать живую и отнерестившуюся рыбу. Обычно глубина нерестилищ не превышает 70 см, что облегчает птицам задачу.

Крупные скопления орланов образуются к середине ноября. Пик численности приходится на декабрь – январь, а в течение марта она постепенно снижается. Уникальная кормовая ситуация на протяжении всей зимы определяет высокую выживаемость птиц на озере, несмотря на суровые погодные условия (сильные ветра до 25 м/с и более, обильные снегопады). Вместе с тем на территории Кроноцкого заповедника (восточная Камчатка), где нет крупных зимних нерестилищ лососей, при значительно более низкой численности орланов погибших птиц находят практически каждую зиму.

Вместе с белоплечими орланами на Курильском озере зимуют орланы-белохвосты и беркуты, хотя их число значительно меньше. Эти хищники, как правило, не способны самостоятельно добывать и разделывать лососей,

и поэтому довольствуются остатками трапезы своих более крупных собратьев. Они подбирают кусочки рыбы, оставленные белоплечими орланами на кромке льда, под присадами, на мелководье, и поэтому выступают в роли нахлебников.

Потребление кормовых ресурсов

Основным и практически единственным источником корма для орланов, собирающихся на нерестилищах, являются лососи. Хищники предпочитают добывать уже отнерестившуюся малоподвижную или мертвую рыбу (сненку). Живые лососи слишком велики и активны, чтобы их могли регулярно ловить орланы (Ладыгин, 1991б). В феврале–марте сненка составляла 98 % всех добытых лососей. Орланы поедают и совершенно разложившуюся рыбу. Хищники предпочитают охотиться на участках, где нерест лососей уже подходит к концу и изобилует мертвая рыба. На таких нерестилищах может собираться до 150 особей. Если объектом охоты являлась сненка, то орланы достают ее из воды клювом или подтаскивают на берег лапой, передвигаясь пешком по мелководью. Живую рыбу ловят коротким броском с берега в сторону проплывающей мимо жертвы (Ладыгин, 2000).

Разделка рыбы массой 2.5–3 кг занимает у белоплечих орланов от 3 до 12 минут. Хищники заглатывают крупные куски, раздирая тушу вместе с кожей и костями. Птицы могут проглотить целиком хвостовую часть среднего по размерам лосося. Рыбу орланы съедают практически полностью, включая и кости черепа, челюсти и позвоночник (Ладыгин, 1991б).

Отдельные особи довольно быстро насыщаются и покидают нерестилище. Им на смену прилетают другие. Такая ротация позволяет прокормиться большому числу птиц в течение короткого зимнего дня.

Суточный рацион орланов зимой составляет около 840 г рыбы, что хорошо согласуется с данными, полученными при анализе летнего питания птиц (Гл. 1, раздел «Кормовые потребности птиц»). Средняя продолжительность кормления одной птицы составляет 10.7 мин., а скорость потребления пищи — 78.5 г/мин. При этом каждую рыбу орланы съедают почти на 91 % (по весу). Таким образом, лосось весом 3.5 кг способен обеспечить трехдневную норму корма одной птице (Ладыгин, 2000).

Поведение птиц в скоплениях

Большинство кормежек белоплечих орланов на лососевых нерестилищах проходит в группах численностью от 3 до 150 птиц (в среднем 14) (Ладыгин, 2000) и характеризуется широким распространением пиратства (около 40 % случаев кормления). Столкновения птиц сопровождаются угрожающими

демонстрациями и криками, ударами крыльями и лапами. Иногда нападающая птица сбрасывает противника в воду. Перед нападением атакующая особь принимает горизонтальную позу с вытянутой вперед шеей и слегка расставленными крыльями (рис. 13). Овладевший добычей орлан, немного ссутулившись, принимает позу угрозы: приподнимает корпус, раскрывает крылья, прикрывая ими добычу, вытягивает и опускает шею. Хвост птицы при этом расправлен и ритмично двигается из стороны в сторону в наклонной плоскости.

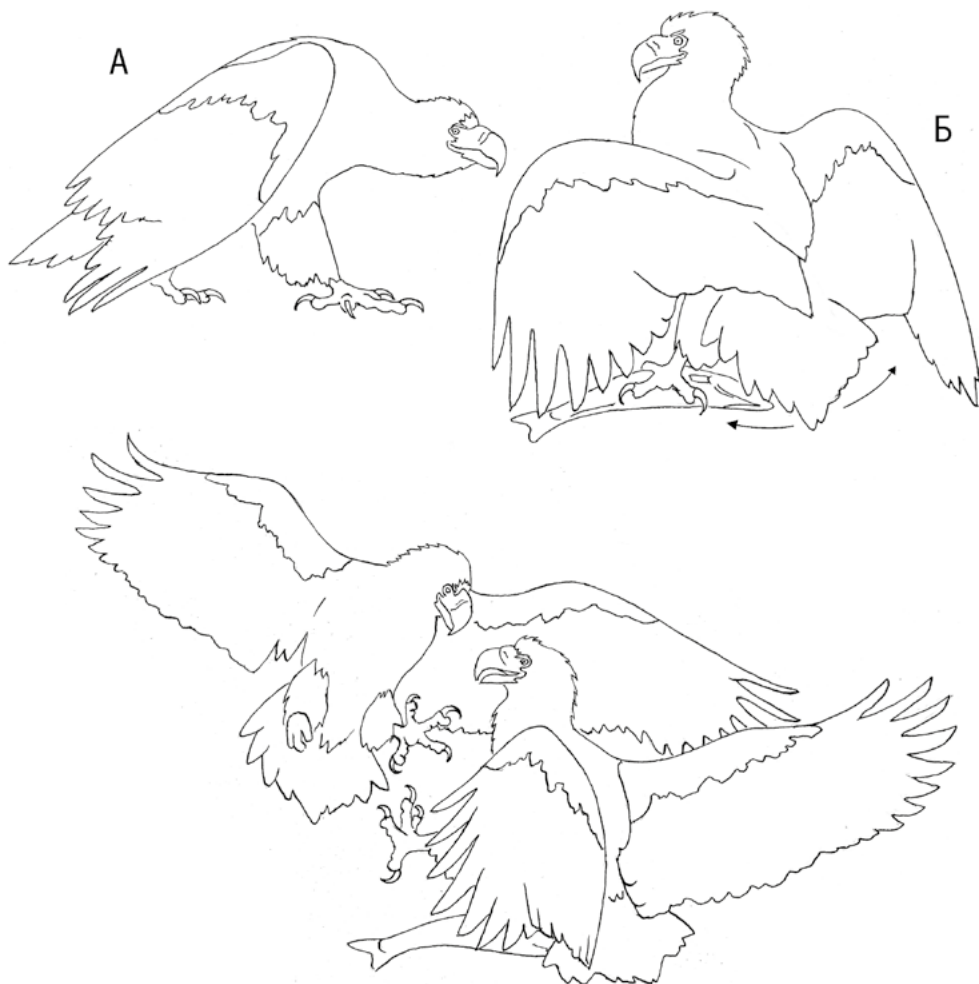


Рис. 13. Позы угрозы (сверху) и конфликт за добычу (снизу) двух белоплечих орланов. А — «горизонтальная» поза, предшествующая нападению; Б — «прямая» поза угрозы после овладения добычей. По: Ладыгин (1994).

В большинстве случаев попытки отнять рыбу бывают успешными. Чаще всего хозяин сразу уступает добычу, не оказывая какого-либо сопротивления (79 % случаев). Иногда, спустя некоторое время, отогнанная птица пытается вернуть себе добычу, в свою очередь, атакуя захватчика. Описан случай, когда сразу же после присвоения чужой добычи нападавший орлан самостоятельно доставал из воды другую рыбу и начинал ее поедать, не обращая внимания на отобранную (Ладыгин, 1994). Одна и та же добыча может переходить от одной птицы к другой до 5–7 раз.

Исход нападения в значительной степени зависит от поведения самой кормящейся птицы. Только треть от общего числа нападений была предпринята на птиц, которые демонстрировали позу угрозы. Напротив, если птицы не проявляли агрессивных демонстраций, их чаще и более успешно атаковали «пираты».

Влияние возраста птиц на успех пиратства

На зимовку собираются как взрослые белоплечие орланы, так и неполовозрелые особи, включая поднявшихся на крыло птенцов текущего года. Взрослые составляют 53.2 % общей численности птиц. Какой-либо пространственной сегрегации птиц разного возраста не обнаружено (Ладыгин и др., 1991б).

Взрослые особи в конфликтах за пищу занимают доминирующее положение и чаще инициируют столкновения, причем у молодых птиц они отнимают почти 1/3 выловленной ими рыбы. Молодые (неполовозрелые) орланы действуют гораздо пассивнее. Тем не менее, и молодые птицы нападают на взрослых, в свою очередь, отбирая у них около 15 % добычи (Ладыгин, 1991б). Взрослые орланы проявляют повышенную активность не только в конфликтах. Самостоятельно пойманная рыба составляет большую часть их рациона, тогда как у неполовозрелых птиц — только половину. Остальную рыбу молодые орланы отбирают у своих сверстников или у взрослых особей (Ладыгин, 1994).

Половозрелые птицы чаще, чем молодые, выступают в роли и агрессора, и объекта нападения. Заметно реже взрослые особи нападают на молодых, окрашенных не столь ярко. Неполовозрелые птицы примерно в равной степени атакуют как взрослых, так и своих сверстников. Успешность нападений половозрелых птиц обычно очень высока — почти 90 % случаев пиратства, тогда как молодые особи имеют значительно меньший успех.

Неброская буро-серая окраска неполовозрелых орланов, возможно, подавляет агрессивность взрослых птиц (Гл. 1, раздел «Значение окраски»). Напротив, яркая окраска оперения взрослых особей может способствовать переадресации агрессии на потенциальных территориальных конкурентов в летнее время. Возрастной наряд птицы сигнализирует о ее статусе,

поэтому структура доминирования в группе рыбоядных хищников складывается преимущественно на основе возрастных отличий (Griffin, 1981; Harper, 1983).

С другой стороны, ряд авторов предполагает, что основным фактором, определяющим успех пиратского нападения, является размер особи. В этом смысле более крупные самки имеют определенное преимущество в конфликтах (Stalmaster, Gessaman, 1984; Fisher, 1985; Knight, Skagen, 1988). К подобным заключениям привели исследования поведения зимующих белоголовых орланов, в кормовых скоплениях которых также нередки случаи пиратства.

Немаловажное значение имеет исходная позиция атакующей особи. Почти 90% всех нападений происходило с воздуха, из них в 70% случаев агрессоры отбирали добычу. Если нападавшая птица атаквала с земли, то успех ей сопутствовал только в 9% случаев.

Влияние размера группы на эффективность кормежки

Одиночно кормящаяся птица в отсутствии беспокойства обычно затрачивает на кормежку до полного насыщения 16.1 ± 5.5 минуты, оставляя недоеденной от 1/4 до 1/2 тушки рыбы. В небольших группах (2–4 птицы) время кормления одной особи было почти вчетверо меньше. Достоверных различий в продолжительности кормежки в малых, средних и больших группах не выявлено, т. е. при групповом кормлении птицы насыщаются быстрее, чем при одиночном (Ладыгин, 1997).

Количество пиратских атак также зависит от числа птиц в группе. Между двумя кормящимися птицами конфликты случаются сравнительно редко, но их число возрастает почти в два раза при увеличении группы до 5 особей. В группах, насчитывающих более 10 особей, частота конфликтов еще удваивается. Таким образом, чем больше размер группы, тем выше уровень клептопаразитизма и тем меньше птицы затрачивают времени непосредственно на поедание добычи.

Влияние обеспеченности кормом на уровень клептопаразитизма

Кормовая стратегия будет тем эффективнее, чем меньше будут затраты на поиск и поимку добычи. В этом смысле клептопаразитизм можно рассматривать как способ максимально повысить вероятность обнаружения добычи, т. к. рыба уже поймана другой особью.

Неоднократно наблюдали орланов, прилетавших на нерестилища, где обилие корма было чрезвычайно велико, но в тот момент отсутствовали

другие кормящиеся особи. В большинстве случаев прибывшие птицы сразу покидали их, не покормившись. Орланы предпочитали нерестилища, где уже кормилось некоторое количество птиц, вне зависимости от обилия рыбы. Только половина из вновь прибывших добывала рыбу самостоятельно. Остальные сразу же предпринимали попытки отобрать добычу у других птиц, т. е. конфликты происходили за уже добытую рыбу, а не за место для охоты, поскольку площадь нерестилищ была вполне достаточна для одновременного кормления всех находившихся там орланов (Ладыгин, 1997). Исходно кормящиеся на нерестилище особи служили своего рода центрами образования агрегаций птиц, которые привлекали все новых участников.

Похожую ситуацию описывает Марк Сталмастер (Stalmaster, 1981) на зимовке белоголовых орланов. Молодые особи целенаправленно стремились присоединиться к кормящимся взрослым орланам, поскольку самостоятельный поиск рыбы был у них менее успешным, чем у взрослых.

В зависимости от обилия и степени пространственной агрегации можно выделить четыре основных модели распределения кормового ресурса:

- корма мало, и он распределен локально;
- корма много, и он распределен локально;
- корма мало, и он рассредоточен;
- корма много, но он рассредоточен.

В таблице 3 представлены данные о способах добычи корма орланами при различном распределении кормового ресурса на п-ове Камчатка (по: Ладыгин, 1997).

Корма мало, и он распределен локально

Подобная ситуация обычно складывается на Камчатке в период окончания нереста лососей (февраль–март). На большом числе мелких и на отдельных крупных нерестилищах остаются лишь немногочисленные экземпляры погибших после нереста рыб. В местах концентрации корма образуются небольшие и средние по размерам группы орланов. Скученность птиц на небольшой территории в сочетании с дефицитом корма приводит к тому, что частота попыток отобрать рыбу у более удачливых охотников здесь максимальна.

Пиратство доминирует над самостоятельным добыванием корма (число попыток соотносится как 80:20). Самостоятельное кормление малоэффективно, так как велик риск потерять добычу из-за пиратских атак. Возможно, недостаток корма определяет повышенную агрессивность птиц (количество демонстраций в данном случае по сравнению с другими моделями распределения корма максимально — 51.8%), что, в свою очередь, влияет на успешность клептопаразитизма. Как обсуждалось выше, агрессивные

демонстрации значительно снижают успешность нападения, и хозяева чаще сохраняют свою добычу. Взрослые и молодые особи примерно в равном соотношении вовлечены в пиратство, хотя молодежь чуть более активна (34.3 и 45.7%, соответственно).

Корма много, и он распределен локально

В сентябре – январе происходит собственно нерест лососей (исключая горбушу). Рыба в массе скапливается на отдельных нерестилищах, имеющих, как правило, небольшую площадь.

На локальных нерестилищах образуются большие скопления птиц. Обилие доступной рыбы приводит к тому, что в 65% случаев орланы предпочитают самостоятельно добывать корм. С обилием пищи, вероятно, связано и снижение агрессивности птиц до минимального уровня (11.3%), о чем

Таблица 3. Кормовые стратегии орланов в зависимости от распределения и обилия кормового ресурса

Возраст	Способы добычи корма	Характер распределения и обилие корма			
		Локально, мало	Локально, много	Рассредоточен, мало	Рассредоточен, много
<i>Доля птиц, добывающих корм тем или иным способом (в %)</i>					
Взрослые	Самостоятельно	11.3	32.0	55.4	30.4
	Пиратство	34.3	15.9	16.8	21.7
Молодые	Самостоятельно	8.7	33.0	22.8	18.2
	Пиратство	45.7	19.1	5.0	29.6
Все особи	Самостоятельно	20.0	65.0	78.2	48.6
	Пиратство	80.0	35.0	21.8	51.4
Успешность пиратства*		Наименьшая	Средняя**	Высокая***	Высокая
Агрессивность****		51.8%	11.3%	14.9%	22%
Размеры групп		Небольшие	Большие	Групп не образуют	Небольшие или средние
Вероятность самостоятельно обнаружить добычу		Средняя	Максимальная	Минимальная	Средняя

* Успешность пиратства оценивали по относительному количеству успешных атак; **Число поражений неполовозрелых птиц в 5 раз больше, чем взрослых; ***Общее число нападений было в 6 раз больше, чем в варианте № 4; ****Определялась как число агрессивных демонстраций во время кормления.

свидетельствует значительно меньшее число демонстраций во время кормления. Это, в свою очередь, отражается на успешности пиратских нападений. Пиратство зарегистрировано лишь в 35 % случаев кормления, но его успешность несколько выше, чем в предыдущей модели. И взрослые, и молодые особи предпочитают добывать рыбу самостоятельно. Обе возрастные группы примерно в равном отношении вовлечены в пиратство (15.9 и 19.1 %, соответственно).

Как обсуждалось выше, прибывшие на нерестилище орланы предпочитают охотиться там, где уже есть кормящиеся птицы. Вид птицы, добывшей рыбу, служит своего рода триггером (спусковым механизмом), «запускающим» пиратское поведение вновь прибывших хищников. Такая форма поведения оправдана в ситуациях, когда нет избыточной концентрации корма. Она позволяет повысить эффективность охоты, т. е. увеличить поступление энергии с пищей относительно затрат на ее поиск.

В условиях массовых скоплений орланов на богатых нерестилищах пиратство скорее может рассматриваться как побочное явление, связанное с плотной агрегацией птиц на локальной территории. Несмотря на обилие легкодоступной пищи, для птиц по-прежнему решающим остается стереотип «повышения вероятности обнаружения добычи». Их скученность вызывает повышенную возбудимость, поэтому клептопаразитизм часто носит характер цепной реакции. Орланы не обращают внимания на рыбу, лежащую на берегу, но нападают на соседа, подобравшего ее.

Корма мало, и он рассредоточен

Такая картина типична для гнездового периода до начала массового хода на нерест лососей. Птицы вынуждены кормиться некрупными видами рыб, выброшенными на берег беспозвоночными, погибшими морскими птицами и млекопитающими. Затраты времени и энергии на поиск пищи значительно превышают эти показатели во время хода лососей (Ладыгин, 1994).

Скоплений птиц обычно не образуется. Вероятность обнаружить пищу сравнительно мала. Особи затрачивают много времени на ее поиск, а при обнаружении добычи предпочитают кормиться самостоятельно (78.2 % случаев). Гнездящиеся птицы охотятся самостоятельно, как правило, на некотором удалении от соседей. Установившиеся территориальные отношения позволяют свести к минимуму конфликты, связанные с добычей корма. В этих условиях уровень агрессивности птиц невелик (14.9 %), несмотря на то, что пищи мало, и достоверно не отличается от агрессивности птиц в скоплениях при избытке пищи. Это определяет высокую успешность пиратских атак. Взрослые птицы втрое чаще атакуют встретившегося с добычей собрата, чем молодые (16.8 % и 5.0 %, соответственно).

Корма много, но он рассредоточен

Такое распределение соответствует периоду рунного хода лососей на нерест во все реки полуострова Камчатка (август–октябрь).

В этом варианте возможны небольшие скопления птиц в местах локальной концентрации обильной пищи, несмотря на общий дисперсный характер ее распределения. Клептопаразитизм и самостоятельная добыча корма встречаются в равном соотношении (51.4% и 48.6%, соответственно). Успешность пиратских атак, как и в предыдущих двух случаях, высока, поскольку уровень агрессивности в целом низкий (22%), и достоверно от них не отличается. По-видимому, обилие пищи способствует снижению агрессивности птиц в локальных скоплениях.

Неполовозрелые особи несколько чаще, чем взрослые, инициируют разбойничьи нападения. В пределах своей возрастной когорты пиратское поведение у них явно доминирует. Большая часть взрослых орланов кормится самостоятельно. В целом при дисперсном распределении обильного корма не удастся выявить какой-либо преимущественной кормовой стратегии птиц. Оба способа добычи пищи равновероятны, и использование их орланами зависит от особенностей конкретных мест кормежки.

Оптимизация кормодобывания или сбой поведенческой программы?

Групповое кормление у птиц обычно рассматривают как способ снижения риска хищничества или метод повышения вероятности обнаружить рассредоточенный в пространстве корм (Treisman, 1975; Barnard, 1980; Krebs et al., 1983). Эффективность кормежки в группах повышается за счет меньших затрат времени на тревожные оглядывания (Bertram, 1980; Elcavage, Caraco, 1983). Скопление кормящихся птиц может служить сигналом для других особей о наличии подходящего источника пищи (Knight, Knighth, 1983). В самом деле, одиночное кормление птицы, особенно когда речь идет о хищниках высшего трофического уровня, более эффективно, поскольку пойманная добыча целиком достается охотнику. Вместе с тем, цена поиска оптимальной добычи может быть высока и зависит от распределения, обилия и доступности объектов питания.

Клептопаразитизм эффективен в ситуациях, когда использующая эту стратегию особь получает большее количество энергии, чем при других способах охоты (Charnov, 1976). Как показал Д. Фишер (Fisher, 1985), пиратство среди кормящихся в группе белоголовых орланов было оправдано, если вес отобранной добычи превышал 80 г. Энергия, полученная от поедания более мелкой рыбы, не покрывала расходов на присвоение добычи другой птицы. Клептопаразитизм чаще всего возникает при недостатке кормовых ресурсов (Knight, Knight, 1983; Cash et al., 1985).



Владимир Мастеров



Владимир Мастеров

Возрастные наряды. Особи в ювенильном наряде (слетки).





Владимир Мастеров



Сергей Горшков

Юношеский наряд, возраст 2 года (внизу на втором плане особь в подростковом наряде).



Евгений Слободской



Сергей Горшков



Игорь Шпилёнок



Сергей Горшков

Взрослый наряд. Вверху: возраст 5 лет, внизу: 6 лет.



Игорь Шпилёнок



Евгений Слободской





Сергей Горшков



Сергей Горшков



Евгений Слободской



Евгений Слободской



Сергей Горшков



Владимир Мастеров

Вверху: охота. Внизу: иногда после неудачного броска за рыбой орлан вынужден добираться до берега вплавь, так как, намочнув, он не в состоянии взлететь с поверхности воды.



Сергей Горшков



Игорь Шпилёнок



Сергей Горшков



Сергей Горшков

Овладевший добычей орлан, немного ссутулившись, принимает позу угрозы: приподнимает корпус, раскрывает крылья, прикрывая ими добычу, вытягивает и опускает шею.



Сергей Горшков



Игорь Шпилёнок



Сергей Горшков



Александр Ладыгин



Сергей Горшков



Сергей Горшков



Сергей Горшков



Сергей Горшков



Владимир Мاستеров



Владимир Мастеров

Некоторые виды добычи орланов, принесенной на гнезда.



Игорь Шлипенюк



Игорь Шлипенюк



Игорь Шпиленок



Игорь Шпиленок





Владимир Мастеров



Владимир Мастеров



Евгений Слободской



Евгений Слободской



Сергей Горшков



Сергей Горшков



Сергей Горшков



Сергей Горшков





Сергей Горшков



Владимир Мастеров









Александр Ладыйкин



Евгений Слободацкий

Немало беспокойства доставляют орланам вороны. Они способны разорить гнездо, оставленное без присмотра. Объединившись в группу, несколько ворон могут даже отобрать добычу у орлана, сидящего с рыбой на берегу. На верхнем фото — белоплечий орлан, на нижнем — орлан-белохвост.

Поскольку частота пиратских конфликтов зависит от размера группы (который, в свою очередь, определяется обилием и характером распределения корма), а успешность грабительских атак связана с уровнем агрессивности в группе (также зависящем от обилия и доступности корма), то и эффективность клептопаразитизма связана с этими показателями.

В одних ситуациях (небольшие или средние группы, обилие рассредоточенного в пространстве корма) пиратство представляется эффективной стратегией. Например, в гнездовой период преобладают третья и четвертая модели распределения пищевого ресурса. Концентрация корма на небольшой территории — явление сравнительно редкое. В таких местах могут формироваться временные агрегации птиц, состоящие преимущественно из неполовозрелых и нетерриториальных взрослых особей. Гнездящиеся пары распределены в пространстве разрозненно, хотя в местах со стабильно благоприятными условиями плотность гнездования может увеличиваться так, что расстояние между гнездами соседних пар сокращается до 70–100 м (Гл. 4, раздел «Кормовые биотопы»).

В других ситуациях (крупные скопления птиц в местах концентрации обильного и локально распределенного корма) пиратство не имеет особых преимуществ и его проявления скорее можно рассматривать как сбой поведенческой программы, рассчитанной на некоторые «усредненные» условия распределения кормового ресурса. Спонтанность возникновения агрессии и большое число реверсивных конфликтов, преимущественное отсутствие оборонительных реакций у атакуемых особей свидетельствуют об инадаптивности клептопаразитизма в условиях изобилия легкодоступного корма.

Когда пищи много, клептопаразитизм как форма кормового поведения носит субоптимальный характер, поскольку он связан с непроизводительными затратами времени, энергии и возникновением стрессовых ситуаций (Hunsen, 1986). С увеличением размера группы пропорционально растет число агрессивных взаимодействий между ее членами, что негативно отражается на эффективности кормления каждой отдельной особи (Barnard, 1980; Мак-Фарленд, 1988).

Существует точка зрения (Stalmaster, Gessaman, 1984; Ладыгин, 1994; Ладыгин, 1997), что пиратство адаптивно даже при обилии пищи. Особи, занимающиеся клептопаразитизмом, могут получать опыт, который увеличивает успех их пиратских нападений в условиях недостатка корма. Пиратствующие орланы получают пищи не меньше, чем кормящиеся самостоятельно особи. Одна тушка лосося весом 2.5–5 кг дает возможность прокормиться сразу нескольким птицам. При групповом кормлении последующим особям достается уже частично разделанная рыба, что облегчает задачу. В результате пиратства происходит более полное использование пищевого ресурса. Дележка добычи с другими особями теоретически должна повышать эффективность кормления всей группы в целом. Усиление внутривидовых конфликтов можно рассматривать как «плату» птиц за возможность проводить зимовку в благоприятных в кормовом отношении условиях.

Спектры питания орланов в различных частях ареала

Оптимальная добыча

Как обсуждалось в разделе «Оптимальное фуражирование» предыдущей главы, большие размеры орланам выгодны при охоте на крупную добычу, т. е. привязывают хищников к «оптимальной» жертве, которая должна обладать рядом свойств. Прежде всего, добыча не должна быть мелкой (оптимальный вес 1–1.5 кг), обладать сравнительно малой подвижностью, быть обильной и доступной. Оптимальная добыча играет ключевую роль в питании орланов, определяет их распределение и сезонные перегруппировки внутри ареала.

В период нереста тихоокеанские лососи являются основой рациона орланов. По всей видимости, современный ареал белоплечего орлана связан с распространением крупных тихоокеанских лососей. Проникновение орланов вверх по рекам часто ограничено распределением нерестилищ.

В отсутствие лососей их место занимают другие крупные пресноводные виды рыб. В рационе орланов, гнездящихся по соседству с птичьими базарами северного Приохотья, решающую роль играют колониальные морские птицы. В весенний период главными объектами охоты белоплечих орланов вдоль всего побережья Охотского моря, по всей видимости, являются новорожденные щенки кольчатой нерпы. Остальные виды добычи, состав которой весьма разнообразен, играют подчиненную роль и становятся ощутимыми в диете хищников лишь при дефиците оптимального корма.

Обычная диета белоплечих орланов состоит из рыбы, птиц, млекопитающих, беспозвоночных и падали в разном соотношении. Это соотношение зависит, прежде всего, от сезона, зональных особенностей региона и биотопической приуроченности гнездовых и охотничьих участков.

Зимний период

Камчатка

Большая часть белоплечих орланов, обитающих на восточном побережье Камчатки, проводит зиму преимущественно в тех же районах, где они обитали летом, подчас даже в окрестностях своих гнездовых участков (Лобков, Нейфельдт, 1986). Орланы из северных районов Камчатки и с Корякского нагорья, а, возможно, и с континентальной части северного побережья Охотского моря перемещаются в центральные и южные районы полуострова, где всю зиму сохраняются незамерзающие участки рек и озер (McGrady *et al.*, 2000; Лобков, 2008б). Количество лососевых на нерестилищах определяет распространение и численность орланов во время зимовки.

Основные места нерестилищ тихоокеанских лососей — горные реки, участки литорали проточных озер и холодные ключи (как правило, истоки небольших ручьев с мощными выходами холодных фунтовых вод). Ключевые нерестилища — мелководные и небольшие по площади, незамерзающие благодаря мощным выходам ключей даже в сильные морозы.

Нерестовый ход лососей на Камчатке продолжается до глубокой осени (кета *Oncorhynchus keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch*) и даже зимой (поздний кижуч). Кроме них, во многих водоемах постоянно обитает тихоокеанский голец *Salvelinus malma* и кунджа *S. leucomaenis* (Остроумов, 1985; Остроумов, 1961в; Лобков, 1978). Эти рыбы становятся основным источником пищи для зимующих на полуострове орланов. Живые и мертвые отнерестившиеся лососи составляют до 90% их рациона (Лобков, Нейфельдт, 1986). При обилии лососей зимовка птиц проходит успешно, что, в свою очередь, отражается на успешности гнездования.

Хищники собираются в количестве до нескольких десятков особей на остающихся открытыми участках рек и озер, где сохранилась в изобилии доступная рыба. Так, в Кроноцком заповеднике в устьях рек Шумная и Тихая зимой 1984 г. численность орланов нарастала с конца января и к середине марта составила 150 особей. В устье р. Березовая в декабре 1984 и январе 1985 г. держалось около 120 особей, которые затем рассредоточились по морскому побережью (Лобков, Нейфельдт, 1986).

Уникальная ситуация сложилась на юге п-ова Камчатка — на озере Курильское. Судя по всему, орланы издавна собирались здесь на зимовку. Из-за глубокой депрессии местной популяции нерки в 1960-х – начале 1970-х годов количество зимующих на озере птиц значительно сократилось (Лобков, 2008б). С конца 1970-х годов популяция нерки стала восстанавливаться. С 1983 г. численность нерки в бассейне озера стала быстро расти, значительно превысив к 1985 г. показатели предыдущих десятилетий. В начале 1980-х годов здесь появились десятки зимующих орланов, а в конце ноября 1983 г. их уже было 180 (Остроумов, 1982; Ладыгин, 1991б). Со второй половины 1980-х годов на зимовку собиралось ежегодно до 300–500 особей. Особенно крупные скопления орланов были отмечены зимой 1989/90 гг. — 650–700 особей и зимой 1990/91 гг. — 750 особей. В эти сезоны в озеро и впадающие в него реки на нерест заходило до шести миллионов производителей нерки, которая служила основным объектом питания пернатых хищников и других видов птиц (лебеди-кликуны, крохали, чайки, врановые, дятлы, синицы и др.). Белоплечие орланы охотно поедают мертвую, отнерестившуюся рыбу (сненку), нередко предпочитая ее живому лососю (Ладыгин, 2000). Порой птицы съедают так много сненки, что не в состоянии взлететь. В случае опасности они отрывают часть проглоченной рыбы на лед (Остроумов, 1983).

Суммарная добыча рыбы зимующими в бассейне оз. Курильское орланами может достигать не менее 15 тыс. особей, что составляет 0.6% от общего

числа производителей в годы высокой численности нерки. Однако, это преимущественно уже отнерестившиеся лососи (Ладыгин, 1991б).

Любопытно отметить, что вместе с орланами на нерестилищах собираются другие их потенциальные объекты охоты — водоплавающие птицы. Однако нападений на них хищников ни разу не удалось зарегистрировать (Лобков, Нейфельдт, 1986; А. Ладыгин, личн. сообщ.). По всей видимости, в условиях обилия оптимального ресурса (нерки) орланам нет необходимости охотиться на другие, менее доступные виды добычи.

Важным дополнением к рыбной диете в течение всего года являются морские выбросы (беспозвоночные, рыба, птицы и млекопитающие), которые орланы подбирают на береговых пляжах. Трупы выброшенных морем ластоногих и китообразных могут прокормить десятки орланов на протяжении нескольких недель. Из беспозвоночных в добыче преобладают крабы, морские ежи, двустворчатые и головоногие моллюски. На о. Парамушир, вблизи береговых предприятий переработки морепродуктов, осенью и зимой орланы поедают отходы гребешка (Лобков, 2008б).

Известную часть зимнего рациона орланов составляют млекопитающие. На Камчатке хищники нередко воруют пушных зверьков из охотничьих капканов и ловушек (Белопольский, Рогова, 1947; Кищинский, 1980). В их когти попадают соболя *Martes zibellina*, горностаи *Mustela erminea*, норки *Mustela vison*, выдры *Lutra lutra*, лисы *Vulpes vulpes*, песцы *Alopex lagopus* и зайцы *Lepus timidus*, добытые охотниками. У трети опрошенных охотников белоплечие орланы съедали или портили добычу в снастях (Лобков, Нейфельдт, 1986). В 1990-е гг. на Камчатке существовала программа компенсации охотникам стоимости потравленной орланами пушнины, которую организовал Е. Г. Лобков (Лобков, 1990б).

В парковых березняках зимующие орланы с успехом охотятся на зайца-беляка, а в районах, где высока численность белой куропатки, последняя становится регулярным объектом питания пернатых хищников (Bergman, 1935; Самородов, 1939; Кищинский, 1980). Известны случаи нападения белоплечих орланов на лисиц (Лобков, 1978), небольших домашних собак *Canis lupus familiaris* и даже молодых выдр (Олейников, 2010). Во время одной из таких попыток лисица загрызла схватившего его орлана и закопала в снег (Лобков, Нейфельдт, 1986).

По сообщению очевидцев, орланы способны преследовать детенышей копытных — снежного барана *Ovis nivicola* (Аверин, 1948) и северного оленя (цит. по: Лобков, Нейфельдт, 1986), однако достоверных случаев успешной охоты неизвестно. В кальдере Узон в весенний период регулярно наблюдали группу неполовозрелых птиц, которая держалась в том же районе, где пастухи выпасали стадо домашних северных оленей. Возможно, птиц привлекали оставшиеся после отела последы или погибшие телята (А. Ладыгин, личн. сообщ.).

С развитием браконьерского промысла бурого медведя белоплечие орланы стали регулярно встречаться на оставленных с осени ободранных тушах этих животных (И. Середкин, личн. сообщ.). Как и в других частях ареала, в начале весны орланы регулярно собираются в местах щенки ластоногих, где охотятся на новорожденных тюленей — кольчатую нерпу *Phoca hispida ochotensis*, а возможно, и морского зайца *Erignathus barbatus* (Белопольский, Рогова, 1947). Однако при всем разнообразии замещающих кормов основным источником существования орланов в зимний и ранневесенний периоды остаются лососи. Как только где-либо появляется возможность их массово добывать, орланы собираются в таких местах большими группами (Лобков, 2008б).

Хоккайдо, Курилы

Согласно данным, полученным с помощью спутниковой телеметрии, большинство белоплечих орланов, населяющих северо-западное побережье Охотского моря, Нижнее Приамурье и Северный Сахалин, зимуют на Южных Курилах (острова Итуруп, Кунашир, Шикотан и Хабомай) и севере о. Хоккайдо (McGrady *et al.*, 2000). Здесь собирается до 2300–2700 особей (около 40–45% видовой популяции) (Masterov *et al.*, 2003; Nakagawa, 2011).

Распространение орланов на острове в конце ноября определяется обилием кеты в реках. На крупных нерестилищах встречается до 40–55% зимующих орланов. Остальные птицы более или менее равномерно распределены вдоль русел рек, на озерах и морском побережье (Ueta *et al.*, 1999).

До середины декабря орланы кормятся преимущественно отнерестившимся лососем. В устьях многих рек производителей кеты отлавливают с целью обеспечения рыбопроизводных заводов икрой. Поэтому орланам часто не хватает этого пищевого ресурса (Shiraki, 1996). Кроме того, ряд рек оборудован специальными дамбами, препятствующими смыву грунта в море и замутиению прибрежной зоны, где произрастает морская капуста — важный источник доходов местного населения. Лососи не могут подняться вверх по таким рекам к местам нерестилищ, и орланы остаются без доступного корма.

После короткого пребывания на Хоккайдо в начале зимы белоплечие орланы мигрируют на Южные Курилы, где в это время идет нерест кеты и отнерестившаяся рыба представляет собой обильный источник пищи. На Курилах часть популяции (от 40 до 55%) собирается на крупных нерестилищах кеты — например, в нижнем и среднем течении реки Славная, на озерах Сопочное, Ледяное и Куйбышевское на о. Итуруп, а также на озерах Серебряное, Песчаное и Валентины на о. Кунашир. Здесь может скапливаться от нескольких десятков до нескольких сотен орланов. Другая часть птиц рассредоточена по небольшим рекам, незамерзающим озерам и морскому побережью (Masterov *et al.*, 2003). На незамерзающих водоемах орланы добывают кунджу и мальму, ловят снулых и собирают мертвых

отнерестившихся лососей (Нечаев, 1969; Еремин, Воронов, 1984). В течение зимы белоплечие орланы совершают кочевки между островами Южных Курил и о. Хоккайдо, что, очевидно, связано с перераспределением основных кормовых ресурсов. В январе–феврале орланы возвращаются на Хоккайдо (Ueta *et al.*, 1999; Ueta *et al.*, 2000).

В середине февраля–начале марта орланы покидают реки и перемещаются в другие кормовые биотопы. До 1990 г. 90% зимующих на Хоккайдо белоплечих орланов собирались на побережье в районе пос. Раусу (восточная часть п-ова Сиретоко), где питались преимущественно минтаем *Theragra chalcogramma*, выпавшим из сетей во время промыслового лова этой рыбы (Working Group..., 1996). Интенсивный лов минтая продолжался с января по март. Около 0.5% улова рыбаков оставалось в воде и на льду. Этого количества было достаточно, чтобы в пик лова (февраль) прокормить 10 тысяч птиц (Sea Eagle..., 1985). Отходы рыбного промысла были основным источником пищи орланов (Brazil, 1993). Позже лов минтая пришел в упадок из-за сокращения стада в результате перепромысла. Орланы лишились некогда стабильного источника корма.

В это же время в горных районах острова заметно увеличилась численность бамбукового оленя *Cervus nippon*. Количество животных, отстреливаемых во время любительской охоты и с целью регуляции численности, возросло с 15 тысяч в 1990 г. до 45 тысяч в 1996 г. (Otaishi, Honma, 1998). Погибшие подранки и брошенные в лесу туши стали играть важную роль в зимнем питании хищных птиц. В течение зимы часть птиц (не менее 35%) перемещается с побережья в горные области восточной и юго-восточной части о. Хоккайдо в поисках падали по долинам рек (Kurosawa, 1998; Ueta *et al.*, 2003).

Вместе с тем переключение значительной части популяции на питание погибшими оленями сопровождалось ростом смертности птиц в результате отравления свинцом. Поедая туши оленей, орланы заглатывали осколки пуль и картечи, застрявшие в мясе (Kim *et al.*, 1999; Iwata *et al.*, 2000). По меньшей мере, начиная с 1995 г. участились встречи птиц с признаками свинцового отравления. В течение 1997–99 гг. было обнаружено 46 трупов орланов, погибших по этой причине (Kurosawa, 2000). В 70% случаев гибели птиц смерть наступила в результате отравления свинцом. Иными словами, из-за отравления ежегодная смертность белоплечих орланов увеличилась примерно втрое. По оценкам Lead Poisoning Network, по меньшей мере 214 орланов в течение всей зимы питаются останками оленей во внутренних районах острова. Еще около 400 особей периодически используют этот ресурс, хотя и проводят основную часть времени на побережье (Lead Poisoning..., 1999). Поэтому масштаб бедствия мог быть недооценен. Некоторые орланы специально мигрируют весной с побережья во внутренние районы острова, чтобы иметь возможность покормиться на павших оленях (Ueta, 1998). В 2001 г. на о. Хоккайдо был принят закон, запрещающий использовать для охоты на

олений свинцовые пули и картечь. Постепенно гибель орланов в результате отравления свинцом стала снижаться.

Другим важным источником зимнего корма являются отходы подледного лова рыбы на некоторых озерах северной и восточной части о. Хоккайдо (Фурен, Акеши, Абашири, Куччаро). Зимняя рыбалка на озерах начинается в конце декабря после установления ледового покрова и продолжается до начала апреля.

На полусоленом озере Фурен рыбаки ловят подледными сетями корюшку *Osmerus eperlanus*, навагу и полосатую камбалу *Pleuronectes pinnifasciatus*. В сети попадают и другие виды рыб, так называемый прилов. Весь прилов, а также мелкую камбалу и корюшку, рыбаки оставляют на льду возле лунок. По подсчетам Е. Г. Лобкова, за день в 1993 г. рыбаки оставляли на льду оз. Фурен от 692 до 1798 кг рыбы. К этому количеству следует добавить еще 400–450 кг рыбы, которую рыбаки выбрасывали на лед после первичной обработки уловов. Собравшиеся на озере орланы съедали за день от 223 до 397 кг рыбы, остальную растаскивали другие птицы: тихоокеанские, серокрылые и серебристые чайки, бургомистры, черные коршуны, большеклювые *Corvus macrorhynchos* и черные *C. corone* вороны.

На пресноводных озерах Абашири и Куччаро рыбаки ловят и выбрасывают на лед другие виды рыб: крупночешуйчатого угая, карпа *Carassius gibelio*, кунджу, камбалу *Platichthys stellatus*, а также небольшое количество корюшки *Hypomesus transpacificus* и колюшки *Pungitius sinensis* (Лобков, 1995). Орланы собираются в районе подледной рыбалки и подбирают оставленную мелкую рыбу, преимущественно чешуевого масляка *Pholis nebulosus*, керчака *Myoxocephalus stelleri*, полосатую камбалу, безногого опистоцентра *Pholidapus dybowskii*, желтую диктиосому *Dictyosoma burgeri* (Shiraki, 2001).

Обычно орланы сидят и терпеливо ждут вокруг лунок, когда настанет их час. Птицы практически не боятся рыбаков и подпускают их на несколько метров, нехотя вразвалку отходя в сторону и уступая дорогу снегоходам. При этом орланы безошибочно отличают рыбаков от посторонних людей, оказавшихся на льду озера. От посторонних, даже переодетых рыбаками людей улетают прочь за 100–150 м.

Там, где остаются открытые полыньи или разводья, орланы довольно часто пытаются ловить рыбу самостоятельно, сидя на краю льда. Незамерзающие участки в устьях рек, на озерах и заливах являются важным кормовым биотопом для хищников на протяжении всей зимы. Как и на Камчатке, среди зимующих орланов распространено пиратство. Белоплечие орланы отбирают добычу как у особей своего вида, так и у птиц других видов (прежде всего у орлана-белохвоста). В 70% случаев пиратство оказывалось успешным.

На п-ове Ширетокто, получившем статус объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО, орланы также в значительной степени зависят от искусственной подкормки. В настоящее время в районе Раусу местные жители привлекают таким способом птиц, чтобы те, в свою очередь, привлекали туристов

в национальный парк. Рыбаки оставляют на льду остатки промысла трески *Gadus macrocephalus*, а также делают доступными для орланов отходы переработки рыбы.

Только 12 % зимующих птиц ориентируются на самостоятельную добычу рыбы в море (главным образом минтая), а также на озерах (карпа) и реках (крупночешуйчатого угая). Около 45 % орланов предпочитают смешанный рацион, потребляя пищу как из естественных источников, так и из источников, связанных с деятельностью человека. Почти 43 % птиц зимует исключительно или преимущественно за счет отходов рыбного промысла и другой человеческой активности (Лобков, 1995; Shiraki, 2001). С середины февраля до начала марта отмечали орланов, кормившихся пищевыми отбросами на свалках. Нет необходимости напоминать, что кормежка на свалках таит угрозу отравления птиц токсическими соединениями (Ueta, Koita, 1996).

Тесная зависимость от антропогенных источников корма может свидетельствовать о том, что для поддержания зимующей популяции орланов на о. Хоккайдо естественного корма не хватает. Искусственная подкормка играет важную роль в питании орланов, однако при этом птицы попадают в зависимость от деятельности человека, что ставит под угрозу перспективы их долгосрочного выживания (Working Group..., 1996).

Приморье

Часть белоплечих орланов зимует на материке. Наиболее известные места зимовки находятся в Южном Приморье. В заливе Петра Великого орланы собираются близ разводий среди дрейфующих льдов, где охотятся на рыбу, водоплавающих птиц и кормятся на тушах погибших ластоногих (Бутурлин, 1917). Как и на о. Хоккайдо, орланы нередко собираются возле рыбаков, занятых подледным ловом. На речных промоинах они добывают оставшуюся с осени сненку кеты (реки Барабашевка, Нарва) или погибшую от загрязнения сточными водами рыбу (например, красноперку *Scardinius erythrophthalmus* на р. Раздольная). В период процветания звероводства в Хасанском районе орланы часто собирались большими группами у норковых зверосовхозов, у рыбозаводов, на свалках мясокомбинатов и у скотомогильников (Шибнев, 1981). Известен случай, когда молодой орлан, помеченный нами птенцом на нижнем Амуре, во время миграции к местам зимовки в Приморье обнаружил убитого тигром изюбря. Орлан несколько дней кормился на туше оленя, не подозревая, что у нее есть другой хозяин. Однако тигр вернулся, и первая зимовка орлана стала для него последней. Справедливости ради надо сказать, что в истории описан случай, когда и орланы кормились на павшем тигре (Шульпин, 1936).

Весенний период

Сахалин

На острове Сахалин орланы возвращаются в места гнездования довольно рано — в середине февраля – начале марта. В это время реки и морские заливы еще скованы льдом. Средняя ширина полосы льда варьирует от 1 до 2 км, максимальная может достигать на отдельных участках побережья 6–8 км. На припае образуется много торосов. Благодаря сильным течениям происходит подвижка дрейфующих льдов, а на границе возникают разводья. В таких местах производит на свет потомство самый мелкий из настоящих тюленей — кольчатая нерпа или акиба. Период щенки с середины февраля до середины мая (Тихомиров, 1966а, б; Федосеев, 1965), т. е. совпадает с прилетом и началом гнездования орланов. Самки кольчатой нерпы нередко устраивают «родильные дома» — подснежные логова, где производят на свет единственного детеныша (белька) длиной около 50 см и массой 3–4.5 кг (Машкин, 2007). Белек покрыт густой, длинной (2–2.5 см), мягкой шерстью молочно-белого или слегка сероватого цвета¹, которая сохраняется около 3 недель. Первый месяц жизни детеныши проводят в подснежном логове или среди нагромождения торосов и в это время не сходят в воду.

Бельки являются основной весенней добычей орланов, участки которых расположены на морском побережье. Многочисленные погадки², обнаруженные в этот период под гнездами и присадами хищников, состояли преимущественно из шерсти бельков. Часто в них же удается обнаружить роговые чехлики когтей новорожденных нерп. В литературе описаны случаи нападения белоплечих орланов на бельков тюленей и в других регионах (Шульпин, 1936; Белопольский, Рогова, 1947; Тихомиров, 1966б).

Во время охоты на тюленей орланы используют специальную тактику. Хищник летит низко надо льдом, почти касаясь его крыльями, или лавирует между торосами. По всей видимости, птицы используют момент внезапности, чтобы схватить зазевавшегося белька. Часто можно видеть орланов, часами сидящих на вершинах торосов далеко в море, вероятно, ожидая появления добычи вместе с дрейфующими льдами.

Орланы могут улетать на многие километры от побережья. По данным аэровизуальных наблюдений, в феврале – начале марта 75 % встреч орланов приходится на дрейфующие льды в полосе до 35 км от берега

¹ Именно за этот белый пушистый мех детенышей нерп принято называть бельками.

² Специфической особенностью пищеварения хищных птиц является регулярное формирование погадок — плотных комков, состоящих из непереваренных остатков пищи (шерсть, мелкие кости или их фрагменты, хитин и т. п.). Погадка формируется в мускульном желудке путем сокращений его стенок, уплотняющих непереваренные остатки в комок. Затем погадка выталкивается в зоб, верхний отдел пищевода и, в конечном итоге, сбрасывается птицей (Ильичев и др., 1982).

и еще 5 % — на большем удалении (Мастеров, Зыков, 1992). Возможно, орланы охотятся там на бельков другого тюленя — ларги *Phoca largha* (Белопольский, Рогова, 1947). Эти тюлени предпочитают щениться на дрейфующих льдах вдали от берегов. Вес белька ларги достигает 7–11 кг при длине тела около 70 см; самка обычно активно защищает своего детеныша (Машкин, 2007).

Хозяева речных гнездовых участков, удаленных от морского побережья на несколько километров, по всей видимости, вынуждены голодать длительное время. Крупные хищные птицы способны обходиться без пищи без вреда для себя более 25 дней (Ильичев и др., 1982). Из доступных объектов охоты во внутренних районах острова в весеннее время можно упомянуть белую куропатку *Lagopus lagopus* и зайца-беляка, изредка попадающих в когти орланов. Среди добычи однажды удалось обнаружить останки белой совы *Nyctea scandiaca*. Эти совы прилетают на остров в зимний период. В другом гнезде были найдены обрывки шкуры лисицы, причем ни внутренностей, ни фрагментов скелета не было. Орлан использовал пустое гнездо как кормовой столик для разделки добычи.

Известную роль в кормовом спектре орланов играет рыба, оставленная рыбаками возле лунок (навага, удлиненная бельдюга), и дальневосточные керчаки, которых в массе выбрасывают на лед после проверки стационарных ловушек. Появление промоин на заливах и разводий у морского побережья совпадает с началом весенней миграции водоплавающих и чаек. С этого момента птицы начинают все чаще встречаться в добыче орланов и составляют до 30 % их рациона. Первыми появляются стаи лебедей, летящие к местам гнездования. Орланы чаще всего добывают подранков, попавших под выстрел браконьеров.

Нижнее Приамурье

Весеннее питание Амурской популяции орланов изучено плохо. Во времена колхозного лова частичковых рыб в 1960–80-х годах оставленная на льду рыба (прилов) служила важным подспорьем для хищников-ихтиофагов. В отсутствие подкормки птицы вынуждены довольствоваться редкой добычей зайцев и куропаток. В начале апреля с образованием промоин в приустьевой части рек и на перекатах у орланов появляется возможность добыть рыбу и моллюсков. Такая пластичность в питании помогает орланам пережить период бескормицы.

По всей видимости, так же, как и на Сахалине, значительную часть времени после прилета орланы вынуждены проводить «на голодном пайке». Поэтому для птиц чрезвычайно важно то, как прошла зимовка и сколько жира (основного энергетического депо) они сумели накопить перед весенней миграцией.

Северное Приохотье

В Северном Приохотье¹ гнездящиеся в долинах крупных рек орланы охотятся преимущественно в окрестностях своих участков. С появлением промоин хищники подбирают оставшиеся с прошлого года останки лососей. Около 23 % весенней добычи составляют млекопитающие. По всей видимости, в этот период жертвами орланов регулярно становятся лисицы, хотя фактов нападений пернатых хищников на взрослых животных летом неизвестно. Останки лисиц фигурируют примерно в 30 % случаев добычи орланами млекопитающих. Периодически орланы ловят соболей и американских норок, но, возможно, они попадают на их «стол» из капканов, установленных на пушного зверя. Не упускают хищники шанса утащить зазевавшегося щенка домашней собаки.

В найденных под присадами погадках изредка встречается шерсть красной полевки *Myodes rutilus* и полевки-экономки *Microtus oeconomus*, весьма нехарактерной для орланов добычи. Надо отметить, что охотничьими присадами орланов периодически пользуются другие хищники, в частности, мохноногие канюки *Buteo lagopus* — специализированные мышееды. Не исключено, что это они оставляют после себя погадки с шерстью полевок.

Пустые гнезда орланов иногда используют в качестве кормового столика филины *Bubo bubo*, и тогда в них можно обнаружить погадки с костями воробьиных птиц и мышевидных грызунов. Известны случаи, когда незанятое гнездо орлана облюбовал для разделки добычи ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*. В других случаях на пустые гнезда присаживались обыкновенные канюки *Buteo buteo*, которые ловили грызунов в узкой полосе прибрежного луга.

Около 21 % кормового спектра в весенний период составляют трупы погибших животных, а также тушки промысловых зверей, вытащенных из капканов охотников — американских норок, соболей, лисиц и зайцев. Описан случай, как орлан около 50 м шел по земле к капкану с зайцем-беляком, так как не мог подсесть к нему с воздуха (Утехина, 2004).

Орланы, гнездящиеся на морском побережье и островах, находятся в более выгодном положении, чем гнездящиеся на реках. Как и на Сахалине, заметную роль в их весеннем рационе играют бельки кольчатой нерпы и трупы взрослых особей, выброшенные на берег (17 % и 22 % от общего количества добычи, соответственно). Существенно чаще орланы добывают птиц, особенно на островах (46 % рациона). Всем прочим птицам хищники предпочитают больших конюг (58 % добытых птиц), а также кайр и чаек (23 %). С появлением промоин и началом весеннего пролета водоплавающих

¹ В качестве основного источника информации по экологии белоплечих орланов в Северном Приохотье использована кандидатская диссертация И. Г. Утехиной «Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции» (Утехина, 2004).

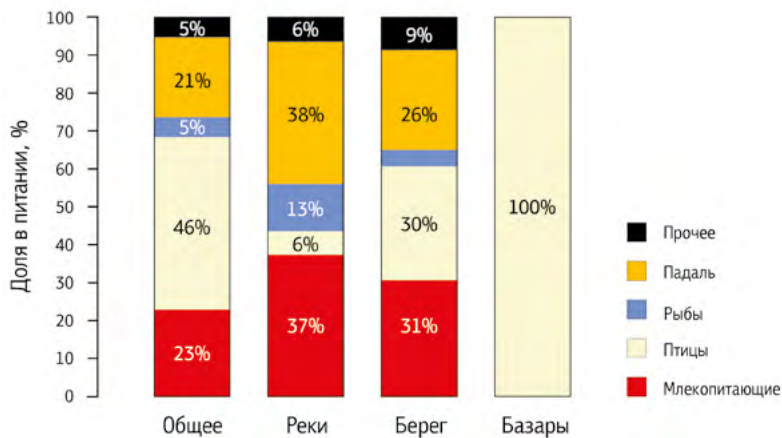


Рис. 14. Состав весенней диеты белоплечих орланов северо-западного Приохотья. По: Утехина (2004).

обычным объектом охоты орланов становятся утки. На долю рыбы и морских выбросов (беспозвоночные) приходится всего около 10% их весенней диеты (рис. 14).

Ключевую роль в питании орланов на побережье играют морские колониальные птицы, населяющие скалистые острова (Талан, Умара). Здесь в апреле – мае нередки скопления белоплечих орланов разного возраста. Хищники целенаправленно охотятся на больших конюг *Aethia cristatella*, роящихся надо льдом. Доля конюг составляет около 83% их островного рациона. Орланы постоянно курсируют между о. Талан и материком, прилетая сюда за легкой добычей (Кондратьев и др., 1992).

Летне-осенний период

Нижнее Приамурье

Ключевую роль в летнем питании орланов на водоемах Нижнего Приамурья играет рыба, на которую приходится около 96% кормового спектра. Основу летней диеты пернатых хищников составляют четыре вида частичковых рыб: китайский карась *Carassius carassius*, амурская щука, амурский сом *Parasilurus asotus* и косатка-скрипун (рис. 18). Три первых вида полностью соответствуют определению «оптимальной добычи» благодаря своим размерам и доступности на мелководных заливах амурской поймы. Размеры косатки невелики (длина до 35 см и средний вес около 250–280 г), но эти рыбы часто держатся на глубине всего 20–30 см, образуют скопления и представляют собой легкую добычу. Перечисленные виды формируют 92% всей рыбной

диеты амурских орланов. С началом нерестового хода кеты и горбуши лососи также занимают известное место в питании птиц, но их доля составляет не более 2.5%¹. Вылов остальных видов рыб носит скорее случайный характер (Приложение 2).

Птицы и млекопитающие в рационе орланов имеют второстепенное значение. На их долю приходится около 4% летней диеты. Из птиц орланы чаще всего добывают представителей семейства утиных *Anatidae* (36% добытых птиц), а также чаек и крачек (31%). Сравнительно часто в когти орланов попадают еще не окрепшие после вылета из гнезда слетки черной вороны *Corvus corone* (11%). В гнездах хищников обнаруживали также останки крупных птиц: гуся-сухоноса *Anser cygnoides* и серой цапли *Ardea cinerea*. Любопытно, что орланы не гнушаются и такой мелкой добычей, как бледный дрозд *Turdus pallidus*. Известны случаи успешной охоты орланов на других хищных птиц: болотную сову *Asio flammeus* и обыкновенного канюка.

Из млекопитающих в летнем рационе орланов лидирует ондатра *Ondatra zibethicus* (86% всех добытых млекопитающих). Этот ведущий полуводный образ жизни зверек весьма многочислен в водоемах амурской поймы. В число жертв орланов изредка попадают щенки лисицы и енотовидной собаки *Nyctereutes procyonoides*. Однажды орлану удалось добыть самца кабарги *Moschus moschiferus* на побережье Татарского пролива. Свежие останки этого оленька (голова, задняя нога) были обнаружены в гнезде пернатого хищника. Возможно, орлан нашел убитое браконьерами животное и притащил часть туши птенцам. Случалось орланам добывать и мелких кунных, таких как американская норка, когда те переплывали протоки на охотничьем участке.

Падаль также входит в состав летнего рациона белоплечих орланов. Однажды орлан несколько дней кормился на туше задавленного медведем лося *Alces alces*, пока зверь не оттащил его в тайгу. Под гнездами орланов находили кости косули *Capreolus pygargus*. В районах браконьерского лова амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *A. dauricus* в гнездах орланов регулярно встречаются останки осетровых рыб. В 1990-е годы браконьеры обычно забирали только икру и бросали на берегу туши рыб, весящих 20–50 кг и более. На крупной туше одновременно могли кормиться 2–3 орлана.

Любопытно, что на специально выложенную подкормку из рыбы орланы садятся не сразу, а только после того, как на приманке соберутся вороны. При этом взрослые особи более осторожны, чем неполовозрелые, и подлетают к подкормке в последнюю очередь.

¹ Доля лососей в кормовом спектре амурских орланов может быть занижена из-за того, что хищники часто полностью съедают добычу, не оставляя останков, пригодных для идентификации жертвы.

Сахалин

На северном Сахалине основу летнего питания орланов составляет рыба (55%) (Приложение 2, рис. 16). В конце мая – начале июня береговой припай разрушается и прибрежная зона освобождается ото льда. У орланов появляется возможность собирать различные выбросы и добывать рыбу на открытой воде.

В первой половине июня на нерест в заливы заходит тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, которая на время становится главным источником корма. В конце июня – начале июля к береговой линии для размножения подходит мойва *Mallotus villosus catervarius*. Нерестится мойва в прибойной полосе песчано-галечных пляжей, на которых остается большое количество этой рыбы после ночных приливов. Обычно нерест продолжается в течение двух недель, и в этот период мойва является основным источником пищи орланов. Хищники собирают рыбу на берегу или в лужах, остающихся после отлива. Хотя вес мойвы составляет не более 50 г при длине до 25 см, массовое скопление на локальной территории делает ее весьма привлекательной добычей. Орланы захватывают по несколько рыбок в лапы и клюв и летят с ними в гнездо. Вслед за мойвой к берегу подходит крупная рыба — кунджа, камбала (роды *Limanda* и *Platichthys*), керчаки (род *Myoxocephalus*), которая в свою очередь становится добычей орланов (Науменко, 2010а).

В июле начинается массовый ход тихоокеанских лососей (горбуши, позже кеты), которые играют первостепенную роль в питании орланов (46% рыбной диеты), и в первую очередь — горбуша (31%). В годы высокой численности горбуша формирует основу летнего рациона гнездящихся хищников (рис. 18, Приложение 2). До начала ее массового хода орланы охотятся на симу *Oncorhynchus masou*, а в конце лета и осенью — на кету и кижуча. Наполнение нерестилищ в реках северо-восточного побережья носит, как правило, циклический характер из-за двухлетнего цикла созревания горбуши. Нечетные годы преимущественно бывают рыбными, т. е. в заливы и реки заходит много производителей, тогда как в четные годы лососей бывает заметно меньше.

В отсутствие горбуши орланы успешно добывают другие виды рыбы: кунджу, звездчатую камбалу, крупночешуйчатого угая, которые вместе составляют 31% рыбной диеты. Для того чтобы поймать крупную рыбу, орланы затрачивают значительное количество сил и времени. Так, на заливе Лунский за пять часов наблюдений орланы предприняли 14 попыток поймать рыбу в прибрежной зоне, но так и не достигли результата (Науменко, 2010а).

Немалое значение в меню орланов отводится плоскоголовой широколобке *Megalocottus platycephalus taeniopterus*, удлинённой бельдюге и дальневосточным керчакам (в сумме около 11%). В мелководных лужицах на

заливаемых приморских лугах орланы нередко вылавливают трехиглую колюшку *Gasterosteus aculeatus*.

Известную роль (2.2 % рациона) играют беспозвоночные, которых орланы собирают на литорали во время отлива: крабы, иглокожие (в частности, морские звезды) и небольшие двустворчатые моллюски.

Во время весеннего пролета птиц 40 % добычи орланов составляют утки, чайки и чистиковые. Среди птиц доминируют чайки (35 %), главным образом тихоокеанская *Larus schistisagus*, сизая *L. canus* и чернохвостая *L. crassirostris*, и водоплавающие птицы (33 %), преимущественно морская чернеть *Aythya marila* (9 %), горбоносый турпан *Melanitta deglandi* (5 %) и каменушка *Histrionicus histrionicus* (6 %). Заметив в волнах утку, орлан атакует ее и заставляет нырнуть. Хищник описывает круги над водой, снова и снова атакуя появляющуюся на поверхности добычу. Орлан может совершить 4–6 таких попыток, прежде чем ему удастся схватить обессилевшую жертву; или он возвращается ни с чем на береговую присаду.

Как правило, орланы атакуют одиночных или отделившихся от группы ослабленных птиц, в том числе подранков, остающихся после сезонной охоты. Часто в гнездах орланов находили чучела подсадных уток, используемых охотниками для приманивания дичи. Известны случаи добывания орланами лебедей-кликунов *Cygnus cygnus* и малых лебедей *Cygnus bewickii* — вероятно, подранков, оставшихся после весенней охоты.

Регулярно в остатках добычи орланов встречаются перья черной и большеклювой ворон, преимущественно слетков (14 % птичьей диеты). В списке жертв фигурируют болотная сова, чернозобая гагара *Gavia arctica* и красношейная поганка *Podiceps auritus*. В гнездах орланов находили останки морских птиц, подобранных на берегу. В их числе глупыш *Fulmarus glacialis*, вилхвостая качурка *Oceanodroma monorhis*, топорок *Lunda cirrhata*, тупик-носорог *Cerorhinca monocerata* и толстоклювая кайра *Uria lomvia*. В заливе Чихачева в Татарском проливе орланы целенаправленно добывали кайр, гнездящихся на скалистых островах.

Неоднократно в гнездах белоплечих орланов и под ними находили кости взрослых особей того же вида. Возможно, птицы подбирали погибших собратьев на берегу. Территориальные конфликты, особенно в весенний период, иногда заканчиваются гибелью одной из враждующих птиц. Периодически орланы попадают под выстрел браконьера.

В летний период роль млекопитающих в диете орланов более чем скромная — около 3 % общего кормового спектра. Изредка в гнездах птиц находили останки зайцев-беляков. В погадках птиц на участках, расположенных в водно-болотных угодьях, регулярно встречается ондатра. Других представителей отряда грызунов в добыче сахалинских орланов ни разу не удалось обнаружить, несмотря на то, что острова на лагунных заливах и приморские луга плотно населены сахалинской полевкой *Microtus sachalinensis* — одной из самых крупных полевок, длиной до 17 см и весом до 137 г. Местообитания

этих полевков характеризуются открытостью и низким травяным покровом, что повышает уязвимость зверьков. Тем не менее, орланов не интересует этот потенциальный ресурс.

Не исключено, что орланы способны добывать мелких взрослых особей кольчатой нерпы, так называемых «телесаев». Известно, что детеныши акибы, потерявшие мать, не погибают, но рост их сильно замедляется, и в результате они остаются карликами. Черепа таких тюленей мы неоднократно находили в гнездах орланов на Шантарских островах (Б. Шантар и о. Феклистов). Среди оленеводов бытует миф о том, что белоплечие орланы могут охотиться на оленят северного оленя *Rangifer tarandus*, но достоверных случаев их гибели от когтей орланов неизвестно. Оленята появляются на свет во второй половине мая – июне весом 5–6 кг. Уже на следующий день после рождения малыш бегаёт за матерью (Машкин, 2007), поэтому шансов на их добычу у пернатых хищников немного.

Как и в других частях ареала, определенную роль в питании белоплечих орланов играет падаль (около 2% летнего состава кормов). Отмечены случаи коллективной кормежки орланов на тушах выброшенных на берег китообразных и тюленей. В погадках орланов находили шерсть бурого медведя *Ursus arctos*. На северо-западном побережье Сахалина в их гнездах обнаруживали обрывки шкуры северного оленя, вероятно, убитого браконьерами.

Среди принесенной на гнездо добычи орланов довольно часто встречаются предметы, мало относящиеся к объектам питания. Помимо муляжей подсадных уток, орланы приносят пластиковые бутылки, обувь, куски полиэтилена, обрывки рыбацкой сети, рабочие перчатки и т. д. Почти под каждым гнездом на северо-восточном побережье можно найти пластиковые бутылки для воды или бытовой химии. Птицы подбирают плавающий в прибое мусор, путая его с погибшими животными. Однажды орланы притащили на гнездо десятилитровую пластиковую бутылку с остатками химикатов. Транспортировать эту бутылку можно было только одним способом — ухватив одной лапой за горлышко. Птица тащила «добычу» на гнездо более километра.

Вероятно, к категории «охотничьих конфузов» следует отнести случаи добывания орланами морской капусты и других водорослей. Несколько раз мы наблюдали, как орлан, захватив в лапы стolon ламинарии, летел с ней к гнезду. По всей видимости, хищник перепутал шевелившиеся в прибое столоны водорослей с типичной для него пищей.

Северное Приохотье

В отличие от Нижнего Приамурья и Сахалина, в северо-западном Приохотье летнее питание белоплечих орланов в значительной степени ориентировано на потребление птиц, которые занимают в среднем 69% их пищевого спектра (рис. 15). Рыба составляет в добыче этих хищников не более 25%. На долю

млекопитающих приходится всего около 3% диеты. В небольшом количестве орланы подбирают выброшенных на берег морских беспозвоночных (иглокожих, моллюсков) и погибших животных (3%). Не упускают хищники возможности разорить гнезда чайковых птиц в местах их колониального поселения.

Питание в различных биотопах

В целом кормовой спектр заметно варьирует в зависимости от биотопа, в котором обитают орланы. На реках доминирует рыба (70% кормового спектра), на островах с крупными колониями морских птиц ведущую роль играют птицы и их яйца (89%). Рацион орланов, обитающих на морском побережье, занимает промежуточное положение: рыба в нем составляет 22%, тогда как на долю птиц приходится около 73%.

Основной состав региональной диеты

Основной состав добычи орланов в северо-западном Приохотье представлен в Приложении 2. В питании пар, гнездящихся в долинах рек, преобладают лососевые рыбы, формируя 64% рыбной диеты. До начала хода на нерест кеты и горбуши орланы промышляют мальму *Salvelinus malma*, хариуса *Thymallus* sp. и другие виды пресноводной ихтиофауны. В период нереста трехиглой колюшки орланы переключаются на этот массовый корм, подобно тому, как это делают сахалинские птицы во время нереста мойвы. В начале июня колюшка может составлять до 25% рыбного рациона взрослых птиц.

На морском побережье значение лососей снижается примерно вдвое. Большую часть рыбной диеты составляют виды, обитающие в литоральной зоне (45%). Орланы предпочитают всем зубатку, доля которой может достигать 22%. С началом отлива хищники рассаживаются на обсыхающих камнях и высматривают оставшуюся в углублениях рыбу. Орланы добывают рыбу-лягушку *Aptocyclus ventricosus*, тихоокеанскую волосатку *Hemitripterus villosus*, керчаков *Muohocephalus* sp., молодь палтусов. Реже вылавливают рыб, распространенных на больших глубинах — молодь минтая, навагу, тихоокеанскую сельдь, треску — на их долю приходится около 18% добытой рыбы (Утехина, 2004).

Основа питания орланов, обитающих по соседству с птичьими «базарами», — морские колониальные птицы. В добыче доминируют чистиковые (65%) — кайра, топорок, большая конюга, старик *Synthliboramphus antiquus*, очковый чистик *Cephus carbo*, белобрюшка *Aethia psittacula*, ипатка *Fratercula corniculata* и чайковые (24%) — тихоокеанская чайка и моевка *Rissa tridactyla*. Орланы отдают предпочтение крупным кайрам, обладающим не столь маневренным полетом, которые составляют до 39% добычи птиц. Хищники не упускают случая выхватить из гнезда птенца берингова баклана *Phalacrocorax pelagicus*, изредка ловят

и взрослых особей. На долю бакланов приходится около 7% рациона. Кроме самих птиц, орланы регулярно поедают яйца моевок и кайр. На материковом побережье пернатые хищники предпочитают охотиться на тихоокеанских чаек, кайру и моевку (31, 18 и 13% общей добычи птиц, соответственно).

Некоторая избирательность в отношении охоты на кайр и моевок связана с легкостью их добывания. При появлении орлана испуганные птицы в панике срываются со скальных карнизов и летают хаотичной стаей.

Охоту на больших конюг скорее можно назвать «воздушным собирательством». Влетающий в плотную стаю чистиков орлан хватается ближайшую птицу, не меняя направления полета. В случае промаха хищник не делает попыток догнать подраненную птицу, а просто хватается следующую жертву.

Согласно сообщению Л. А. Зеленской (цит. по: Утехина, 2004), «в гнезде орлана на о. Умара находили целое яйцо кайры и даже живых птенцов моевки и баклана. Некоторые из них жили в гнезде более суток, и при этом пытались есть находящуюся тут же красную рыбу».

В речных местообитаниях доля птиц в питании орланов невелика (14%), но их состав разнообразен: водоплавающие (кряква *Anas platyrhynchos*, шилохвость *A. acuta*, широконоска *A. clypeata*, большой крохаль *Mergus merganser*), чайки (озерная *Larus ridibundus* и тихоокеанская), врановые птицы. Известны случаи охоты орланов на чернозобую гагару, лебедя (вероятно, подранка), белую сову и мохноногого канюка.

Как и в других частях ареала, в северо-западном Приохотье млекопитающие не имеют сколько-нибудь заметного значения в летнем рационе орланов. Известны случаи успешной охоты на соболя, но доминирует в добыче ондатра (47%), которая была акклиматизирована и широко распространилась в поймах крупных рек, таких как Кава, Тауй и др.

Камчатка

Состав диеты орланов на Камчатке, так же, как и в Приохотье, зависит от типа биотопа, в котором расположены их гнездовые участки. Обремененные родительскими заботами пары обычно не летают на охоту дальше 2–3 км от гнезда. Пространственное распределение негнездящихся взрослых и неполовозрелых особей зависит от размещения основных источников корма. В разгар нереста лососевых (август–сентябрь) эта подвижная часть популяции скапливается в нижнем и среднем течении рек и на озерах (Остроумов, 1961а, 1961б).

Питание в различных биотопах

В рационе орланов, гнездящихся на островах по соседству с крупными колониями морских птиц, последние занимают до 70% объема потребляемых

кормов. Рыба, в том числе лососи, играют подчиненную роль. Здесь орланы имеют возможность питаться преимущественно птицами на протяжении всего гнездового сезона (Лобков, 2002б; 2008б). Так, в пищевом спектре пар, гнездящихся на побережье Авачинской бухты и на о. Старичков, преобладали чайки и чистики. Орланы приносили на гнезда тихоокеанских чаек и моевок, нередко добывали берингийских бакланов и кайр. Доставалось от хищников и водоплавающим, собравшимся на линьку в акватории залива.

Гнездящиеся на морском побережье и в устьях рек пары ориентированы на использование тех видов корма, которые обеспечивает море, — морских птиц, прибрежных рыб и выбросов моря. Существенную часть рациона составляют такие виды рыб, как камбала, треска, навага, сельдь, северный одноперый терпуг *Pteurogrammus monopterygius*, морские окуни *Sebastida*, минтай, рыба-лягушка, керчаки. В приустьевых участках рек добывают трехиглую колюшку (Лобков, 2008б). В небольшом количестве в добыче орланов встречается корюшка. Заметную роль играют выброшенные волнами на берег беспозвоночные (крабы, морские ежи, двустворчатые, брюхоногие и головоногие моллюски). Орланы находят в полосе прибоя погибших морских птиц и млекопитающих (ластоногих, китообразных). В весенний период большое значение в питании прибрежных пар играют бельки кольчатой нерпы.

Доля рыбы в питании пар, гнездящихся на морском побережье и в нижнем течении рек, составляет от 35 до 90 % в разные периоды, в среднем 51 % (Ладыгин, 1992; Могильнер, 1981). Лососевые формируют около 75 % рыбной диеты¹. Остальная часть приходится на морские прибрежные виды.

Обитающие на реках орланы используют преимущественно рыбные ресурсы — анадромные и резидентные формы тихоокеанских лососей. До начала нерестового хода анадромных видов это, прежде всего, кунджа, мальма, микижа *Parasalmo mykiss*. На реке Камчатка, кроме лососей, орланы ловят хариуса, а также интродуцированного здесь карася. Дополняют диету водоплавающие, чайки, вороны, сороки *Pica pica* и куропатки. В значительно меньшей степени хищники добывают млекопитающих, преимущественно ондатру, изредка зайцев и берингийских сусликов *Citellus parryi*.

Особое место занимают орланы, гнездящиеся на горных озерах Камчатки (кальдера вулкана Узон, озеро Кроноцкое). Эти озера изолированы от моря высокими порогами и водопадами, препятствующими подъему мигрирующих лососей. Положение спасают местные формы лососей, преимущественно гольцов, обеспечивающих орланов стабильным источником корма. Рацион в значительной степени дополняют птицы (водоплавающие, белая куропатка) и млекопитающие (берингийский суслик), обитающие в горных тундрах (Лобков, Нейфельдт, 1986).

¹ Орланы практически целиком поедают и переваривают лососей, включая хрящевой череп и посткраниальный скелет. В погадках и гнездах не всегда удается обнаружить останки этих рыб. Поэтому доля лососей в оценках кормовых спектров представляется заниженной.

Основной состав региональной диеты

В целом лососевые являются основой питания орланов на Камчатке в течение всего года (Остроумов, 1961а, 1961б; Стенченко, 1974; Лобков, 1978; Лобков, Нейфельдт, 1986). При первом появлении в реках лососей орланы сразу же переключаются на этот источник корма. Хищники добывают представителей всех 6 видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (кету, горбушу, нерку, кижуча, симу, чавычу). В их добыче встречается и камчатская семга (род *Parasalmo*), а также полупроходные виды лососевых рыб (кунджа, микижа, гольцы) (Лобков, 2008б) (Приложение 2). Сменяя друг друга, лососевые обеспечивают кормом орланов на протяжении всего лета и осени: сначала нерестятся нерка и чавыча, их сменяет горбуша, затем кета и позже, осенью, кижуч (Лобков, Нейфельдт, 1986).

Тесную трофическую связь орланов с лососями можно проиллюстрировать на примере перемещения негнездящейся части популяции вслед за массовым видом корма — горбушей. Начиная с 1985 г. на Камчатке сформировалась определенная цикличность динамики численности этого вида. По четным годам горбуша в массовом количестве заполняла нерестилища на реках западной Камчатки, тогда как по нечетным — восточной и в особенности северо-восточной части полуострова (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002). Соответственно, основные осенние скопления орланов наблюдались на реках то западного, то восточного побережья Камчатки (Лобков, 2008б).

Активная охота на птиц в целом не характерна для орланов Камчатки, за исключением тех, которые гнездятся по соседству с птичьими базарами. Хищники преимущественно подбирают погибших птиц, выброшенных морем, или добывают ослабленных особей (Bergman, 1935; Аверин, 1948; Остроумов, 1961б). Более или менее заметную роль птицы играют до начала рунного хода лососей. Их доля может достигать 43–45 % от общего числа приносимых на гнездо кормовых объектов (Могильнер, 1981; Ладыгин, 1992). С появлением в реках горбуши доля птиц в добыче сокращается до 11 %.

Чаще всего орланы добывают речных и нырковых уток (крякву, чирка-свистунка *Anas crecca*, свиязь *Anas penelope*, шилохвость, морскую чернеть, каменушку, морянку *Clangula hyemalis*, горбоносых турпанов, а также чаек (тихоокеанскую, сизую, серокрылую *Larus glaucescens*, моевку), иногда крачек и гагар. Из хищных птиц в добыче орланов регулярно фигурирует мохноногий канюк (Могильнер, 1981). На Корякском нагорье в летней диете орланов преобладали белые куропатки, периодически встречались шилохвости, сороки, серебристые чайки *Larus argentatus*. На птичьих базарах орланы активно ловили кайр, краснолицыц и беринговых бакланов (Кищинский, 1980; Лобков, Нейфельдт, 1986; Ладыгин, 1987). В гнездах орланов нередко можно встретить останки морских птиц, обычно обитающих вдали от берегов. В их числе серый *Puffinus griseus* и тонкоклювый *P. tenuirostris*

буревестники, глупыш. Очевидно, хищники подбирают погибших птиц, выброшенных на берег прибоем.

Из млекопитающих в летний период орланы добывают преимущественно ондатру (Ладыгин, 1992). Изредка в когти хищников попадает заяц-беляк (Стенченко, 1974). В горных районах (кальдера Узон) орланы специализировались на добыче берингийских сусликов, во множестве населяющих открытые тундры выше пояса каменных березняков. Неполовозрелые особи орланов появляются здесь в конце лета, поднимаясь, по меньшей мере, до высоты 900 м над уровнем моря (Лобков, Нейфельдт, 1986). Как и в других частях ареала, летом орланы практически не обращают внимания на взрослых лисиц. Часто оба хищника могут кормиться бок о бок. Отмечен случай, когда лисица отогнала орлана от добытого им лосося и принялась его есть, оттащив в сторону. Спустя несколько минут орлан спикировал на лисицу и схватил выпавший из ее пасти кусок рыбы (Могильнер, 1981).

Если птицам удается обнаружить на берегу павшее животное, они охотно кормятся падалью. В Кроноцком заповеднике туша нерпы весом 180–200 кг в течение двух недель позволяла кормиться, по меньшей мере, 5–6 орланам разного возраста (Ладыгин, 1987).

Выброшенные морем трупы ластоногих и китообразных продолжительное время обеспечивают кормом большое количество птиц. По всей видимости, туши медведей и других погибших от отравления газом животных привлекли в Долину смерти молодого орлана, труп которого нашли там же в 1975 г. (Лобков, Нейфельдт, 1986).

В период отсутствия лососей основой питания орланов, гнездящихся на побережье, а также молодых и нетерриториальных особей, кочующих в поисках пищи, служат морские выбросы (Bergman, 1935; Гизенко, 1955). В сезоны осенних штормов море выбрасывает большое количество крабов и моллюсков, которых орланы собирают в полосе прибоя. В их гнездах можно обнаружить морских ежей, двустворчатых и брюхоногих моллюсков (силикву острую *Siliqua alta*, мию японскую *Mya japonica*, морское блюдечко (сем. Patellidae), а также кальмаров и осьминогов (Ладыгин, 1987).

Избирательность питания

Как и другим видам хищных птиц, орланам свойственна определенная избирательность питания. По всей видимости, избирательное отношение к тем или иным видам жертв может сформироваться в онтогенезе особи путем запечатления той добычи, которую родители приносили на гнездо.

Сравнивая спектры питания орланов соседних пар, охотничьи участки которых пересекаются и лежат в одном и том же биотопе, можно констатировать наличие определенной избирательности. Например, одна пара орланов на нижнем Амуре предпочитала охотиться на косаток-скрипунов, тогда

как в рационе соседних пар преобладали массовые виды — карась и амурская щука. Другая пара специализировалась на добывании водоплавающих птиц, доля которых в их рационе значимо превышала аналогичный показатель для других пар, гнездящихся по соседству. С появлением массового корма (лососей) орланы переключались на этот легкодоступный источник пищи.

Избирательность питания орланов просматривается, прежде всего, в выборе «оптимальной добычи», главным образом лососей (Гл. 1, раздел «Оптимальное фуражирование»; Гл. 2, раздел «Оптимальная добыча»). В разных частях ареала в разные сезоны роль «оптимальной добычи» могут играть разные виды, численность и доступность которых позволяют орланам поддерживать свой энергетический баланс на оптимальном уровне.

Сезонное изменение состава диеты в гнездовой период

Гнездовой период орланов растянут с начала марта (птицы возвращаются на свои гнездовые участки) до начала октября (семьи постепенно распадаются и начинаются сезонные кочевки и миграции). Соответственно, и диета орланов претерпевает существенные изменения, на которые накладывает отпечаток специфика местообитаний.

В Магаданской области весомую часть весеннего спектра кормов орланов (30–40%) формируют млекопитающие и падаль, которая вытаивает из-под снега или появляется на морском побережье. Доля рыбы незначительна (менее 15%), а птицы играют существенную роль лишь в питании пар, гнездящихся на

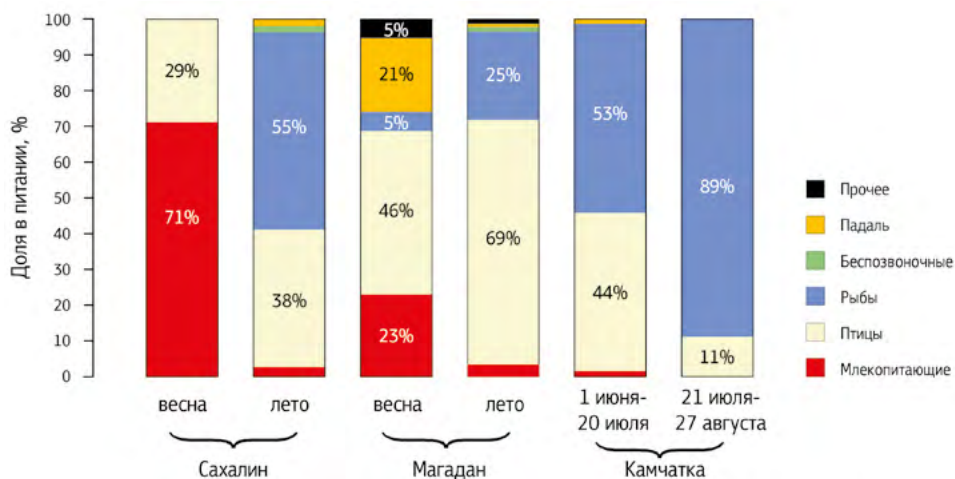


Рис. 16. Сезонное изменение состава диеты орланов в разных частях ареала.

морском побережье (30%), или определяющую роль для орланов, избравшим местом гнездования скалистые острова с колониями морских птиц (100%).

Летом ситуация кардинально меняется, и основная причина этого — нерестовый ход лососей. В рационе орланов, обитающих в речных долинах, начинает преобладать рыба (70%). Около 20% диеты птиц с морских побережий также занимает рыба, но основной добычей становятся морские и околководные птицы (более 70%). По-прежнему важнейшим источником корма островных орланов остаются колониальные морские птицы, хотя свой рацион хищники разнообразят и небольшим количеством рыбы (около 10%).

В целом для орланов северо-западного Приохотья с переходом от весеннего к летнему питанию заметно сокращается потребление млекопитающих и падали (с 23 до 3% и с 21 до 0.5%, соответственно) (рис. 16). В то же время достоверно растет потребление птиц и рыбы (с 46 до 69% и с 5 до 25%).

На Сахалине весенний рацион орланов включает преимущественно млекопитающих (71%), главным образом бельков кольчатой нерпы. В летний период орланы в основном охотятся на рыбу (55%), морских, водоплавающих и околководных птиц (38%). Млекопитающие и морские беспозвоночные играют более чем скромную роль в летней диете этих хищников (менее 5%).

На Камчатке прослеживается та же закономерность. Если до начала хода на нерест лососей рыба составляет примерно половину рациона орланов, то после начала нереста ее доля увеличивается до 87% и более¹. Птицы являются замещающим кормом, который позволяет хищникам пережить неблагоприятный период.

Пространственно-временная динамика основной добычи определяет характер пространственного распределения гнездовых участков и самих птиц, а также их переключение на тот или иной вид корма (Grubb, 1984; Griffin, Baskett, 1985; Isaacs, Anthony, 1987). Изобилие пищи позволяет орланам надолго задерживаться в одном районе (Isaacs *et al.*, 1996), а в ее отсутствие хищники способны переживать длительную голодовку (Stalmaster, Gessaman, 1984). Такая пластичность в питании дает возможность птицам оптимальным образом адаптироваться к сезонной цикличности основных кормов и переживать неблагоприятные в кормовом отношении периоды.

Региональные различия диеты орланов

Как и сезонные изменения рациона, кормовые спектры орланов в различных регионах имеют местную специфику (рис. 17).

В Нижнем Приамурье белоплечие орланы питаются преимущественно пресноводной рыбой. Она составляет 95% рациона, основная часть которого

¹ Как уже обсуждалось выше, доля лососей в пищевом спектре орланов может быть занижена, поскольку часто хищники практически целиком съедают эту рыбу, не оставляя каких-либо остатков.

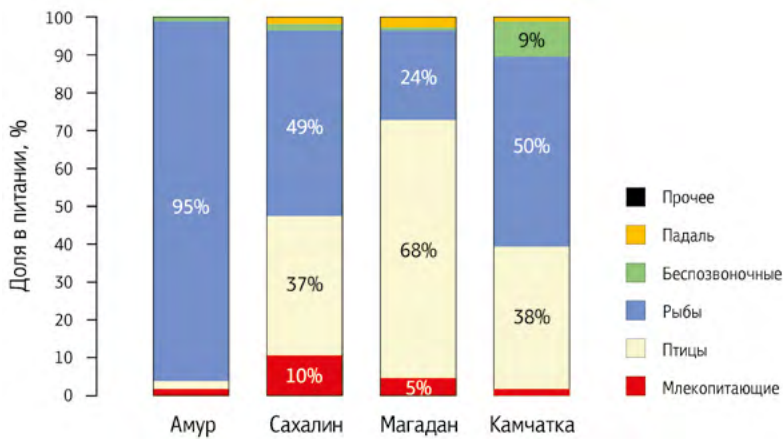


Рис. 17. Региональные различия диет белоплечих орланов.

приходится на 4 вида частичковых рыб (карася, амурскую щуку, амурского сома и косатку-скрипуна). Лососи также играют определенную роль, но их значение намного меньше, чем в других рассматриваемых регионах.

В тех районах, где значительная часть популяции связана в гнездовой период с морским побережьем, ведущее значение приобретают две категории корма — птицы и рыбы. На Сахалине и Камчатке эти группы кормов представлены примерно в одинаковом соотношении (37–38 и 49–51 %, соответственно). В Магаданской области приоритетное значение имеют морские и околотовдные птицы. Очевидно, сказывается присутствие крупных колоний морских птиц. Млекопитающие (большая часть которых — ластоногие) и морские выбросы (беспозвоночные) играют второстепенную роль и везде составляют в сумме менее 12 %.

Пищевые спектры орланов на Сахалине и Камчатке имеют сходную структуру с небольшими региональными различиями, носящими, как правило, сезонный характер. Рыбы и птицы представлены примерно в равном соотношении — 50 и 40 %, соответственно. На нижнем Амуре решающую роль в питании орланов играют основные частичковые рыбы, совокупное участие которых составляет 88 %.

Диета орланов на северном Сахалине наиболее сбалансирована и отличается разнообразием (рис. 18). Лососевые и прочие виды морских рыб представлены в эквивалентном соотношении (23 и 26 %, соответственно). В отсутствие на побережье колоний морских птиц основная нагрузка хищничества ложится на водоплавающих и околотовдных птиц (21 %). Значимую роль в питании орланов играют млекопитающие, преимущественно ластоногие (7 % общей диеты).

Структура пищевых спектров орланов на Камчатке похожа на состав рациона сахалинских птиц, однако здесь орланы ориентированы в основном на

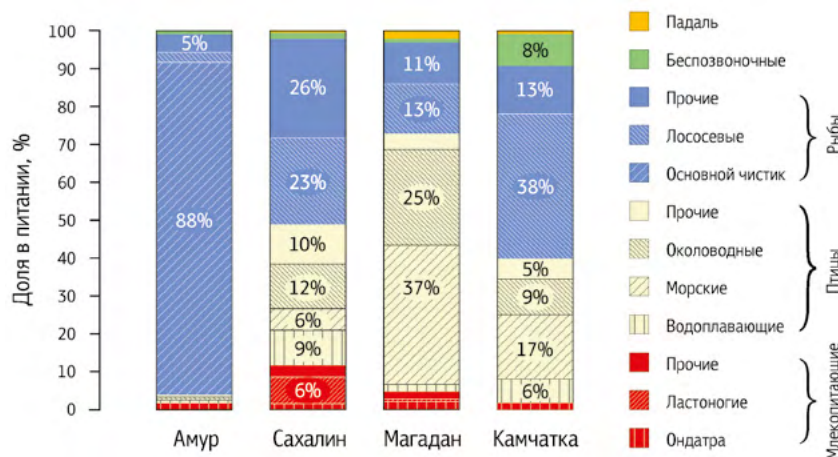
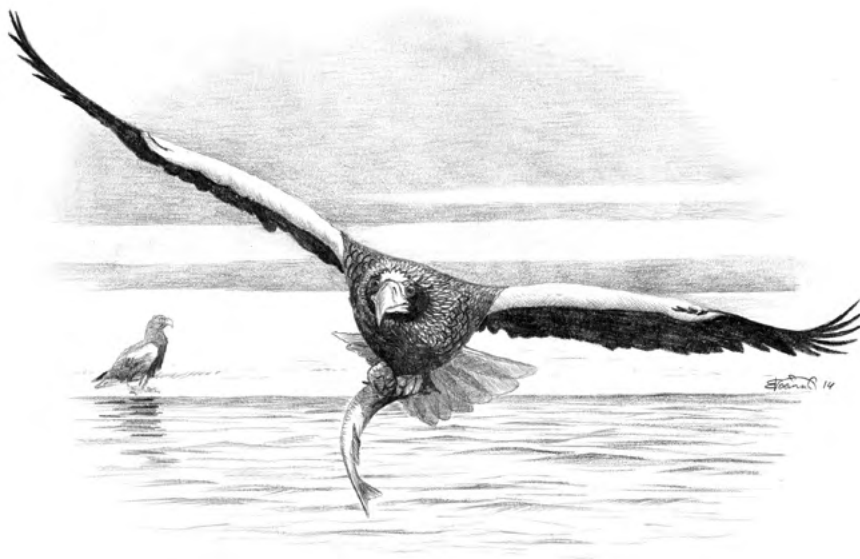


Рис. 18. Кормовые спектры орланов в различных частях ареала.

потребление лососей (38% всей диеты). На долю птиц приходится около трети всей добычи. Среди них доминирует группа морских птиц (17%), большую часть которых орланы находят в выбросах моря на берегу (Ладыгин, 1992). По данным других авторов (Лобков, Нейфельдт, 1986), в период, предшествующий массовому ходу лососей, птицы могут составлять до 70% рациона птенцов орланов. Значимую роль играют беспозвоночные, которых орланы собирают в выбросах и на обсыхающей во время отлива литорали (8%).

Многочисленные колонии морских и околоводных птиц на северном побережье Охотского моря (Андреев, Кондратьев, 2001) обеспечивают орланов стабильной добычей с конца апреля по август. В питании хищников доминируют эти группы (37 и 25%, соответственно). Рыба играет второстепенную роль, причем лососевые и прочие морские виды представлены примерно в равном соотношении (13 и 11%, соответственно).

Таким образом, анализ питания орланов позволяет увидеть в нем специализированного хищника морских побережий, ориентированного на потребление рыбы, морских околоводных и водоплавающих птиц. Орланы отдают предпочтение добыванию крупной и сравнительно малоподвижной добычи. В местах, богатых морскими выбросами, орланы проявляют черты типичных собирателей и даже падальщиков. Обилие и доступность «оптимальной добычи» определяют распространение птиц и пространственную перегруппировку негнездящихся особей вслед за сезонной динамикой основных кормов. Богатая пресноводная ихтиофауна р. Амур позволила белоплечим орланам проникнуть вглубь материка более чем на 300 км и потерять связь с морем в гнездовой период.



3 Распространение, численность, миграции

Гнездовой ареал и численность

Белоплечий орлан — эндемик Дальнего Востока Российской Федерации. Гнездовой ареал этого вида охватывает побережье Охотского моря и тихоокеанское побережье п-ова Камчатка, простираясь на север вдоль Олюторского залива и побережья Берингова моря до бухты Павла (Лобков, Нейфельдт, 1986).

Орланы населяют внутренние районы полуострова, низовья р. Пенжины и южные районы Корякского нагорья к северу до среднего течения рек Апука и Ачайваям (Кищинский, 1980). Существует информация о возможном гнездовании орланов на р. Великая в бассейне Анадыря (Кречмар, 1998). В этом районе 10 сентября 1993 г. наблюдали пару взрослых птиц, сидевших возле крупного гнезда (Кондратьев, 1994). Птицы с Камчатки неоднократно залетали на Командорские и Алеутские острова, а также на Аляску, где, по некоторым сведениям, оставались до июня (Gibson, Byrd, 2007); в июне 2011 г. взрослого белоплечего орлана наблюдали на северо-восточном побережье Чукотки в окрестностях Мыса Шмидта (Arkhipov *et al.*, 2013).



Рис. 19. Ареал белоплечего орлана. Красная заливка — районы гнездования и летнего пребывания; синяя заливка — районы зимовки; фиолетовая заливка — районы гнездования, где птицы остаются и на зимовку.

Южная граница гнездового ареала спускается вдоль материкового побережья Татарского пролива (северная часть Японского моря) до мыса Сюркум (120 км севернее Советской Гавани). Населяют орланы и крупные острова — Карагинский в Беринговом море, Ямские о-ва и Шантарский архипелаг в Охотском море (Дулькейт, Шульпин, 1937; Росляков, 1981a, 1986; Лобков, Нейфельдт, 1986; Утехина, 2004; наши данные).

Вдоль континентального побережья орланы гнездятся в узкой прибрежной полосе шириной до 5 км, проникая вглубь материка по долинам крупных и средних рек на несколько десятков километров. Полуостров Тайгонос на севере Охотского моря лишен подходящей для устройства гнезд древесной растительности и скал. Возможно, в этом районе существует разрыв гнездового ареала белоплечих орланов (Утехина, 2004). По этой же причине гнездовья орланов крайне редки на побережье Пенжинской губы.

В низовьях Амура гнездование белоплечих орланов прослежено до устья р. Горин; гнезда находили в 540 км от морского побережья (рис. 19). Здесь одиночных особей отмечали с 1982 г., а с 1985 г. единственная пара пыталась гнездиться, но размножение зарегистрировано лишь однажды — в 1989 г. (Колбин, 1988; Колбин и др., 1994; наши данные). Однако основная часть амурской популяции обитает на реках, озерах и протоках Удиль-Кизинской низменности. Только на озере Удиль известно не менее 75 гнездовых участков белоплечих орланов.

На Сахалине область гнездования орланов охватывает полосу западное морское побережье от зал. Виахту на север до п-ова Шмидта и далее на юг вдоль восточного побережья до п-ова Терпения и озера Невского (Нечаев, 1991; Мастеров, Зыков, 1992; Мастеров, 1995б)¹. В периоды весенней и осенней миграций орланы встречаются вдоль всего восточного и западного побережий острова от п-ова Шмидта до полуостровов Крыльон и Анива. Птиц можно встретить и во внутренних районах острова — в долинах рек Тымь и Поронай, а также над горными хребтами.

На Курильской гряде орланы обитали только на острове Онекотан (Гизенко, 1955; Лобков, Нейфельдт, 1986), но в последние два десятилетия достоверных фактов гнездования этого вида на Курилах неизвестно.

Предположение о возможном гнездовании белоплечих орланов на острове Карамзина в заливе Петра Великого в Приморье (Лабзюк и др., 1971) не нашло своего подтверждения (Назаров, 2004).

С целью определения численности вида в 1986 г. был проведен учет белоплечих орланов в местах зимовок по всему ареалу, в ходе которого зарегистрировано 3669 особей. Экспертная экстраполяция полученных данных дала оценку общей численности вида в 6000–7500 особей (Shibaev, 1987; Fujimaki, 1987, Лобков, 1988). Согласно данным других авторов (Перрера и др., 1992), популяция орланов составляет приблизительно 2300 пар. В последней сводке BirdLife International (2014) численность популяции оценивается в 4600–5100 особей, включая 1830–1900 гнездящихся пар и 1000–1300 неполовозрелых особей. Следует отметить, что данные цифры являются весьма приблизительными.

В качестве примера можно привести результаты оценки численности орланов на о. Сахалин. По данным В. А. Нечаева (Нечаев, 1991), в 1983–1987 гг. общая численность орланов на острове составляла немногим более 100 пар. В начале 1990-х годов она оценивалась в 300 половозрелых и около 160 неполовозрелых особей (Мастеров, Зыков, 1992; Мастеров, 1995б; 1998). Тщательное исследование популяции в 1990-х и 2000-х годах с использованием современных методов ГИС-анализа распределения гнездовых местообитаний дало оценку численности этого вида в 1110 особей, включая 470 пар и около 170 неполовозрелых птиц.

¹ Более подробно распространение белоплечих орланов на о. Сахалин рассматривается в гл. 7.

Самая крупная группировка, населяющая Камчатку, оценивается в 1200 гнездящихся пар и около 1400 неполовозрелых особей (Лобков, Нейфельдт, 1986). Вторая по численности группировка, обитающая в Нижнем Приамурье и на прилегающем южном побережье Охотского моря, насчитывает не менее 1200 особей, примерно четверть из которых (от 22 до 32 %) составляют неполовозрелые птицы. На Шантарском архипелаге гнездятся 65–70 пар этих хищников (Мастеров, 1995б; 1998). На севере Хабаровского края и в Магаданской области обитают около 850–880 птиц, включая 130–140 молодых (Утехина, 2004). По нашему мнению, общая численность видовой популяции находится в диапазоне от 6000 до 7000 особей¹.

Осенние кочевки и миграции

Изучение миграций белоплечего орлана ведется с середины 1980-х годов. Существует несколько способов идентификации птиц: кольцевание металлическими кольцами, мечение яркими цветными кольцами и крылометками с различимым на расстоянии персональным номером, радио- и спутниковая телеметрия с использованием миниатюрных передатчиков.

Кольцевание позволяет пометить большое количество птиц, однако эффективность этого метода невысока, поскольку для того, чтобы прочесть номер кольца, птицу необходимо снова поймать. Применение цветных крылометок из армированного винила дает возможность идентифицировать птицу на сравнительно большом расстоянии. Однако недостатком является то, что птица может со временем потерять или сорвать крылометку.

Наиболее совершенным методом изучения пространственных перемещений птиц является телеметрия. Передатчики весом 60–70 г крепятся на спине птицы с помощью специальной тефлоновой ленты как небольшой рюкзак и посылают сигнал определенной частоты, индивидуальной для каждой птицы. По радиосигналу с помощью приемной антенны можно установить местоположение птиц на расстоянии нескольких километров. А если передатчик посылает сигнал на спутник, то оператор, получая ответный сигнал со спутника, способен в режиме реального времени наблюдать за тем, как передвигается птица.

Впервые попытка исследовать миграцию орланов с помощью спутниковой телеметрии была предпринята на Камчатке в 1994 г. (Meuburg, Lobkov, 1994). Однако только в 1997–1998 гг. удалось пометить достаточное

¹ В настоящее время, благодаря многолетним масштабным учетам, наиболее точная оценка численности белоплечих орланов существует для о. Сахалин. Выполненные выборочные учеты птиц в Нижнем Приамурье, Татарском проливе, на южном побережье Охотского моря, на Шантарском архипелаге, в северо-западном Приохотье, на западной и восточной Камчатке легли в основу пространственной модели распределения вида в пределах всего ареала. Работу над этой моделью мы надеемся завершить в ближайшее время и получить более точную оценку численности видовой популяции.

количество птиц, чтобы получить целостное представление о миграционных путях вида (McGrady *et al.*, 2000). Были также прослежены пути пролета взрослых и неполовозрелых птиц с места зимовки в районы гнездования (Ueta *et al.*, 2000; McGrady *et al.*, 2003).

Послегнездовая дисперсия

Первые 4–5 недель после подъема на крыло молодые орланы держатся в окрестности гнездового участка в 2–5 км от гнезда, периодически возвращаясь в него. Постепенно протяженность перемещений становится все больше, и молодые орланы оставляют районы гнездования. Большая часть птенцов, помеченных передатчиками в разных частях ареала ($n = 22$), покинула окрестности родных гнезд между 14 сентября и 21 октября (McGrady *et al.*, 2003). В это время особенно важный и доступный источник корма для еще неопытных молодых птиц — погребшие после нереста лосося (McClelland *et al.*, 1983; Stalmaster, Gessaman 1984; Restani, 2000). Поэтому перемещения слетков могут быть связаны с изменением обилия отнерестившихся лососей, как это отмечено для белоголовых орланов (Servheen, English, 1979; Hodges *et al.*, 1987). Обитающие на реках орланы кочуют вдоль русла в поисках мест концентрации мертвых лососей и могут надолго (до 15 недель) задерживаться, пока не истощится кормовой ресурс. Птицы морских побережий откочевывают из мест гнездования раньше, задерживаясь на 1–4 недели в наиболее богатых кормом районах перед тем, как отправиться в дальний перелет (McGrady *et al.*, 2000). На Камчатке кочевки помеченной спутниковым передатчиком птицы начались 16 октября (Meu burg, Lobkov, 1994). На северо-восточном Сахалине птенцы орланов после вылета из гнезд откочевали на север, но позже вернулись и к концу октября начали направленно перемещаться на юг к местам зимовки. Возможно, это также было связано с распределением доступного источника корма (McGrady *et al.*, 2000).

Интервал между вылетом из гнезда и началом кочевок у белоплечих орланов составляет 4–9 недель. Близкие показатели известны и для других орланов бореальной группы. У орланов-белохвостов это 8–11 недель (Shiraki, 2002). У белоголовых орланов он продолжается от 2 до 11 недель: 7–8 недель (Gerrard *et al.*, 1974); 2–5 недель (Hunt *et al.*, 1992); 4.5–10 недель (McClelland *et al.*, 1996); 5–10 недель (McCollough, 1986) и 4–11 недель (Wood *et al.*, 1998).

Маршруты осенней миграции к местам зимовки

Начало осенней миграции белоплечих орланов в разных частях ареала приходится примерно на одни и те же сроки — середину – конец сентября.

К концу ноября – в декабре птицы обычно прибывают в район зимовки. Значимых различий в сроках миграции птиц из разных регионов не выявлено, хотя у орланов из северных районов она может быть более продолжительной. В Магаданской области осенняя миграция орланов проходит с 9.09 по 18.01, на Камчатке — с 11.09 по 27.12, в Нижнем Приамурье — с 10.09 по 10.12, на Сахалине — с 14.09 по 23.11. Хищникам требуется от 5 до 116 дней, чтобы достичь мест зимовки (McGrady *et al.*, 2003).

Птицы, населяющие побережье Охотского моря западнее залива Шелихова, Шантарские острова и Нижнее Приамурье, летят на юг вдоль западного и юго-западного побережий Охотского моря через низовья р. Амур и северный Сахалин на о. Хоккайдо (Япония), где проводят зиму, перемещаясь между Хоккайдо и Южными Курилами (Нечаев, 1969; Фудзимаки, 1981; Воронов, 1988; Накагава, Фудзимаки, 1988; McGrady *et al.*, 2000). К ним присоединяются и орланы, обитающие на Сахалине. Камчатские орланы обычно зимуют в южной части полуострова; лишь немногие летят вдоль островной гряды к Южным Курилам и, возможно, на о. Хоккайдо. Здесь они встречаются с орланами материковой популяции. Часть птиц зимует на островах северной (о. Уруп) и центральной части Курильской гряды (Meuburg, Lobkov, 1994). Самая южная встреча зимующих белоплечих орланов относится к верховьям р. Оой на о. Хонсю (Япония) (Лобков, 1988).

Орланы предпочитают использовать для миграции воздушные каналы, создаваемые восходящими потоками воздуха, отраженными от высоких обрывистых морских берегов или хребтов. Скольжение в таких каналах позволяет птицам сэкономить энергию для перелета. Именно поэтому на Сахалине во время осенней миграции орланов можно видеть над Восточными и Западными Сахалинскими горами (рис. 20).

Некоторая часть птиц летит зимовать в Приморье и далее на юг — на Корейский полуостров (Шибнев, 1981; Шибаев, Трухин, 1988; Шибнев, Глущенко, 1988). Хотя через Сахалин во время миграции пролетает большое число орланов, на юге острова остается зимовать лишь незначительное число этих хищников (Нечаев, 1991). Отдельные особи могут отклоняться довольно далеко от традиционных путей миграции. Известны случаи встреч белоплечих орланов в окрестностях Пекина (David, Oustalet, 1877, цит. по: Лобков, Нейфельдт, 1986) и в приграничных районах Китая (Xiang Hai Nature Reserve) (McGrady *et al.*, 2000). Иквинг Ма (Ma, 1989) характеризует белоплечего орлана как редкий зимующий вид на территории Китая. Одна из помеченных в Магаданской области птиц полетела через внутренние районы материка на зимовку в Китай, где погибла на линии электропередач. Другая птица каким-то образом пересекла Охотское море, преодолев по меньшей мере 730 км водного пространства, и оказалась на Камчатке. Возможно, орлан воспользовался попутным рыболовецким судном. Птицы с Камчатки неоднократно залетали на Командорские

и Алеутские острова, а также на Аляску, где, по некоторым сведениям, оставались до июня (Gibson, Byrd, 2007).

Большинство белоплечих орланов, населяющих северо-западное побережье Охотского моря, Шантарские острова, Нижнее Приамурье и остров Сахалин, осенью покидают летние места обитания. Однако некоторые особи могут надолго задерживаться и даже оставаться зимовать в пределах гнездового ареала, если им удастся обнаружить источники доступного корма. Обычно это нерестилища лососевых, расположенные в среднем и верхнем течении рек, где сохраняются незамерзающие участки и на перекатах скапливаются погибшие после нереста тихоокеанские лососи.

Во время миграции птицы останавливаются на крупных реках Охотского бассейна: Тугуре, Уде, Ине, Охоте, Кухтуе, Улье, Ульбее и др. На некоторых из них птицы встречаются и зимой. По опросным данным,

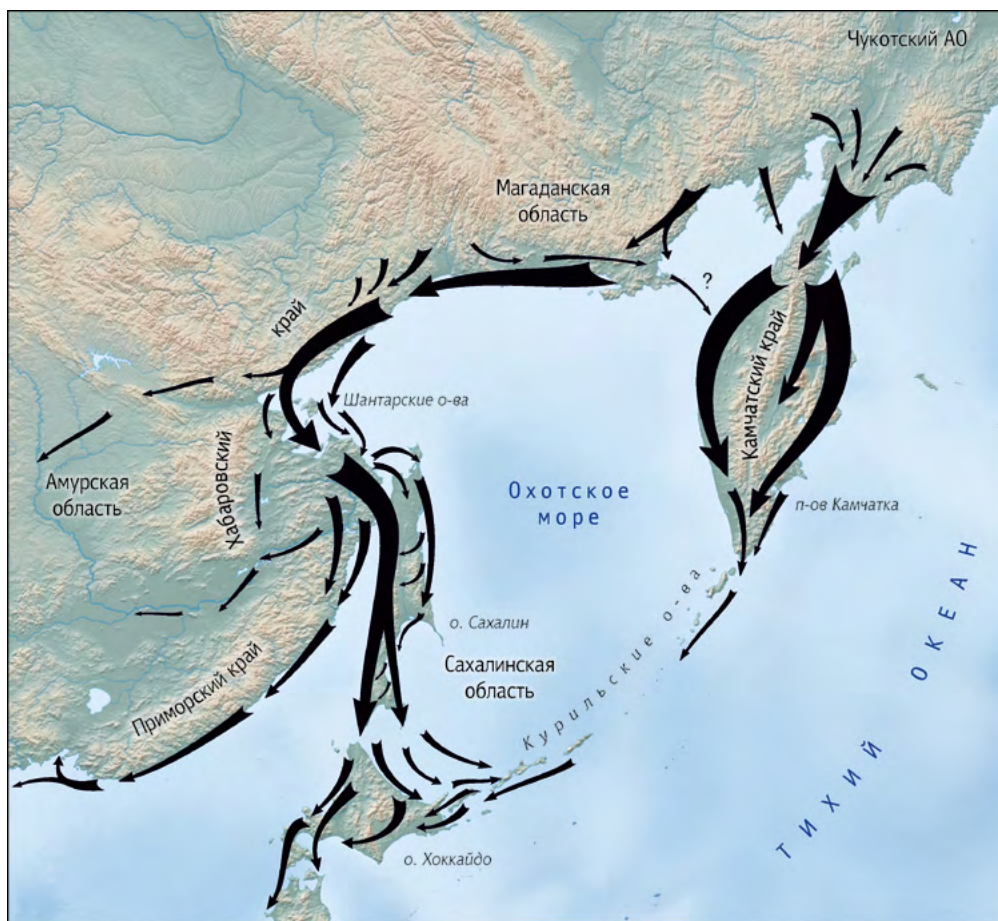


Рис. 20. Схема основных путей осенней миграции по данным спутниковой телеметрии. По: McGrady et al. (2000; 2003).

на лососевых нерестилищах рек Тугур и Уда может зимовать от 100 до 300 птиц, а на р. Охота на нерестилищах собирается до 20–30 особей (Росляков, 1988). Тот же автор предполагает возможность зимовки до трех десятков орланов на Шантарских островах, что маловероятно. Акватория вокруг архипелага бывает забита льдом вплоть до конца июня, не говоря уже про зимний период. По опросам местных охотников, в весенне-летние сезоны, когда ледяные поля сохраняются в прибрежной зоне длительное время, орланы на островах не появляются вовсе. Самые северные зимовки были найдены в бассейне р. Апука в Корякском нагорье (Лобков, 1988). На Сахалине небольшая часть птиц зимует в заливе Терпения. Около 60 птиц отмечали зимой в заливе Анива на юге острова (Нечаев, 1988).

Осенью большинство орланов покидает временные кормовые станции до того, как замерзнут реки или полностью истощится запас пищи. Опытные птицы успевают добраться до основных мест зимовки прежде, чем ледовый покров и снег отрежут их от участков морского побережья с открытой водой, где хищники могли бы добывать себе пропитание.

Однако так происходит не всегда. По данным спутниковой телеметрии, 3 из 22 помеченных передатчиками молодых орланов погибли, попав в ледяную ловушку (Ротаров *et al.*, 2012). Птицы до поздней зимы оставались на незамерзающих участках рек Охота и Кухтуе, кормясь отнерестившимися лососями. К тому моменту, когда замерзли и эти участки, все другие реки и прибрежную акваторию Охотского моря уже сковал лед. Ледяной покров простирался на удалении до 10–20 км от береговой линии. Птицы переместились на побережье с явным намерением продолжить миграцию на юг, но там их ждала ледяная пустыня. Одна из птиц полетела обратно в район своего рождения и погибла в январе. Другая предприняла попытку движения на юг, но также погибла в конце декабря, не долетев до мест зимовки. Третья полетела обратно вверх по реке вглубь материка в поисках пищи, но погибла от истощения 14 января. Подобные экологические ловушки, возможно, являются причиной повышенной смертности птиц в первый год самостоятельной жизни (см. Гл. 9, раздел «Выживаемость молодых особей»).

Сходная ситуация иногда складывается и для взрослых орланов в особенно суровые зимние сезоны, когда нехватка кормов приводит к массовой гибели птиц от голода (Лобков, 1978; Росляков, 1988). Так, по данным Е. Г. Лобкова и И. А. Нейфельдт (Лобков, Нейфельдт, 1986), зимой 1972/73 гг. только в окрестностях пос. Жупаново на восточном побережье Камчатки было обнаружено 20 трупов сильно истощенных орланов разного возраста. На территории Кроноцкого заповедника практически ежегодно находят 1–3 погибших зимой орлана, несмотря на их сравнительно невысокую численность (максимум 200 особей) и рассредоточенность (Ладыгин и др., 1991).

Сроки миграции и места остановок

Во время миграции орланы совершают остановки на 4–28 дней в местах с подходящими кормовыми условиями для восполнения энергозатраты (McGrady *et al.*, 2003). Наиболее крупные пункты остановки располагаются в районе Шантарских островов, в устье р. Амур, на северном Сахалине и в окрестности мыса Погиби (самое узкое место пролива Невельского между материком и о. Сахалин). Расстояния между натальным гнездом и первым пунктом остановки в разных регионах могут различаться: на Камчатке это 22–196 км, в Магаданской области — 78–1257 км, на Амуре — 72–242 км, на Сахалине — 660 км. Обычно птицы совершают одну–две длительные остановки, прежде чем достигнут района зимовки.

Средняя продолжительность миграции взрослых особей достоверно меньше, чем неполовозрелых птиц (22.8 и 45.0 дней, соответственно) (Ueta *et al.*, 2000). В среднем птицы преодолевают за день 47.8 км, если не считать задержек в местах остановок, или 22.9 км, включая остановки. Статистически значимой разницы в средней продолжительности суточного перелета не было выявлено ни между разными регионами, ни между разными сезонами, когда удавалось проследить перемещения птиц на протяжении более одного года (McGrady *et al.*, 2003). Это свидетельствует о том, что орланы стремятся расходовать энергию на перелеты максимально экономично, не нарушая энергетического баланса (Гл. 1, раздел «Экологическая энергетика»).

Птицы, гнездящиеся в Магаданской области, преодолевают во время миграции 1840–2800 км (Утехина, 2004). Сахалинским и амурским орланам требуется меньше усилий: они пролетают около 1100–1500 км и в конце ноября–начале декабря появляются в районах зимовки. Однако некоторые особи могут задерживаться и прилетают только в начале января.

Зимовки

Первые орланы начинают прибывать на Хоккайдо в конце октября–ноябре через самую северную точку острова — мыс Соя (Ito, 1991). До 1990 г. 90% зимующих на Хоккайдо орланов собирались на морском побережье в районе Раусу, где кормились отходами промысла минтая, подбирая выпадающую из сетей рыбу. Крупные скопления орланов были известны и на солончатом озере Фурен (Nakagawa *et al.*, 1987; Working Group, 1996). С падением объемов добычи минтая орланы перераспределились по другим территориям. Примерно в этот же период в горных районах заметно выросла численность бамбукового оленя, добыча которого как в целях охоты, так и для регуляции численности популяции увеличилась с 15 тысяч в 1991 г. до 45 тысяч в 1996 г. (Otaishi, Honma, 1998). Останки погибших животных стали играть

существенную роль в питании орланов, поэтому часть зимующих птиц переместилась во внутренние районы острова (Kurosawa, 1998).

Во время зимовки орланы перемещаются достаточно широко, но обычно предпочитают держаться на определенных территориях, сменяя их в ходе зимы. В начале зимы часть прилетевших на о. Хоккайдо птиц перемещается на острова Кунашир, Итуруп, Шикотан (Ueta, *et al.*, 1999). Полуостров Ширетоко играет роль своеобразных «ворот» на пути к Южным Курилам. Орланов привлекают многочисленные здесь лососи (*Oncorhynchus keta*), нерест которых продолжается до середины – конца декабря. В это время на Южных Курилах собирается в разные годы до 1480–1660 белоплечих и 160–280 белохвостых орланов. По данным наших учетов, общая численность орланов в декабре 1998 и 1999 гг. составила здесь 1763 и 1816 особей, соответственно (Masterov *et al.*, 2003). Наиболее многочисленные скопления белоплечих орланов на Кунашире отмечают со второй половины ноября до января, когда начинается массовая откочевка орланов к югу (Воронов, 1988). В феврале на острове остаются лишь единичные особи (Нечаев, 1969).

Часть зимующих на Курилах орланов (от 40 до 55 %) собирается на крупных нерестилищах кеты, где можно насчитать от нескольких десятков до нескольких сотен птиц. Другая часть популяции сравнительно равномерно распределена по кормовым рекам, озерам и морскому побережью. Скопления орланов на некоторых водоемах (р. Славная, оз. Куйбышевское на о. Итуруп) насчитывают до 400–500 особей.

В январе – начале февраля орланы перемещаются на о. Хоккайдо, что, вероятно, связано с истощением кормовых ресурсов на Курилах. Один из известных маршрутов пролегает с о. Кунашир через о. Хабомаи в район Немуро на о. Хоккайдо. К февралю численность орланов здесь заметно нарастает (Ueta *et al.*, 2000).

Горбуша и кета — наиболее многочисленные виды рыб в реках Хоккайдо в октябре – декабре (Ochiai, Tanaka, 1986; Nagasawa, Torisawa, 1991). Отнерестившиеся лососи на время становятся важным источником корма значительной части зимующей популяции орланов (Ueta, Koita, 1996; Ueta *et al.*, 1999). Около трети всех орланов встречаются на открытых реках, где они в изобилии находят останки лососей (Shiraki, 1996). По мере истощения запасов этого корма и замерзания рек птицы в поисках морских выбросов и отходов рыбного промысла перемещаются на морское побережье и крупные озера в северной и восточной части о. Хоккайдо (Акеши, Абашири, Куччаро) и солоноватую лагуну Фурен (Ueta, *et al.*, 2003). Около 35 % зимующих орланов, по крайней мере, периодически, используют внутренние горные области, где кормятся останками погибших бамбуковых оленей.

Зимой 1985 г. на о. Хоккайдо зимовало 2200 белоплечих орланов (Nakagawa *et al.*, 1987). По данным учетов 1986 г., общая численность белоплечих орланов на о. Хоккайдо в феврале составила 2111 особей (Накагава, Фудзимаки, 1988). Зимой 1993 г. на морском побережье от г. Немуро до г. Момбетсу было учтено

779 белоплечих орланов (Лобков, 1995). Около 1000 особей были зарегистрированы здесь же в феврале 1996 г. (WorkingGroup, 1996). В феврале 1998 г. на севере Хоккайдо зимовало 1054 особей белоплечих и 594 особи белохвостых орланов (Nakagawa, 1999). Можно предположить, что вместе с птицами, проводящими зиму на Южных Курилах, здесь ежегодно собирается до 2400–2700 белоплечих орланов. По предварительным оценкам, это составляет не менее 40% от численности мировой популяции этого вида (Лобков, 1988).

Результаты индивидуального мечения орланов цветными крылометками (помечено 125 особей) и радиопередатчиками (173 особи) показали, что большая часть птиц, населяющих Нижнее Приамурье и о. Сахалин, проводит зиму на севере о. Хоккайдо; там были зарегистрированы 12.5% помеченных крылометками орланов. Возраст самого старшего из них достиг 10 лет. Смертность меченых птенцов орланов в первую зиму составила 29%. Данные радиопеленгации подтвердили, что в среднем не менее 36% орланов разного возраста с о. Сахалин зимуют на о. Хоккайдо. С учетом высокой смертности в первые годы жизни эта цифра, вероятно, занижена (Masterov, 2013).

Существует тесная связь между птицами, обитающими в северо-западном Приохотье, и местами зимовки в Японии. Шесть из 30 помеченных крылометками птенцов орланов из Магаданской области зимой были встречены на о. Хоккайдо (один из них погиб). На зимовках в Японии были также зарегистрированы сигналы от трех из 16 помеченных радиопередатчиками слетков. В летний период 1995 и 1997 гг. на северо-западном побережье Охотского моря удалось обнаружить двух орланов из числа 20 разновозрастных особей, помеченных крылометками на п-ове Немуро (о. Хоккайдо) в феврале 1995 г. (Утехина, 2004; Утехина и др. 2013).

На Камчатке район зимовки орланов в известной степени перекрывается с районом гнездования, а некоторые пары остаются в окрестностях своих гнездовых участков на протяжении всего года. Это происходит потому, что многие внутренние водоемы не замерзают всю зиму, а отнерестившиеся лососи обеспечивают орланов кормом. Поэтому значительная часть камчатской популяции белоплечих орланов является оседлой и лишь немногие особи летят на юг вдоль островной гряды. Около 75% орланов на протяжении всей зимы держатся преимущественно на незамерзающих реках и озерах и только 25% предпочитают морское побережье (Лобков, 2008; Лобков, 2010).

Весенние миграции

Весенняя миграция начинается с середины февраля, и к концу марта большинство белоплечих орланов покидает о. Хоккайдо (Nakagawa *et al.*, 1987). Однако отдельные особи, преимущественно неполовозрелые, могут задерживаться до мая–июня.

Маршруты весенней миграции

Весенние миграционные маршруты в целом повторяют осенние. Птицы покидают места зимовки, перемещаясь вдоль Охотского побережья о. Хоккайдо к мысу Соя, откуда стартуют на о. Сахалин (см., напр.: Kanai *et al.*, 1999). Часть птиц летит сюда вдоль западного побережья острова (рис. 20). Массовый отлет происходит в последней декаде марта и в начале апреля (Лобков, 1995). Только в течение двух недель (с 21 марта по 5 апреля 1991 г.) из этой точки через пролив Лаперуза на север пролетел 621 орлан (Ito, 1991). Птицы преодолевали пролив поодиночке либо группами по 2–3, иногда по 8–15 особей. Далее их путь лежал через о. Сахалин на материковое побережье.

Другим «пропускным пунктом» на пути к районам гнездования является полуостров Куширо на северо-востоке Хоккайдо, откуда птицы перелетают на Южные Курилы (Nakagawa *et al.*, 1987; Working Group ..., 1996). Отсюда отдельные особи мигрируют вдоль Курильской гряды к берегам Камчатки. Одна помеченная передатчиком птица перемещалась вдоль Курильской гряды к острову Онекотан недалеко от Камчатки (Ueta *et al.*, 2000). Мигрирующих орланов обычно можно увидеть летящими вдоль побережья небольшими группами, на расстоянии 100–200 м друг от друга. Держатся ли партнеры из одной пары вместе во время миграции и зимовки, пока неизвестно.

Во время весенней миграции и в начале лета распределение взрослых орланов тесно связано с распределением гнездовых местообитаний. Неполовозрелые особи, постепенно продвигаясь на север, могут надолго задерживаться в местах, где обнаруживают источники доступного корма. Молодые птицы предпочитают морские побережья, где плотность гнездования ниже, чем на реках и озерах, и где выше шанс избежать конфликтов с территориальными взрослыми орланами. В таких местах формируются своеобразные «клубы» из молодых птиц (Ueta *et al.*, 2003).

Прибытие в места гнездования

Продолжительность весенней миграции у взрослых птиц заметно короче, чем у неполовозрелых особей. Взрослые орланы появляются в местах гнездования в марте–апреле, тогда как молодые возвращаются на 4–5 недель позже (Ueta *et al.*, 2000, наши наблюдения). На северо-восточном Сахалине первые орланы появляются в районах гнездования уже в конце февраля – начале марта. В это время морские заливы и реки еще скованы льдом, однако в прибрежной зоне образуются разводья с окнами чистой воды. Здесь хищники охотятся на новорожденных детенышей тюленей (акибы), которые щелятся на прибрежных дрейфующих льдинах вдоль восточного побережья острова до начала мая (см. Гл. 2, раздел «Спектры питания... Весенний

период... Сахалин»), и бельки становятся основным источником корма орланов, вернувшихся на свои гнездовые участки. Изредка орланам удается добыть зайца-беляка или белую куропатку. В целом это голодный для птиц период, и их благополучие зависит от того, насколько успешно в кормовом отношении прошла зимовка.

Столь раннее появление птиц, по-видимому, связано с продолжительным периодом выращивания птенцов. От начала кладки до того момента, когда птенцы обретут полную самостоятельность, проходит около полугода. Родители должны успеть выкормить потомство в течение короткого северного лета. Не обремененные родительскими заботами молодые особи прилетают, когда начинают вскрываться реки и добывать пищу становится легче. Таким способом птицам удается избежать жесткой кормовой конкуренции в период дефицита кормовых ресурсов. Орланы из северных районов дольше задерживаются на пути миграции. В Магаданской области первые орланы появляются в начале – середине апреля (Утехина, 2004; Кречмар, 2008).

Филопатрия

Белоплечим орланам свойственна филопатрия, т. е. стремление вернуться к месту рождения или гнездования и оставаться там относительно продолжительное время.

Взрослые особи, как правило, стремятся вернуться и занять свои гнездовые участки. Для молодых особей в первые годы самостоятельной жизни это характерно в меньшей степени. Так, например, помеченные спутниковыми передатчиками два птенца из Магаданской области после первой зимовки не вернулись на родину, а провели лето в районе Шантарских островов и на материковом побережье в 750–860 км южнее мест своего рождения. Второе лето одна из помеченных птиц провела ближе к натальному району — в 315 км южнее гнезда (Утехина, 2004).

Подобные факты не являются исключением. Многие виды хищных птиц, поздно достигающих половой зрелости (например, беркуты), не склонны возвращаться в натальные районы и проводят первые летние сезоны вдали от родных мест (Haller, 1996). Обычно места летнего пребывания молодых птиц характеризуются пониженной плотностью взрослых особей из-за отсутствия пригодных для строительства гнезд деревьев или скал, продолжительного сохранения ледяного покрова, но обладают хорошими кормовыми качествами.

Вместе с тем результаты мечения передатчиками сахалинских птиц показали, что для островной популяции ярко выражено стремление особей разного возраста вернуться в район своего рождения. Из 173 помеченных в разные годы особей от 14 до 71 % (в среднем 42 %) были отмечены позже на северо-восточном Сахалине. С учетом гибели во время миграций и зимовки

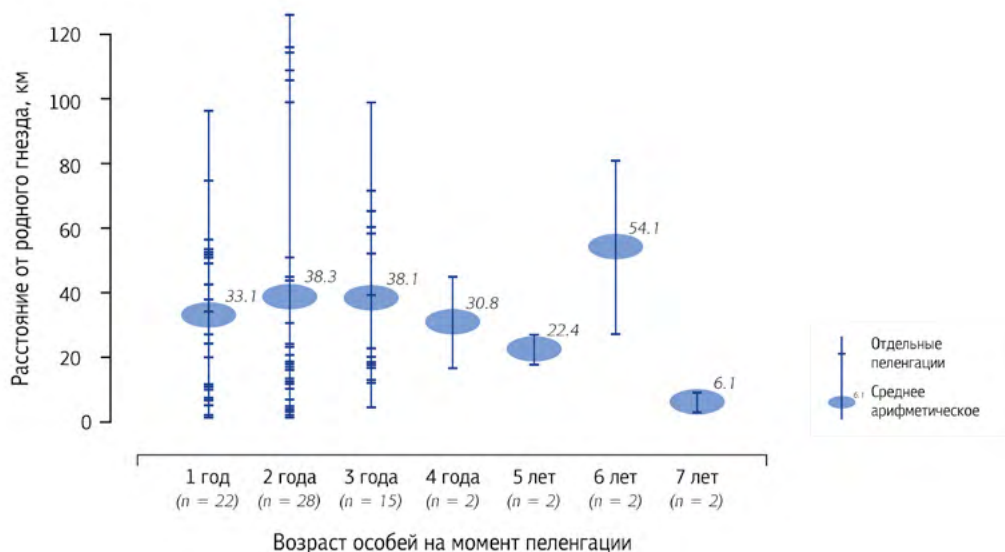


Рис. 21. Удаленность точек повторной пеленгации птиц разного возраста от мест их рождения. Летний период.

можно предположить, что подавляющее большинство сахалинских орланов стремится вернуться в последующие годы в натальный район.

В летний период средняя удаленность точек повторной пеленгации орланов от мест рождения составила 31.8 км (рис. 21). Около 65% птиц в возрасте 1 года встречались не далее 50 км от своих гнезд. В радиусе 50 км от гнезд были отмечены 78% птиц в возрасте 2 лет и 64% трехлетних птиц, в том числе около 50% птиц обоих возрастов — на удалении до 20 км (в среднем 35.8 км). Особи старших возрастных классов (4–7 лет) встречались на расстоянии от 3 до 80 км от мест своего рождения. Одна шестилетняя птица была зарегистрирована в 81 км от места рождения, вторая — в 27 км. В двух случаях удалось получить сигналы от птиц, достигших 7 лет. Одна из них загнездилась в 9.14 км от места рождения (Мастеров, 2013).

Создается впечатление, что орланы предпочитают держаться сравнительно недалеко от натальных гнезд, и по мере взросления это расстояние сокращается, однако при этом необходимо учитывать уровень смертности птиц различных возрастных классов и возможность пространственной дисперсии (Гл. 9, разделы «Выживаемость взрослых особей», «Выживаемость молодых особей»).



4 Гнезда и местообитания

Образ жизни белоплечего орлана тесно связан с водой, поэтому основные места обитания этого вида располагаются вблизи рыбных водоемов — морского побережья, заливов, озер и рек. На протяжении большей части ареала белоплечие орланы обитают в узкой приморской полосе шириной до 30 км в зависимости от рельефа, разветвленности гидрологической сети и наличия подходящего леса (Лобков, 1978). По долинам крупных рек и на крупных озерах орланы могут гнездиться на удалении до 100–150 км от моря, а на Амуре — еще дальше, до 540 км от устья реки. Далек не вся эта зона населена пернатыми хищниками, а в тех районах, где орланы присутствуют, их гнездовья распределены крайне неравномерно.

Структуру местообитаний¹ орланов можно представить в виде трех иерархических уровней: организменного, ценотического и ландшафтного. Гнездовые деревья и присады соответствуют организменному уровню организации, гнездовые и кормовые биотопы — ценотическому, различные типы местообитаний — ландшафтному (Романов, 2001). Каждый более высокий уровень включает предыдущие и обладает собственными свойствами. Поэтому общую характеристику целесообразно давать, двигаясь «снизу вверх», от гнездовых деревьев к различным типам местообитаний и их значимости для поддержания устойчивости популяции.

Гнезда: многообразие форм и характер использования

На большей части гнездового ареала орланы практически всегда (за редким исключением) гнездятся на деревьях. Орланы предпочитают устраивать гнезда в верхней части кроны, чтобы иметь свободный подлет и хороший обзор территории. В зависимости от места расположения и способа крепления гнезда на дереве можно выделить несколько основных типов конструкции: «розеточный»; «развилочный»; «приствольный»; «каркасный»² (рис. 22).

- *розеточный* — гнездо располагается на самой вершине дерева, часто обломанной. Центр тяжести гнезда приходится на ствол дерева, а с боков оно поддерживается «розеткой» из нескольких ветвей. Усохший обломок ствола может проходить сквозь гнездо, но обычно не возвышается над ним больше 0.5–1 м.
- *развилочный* — гнездо располагается в верхней четверти дерева, часто на изгибе главного ствола, и поддерживается боковыми ветвями. У деревьев такие структуры образуются в результате повреждения верхушки, когда одна из боковых ветвей начинает расти вверх, а остальные продолжают расти горизонтально. Ствол дерева проходит снизу и сбоку от гнезда, обычно бывает вплетен в корпус и участвует в его поддержании. Над гнездом поднимается разреженная вершина дерева высотой 3–5 м.
- *приствольный* — гнездо располагается в верхней трети или в средней части дерева у ствола и целиком опирается на боковые ветви. Главный

¹ Местообитание — это пространственно ограниченная совокупность условий среды (микроклимат, рельеф, растительность, почва, пища и др.), обеспечивающая нормальное существование части популяции особей одного вида и обладающая всеми необходимыми для этого качествами. В состав местообитания могут входить различные биотопы. Биотоп — участок суши или водоема с однотипными абиотическими факторами, занятый определенным биоценозом, т. е. совокупностью животных, растений, грибов и микроорганизмов, населяющих этот участок (озеро, болото, луг, лес и т. п.). Характерный для данного биотопа комплекс условий определяет видовой состав обитающих здесь организмов (Гиляров и др., 1986; Реймерс, 1990).

² За основу принята классификация, предложенная Е. Г. Лобковым (Лобков, Нейфельдт, 1986).

ствол проходит сбоку от гнезда и не участвует в его поддержании. Над гнездом на 5–10 м возвышается вершина.

- *каркасный* — гнездо закинено в развилке стволов многовершинного дерева на различной высоте и дополнительно может опираться на боковые ветви. Это наиболее прочный тип конструкции. Однако такие структуры возникают у деревьев редко — когда верхушку замещает не одна, а сразу несколько (две, три, четыре) боковые ветви.

Долговечность постройки зависит от количества и качества опорных ветвей. Наиболее прочная основа образуется переплетением 4–5 толстых (8–15 см в диаметре) опорных ветвей, равномерно принимающих нагрузку гнезда. Такие гнездовые конструкции могут существовать многие годы и даже десятилетия.

В разных регионах соотношение тех или иных конструкций зависит, прежде всего, от породы и типа архитектоники кроны гнездовых деревьев. На Сахалине 89% гнезд построены по розеточному типу, поскольку орланы предпочитают строить их на лиственницах с уплощенной под воздействием суровых ветров зонтичной кроной. На нижнем Амуре конструкции более разнообразны: 40% гнезд относятся к розеточному типу, еще 40% —

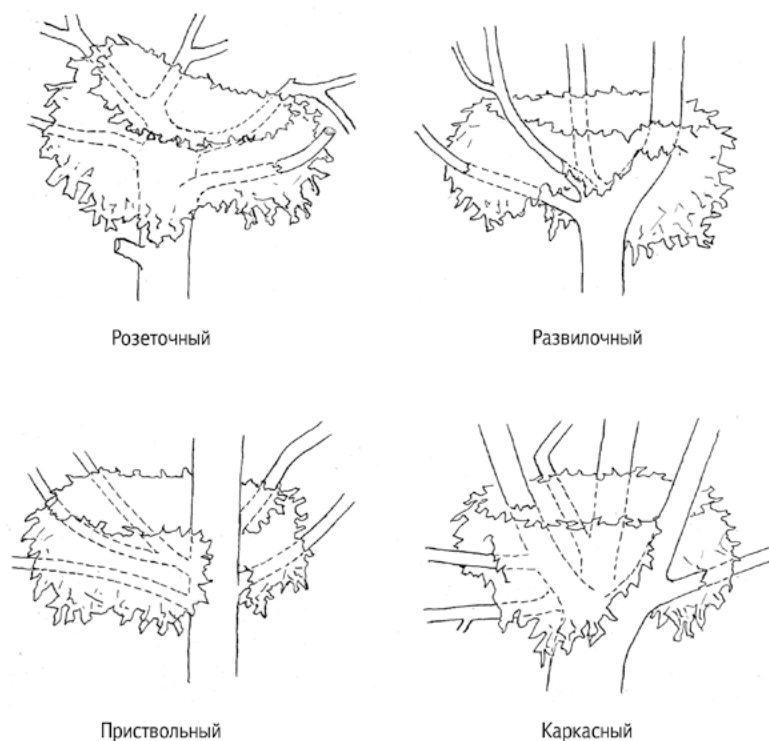


Рис. 22. Основные типы конструкций гнезд белоплечего орлана.

к развилочному. На каркасный и приствольный типы приходится по 10 % случаев (Мастеров, 1991). У орланов Камчатки самым популярным оказался развилочный тип конструкции — 68 % случаев. По приствольному типу устроено 22 % гнезд. Как и в южной части ареала, каркасный тип встречается достаточно редко — около 10 % гнезд (Лобков, Нейфельдт, 1986).

Представители близкого вида — орланы-белохвосты — предпочитают строить гнезда по приствольному (39 %) и развилочному типу (46 %). Каркасный тип встречается реже — в 15 % случаев. Это обстоятельство, а также ряд других характеристик (используемый строительный материал, размеры, удаленность от водоема и опушки леса, относительная высота расположения на дереве) позволяют отличать гнезда, построенные разными видами орланов. В различные сезоны хищники могут занимать постройки друг друга, однако белоплечие орланы делают это чаще, чем белохвосты. На нижнем Амуре 40.6 % гнезд, занятых белоплечими орланами, ранее принадлежали орланам-белохвостам. Обратная смена хозяев происходила всего в 2.1 % случаев.

Одно гнездо птицы используют в течение нескольких лет, однако в пределах гнездовой территории часто строят запасные гнезда. На Сахалине у одной пары может быть до 11 гнезд (в среднем 2.9), на Амуре — обычно не больше 2–3 (в среднем 1.5). Время от времени птицы «переезжают на новую квартиру», занимая одно из запасных гнезд. Иногда пара последовательно может сменить несколько гнезд на участке, но чаще отдает предпочтение одному – двум, чередуя их.

Почему сахалинские орланы строят больше гнезд — пока не вполне ясно. Существует несколько возможных причин, причем все они так или иначе связаны с нестабильностью условий гнездования на Сахалине. В первую очередь это частые циклоны и штормовые ветра, под воздействием которых гнезда быстрее приходят в негодность, так что орланы регулярно вынуждены строить новые. Вторая причина заключается в цикличности кормовой базы, связанной с динамикой хода на нерест горбуши. В годы с низкой численностью лососей орланы могут пропускать размножение, но при этом строят гнезда. Кроме того, на Сахалине выше степень антропогенной трансформации местообитаний. При повышении антропогенной нагрузки орланы также могут перестать размножаться, оставаясь при этом на своих территориях и продолжая строить гнезда. Аналогичная закономерность отмечена у белоголовых орланов, которые чаще начинали строить новые гнезда в районах с высокой степенью антропогенного присутствия (Fraser *et al.*, 1985).

Гнездовой субстрат и присады

На Сахалине, в бассейне Амура и на большей части побережья Охотского моря орланы предпочитают строить гнезда на даурской лиственнице *Larix*

gmelinii (98% случаев), реже гнездятся на осинах, тополях, чозениях, березах, в том числе каменных *Betula ermanii* и очень редко на елях *Picea jezoensis* и пихтах *Abies nephrolepis*. На островах амурской поймы нередко возводят гнезда на тальниках (кустообразных ивах *Salix* sp.). На Камчатке в качестве гнездового субстрата преимущественно используют каменную березу.

Гнездование на скалах и кекурах больше свойственно птицам, населяющим побережье Камчатки и север Охотского моря (Лобков, Нейфельдт, 1986; Потапов и др., 2010). Однако на Шантарских островах и полуострове Шмидта на севере Сахалина также встречаются гнезда, построенные на скалистых мысах.

В некоторых случаях орланы способны гнездиться на искусственных сооружениях — старых триангуляционных вышках и опорах ЛЭП. В отличие от скопы, белоплечие орланы более требовательны к гнездовому субстрату и даже на искусственные гнезда идут крайне неохотно. Из тысячи двухсот известных на Сахалине гнезд белоплечих орланов лишь 11 расположены на опорах ЛЭП и 2 — на триангуляционных вышках. Эти гнезда не менее продуктивны, чем построенные на деревьях, и к тому же недоступны для наземных хищников.

Возраст и особенности архитектуры гнездовых деревьев

По общему мнению, большинство хищных птиц, особенно крупные виды, выбирают для размещения гнезда наиболее старые деревья в лесном сообществе (см., напр.: Галушин, 1971; Löhmus, 2006).

Потенциально для этих целей пригодны все достаточно крупные деревья, формирующие первый ярус древостоя. В эту категорию входят растения разных возрастов, отличающиеся степенью развития кроны: молодые (g1), средневозрастные (g2) и старые генеративные (g3), а также сенильные (s) и усохшие деревья (d). Крона молодых деревьев слабо развита, имеет коническую форму. Средневозрастные генеративные деревья обладают раскидистой, обычно округлой кроной, что обусловлено замедлением роста в высоту. Старым генеративным деревьям присуща широкая крона с плоской верхушкой, поскольку их рост в высоту практически завершен. Крона разрежена из-за отмирания крупных ветвей. Сенильные деревья имеют почти полностью отмершую крону, часто сухую или сломанную верхушку.

Предпочтения белоплечих орланов при выборе гнездовых деревьев оценивали на основе сравнения параметров гнездового дерева (онтогенетическое состояние, высота, диаметр ствола) с 1–4 соседними деревьями, выходящими в верхний ярус. Мерой избирательности служил индекс Ивлева-Джекобса

$$J = \frac{U - A}{(U + A) - 2UA} ,$$

где J — индекс избирательности в отношении данного ресурса, U — доля ресурса среди используемых видом ресурсов (от англ. «used»), A — доля этого же ресурса среди доступных ресурсов (от англ. «available»). Индекс может принимать значения от -1 (избегание) до $+1$ (предпочтение); 0 соответствует отсутствию избирательности (Jacobs, 1974).

Сравнение гнездовых деревьев орланов с окружающим древостоем показало, что наиболее предпочитаемыми являются деревья в старом генеративном онтогенетическом состоянии (рис. 23). Средневозрастные деревья птицы выбирают реже, несмотря на то, что именно в этом возрастном состоянии деревья имеют наиболее крупные размеры и хорошо развитую крону. Наконец, молодые генеративные и сенильные деревья почти не используются орланами для устройства гнезд (однако последние хорошо подходят для устройства присад). Предпочтение орланами старых деревьев объясняется тем, что именно в этом возрасте вершина дерева становится разветвленной и плоской, образуя удобную площадку для размещения гнезда, а крона разреживается, благоприятствуя свободному полету и обзору.

Обычно для устройства гнезда орланы выбирают живые деревья. Со временем вершина дерева засыхает, а при долгой эксплуатации гнезда нередко

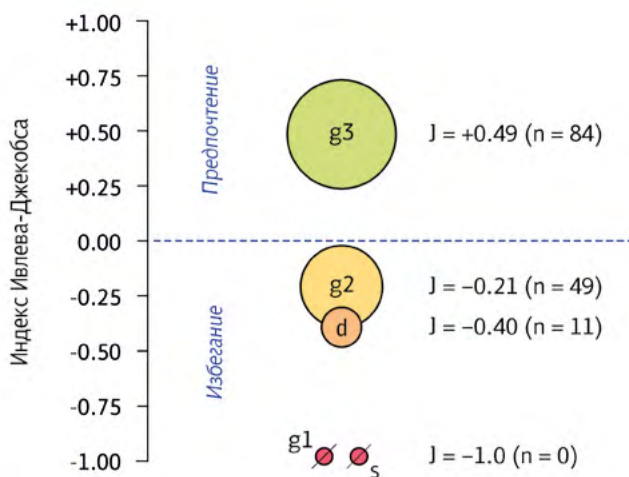


Рис. 23. Онтогенетическое состояние гнездовых деревьев и избирательность белоплечих орланов в отношении этого признака. $g1$ — молодое генеративное состояние, $g2$ — средневозрастное генеративное, $g3$ — старое генеративное, s — сенильное, d — сухостой. J — индекс избирательности Ивлева-Джекобса (Jacobs, 1974). Площадь кругов пропорциональна числу гнездовых деревьев (кроме $g1$ и s , на которых не найдено ни одного гнезда). Количество зеленых оттенков пропорционально степени предпочтения, красных — степени избегания. Штриховой пунктир — отсутствие предпочтения ($J = 0$).

полностью засыхает и само дерево. В 67 % случаев гнезда орланов были построены на живых деревьях, в 24 %—на деревьях с засохшими вершинами, и только 9 % гнездовых деревьев были полностью засохшими.

Около 50 % гнезд располагались на деревьях с плоской вершиной. Еще 27 % гнездовых деревьев имели обломанную вершину. У 13 % деревьев верхняя часть ствола была заметно изогнута, что обеспечивало дополнительную опору гнезду, 8 % гнездовых деревьев имели различные деформации верхней части ствола, и лишь в 2 % случаев крона гнездовых деревьев была обычной конической формы.

По всей видимости, средневозрастные деревья пригодны для устройства гнезд лишь при наличии каких-либо изменений верхней части кроны (сломов, усыханий). На деревьях с «нормальной» конической кроной орланы практически не гнездятся. Возможно, поэтому птицы избегают гнездиться на елях и пихтах, хотя эти деревья порой преобладают в прибрежном древостое.

Размеры гнездового дерева

То, что орланы обычно выбирают для устройства гнезд самые крупные деревья в сообществе, было замечено достаточно давно, однако у разных видов здесь есть свои особенности. Так, белоголовый орлан размещает гнезда на доминирующих деревьях, заметно возвышающихся над лесным пологом (Stalmaster, 1987). Этого нельзя сказать об орлане-белохвосте, большинство гнезд которого располагается в кроне ниже границы полога леса, хотя сами деревья отличаются крупными размерами и большой толщиной ствола. Белоплечий орлан, пожалуй, наиболее пластичен в выборе гнездового субстрата. Иногда приглянувшееся дерево может быть высотой всего 4–6 метров, но чаще эти хищники строят гнезда на высоте от 10 до 23 метров.

На Сахалине средняя высота гнездовых деревьев составляет 13.1 метра. Наиболее низкие деревья (4–7 м) встречаются в разреженных низкорослых лиственничниках на морских косах, наиболее высокие (20–25 м) — в высокоствольных лесах, растущих узкой полосой по берегам рек. Гнездовые деревья, расположенные по берегам заливов, обычно имеют такую же высоту, что и окружающий их древостой (около 10–15 м). Какой-либо избирательности в отношении их высоты выявить не удается (рис. 24).

Совсем по-иному обстоит дело с диаметром ствола дерева, который служит показателем развитости кроны. Сопоставление гнездовых и соседних деревьев по диаметру ствола¹ показывает, что у гнездовых деревьев он больше и составляет в среднем 48.5 ± 14.77 см ($n = 143$). Соседние деревья

¹ Здесь и далее идет речь о диаметре ствола на высоте 1.3 м (уровень груди), как обычно принято в лесоведении.

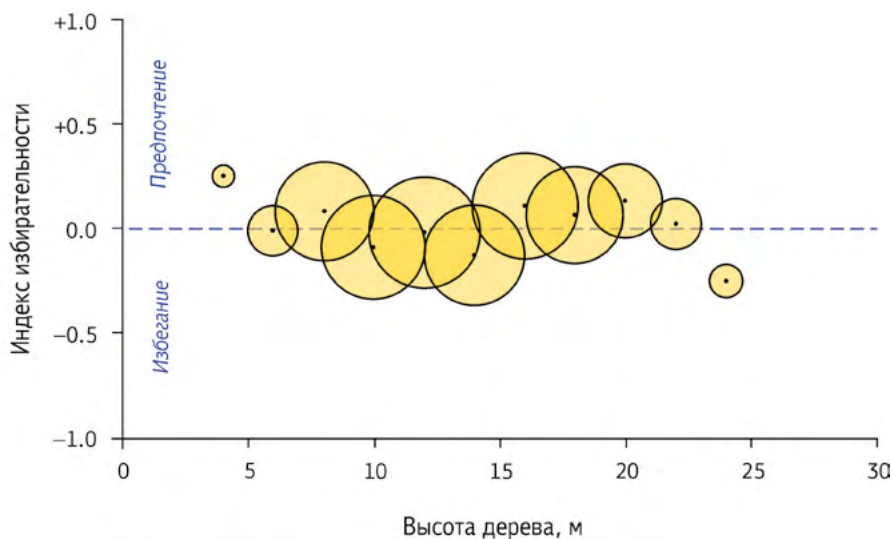


Рис. 24. Избирательность белоплечих орланов в отношении высоты гнездовых деревьев. Сахалин, 2000-е гг. Площадь кругов пропорциональна размеру выборки.

были достоверно тоньше — 33.5 ± 13.12 см ($n = 456$) (t -критерий Стьюдента, $p < 0.01$), т. е. орланы выбирают более мощные деревья (рис. 25).

Присады

Присадами называются деревья, коряги, пни и другие возвышающиеся объекты, используемые птицами для сидения. Обычно для присады орланы выбирают несколько деревьев, с которых хорошо просматривается гнездо и его окрестности. Пока птенцы нуждаются в обогреве и защите, самка много времени проводит на гнезде, в то время как самец контролирует границы участка, сидя на присаде в 200–500 м от него. Разнообразные присады служат орланам для ночевки, отдыха, охоты, а также используются как «столовые» и наблюдательные пункты, иногда выполняя несколько функций одновременно. На присадах хищники проводят большую часть своего времени. Поэтому присады — это неотъемлемая и важнейшая часть среды обитания орланов.

Требования орланов к присадам не такие строгие, как к гнездовым деревьям. Главные из них — высота расположения и наличие панорамного обзора. Поэтому сухие деревья, будучи неважным гнездовым субстратом, великолепно подходят для устройства присад. Среди живых деревьев орланы часто выбирают деревья с усохшей вершиной. Нередко птицы сидят в верхней трети кроны, если дерево имеет крупные и прочные горизонтальные ветви.

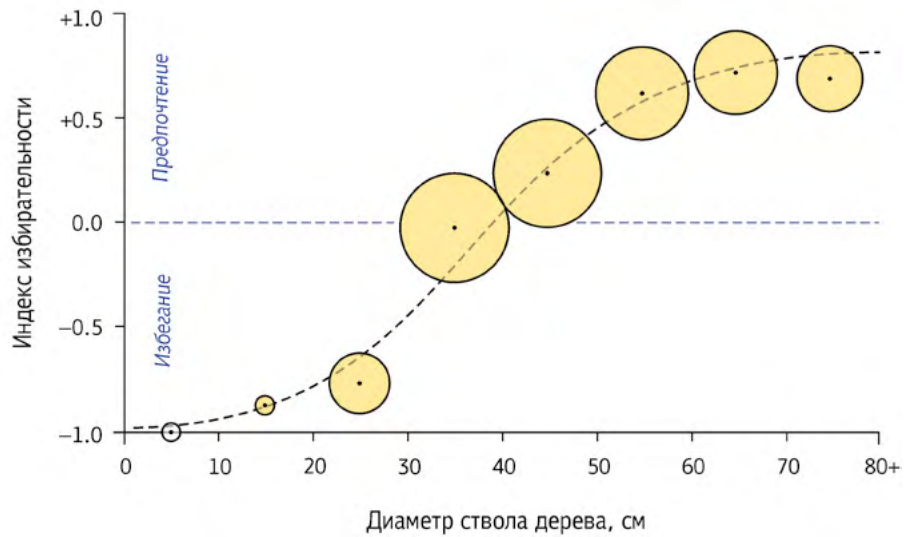


Рис. 25. Избирательность белоплечих орланов в отношении диаметра ствола гнездового дерева. Площадь кругов пропорциональна размеру выборки. Кругок без заливки соответствует выборке нулевого размера, т. к. гнезда на деревьях диаметром 0–10 см отсутствуют. Последний размерный класс открытый: 71–80 см и более.

Наличие подходящих присад на побережье кормовых водоемов необходимо для успешной охоты орланов, т. к. с ними связан основной способ лова живой рыбы — подкарауливание с последующим броском в воду. Охотничьи присадами орланам служат стоящие близко к воде деревья, застрявшие на отмели коряги или отдельные валуны, иногда просто обрывистый берег или скалы. Чем выше присада, тем лучше обзор и точнее прицеливание птицы во время броска. Обычно орланы имеют 4–6 охотничьих присад на своем кормовом участке. Отсутствие возвышающихся над местностью присад ограничивает использование орланами охотничьих территорий (Hall *et al.*, 1981; Glinski *et al.*, 1983).

Для ночевки орланы предпочитают укрытые от преобладающих ветров деревья у подножия прибрежных террас или сравнительно невысокие деревья, часто с обломанной вершиной, в окружении высокого древостоя. Это позволяет птицам сэкономить энергию в холодные ночи.

Территории обитания

Говоря о местообитаниях орланов в гнездовой период, стоит напомнить, что популяции этих хищников состоят из территориального ядра (птиц, имеющих гнездовые территории) и нетерриториальной части, куда входят как взрослые,

так и молодые особи. Местообитания этих групп существенно различаются. Нетерриториальные птицы могут образовывать скопления в районах с большим количеством доступного корма и перемещаться вслед за сезонным перераспределением кормовых ресурсов. Отдельные нетерриториальные птицы иногда поднимаются в горы до высоты нескольких сотен метров (полуостров Шмидта на севере Сахалина, кальдера Узон на Камчатке). Для территориальных особей пространство вокруг гнезда является одним из необходимых ресурсов, с которым они связаны на протяжении всего сезона размножения.

Территория обитания — это область, в пределах которой локализована основная активность пары птиц в гнездовой период. Территория включает различные функциональные элементы: гнезда и гнездовые участки, охотничьи угодья, места отдыха и ночевки, «коридоры» постоянных перелетов, подлетов к гнезду и к присадам. Средняя площадь территории обитания пары орланов на Сахалине достигает 4.4 км², на Амуре — 6.6 км². Близкие значения известны для камчатских орланов — от 3–4 до 9 км² (Могильнер, 1981; Ладыгин, 1987).

Вслед за Е. Н. Пановым (1983) под термином «гнездовой участок» мы понимаем охраняемую птицами территорию вокруг занятого ими гнезда. С этого участка изгоняются вторженцы своего вида и другие птицы, представляющие потенциальную опасность для птенцов. Размеры участка зависят от характера рельефа, растительности и индивидуальных особенностей поведения пары, но в общем случае для белоплечего орлана он соответствует зоне в радиусе около 400 м вокруг гнезда (табл. 4).

В нескольких десятках или сотнях метров могут располагаться альтернативные гнезда, принадлежащие той же паре. Некоторые из них птицы периодически посещают и даже ремонтируют на протяжении гнездового сезона. Такую группу гнезд мы называем «гнездовой территорией». Это то же самое, что «участок многолетнего гнездования» в терминологии, предложенной В. М. Галушиным (1971). На гнездовом участке, а также в излюбленных местах отдыха и ночевки располагаются постоянные присады.

Размеры гнездовой территории зависят от пространственного расположения гнезд и присад. Иногда она бывает довольно компактной, иногда протяженной — до километра и более, например, если серия гнезд построена вдоль берега реки.

Таблица 4. Радиус охраняемой орланами территории вокруг активного гнезда

Регион	Вид	Радиус, м	Площадь, км ²	Источник
Нижний Амур	Белоплечий орлан	320–420	0.32–0.5	Мастеров, 1992
Амур	Орлан-белохвост	304–329	0.29–0.34	Мастеров, 1992
США, штат Вашингтон	Белоголовый орлан	560 399–504	1.5 0.5–0.8	Watson, Pierce, 1998 Mahaffy, Frenzel, 1987

Охотничьи угодья могут примыкать к гнездовым территориям или находиться на некотором удалении от них. Обычно паре птиц принадлежит отрезок береговой линии протяженностью 1000–1500 м, на котором располагаются от 2–3 до 10 охотничьих присад. Средняя площадь охотничьих участков белоплечих орланов на Сахалине и нижнем Амуре составляет 3.9 и 5.4 км², соответственно.

Объединяя в себе все эти элементы, территории обитания белоплечих орланов представляют собой мозаику пятен различного типа и функционального назначения, обладающую сложной пространственной структурой (рис. 26).

Гнездовые биотопы

Гнездовыми биотопами орланам, как правило, служат лесные сообщества. Хищники предпочитают поросшие лесом речные долины, склоны высоких морских террас, побережья мелководных озер и морских заливов, где высокие деревья растут близко к воде (в пределах 200–500 м от береговой линии).

Однако даже в лесистых местностях орланы могут испытывать определенный дефицит гнездовых деревьев. По мнению Йана Ньютона, лишь одно из тысячи деревьев в зрелом лесном сообществе подходит для строительства гнезд орланов-белохвостов (Newton, 1979). Белоголовые орланы избирательно гнездятся в лесах, где в избытке встречаются высокоствольные, усыхающие или сухие деревья, а лесной полог имеет много ярусов, образованных деревьями разного вида, возраста и размера (Stalmaster, 1987). Такая



Рис. 26. Функциональная организация территории обитания пары орланов.

структура развивается в течение сотен лет, поэтому орланы предпочитают зрелые леса и избегают молодых сомкнутых насаждений, состоящих из деревьев одного возраста (Anthony *et al.*, 1982). Все вышесказанное можно в полной мере отнести к белоплечему орлану с поправкой на более упрощенную структуру лесных сообществ побережий Охотского моря.

Повышенная требовательность крупных хищных птиц, таких как орланы, беркут, горный хохлатый орел *Nisaetus nipalensis*, к качеству лесных насаждений, склонность гнездиться в разновозрастных лесных массивах с хорошо развитой оконной структурой делают их хорошими маркерами ненарушенных лесных экосистем.

Помимо специфического гнездового субстрата, орланам важно иметь свободный подлет к гнезду и хороший обзор с вершины дерева. Поэтому птицы обычно выбирают возвышающиеся над пологом леса деревья либо строят гнезда на опушках лесных массивов: 76% гнезд белоплечих орланов расположены не далее 20 м от границы леса (Мастеров, 1992; 1995б). На скалистом морском побережье и на крупных островах белоплечие орланы предпочитают выдающиеся в море мысы и скалы-кекуры, стоящие как на суше, так и в прибрежной зоне недалеко от берега.

Кормовые биотопы

Кормовые биотопы орланов представляют собой побережье и мелководные акватории водоемов, водно-болотные угодья и открытые сообщества в приморской полосе. В тех районах, где орланы гнездятся по соседству с колониями морских птиц, населенные ими скалистые острова и обрывы играют роль основных кормовых угодий на протяжении значительной части гнездового периода.

Различные типы водоемов неравноценны по своему качеству. Орланы предпочитают охотиться на участках с глубинами до 1.5 м, где доступность рыбы, по всей видимости, выше, чем на глубине. Именно поэтому на побережье озер и заливов с обширными мелководьями плотность гнездования заметно возрастает, а расстояние между обитаемыми гнездами соседних пар может сокращаться до 70–200 м (оз. Удыль на нижнем Амуре, зал. Ныйский на северо-восточном Сахалине). На морском побережье орланы выбирают участки с широкой песчано-илистой литоралью, обнажающейся во время отлива, на реках — участки с перекатами, где основное русло разбивается на рукава с островами (Утехина, 2004, наши наблюдения).

Выбор места для устройства гнезд в первую очередь определяется доступностью и обилием корма. В качестве иллюстрации можно привести такой случай. Осенью 2005 г. на севере Ныйского залива (северо-восточный Сахалин) после сильных штормов размыло косу, отделяющую залив от моря, в результате чего образовалось новое горло. Появились обширные отмели

и интенсивный обмен между распресненными богатыми органикой водами залива и морем. По всей видимости, это привлекло сюда в изобилии рыбу, что послужило причиной образования новых залежек нерпы и скоплений орланов. На расположенном неподалеку острове Каурунани до этого момента гнездились лишь две пары белоплечих орланов. В 2006 г. на острове поселились еще две пары орланов, а к 2011 г. их было уже семь! Среднее расстояние между обитаемыми гнездами составило 194 м, при минимальном всего 73 м. И это несмотря на то, что остров покрыт низкорослым разреженным лиственничником, казалось бы, мало подходящим для гнездования орланов.

Типы местообитаний

В зависимости от сочетания гнездовых, кормовых и защитных качеств можно выделить несколько основных типов местообитаний белоплечих орланов в разных частях ареала, различающихся по своим экологическим характеристикам.

На северо-восточном Сахалине это 1) долины рек в их нижнем течении; 2) побережье мелководных заливов лагунного типа; 3) поросшие лесом небольшие острова и морские косы, отделяющие заливы от моря; 4) открытое морское побережье, в том числе обрывистое с выходами скал.

В долинах рек расположены 38% гнездовых территорий орланов, 14% из них — в приустьевой части. На побережье заливов обитает 41% территориальных пар. Около 12% гнездовых территорий находятся на узких морских косах, где птицы имеют возможность охотиться по выбору в заливе или в море. Только 6% территорий располагаются на открытом морском побережье. Здесь основным источником корма для птиц служит море. Наконец, около 3% территорий удалены от кормовых водоемов на расстояние более 2 км и поэтому находятся в субоптимальных для птиц условиях (маргинальные гнездовые территории).

В Нижнем Приамурье орланы предпочитают гнездиться по берегам крупных мелководных озер, связанных с Амуром протоками. Там расположен 61% всех известных гнездовых территорий. Берега озер поросли лиственничной тайгой, некоторые имеют скальные выходы, хотя непосредственно на скалах здесь орланы гнезд не строят. На втором месте находятся долины сравнительно небольших рек с островками леса посреди марей, где обитают около 14% территориальных пар. На коренном берегу Амура и многочисленных протоках и заливах, прорезающих его широкую пойму, расположено 11% территорий. Чуть меньше пар (8%) обитает по берегам небольших озер, образовавшихся в устьях речек и ручьев при впадении в Амур. И только около 6% территорий орланов известны на побережье Татарского пролива, где хищники охотятся в прибрежной зоне и собирают морские выбросы. Орланы строят гнезда на деревьях, растущих в распадках небольших ручьев или на высоких обрывистых склонах морского побережья.

На севере Охотского моря и Камчатке белоплечие орланы встречаются в трех основных типах местообитаний — в долинах рек, на морском побережье и на морских островах и скалистых останцах-кекурах (Potapov et al., 2000a; 2000b; Утехина, 2004).

«Речные» территории расположены в поймах, поросших тополево-чозениевым и каменно-березовым лесом с примесью лиственницы, преимущественно в низовьях и приустьевых участках. По долинам крупных рек орланы проникают в их среднее течение, а также встречаются на крупных лесных озерах. Хищники обычно гнездятся по соседству с перекатами и мелководными плесами, изредка строят гнезда на скалистых останцах по склонам речных долин. Не избегают старых вырубок и гарей, если там сохраняются отдельные живые деревья или островки леса.

В речных местообитаниях расположено около 30% гнездовых территорий орланов. По долинам крупных рек Камчатки и Северного Приохотья плотность гнездования составляет 1.0–2.7 пары/10 км, на реках средней протяженности — 1.14–2.0 пары/10 км речного русла (Лобков, 2006).

На морском побережье протяженные скалистые участки чередуются с покрытыми лесом террасами и низкими равнинами. Участки скалистого побережья лишены крупных лососевых рек и лишь по распадкам встречаются небольшие речки, куда заходит на нерест горбуша. Узкая литораль не позволяет орланам охотиться на отмелях и собирать морские выбросы во время отлива. Вместе с тем здесь располагаются колонии морских птиц, составляющих основу питания орланов в летнее время. На скалистом побережье Кроноцкого полуострова на Камчатке гнездится в среднем одна пара на 8–10 км, а на залесенных террасах Кроноцкого залива — на 2.5–3 км береговой линии. В Магаданской области плотность гнездования орланов на побережье сильно различается, составляя от 0.4 до 4.1 пары/10 км (Утехина, 2004).

Наиболее крупные «морские базары» встречаются на обрывистых островах, удаленных от побережья до 8 км. Здесь известны четыре гнездовые территории белоплечих орланов (Утехина, 2004). На островах Шантарского архипелага одна пара орланов встречается на 5 км отлогого побережья. На скалистых участках с отдельно стоящими кекурами плотность гнездования возрастает до 5 гнезд на 10 километров (Росляков, 1986, наши данные).

Вдоль равнинных участков материкового побережья простирается обширная илисто-каменистая литораль с отдельными крупными валунами. Наличие больших камней, на которых орланы караулят во время отлива добычу, обилие мелких луж с рыбой и морскими беспозвоночными делают такие местообитания весьма привлекательными для пернатых хищников. Плотность гнездования здесь составляет 1.66–3.64 пары/10 км (Утехина, 2004). На морском побережье обитают около 70% территориальных пар.

Качество местообитаний

Качество местообитаний определяется сочетанием гнездовых и кормовых условий. В оптимальном случае пригодные для гнездования деревья должны располагаться поблизости от мелководных богатых рыбой водоемов, на побережье которых имеется достаточное количество охотничьих присад. Расстояние от гнезда до мест охоты напрямую влияет на продуктивность гнездящихся орланов (Harmata, Montopoli, 2001). Поэтому основным критерием в выборе места для устройства гнезда служит его близость к кормовому водоему.

Удаленность гнездовых участков от охотничьей территории должна быть такой, чтобы пара орланов смогла обеспечить потребности растущих птенцов и компенсировать собственные затраты энергии, не нарушая суточного энергетического баланса (см. Гл. 1, раздел «Экологическая энергетика»). У белоплечих орланов удаленность гнезд от побережья не должна превышать 2–2.5 км. Возможно, поэтому 75% от общего числа известных гнезд этих хищников располагаются не далее 500 м от ближайшего кормового водоема.

Однако на практике оптимальное сочетание условий обитания встречается сравнительно редко. Чаще птицам приходится мириться с тем, что поблизости от места охоты нет подходящих деревьев, или наоборот, качество близлежащих охотничьих угодий может быть неудовлетворительным. Вместе с тем, обладая определенной экологической пластичностью, белоплечие орланы способны адаптироваться к субоптимальным местообитаниям.

Для оценки качества местообитаний могут быть использованы разные критерии, такие как размер территории обитания (чем ниже качество, тем больше размеры территории), стабильность гнездования и эффективность размножения. Однако наиболее общим интегральным показателем является «валовая» продуктивность, т. е. число птенцов на территорию в данном типе местообитания, независимо от того, была ли территория занята в данном сезоне или нет.

Такой анализ был выполнен для основных типов местообитаний на Сахалине и в Нижнем Приамурье¹ (рис. 27). По результатам анализа местообитания разбили на группы, различающиеся между собой. На рисунке группы разделены пунктиром. Условно можно назвать их местообитаниями с высокой, средней и низкой продуктивностью. Наиболее высокопродуктивными оказались малые озера Нижнего Приамурья. К местообитаниям со средней продуктивностью относятся остальные приамурские биотопы (р. Амур, большие и средние озера, реки и поймы), а также морское побережье и заливы острова Сахалин. Сахалинские реки оказались низкопродуктивными, лишь ненамного превосходящими маргинальные местообитания, удаленные от всех водоемов. Такими же низкопродуктивными оказались местообитания Татарского пролива, как «речные», так и «морские».

¹ 18% территорий относились сразу к 2 или 3 типам; из анализа они были исключены.

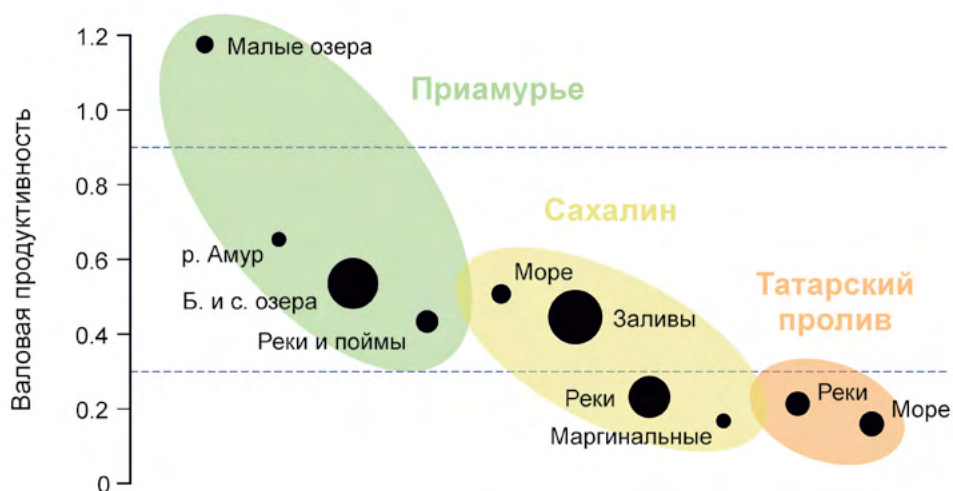


Рис. 27. Валовая продуктивность (число птенцов на территорию в год) различных типов местообитаний белоплечего орлана на нижнем Амуре, Сахалине и побережье Татарского пролива в 2000-е гг. Площадь кругов пропорциональна числу территорий. Штриховой пунктир разделяет группы, статистически достоверно отличающиеся друг от друга. Цветные эллипсы соответствуют крупным регионам — нижний Амур, Сахалин, Татарский пролив.

Аналогичное разделение местообитаний по качеству наблюдается в северном Приохотье (Potarov *et al.*, 2012). Пары, гнездящиеся на морском побережье, более продуктивны, чем обитатели речных долин. Это отражается как на средних размерах выводков (1.39 и 1.33 птенца на территорию, соответственно), так и на гнездовой активности птиц. Доля загнездившихся пар от числа всех занявших гнездовые территории на морском побережье значимо выше, чем в речных местообитаниях.

Кроме того, на протяжении последних двадцати лет продуктивность орланов на реках снижалась, что привело к сокращению общего числа птенцов, выращиваемых «речной» частью популяции, чего не происходило с орланами, гнездящимися на побережье (рис. 28). Оказалось, что продуктивность «речных» местообитаний сильно зависит от весенних паводков. Во время экстремально высоких паводков вода в реках становится мутной и доступность рыбы для орланов заметно снижается. Соответственно снижается и количество выкормленных птенцов (см. главу 4). В последние годы высота и продолжительность паводков возросли, что не могло не отразиться на эффективности размножения орланов. Авторы пришли к заключению, что более стабильные условия среды обитания на море позволяют орланам гнездиться с высокой продуктивностью, в то время как речная группировка, видимо, не способна поддерживать численность

на должном уровне без внешней подпитки особями с побережья (Potarov *et al.*, 2012).

На примере орланов, населяющих север Сахалина и Нижнее Приамурье, попытаемся проанализировать, от чего зависят наблюдаемые различия в продуктивности местообитаний.

Сахалин

Острова и морские косы

Морские косы обладают протяженной береговой линией, поскольку вытянуты вдоль всей длины заливов, имеют небольшую ширину и омываются с одной стороны морем, а с другой — водами заливов. Это определяет большую площадь литорали и обсыхающих во время отлива мелководий, на которых орланы обычно и добывают корм. В зависимости от ситуации, хищники могут охотиться на заливе или на морском побережье.

Вместе с тем количество пригодных для гнездования деревьев здесь весьма ограничено. Лесная растительность представлена угнетенными лиственничниками, деревья в которых отличаются небольшими размерами (толщина ствола 15–20 см) и деформированной уплощенной кроной. Однако орланы мирятся с тем, чтобы строить гнезда даже на кустообразных лиственницах с плотной щетинистой кроной, высотой всего 3–4 м, лишь бы оставаться поблизости от богатых кормовых территорий.

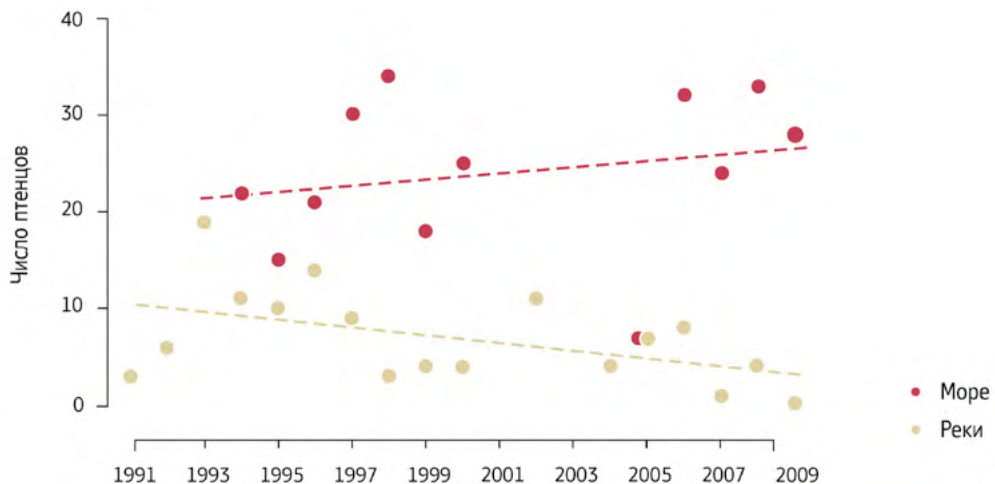


Рис. 28. Суммарное количество птенцов, выращенных белоплечими орланами в различных местообитаниях (реки и морское побережье) Северного Приохотья. По: Потапов и др. (2010).

Морское побережье

С точки зрения условий гнездования открытое морское побережье сходно с морскими косами, за исключением того, что здесь орланы могут охотиться только на прилегающей морской акватории. Прибрежные участки суши часто представлены влажными тундрами с многочисленными озерами, где хищники регулярно добывают водоплавающих птиц и заметно реже — белых куропаток.

Благодаря исключительно богатым кормовым условиям морские косы, острова и открытое морское побережье — высокопродуктивные местообитания. Одна гнездовая территория здесь производит в среднем 0.51 птенца в год.

Побережье мелководных заливов лагунного типа

Данный тип местообитаний отличается промежуточными характеристиками гнездовой и кормовой базы. Пригодный для гнездования высокоствольный лес распределен вдоль побережья неравномерно. Встречаются протяженные участки, лишенные древесной растительности.

Кормовые условия на заливах весьма благоприятные за счет большой площади мелководий и широкой литорали, где птицы охотятся, собирают выбросы и падаль. Даже в отсутствие лососей орланы находят достаточное количество корма, чтобы обеспечить потребности семьи. Нередко птицы летают на охоту в устья заливов, где вероятность найти корм намного выше.

В результате побережье заливов на значительной протяженности представляет собой оптимальное сочетание условий для гнездования орланов. Продуктивность их размножения достаточно высока и составляет 0.45 птенца на территорию в год.

Долины рек

Этот тип местообитаний характеризуется обилием пригодных для устройства гнезд крупных старых деревьев, достигающих 18–25 м в высоту и 70–150 см в толщину. Участки леса имеют вид лент, вытянутых вдоль русла. Пространственная структура лесной растительности отличается высокой мозаичностью за счет развитой парцеллярной мозаики, разветвленной гидрологической сети и сложного мезорельефа.

В то же время реки не отличаются хорошими кормовыми условиями из-за мутности воды, отсутствия мелководий и скудных запасов доступной рыбы в отсутствие идущих на нерест лососей. Таким образом, на реках

орланы не испытывают недостатка в гнездовых ресурсах, однако находятся в субоптимальной в кормовом отношении ситуации.

Вероятно, поэтому валовая продуктивность территорий на реках весьма низкая и составляет 0.23 птенца на территорию в год. Она достоверно ниже по сравнению с продуктивностью пар на море и заливах.

Краевые местообитания

Маргинальные, т. е. удаленные от кормовых угодий территории, как и ожидалось, оказались наименее продуктивными. На них орланы выращивают в среднем 0.17 птенца в год. Это несколько меньше, чем на реках, хотя статистически достоверной разницы здесь нет. Однако по занятости гнездовых территорий маргинальные местообитания в полтора раза уступают речным. По всей видимости, удаленность гнезд от мест охоты создает определенные трудности в поддержании энергетического баланса гнездящихся пар, в результате чего размножение становится менее стабильным и продуктивность падает.

Нижнее Приамурье

В целом местообитания орланов на нижнем Амуре более продуктивные, чем на Сахалине. По всей видимости, это связано с более стабильными погодно-климатическими условиями, высокой облесенностью побережий и богатой кормовой базой, не имеющей ярко выраженной цикличности, поскольку питание орланов ориентировано преимущественно на частичковые виды рыб. Тем не менее, и на Амуре качество различных типов местообитаний может существенно различаться.

Малые озера

Малые озера располагаются в приустьевой части небольших рек, впадающих в Амур. В месте впадения образуется своеобразная лагуна, отделенная от русла Амура намытой косой. Такие озера могут быть зажаты между склонами сопок, поэтому берега их лесистые, а пригодные для гнездования деревья подходят к самой воде. Охотятся орланы как в устье питающих озера рек, так и на прибрежных отмелях русла Амура.

Сочетание оптимальных гнездовых, кормовых и защитных условий приводит к тому, что продуктивность в этом типе местообитаний наиболее высока и составляет 1.18 слетка на территорию в год. Помимо валовой продуктивности, здесь очень высока и гнездовая активность птиц — 81 % территориальных пар приступают к размножению.

Река Амур

Высокие берега реки Амур, поросшие лиственничной тайгой с примесью дуба монгольского и осины, также являются весьма привлекательными для гнездования орланов. Гнездовые деревья и охотничьи присады располагаются рядом с береговой линией так, что орланы могут охотиться, не покидая своего гнездового участка. Однако русло Амура не изобилует прибрежными отмелями, поэтому орланы могут рассчитывать только на ту рыбу, которая плавает у поверхности воды. Вместе с тем быстрое течение реки, как конвейер, пронесет мимо территории орланов потенциальную добычу: погибших птиц, снулую рыбу, особенно во время хода на нерест тихоокеанских лососей. Хищники выжидают выжидательную тактику, поэтому основной способ охоты здесь — подкарауливание. Продуктивность на р. Амур составляет 0.66 слетка на территорию.

Большие и средние озера

Площадь средних и крупных озер, связанных с Амуром протоками, может составлять от 15 до 340 км². Побережья озер представлены различными ландшафтами: от крутых склонов сопок с выходами скальных обнажений до равнинных берегов, покрытых лиственничной тайгой, марей и разветвленных дельт впадающих в них рек. Обитающие на озерах орланы гнездятся и охотятся здесь же. Большая протяженность береговой линии с разнообразным сочетанием гнездовых и кормовых биотопов приводит к тому, что продуктивность этих местообитаний средняя — 0.54 слетка на территорию.

Берега рек и поймы

Характерной чертой этого типа местообитаний является ограниченность выбора пригодных для гнездования деревьев. Пойма реки Амур представляет собой обширное луговое пространство, прорезанное многочисленными протоками и озерами, заливаемыми во время паводков. В непосредственной близости от воды орланы могут гнездиться только на тальниках — невысоких кустообразных или древовидных ивах. Охотятся птицы в водно-болотных угодьях, окружающих гнездовые участки.

Нередко птицы гнездятся в небольших островках леса (релках) посреди марей в нижнем течении рек. Древесная растительность в релках представлена угнетенными лиственницами или березами, мало подходящими для устройства гнезд. Пригодные деревья, как правило, удалены от кормовых водоемов на расстояние от нескольких сотен метров до 1.5–2 км. Поэтому продуктивность этого типа местообитаний сравнительно низкая — 0.43 слетка на существующую территорию.

Побережье Татарского пролива

Это наименее продуктивный тип местообитаний (0.16–0.23 слетка на территорию). Столь низкие показатели, по-видимому, связаны с бедной кормовой базой. Сколько-нибудь крупных колоний морских птиц на большей части побережья нет. Только в заливе Чихачева морские птицы (бакланы, кайры, тихоокеанская и чернохвостая чайки) играют значимую роль в рационе пернатых хищников. Орланы преимущественно ориентированы на собирательство морских выбросов и только во время хода на нерест тихоокеанских лососей переключаются на этот источник корма.

* * *

Наследуемые стереотипы гнездового поведения находятся под особо жестким давлением естественного отбора, поскольку вероятность оставить потомство у особей, загнездившихся в субоптимальных условиях, значительно снижается.

Учитывая естественно низкую продуктивность белоплечих орланов, в некоторых типах местообитаний темпы воспроизводства недостаточны для компенсации смертности. В результате могут формироваться «стоковые» (sink) группировки, не способные поддерживать численность без внешней подпитки особями из других более продуктивных местообитаний. Примером могут служить речные местообитания в Магаданской области, побережье Татарского пролива, западное побережье острова Сахалин.

В этих условиях возрастает роль «истоковых» (source) группировок орланов и соответствующих им местообитаний. На Амуре это побережья малых, средних и больших озер, на Сахалине — морское побережье и берега лагунных заливов, в северном Приохотье — местообитания морских побережий.

Использование территорий обитания (на примере контрольной группы птиц)

Как мы выяснили, структура местообитаний влияет на их качество и, соответственно, на продуктивность размножения орланов. Вместе с тем характер использования птицами территории обитания, ее площадь и конфигурация зависят от многих других факторов: кормовой ситуации, обеспеченности территории удобными присадами, наличием запасных гнезд, антропогенным воздействием.

На примере контрольной группы из 11 пар, обитающих в высокопродуктивных угодьях центральной части залива Чайво (северо-западный Сахалин) (рис. 29), проследим, как влияют эти факторы на территориальное поведение и продуктивность птиц. Начиная с середины 2000-х годов, этот

район стал ареной масштабного освоения шельфовых месторождений углеводородов. На побережье началось строительство береговых технологических комплексов, дорог, трубопроводов. В результате уровень техногенной и рекреационной нагрузки заметно возрос.

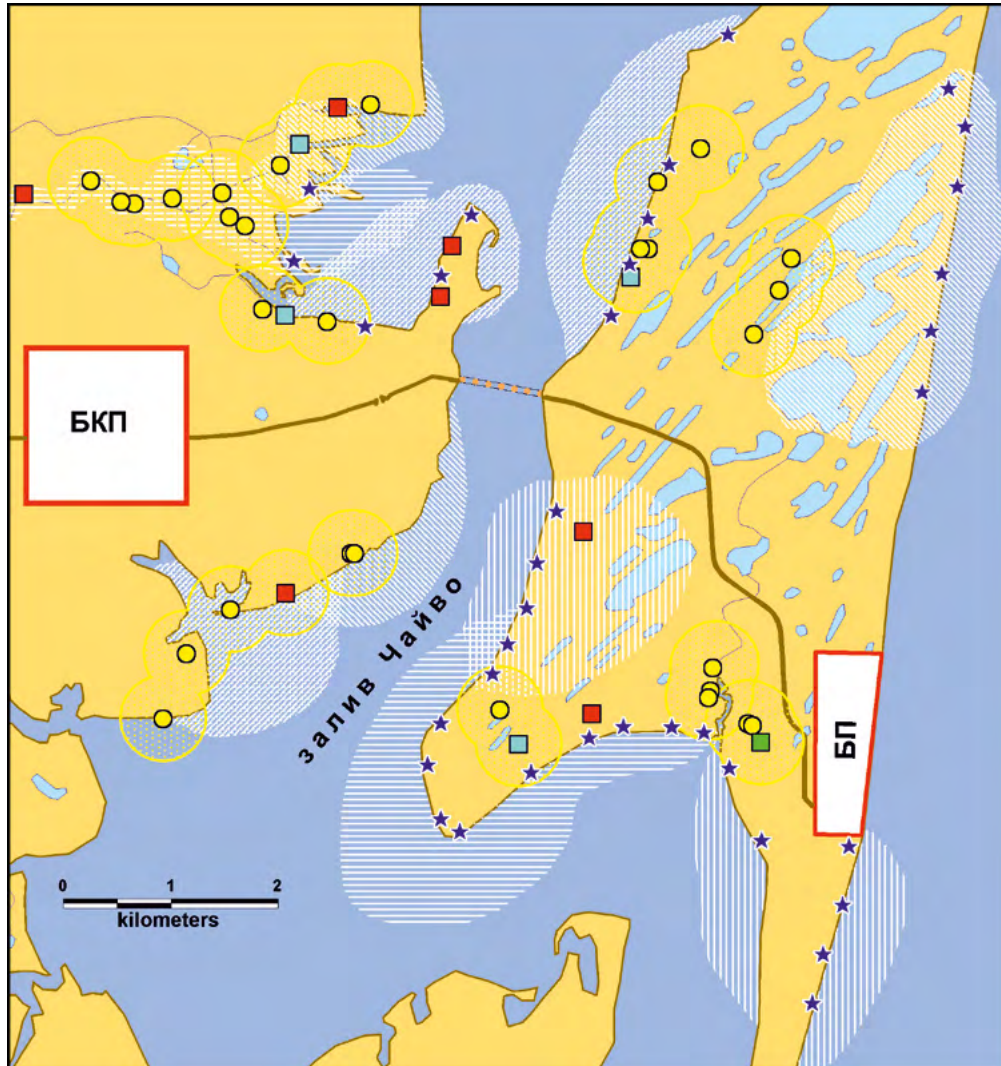


Рис. 29. Схема территорий обитания контрольной группы белоплечих орланов в зал. Чайво (северо-западный Сахалин). Кружки — гнезда орланов. Квадратики — искусственные гнездовые платформы: зеленые — те, в которых орланы загнездились и вывели потомство; голубые — те, которые стимулировали птиц построить свое гнездо рядом; красные — посещаемые платформы, используемые в качестве «кормовых столиков». Звездочки — искусственные присады. Желтые окружности — границы охраняемых гнездовых участков. Штриховка — охотничьи территории различных пар. БКП — береговой технологический комплекс. БП — береговая буровая площадка.

Одним из наглядных показателей, характеризующих условия обитания орланов, является стабильность гнездования. За восьмилетний период наблюдений (2006–2013 гг.) только одна пара ежегодно приносила потомство, не пропустив ни одного сезона. На другом участке гнездование орланов прерывалось лишь однажды. Еще на трех участках пары гнездились по 4–5 раз. Стабильность гнездования этой подгруппы (доля гнездящихся пар от их общего числа), составляющей «репродуктивное ядро», за весь период составила 57%. Другие 4 пары гнездились по 1–3 раза, и одна пара не гнездилась вовсе. Таким образом, показатель стабильности гнездования этой подгруппы составил всего 15%. Одна пара орланов вселилась на контрольную территорию в 2012 г. и построила свое гнездо по соседству с искусственной гнездовой платформой.

Одной паре орланов на Сахалине обычно принадлежит несколько гнезд. В рассматриваемой группе их число варьировало от 2 до 8. Пары заметно различались по склонности менять гнезда на участке от года к году. Наиболее продуктивные пары использовали попеременно только два гнезда на участке, отдавая явное предпочтение лишь одному из них. По 3 гнезда за 8 лет сменили две пары орланов, последовательно занимая каждое в течение двух сезонов. Одна пара использовала принципиально иной «кочевой» алгоритм смены гнезд. Эти птицы не гнездились ни в одной из своих построек дважды.

Пространственная структура поселения формируется, вероятно, еще в весенний период. В летнее время соседние пары стараются не нарушать границ охраняемых гнездовых территорий, хотя их охотничьи участки могут пересекаться.

Сравнительно часто приходится видеть, как на участке территориальных, но негнездящихся орланов присутствуют неполовозрелые особи в возрасте 2–3 лет или старше. В одном случае молодая птица составляла компанию одиночному орлану, вероятно, потерявшему партнера. В другом — молодой орлан длительное время держался на территории пары, которая не обзавелась потомством в текущем сезоне. Молодая птица вела себя исключительно похозяйски, свободно перемещаясь по всему участку и присаживаясь на гнездо, что, однако, не вызывало никакой реакции со стороны хозяев. Значительно реже неполовозрелые особи появлялись на территории гнездящихся пар.

После вылета связь слетков с гнездом в большинстве случаев утрачивается не сразу. Слетки часто возвращаются ночевать обратно в гнездо. Здесь же они могут проводить значительную часть дневного времени. Один из родителей обычно продолжает дежурить вблизи молодых птиц, а второй в это время охотится. Однако некоторые пары после вылета птенцов надолго оставляли гнездовой участок, предоставляя молодняк самим себе.

Динамика кормовых условий на контрольной территории была преимущественно связана с количеством пришедшей на нерест горбуши. В годы со средним обилием рыбы кормовые территории орланов перекрываются,

и пограничные районы поочередно использовались несколькими соседними парами. Птицы с разных гнездовых участков занимали одни и те же присады, подолгу парили вместе в восходящих потоках. Часто можно было наблюдать сидящих на отмелях хищников, пассивно поджидающих проплывающую мимо рыбу. В такие сезоны территориальные конфликты случаются сравнительно редко.

В годы высокой численности горбуши охотничьи территории заметно уменьшались в размерах и не перекрывались. Между ними формировались «нейтральные зоны», которые взрослые птицы практически не посещали. Общая площадь территорий обитания заметно сокращалась, уменьшалась и протяженность перелетов. В этих условиях крайне редко случались территориальные столкновения между соседями. По сравнению с умеренно рыбными сезонами, совокупные затраты энергии на поддержание суточного баланса птиц сокращались в среднем на 15%.

В противоположность этому, в годы с низкой численностью пришедшей на нерест горбуши индивидуальные участки орланов смыкались, исчезали «нейтральные» зоны и зоны совместного использования. На этом фоне разворачивались активные территориальные конфликты между соседними парами, в ходе которых могли происходить значительные переделы пространственных границ. Площадь охотничьих территорий увеличивалась. В такие сезоны общие затраты энергии гнездящихся птиц возрастали на 40% по сравнению с периодами изобилия рыбы.

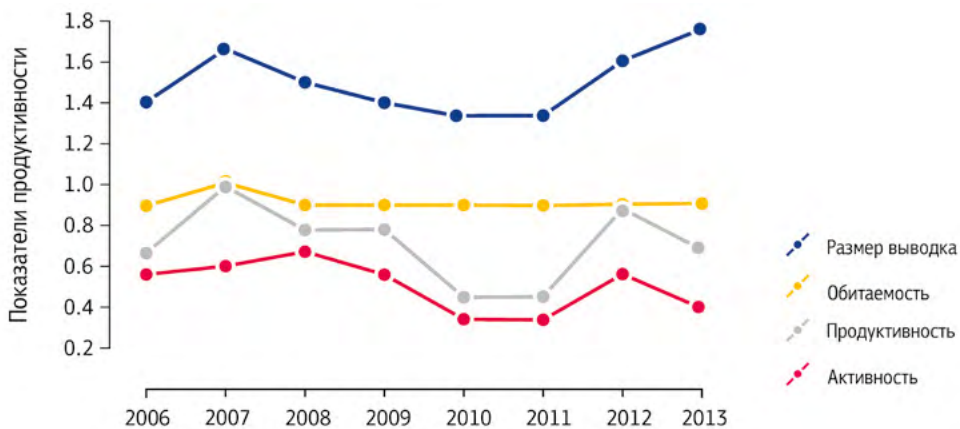


Рис. 30. Динамика показателей продуктивности и гнездовой активности контрольной группы орланов. Обитаемость — доля гнездовых территорий, занятых территориальными парами птиц, от всех существующих территорий; Активность — доля территорий, где пары произвели потомство, от всех обитаемых территорий; Размер выводка — число птенцов (в том числе и погибших) на одну размножающуюся пару; Продуктивность — число поднявшихся на крыло слетков на одну территориальную пару.

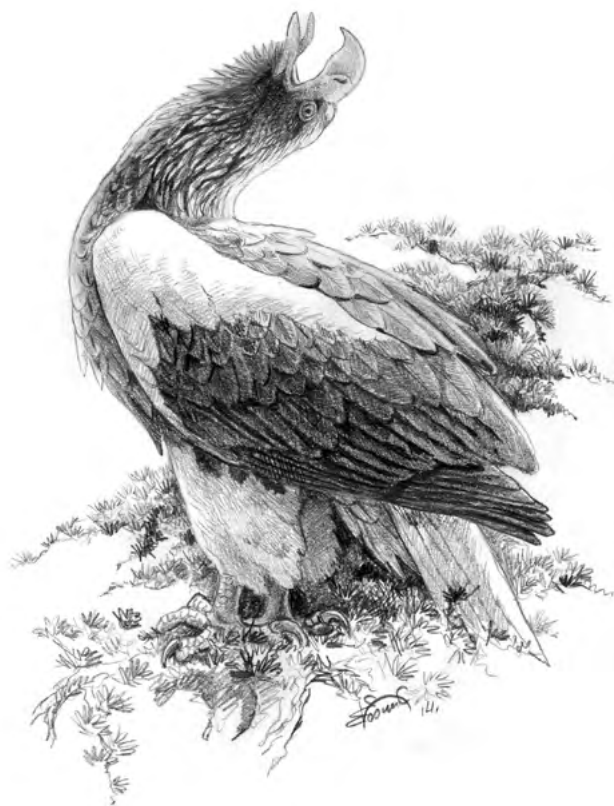
Наряду с рассмотренными структурными особенностями территории важную роль в определении степени ее благоприятности для птиц играет антропогенный фактор, прежде всего — фактор беспокойства. Степень антропогенного влияния связана с удаленностью гнезд от промышленных объектов, расстоянием до автомобильных дорог, рекреационной нагрузкой, расположением трасс пролета вертолетов и (особенно) взлетно-посадочных площадок (см. Гл. 11, раздел «Воздействие беспокойства»).

Воздействие фактора беспокойства приводит к смещению территориальной активности орланов в противоположную от источника сторону. Полетная активность орланов контрольной группы находилась в противофазе с частотой рейсов вертолетов, снижаясь в периоды с высоким воздушным трафиком. Появление на участке обитания птиц посторонних объектов (например, охотничьих будок) чаще всего приводит к тому, что орланы перестают посещать их окрестности. Антропогенное влияние, таким образом, способно привести к существенному изменению характера использования территории.

Естественно предположить, что при ухудшении кормовых условий напряженность энергетического бюджета птиц возрастет в связи с необходимостью перемещений на большие расстояния в поисках корма. Это повышает их уязвимость к любым формам неблагоприятного воздействия и может отражаться на успехе размножения.

Появление подъездных путей к морскому побережью сопровождается ростом рекреационной нагрузки и постепенно становится важнейшим фактором, влияющим на продуктивность орланов. В критических случаях, когда сила совокупного воздействия природных и антропогенных факторов превышает пороговую величину, птицы могут вовсе не гнездиться либо гнездование прерывается на ранних стадиях.

Средний успех размножения модельной группы в 2006–2013 годах составил 0.71 слетка на 1 обитаемую территорию (рис. 30). Хотя число территориальных пар за весь период практически не изменилось, заметен спад показателей продуктивности и гнездовой активности в 2010–2011 гг. По-видимому, это связано с ухудшением кормовой ситуации, совпавшим с нарастанием хозяйственной активности человека и антропогенной нагрузки на побережье. В этот период сократилось число гнездящихся пар, уменьшился размер выводка, соответственно, снизилась продуктивность, т. е. количество птенцов, произведенных потенциально способными к размножению птицами.



5 Гнездовая биология и размножение

Начало гнездового периода

Образование пар и ухаживание

Первые попытки образовать пару и начать строительство собственного гнезда отмечаются у орланов уже в возрасте четырех лет. Однако большая часть птиц начинает размножаться в 7 лет или позже (Остапенко, 1995, 2002). Пока остается невыясненным, когда формируется пара: на зимовке, во время миграции или уже после возвращения потенциальных партнеров на родину.

В конце февраля – начале марта орланы прилетают в места будущего гнездования. Первые 1–2 недели птицы проводят на гнездовом участке сравнительно мало времени, часто и надолго улетаю в море на охоту. Однако постепенно пребывание птиц у гнезда становится все более продолжительным.

Со второй половины марта брачное поведение приобретает выраженный характер.

Орланы подолгу сидят рядом на одной ветке или на снегу недалеко от гнезда. Свои чувства птицы выражают касаниями клюва или вокальным дуэтом, когда один из партнеров, запрокинув вверх голову, начинает громко кричать, и его крик подхватывает вторая птица. К такому унисональному дуэту часто присоединяются птицы из соседних пар. Наиболее красивая форма брачного поведения — демонстративные полеты. Партнеры взмывают в воздух, преследуя друг друга с криками, или описывают круги, почти соприкасаясь крыльями. Однажды удалось наблюдать, как птицы, летя одна над другой, синхронно выписывали в воздухе продолжительную змейку. Набрав высоту, птицы нередко сцепляются лапами и, совершая пируэты, падают вниз. Не долетая до земли нескольких метров, орланы расходятся в стороны.

Кульминацией ухаживания является спаривание, которое часто происходит на гнезде, по соседству на дереве или на снегу. Птицы сидят друг рядом с другом, издавая время от времени клекот, иногда демонстративно занимаясь чисткой оперения. По мере нарастания возбуждения интенсивность и громкость клекота усиливается и в момент спаривания становится наивысшей. Спаривание происходит в конце марта — начале апреля, но может продолжаться и позже в период насиживания кладки — вплоть до конца июня.

Непременным атрибутом брачного поведения является совместный ремонт и восстановление гнезда. Строительство гнезда занимает один — два сезона и требует от птиц больших затрат времени и энергии. Как правило, в год строительства нового гнезда орланы не размножаются. Однако наличие подходящих «заготовок» может ускорить процесс и стимулировать птиц загнездиться в том же сезоне. В природе орланы часто используют останки старого гнезда (порой даже гнезда других видов птиц, например, ворон или коршунов) в качестве основы для новой постройки.

Строительство гнезда

Выбрав подходящее дерево, орланы «прореживают» его крону — обламывают мелкие ветки в радиусе 3–5 м вокруг будущей постройки, если они мешают свободному полету. Сломанные ветви используют в качестве строительного материала.

В основу гнезда птицы укладывают тонкий лапник попеременно с сухой травой и водорослями, которые собирают на побережье. Образуется небольшая платформа из «вяжущего» материала, оплетающего опорные ветви. На эту платформу птицы приносят толстые сучки длиной до 2 м и диаметром до 3.5 см, добавляя «вяжущий» материал. Тонкие веточки лиственницы, покрытые выступающими почками, переплетаются и скрепляют всю кон-

струкцию. Постепенно большое количество веток с лапником и травой спрессовывается под собственной тяжестью, образуя прочную платформу, способную выдержать вес взрослого человека. При этом само гнездо может весить 150–200 кг.

Орланы собирают строительный материал в радиусе до 2.5 км от гнезда. Весной нередко удается восстановить по следам, как орлан подходил по насту к склонившимся низко ветвям лиственницы и обламывал их, ухватив лапой и помогая себе крыльями. Сучки потоньше орланы обламывают клювом. Крупные ветви они предпочитают собирать в радиусе до 250 м от гнезда, тогда как мелкие веточки и материал выстилки лотка могут приносить издалека. Самец играет роль основного поставщика строительного материала. Самка приносит материал в 1.5 раза реже самца, непосредственно занимаясь строительством гнезда (Науменко, 2011).

На финальных стадиях птицы укладывают в центр гнезда много тонких веточек, сухой травы (колосняк *Leymus* sp., вейник *Calamagrostis* sp.), водорослей, зостеры *Zostera* sp. и лишайника-бородача (*Bryoria trichodes*, *Bryocaulon pseudosatoanum*), которые формируют лоток с углублением в центре для будущей кладки. Материал гнезда и выстилки соответствует составу растительности в его окрестности и может существенно различаться в разных районах. Новое гнездо представляет собой неглубокую чашу диаметром около 70 см и толщиной 30–35 см, сложенную преимущественно из зеленых веток. С годами диаметр постройки увеличивается до 220 см, а толщина — до 80–100 см (средние размеры 121 × 149 × 39 см). В таком гнезде может не только с комфортом разместиться семья орланов, но и вытянуться в полный рост человек. Во время полевых работ автору неоднократно приходилось пережидать полуденный зной в пустых гнездах орланов, спасаясь на обдуве от мошки и комаров.

Наиболее интенсивно строительство гнезда идет до откладки яиц и занимает около трех недель. Ремонт продолжается и в период инкубации, однако птицы приносят материал примерно в пять раз реже. В течение лета взрослые птицы периодически доставляют на гнездо ветки, чаще всего зеленые, и укладывают их в лоток. Такое поведение консолидирует пару и может иметь практическое значение, помогая поддерживать чистоту в гнезде. Остатки добычи, переложенные зеленой хвоей, быстро высыхают и не гниют.

Откладка яиц и инкубация

Период откладывания яиц растянут с конца марта по конец апреля. С интервалом в 3–4 дня орланы откладывают 1–2, реже 3 белых с фишашковым оттенком округлых и довольно крупных яйца весом 130–140 г (средние размеры 58 × 74 мм). На нижнем Амуре пик откладывания яиц приходится на середину апреля. Самая ранняя кладка отмечена 3 апреля, самая поздняя — 26 апреля.

На северо-восточном побережье Сахалина орланы откладывают яйца с последних чисел марта до конца апреля и даже в первой декаде мая. Подавляющее большинство яиц орланы откладывают с 8 по 23 апреля (рис. 31).

Насиживание начинается с первого яйца и продолжается 38–40 дней. Первый проклев скорлупы появляется примерно за сутки до вылупления птенца (Чередов, 1995; Пент и др., 2006). Кладку обогревают оба партнера, однако самка затрачивает на это вдвое больше времени, находясь на гнезде, — около 70% времени инкубации (Науменко, 2010б). Самец лишь иногда подменяет ее на гнезде, и в эти моменты самка получает возможность поохотиться. Насиживающая птица плотно лежит на гнезде, вжавшись в лоток так, что над гнездом возвышается лишь голова или кончик клюва. Регулярно, 1–3 раза в час, птица приподнимается и клювом переворачивает яйца. Этим орланы обеспечивают равномерный обогрев яиц и нормальное развитие эмбрионов. В теплую погоду насиживающая птица может покинуть гнездо на несколько минут, чтобы размять крылья и сменить позу на соседнем дереве.

Появление птенцов на нижнем Амуре приходится на период с 11 мая по 3 июня, массовое вылупление — на начало третьей декады мая. На Сахалине птенцы появляются на свет с 9 мая по 16 июня, но большинство вылупляется в период с 15 по 31 мая.

Выращивание птенцов

Развитие и взаимоотношение птенцов в выводке

В первые дни появления на свет птенцы орланов большую часть времени проводят лежа. На третьи – четвертые сутки птенец уже способен сидеть и выпрашивать корм, издавая при этом своеобразный стрекочущий писк,

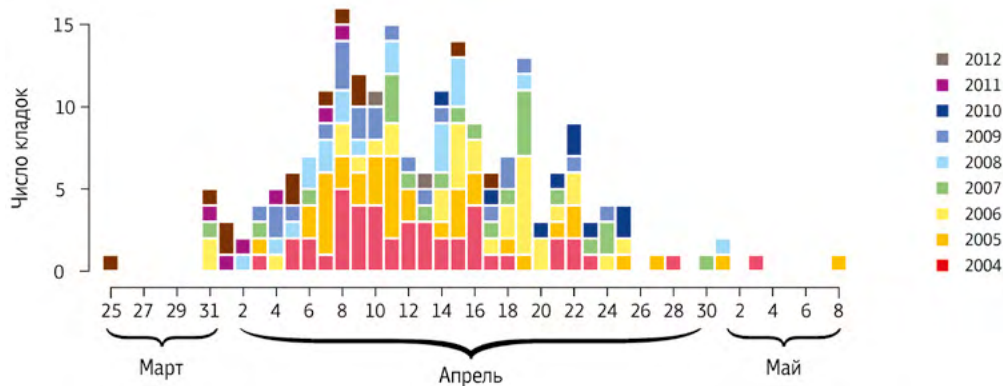


Рис. 31. Распределение сроков начала кладки яиц белоплечими орланами на северо-восточном побережье Сахалина в 2004-2012 гг.

вытянув шею и трепеща крылышками. В двухнедельном возрасте орленок начинает активно ползать по гнезду на цевках, сжав «в кулак» непослушные еще пальцы. Первые попытки встать на лапы орлята предпринимают в возрасте 30–35 дней, но способность уверенно ходить по гнезду обретают только в возрасте 40–45 дней.

В первые 3–4 недели после вылупления взаимоотношения птенцов часто носят агонистический характер. Именно в этот период чаще всего происходит регуляция размера выводка. Хотя на свет появляются 1–3 птенца, обычно до вылета из гнезда доживает только один или два слетка. За счет разницы в возрасте старший птенец получает преимущество в размерах и, как правило, доминирует в конфликтных ситуациях. Во время стычки старший птенец бьет клювом младшего в голову или хватает за клюв и шею. В ответ на это младший птенец падает и затаивается на некоторое время. Доминирующий птенец может настойчиво таскать клювом собрата, иногда травмируя его. «На память» обычно остаются шрамы на надклювье и мягкой восковице. Во время кормления родители обращают внимание только на активного птенца, а младший может не получить корма вовсе и погибнуть. Конфликты между птенцами продолжаются и в старшем возрасте, но их напряженность постепенно ослабевает и не носит фатальных последствий. Практически все птенцы, пережившие этот критический период, благополучно покидают гнездо.

До трехнедельного возраста в случае опасности птенец ложится и затаивается, прижавшись к лотку. В возрасте 4–7 недель его реакция постепенно становится более активной, приобретая характер оборонительной. В ответ на приближение агрессора (человека, медведя и др.) птенец шипит и способен ударить крылом или клювом. Но свое главное оружие — когтистые лапы — орленок начинает применять по-настоящему только в возрасте 8–9 недель.

В ожидании родителей птенцы периодически издают короткий визгливый клекот, который срывается на сиплый свист в момент подлета взрослой птицы к гнезду. С возрастом орлята все настойчивее начинают требовать корм истошными криками, если завидят родителей в окрестности гнезда. Такое окрикивание может продолжаться часами. Птенцы, что называется, берут родителей «измором», вынуждая их полететь на охоту.

Крики тревоги, как взрослых орланов, так и птенцов напоминают гогот гуся с чередованием низких и высоких нот. Во время паники или крайнего дискомфорта птенцы издают пронзительный стрекочущий свист. В спокойном состоянии у птенцов периодически можно слышать тихое «поскуливание», выражающее, по всей видимости, широкую гамму чувств.

Вылет из гнезд и послегнездовой период жизни

Активная подготовка к первому полету начинается уже в двухмесячном возрасте. Птенцы тренируют крылья, интенсивно взмахивая ими и подпрыгивая

на гнезде. Чуть позже орлята начинают использовать своеобразные тренажеры — опорные ветки, торчащие под гнездом. Перейдя на такую ветку и крепко схватив ее лапами, птенец несколько минут сильно машет крыльями, используя пружинящие свойства природного «эспандера». Такие тренировки становятся все чаще. В это время у птенцов заметно увеличивается объем летательной мускулатуры.

Птенцы покидают гнездо во второй декаде августа в возрасте 90–100 дней, но иногда и раньше. К этому времени маховое оперение практически полностью отрастает и крылья приобретают необходимую для полета площадь — около 6730 см^2 (Мастеров, 1992). Птенцы поднимаются в воздух, когда отношение веса тела к площади несущей поверхности достигает определенной величины, равной $0.80\text{--}0.99 \text{ г/см}^2$. В последнюю неделю пребывания птенцов в гнезде родители практически перестают их кормить, отчего вес тела птенцов снижается почти на килограмм, обеспечивая тем самым увеличение удельной силы (Познанин, 1979).

Сам вылет происходит по-разному. В одних случаях родители выманивают слетков из гнезда, пролетая над ними с добычей. В других во время тренировочных прыжков птенцы перелетают на соседнее дерево и там осваиваются с новой обстановкой. Временами птенцам не удается сесть на дерево, и они планируют на землю. На открытом пространстве родители обычно находят их и продолжают подкармливать, пока орлята не смогут самостоятельно летать. Но если птенец приземляется в густые заросли кедрового стланика, он может погибнуть. Кроме того, на земле всегда есть риск попасть в лапы медведю или росомaxe *Gulo gulo*.

После вылета птенцы держатся в 200–500 м от гнезда, периодически возвращаясь в него на ночь и для кормежки. Обретя способность к полету, птенцы нередко атакуют родителей в воздухе, требуя корм. Иногда слетки объединяют свои усилия, продолжительно преследуют одного из родителей, налетая на него сверху или сгоняя с присады. Если в поле зрения оказывается вторая взрослая птица, то может достаться и ей. Слетки успокаиваются, только когда родители приносят добычу.

Первые 3–4 недели после вылета птенцов взрослые орланы продолжают приносить им корм, но слетки пытаются охотиться и самостоятельно. На первых порах они ловят некрупную рыбу на мелководье, зайдя по грудь в воду и долго поджидая, пока мимо не проплывет добыча, чаще всего камбала. Схватив лапой рыбу, слеток ковыляет с ней к берегу, где нередко его уже поджидают собравшиеся вороны. Молодые орланы подбирают погибших после нереста лососей, добывают оставшихся во время отлива ослабленных рыб.

Постепенно перемещения слетков становятся все шире, и площадь освоенного пространства увеличивается до $20\text{--}30 \text{ км}^2$ (Утехина, 2004). Молодые орланы продолжают держаться в окрестностях гнездовых участков в течение 1.5–2 месяцев, но в начале – середине октября покидают район своего рождения.

Забота о птенцах и защита гнезд

После появления птенцов самка первые 4–5 недель почти постоянно находится на гнезде или в непосредственной близости от него, а охотится преимущественно самец. Обычно самка отбирает у партнера принесенную им добычу и кормит птенцов, а остатки съедает сама. Самец тоже принимает посильное участие в выкармливании потомства, но его роль заметно скромнее — от 20 до 40% общего времени кормления (Науменко, 2010б). В середине гнездового периода оба родителя принимают одинаковое участие в охоте и выкармливании птенцов. Позже основную роль кормильца берет на себя самец, и его участие составляет от 60 до 100%. Родители поедают часть принесенной на гнездо добычи вместе с птенцами либо частично съедают ее на месте охоты, а остатки относят в гнездо.

Маленьких птенцов родители кормят довольно часто — 5–7 раз в день, в основном мягкими тканями и внутренностями добычи. С появлением у птенцов второго пухового наряда частота кормления уменьшается до 4–5 раз в день, но увеличиваются размеры предлагаемых кусков пищи. В середине гнездового периода родители приносят корм на гнездо 2–4 раза в сутки. Частота кормления сокращается по мере взросления птенцов до 2–3 раз в сутки, а в последние дни перед вылетом родители и вовсе перестают кормить своих отпрысков.

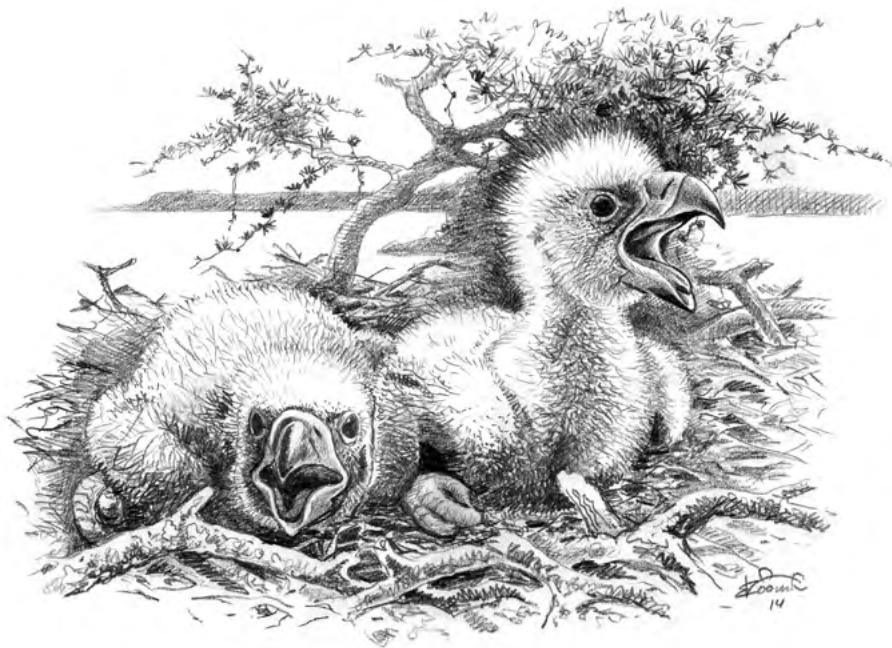
Однако после вылета птенцов родители первое время продолжают их подкармливать, принося добычу на гнездо, соседнее дерево или передавая в воздухе. Наблюдали случай, когда взрослая птица с пойманной рыбой пролетела над гнездом и стимулировала уже летного птенца подняться в воздух. Орленок погнался вслед и родитель, перевернувшись на спину и вытянув лапы вверх, передал добычу подлетевшему отпрыску. В другой раз взрослая птица принесла рыбу сидящему у воды слетку, покинувшему гнездо около месяца назад. Птенец стал кормиться, прикрыв добычу полураскрытыми крыльями. Родитель терпеливо ждал в стороне, пока закончится трапеза. Затем взрослый орлан подхватил остатки рыбы и унес ее на соседнее дерево, где и доел.

Родительские заботы сводятся не только к обеспечению птенцов кормом. Пуховые птенцы весьма уязвимы. Оставленные без родительской опеки, они могут погибнуть от переохлаждения или перегрева, стать легкой добычей ворон или других хищников. Поэтому на протяжении двух месяцев одна взрослая птица постоянно дежурит на удалении до 100–150 м от гнезда и приходит на помощь птенцам в случае опасности. Если угрозу с воздуха взрослый орлан всегда способен отразить, то против человека или медведя он бессилен. Родители могут лишь летать кругами с тревожными криками, иногда делая пикирующие выпады на источник опасности, но чаще садятся в стороне и пассивно наблюдают за происходящим. Такое поведение птиц оправдано с эволюционной точки зрения, поскольку для популяции важнее

сохранить жизнь взрослых размножающихся особей, нежели птенцов, которые достигнут половой зрелости только через 5–6 лет и имеют немного шансов дожить до этого возраста.

Связь взрослых птиц с выводком упрочняется по мере затрат все большего количества сил и времени на выращивание потомства. На начальных этапах гнездования эта связь сравнительно слабая, и взрослые птицы легко могут бросить кладку или птенцов в критических ситуациях (при недостатке корма, воздействии фактора беспокойства и др.). Поэтому период наибольшей уязвимости, связанный с риском гибели кладок или птенцов, приходится на конец инкубации и первый месяц жизни птенцов, т. е. продолжается с середины мая по 20–25 июня. И взрослые птицы, и птенцы становятся наименее уязвимыми в середине лета.

Во время насиживания кладки орланы ведут себя наиболее осторожно и при малейшем беспокойстве молча и по возможности незаметно слетают с гнезда. По мере роста птенцов поведение родителей меняется. Птицы становятся менее осторожными и более агрессивными. Наиболее активно взрослые птицы защищают уже вылетевших птенцов.



6 Биология развития птенцов

Развитие птенцов, методы определения возраста

Первые семь недель жизни птенцов — период интенсивного роста. За это время птенцы набирают 75 % конечной массы тела и достигают 80–85 % размеров слетка. Всего за месяц клюв и лапы орлят вырастают до 65 % своих окончательных размеров. В первое время развитие самцов и самок идет приблизительно одинаковыми темпами. Начиная с 50-дневного возраста, скорость роста снижается, причем у самцов это происходит быстрее, чем у самок (рис. 32). Это определяет дальнейшее расхождение размерных характеристик, связанное с полом. Рост скелета в основном завершается к 60-му и 70-му дню у самцов и самок, соответственно. Окончательных размеров самцы достигают приблизительно на 7–10 дней раньше (Мастеров, 1995в; Masterov, 2000).

Изменение веса тела растущих орлят происходит неравномерно и соответствует S-образной эмпирической кривой (рис. 33). Только что вылупившиеся птенцы весят 85–100 г. (Богданович и др., 1994; Пент и др., 2006). К трехнедельному возрасту их вес увеличивается в 10–12 раз и достигает

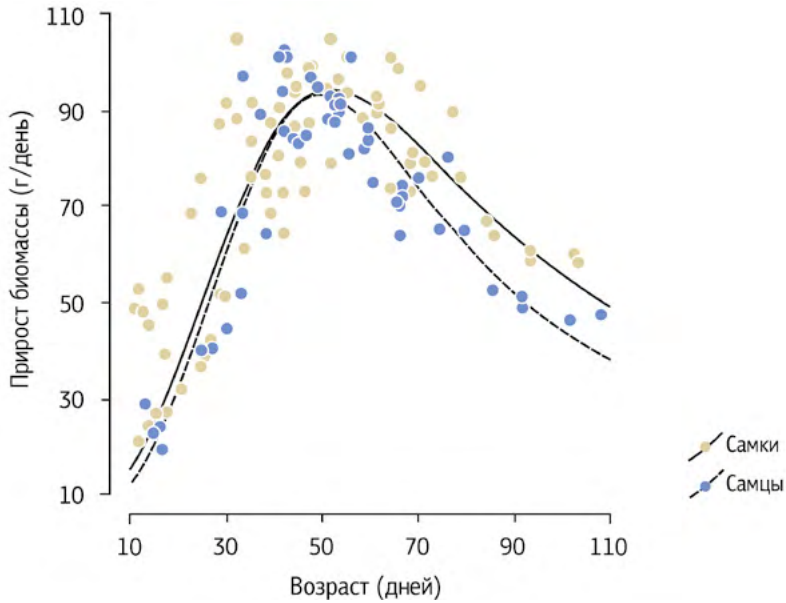


Рис. 32. Кривые суточного прироста массы птенцов.

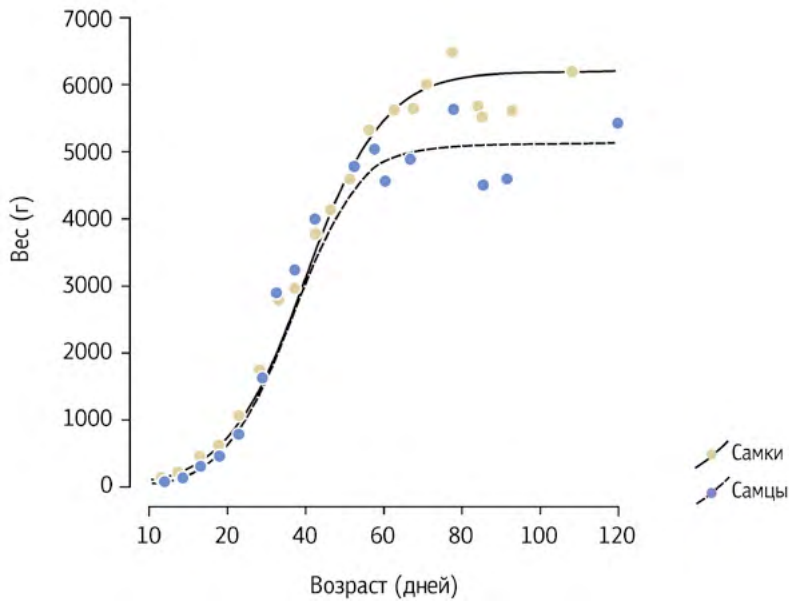


Рис. 33. Кривые изменения веса растущих птенцов.

1 кг. За следующие пять недель птенцы прибавляют еще 4–6 кг. Прирост веса заканчивается у самцов к 60–65-му, у самок к 70–75-му дню развития. Кривые роста могут быть выражены следующими уравнениями:

$$Y = \frac{6195}{1 + 49.21e^{-0.098X}} \text{ (самки),}$$

$$Y = \frac{5117}{1 + 71.75e^{-0.118X}} \text{ (самцы),}$$

где Y —вес тела (граммы), X —возраст (дни) (Мина, Клевезаль, 1976).

Птенцы орланов появляются на свет, одетые в серебристо-белый эмбриональный пуховой наряд. В возрасте 16–18 дней эмбриональный пух замещается на ювенильный буровато-серого цвета. Ювенильное контурное оперение начинает отрастать на 29–30-й день. В это время появляются и пеньки маховых перьев. Рост маховых происходит с постоянной скоростью до достижения конечной длины (у самцов к 85–90-му дню, у самок — к 90–95-му дню). Линейный характер роста маховых перьев дает возможность достоверно определить возраст птенцов по их длине с использованием следующих формул:

$$Y = 31.917 + 0.141 \times X \text{ (для самок),}$$

$$Y = 30.610 + 0.149 \times X \text{ (для самцов),}$$

где Y —возраст (дни), X —длина 7-го первостепенного махового пера (мм). Скорость развития маховых перьев достоверно не различается между полами. В первый месяц жизни возраст птенцов может быть определен, например, по длине клюва (рис. 34) по формулам

$$Y = 0.0244 \times X^{1.751} \text{ (для самок),}$$

$$Y = 0.0181 \times X^{1.235} \text{ (для самцов),}$$

где Y —возраст птенцов (дни), X —длина надклювья (мм).

Методы определения пола, соотношение полов в выводках

Значимые различия между самцами и самками по морфометрическим (размерным) признакам появляются на 6–7-й неделе после вылупления. С этого момента пол орлят можно определить по уравнениям

$$Y = -0.034L_w + 1.993H_b + 0.336L_b - 0.011L_{ts} - 87.202$$

(для возраста 50–70 дней),

$$Y = -0.013L_w + 0.305H_b + 0.182L_b - 0.073L_{ts} - 0.065L_{tl} - 38.948$$

(для возраста 70–100 дней),

где L_w — длина крыла, H_b — высота надклювья, L_b — длина клюва, L_{ts} — длина цевки, L_{tl} — длина когтя заднего пальца (все размеры указаны в миллиметрах) ($p = 0.058$, $p = 0.005$, соответственно). Если полученное выражение больше нуля, особь следует отнести к самкам, если меньше — к самцам. В более раннем возрасте этот метод определения половой принадлежности не дает удовлетворительных результатов.

В контрольной группе из 72 птенцов, пол которых был определен по морфометрическим признакам, доля самок составила 45.07%, самцов — 54.93%, что достоверно не отличается от соотношения 1:1 ($p = 0.41$, $\chi^2 = 0.69$) (Masterov, 2000). В другой исследованной группе птенцов ($n = 81$) доля самцов составила 49.3%, самок — 50.7%. В выборке из 59 особей, пол которых определяли с помощью анализа ДНК, небольшое преимущество было на стороне самок — 59% ($p = 0.15$). Соотношение полов, близкое к 1:1, известно и для белоголовых орланов (Bortolotti, 1984a). Из 103 птенцов этих хищников 51.5% были самцами, 48.5% — самками.

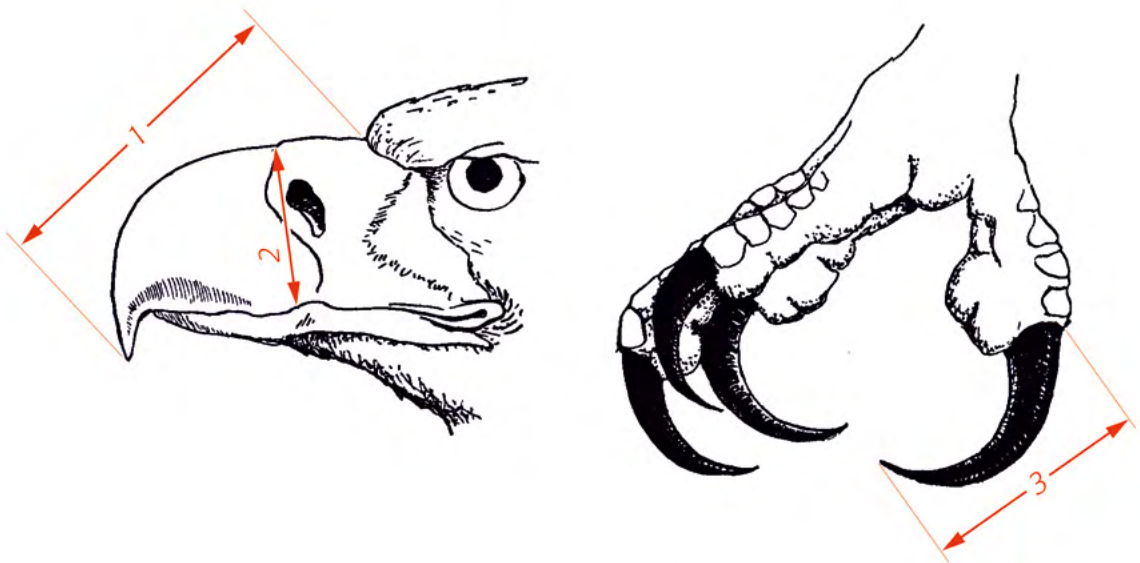


Рис. 34. Морфометрические измерения для определения пола и возраста птенцов. 1 — длина клюва, 2 — высота надклювья; 3 — длина когтя заднего (1-го) пальца.





Владимир Мастеров



Владимир Мастеров



Гнезда белоплечего орлана. Северо-восточный Сахалин, нижний Амур.



Владимир Мастеров



Семейная жизнь орланов. В строительстве гнезда принимают участие оба родителя.



Владимир Мастеров



Владимир Мастеров



Александр Ладыгин



Александр Ладыгин



Александр Ладыгин



Владимир Мастеров



Александр Ладыгин

Родитель и птенцы на гнезде. На нижнем фото птенец по размерам уже не уступает взрослому.



Владимир Мастеров



Александр Падыгин



Владимир Мастеров



Владимир Мастеров

Вверху: второй (ювенильный) пуховой наряд серого цвета. Внизу: начало роста оперения.





Слетки. На нижнем снимке хорошо заметен белый «веер» на исподе крыла. Фото В. Мастерова.









Местообитания орланов на Шантарских островах (слева), Охотском побережье (вверху) и нижнем Амуре (внизу).
Фото В. Мастерова.







Влияние сроков кладки на рост, соотношение полов и число птенцов в выводке

Сроки откладывания яиц могут влиять на число птенцов в выводке и темпы их развития. Птенцы, появившиеся на свет в первую пятидневку периода вылупления (с 10 по 15 мая), росли значительно медленнее, чем птенцы, вылупившиеся позднее (рис. 35).

В выводках с двумя птенцами первые 3–4 недели старшие птенцы росли несколько быстрее, чем младшие (Masterov, 2000). У близкого вида — белоголового орлана — старшие птенцы также растут в среднем на 6% быстрее младших (Bortolotti, 1988). Разница в возрасте между птенцами соответствует интервалу откладывания яиц и составляет 3–4 дня. В выводках с тремя птенцами разница между самым старшим и младшим sibсами может достигать 8–10 дней. По всей видимости, отставание в развитии младших птенцов вызвано доминированием старших, получающих больше корма. Начиная с возраста пяти недель, скорость роста sibсов перестает различаться.

Время начала кладки яиц также достоверно влияет на пол птенцов. Для ранних кладок характерно равное соотношение полов в выводке. Из яиц, отложенных в середине периода откладывания (5–15-й день), появляется больше самок (58.9%), тогда как для поздних кладок (16–25-й день) характерно соотношение в пользу самцов (77.8%) (Masterov, 2000).

В выводках с двумя птенцами самки чаще появляются на свет раньше самцов. Такая же закономерность отмечена и у белоголовых орланов: из 37 выводков с двумя птенцами в 63% случаев первыми появлялись самки

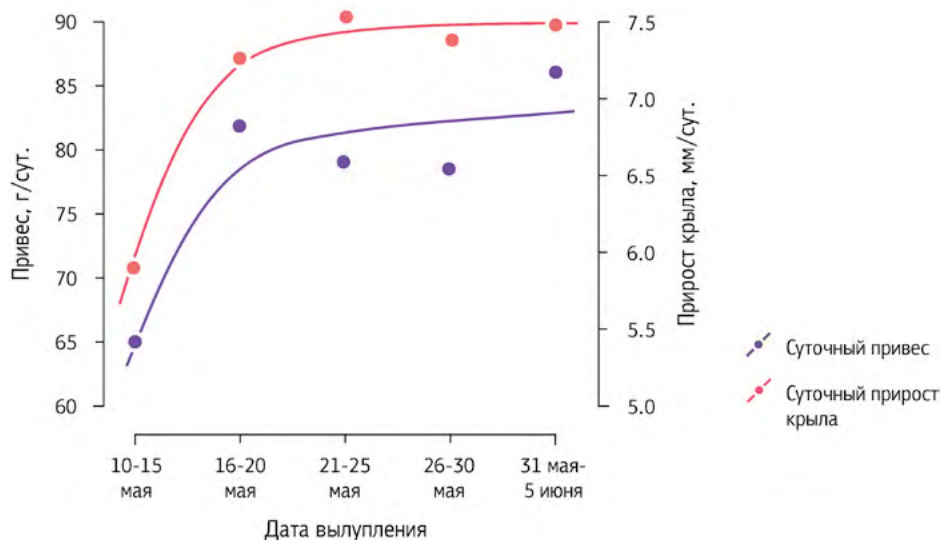


Рис. 35. Влияние сроков вылупления на скорость роста птенцов.

(Bortolotti, 1984c; 1986). Вероятно, это происходит потому, что самцы обычно бывают более агрессивными. Старший птенец получает преимущество в скорости роста и размерах. В выводках, где первыми на свет появлялись самцы, чаще отмечали случаи сиблициды, т. е. гибели младшего птенца из-за агрессивных действий старшего. По всей видимости, более раннее вылу-

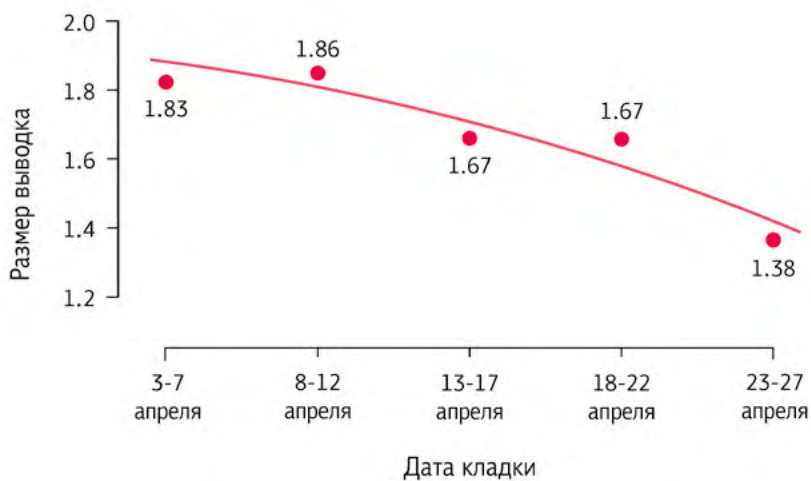


Рис. 36. Влияние сроков кладки яиц на среднее число птенцов в выводке.

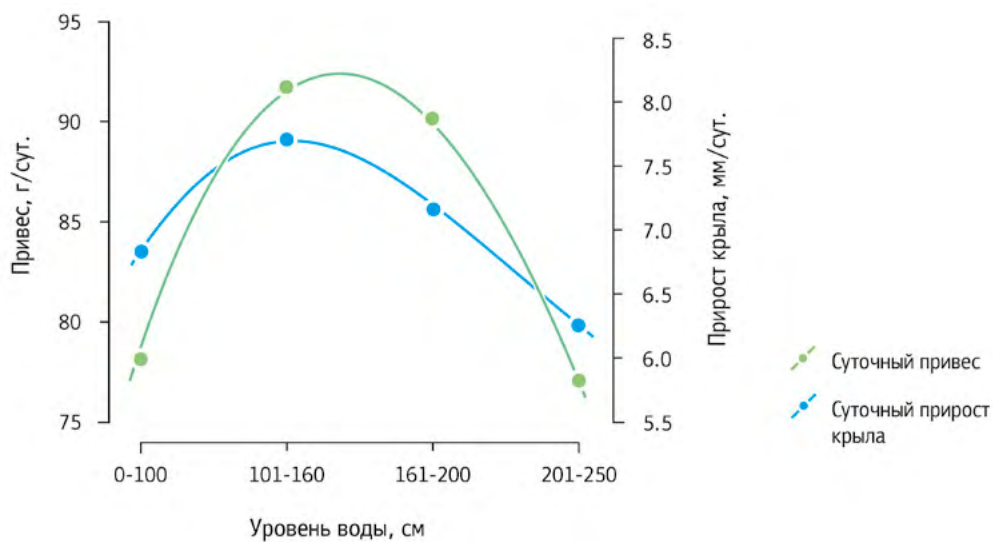


Рис. 37. Влияние изменения уровня воды в кормовом водоеме на скорость роста птенцов.

пление самок является следствием отбора, направленного на увеличение размера выводка (Bortolotti, 1984; Stalmaster, 1987).

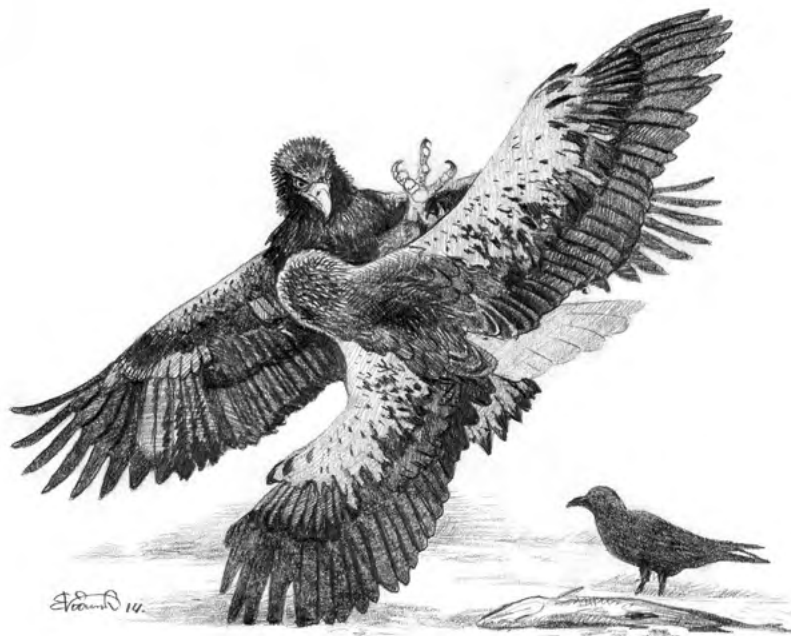
Это косвенно подтверждается изменением размера выводков (числа выживших птенцов) в зависимости от сроков кладки (рис. 36). В ранних выводках орланов обычно бывает больше птенцов, чем в поздних. Меньше всего птенцов у пар, отложивших яйца в последнюю пятитдневку.

Влияние обеспеченности кормом на развитие птенцов и успех гнездования

Изменение уровня воды в водоемах амурской поймы — обычное явление в весенне-летний период. Перепад может достигать 1.5–2 м, а иногда и более. С обмелением водоема происходит уменьшение среднего веса вылавливаемой орланами добычи, поскольку крупная рыба уходит с мелководий (Мастеров, 1992). Подъем воды выше определенного уровня, по-видимому, сопровождается снижением доступности рыбы, несмотря на ее обилие. Поэтому родители не могут обеспечить птенцов необходимым количеством пищи (Гл. 1, раздел «Модель энергетической устойчивости гнездящихся птиц»).

Как подъем уровня воды, так и его снижение приводят к нарушению энергетического баланса растущих птенцов, что в свою очередь влияет на темпы их роста (рис. 37). Как при экстремально низком, так и при экстремально высоком уровне воды скорость прироста массы и линейных размеров тела птенцов были достоверно ниже, чем в годы с ее средним уровнем ($p < 0.001$). Аналогичная зависимость между количеством приносимой на гнездо добычи и скоростью роста птенцов была обнаружена в выводках белоголовых орланов (Bortolotti, 1988).

Условия сезона размножения могут оказывать влияние на темпы развития, половой состав, количество и выживаемость птенцов. Это в конечном итоге отражается на успехе воспроизводства популяции. В среднем ежегодно около 38% территориальных пар так и не приступают к размножению либо теряют потомство на ранних этапах гнездового периода.



7 Численность и структура популяции белоплечего орлана на Сахалине и в Нижнем Приамурье

Распределение гнездовых территорий белоплечих орланов на Сахалине

На Сахалине белоплечий орлан обитает в прибрежной зоне северной части острова, от залива Виахту на западе и полуострова Шмидта на севере до залива Терпения на востоке (рис. 38). На западном побережье гнездовья орланов приурочены главным образом к нижнему течению рек. В долинах сравнительно крупных рек, таких как Уанга, Большой и Малый Вагис, Чингай, обитают не менее 4–6 пар орланов. На других реках — Лах, Тык, Погиби, Лангры — известно по 2–3 гнездовых участка. Вдоль морского побережья также встречаются отдельные гнезда на удалении до 1–1.5 км от береговой

линии, как правило, на берегу небольших озер или в устье ручьев. От залива Тык до залива Байкал известно по меньшей мере 55–60 гнездовых участков орланов. На заливе Байкал, особенно в его южной части, сложились благоприятные для гнездования орланов условия. Здесь обитают не менее 11 пар этих хищников. На заливе Помрь, расположенном дальше к северу, плотность гнездования орланов ниже. Здесь отмечено 4 гнездовых участка. Открытые скалистые и обрывистые берега полуострова Шмидта высотой 30–60 м, по всей видимости, не очень подходят для гнездования этих хищников. Участки птиц располагаются в распадках и долинах небольших рек и ручьев на удалении до 400 м от берега. На скалах обнаружено всего два гнезда белоплечих орланов. Если на заливах расстояние между соседними парами варьирует от нескольких десятков метров до 3–4 км (в среднем 1.6 км), то на полуострове Шмидта средняя дистанция между соседями заметно больше — 6.6 км. Здесь обитает около 17–25 пар орланов.

Основная часть популяции белоплечих орланов сосредоточена на лагунных заливах северо-восточного побережья. Здесь гнездятся не менее 370 пар этих хищников, что составляет около 70 % всей сахалинской популяции. Больше всего гнездовых участков орланов расположено на заливах Чайво и Ныйский (101 и 103, соответственно).

Далее на юг вдоль обрывистого побережья распределение птиц аналогично таковому на полуострове Шмидта. Орланы предпочитают строить гнезда в устьях рек и ручьев, где отвесный береговой обрыв прерывается распадками. На протяжении участка побережья от залива Лунский до мыса Терпения обитает, вероятно, около 60–70 пар орланов.

Самый южный район гнездования белоплечих орланов приурочен к побережью залива Терпения и озера Невское. Здесь предположительно находятся 30–35 гнездовых территорий орланов (Ревякина, Зыков, 2009).

В Нижнем Приамурье гнездовые участки орланов распределены вдоль основного русла р. Амур, встречаются на небольших озерах и протоках амурской поймы, а также на побережье крупных озер, связанных с Амуром длинными каналами. Часть популяции гнездится в нижнем течении крупных рек, впадающих в эти озера. Всего на нижнем Амуре известен, по меньшей мере, 361 участок орланов (Мастеров, 2002). Только на озере Удыль и впадающих в него реках обитает около 106 пар орланов, преимущественно белоплечих¹. На других крупных озерах численность орланов несколько ниже: на озере Кизи известно 46 гнездовых участков, на оз. Кади — 27, на оз. Дальджа — 21, в группе озер Орель, Чля и Орлик — 27. Поросшие лиственничной тайгой берега небольших озер амурской поймы стали местом обитания, по меньшей мере, 62 пар орланов. 43 гнездовых участка

¹ В данном случае мы объединяем гнездовые участки белоплечих орланов и орланов-белохвостов, поскольку участки последнего часто занимают белоплечие орланы, т. е. происходит смена хозяев. Кроме того, орланов-белохвостов в обследованном регионе намного меньше — около 15% от общего числа участков.



Рис. 38. Район обитания белоплечего орлана на Сахалине и в Нижнем Приамурье.

расположены по берегам протоков в пойме Амура. На самом Амуре известно не менее 28 участков орланов.

На Шантарском архипелаге гнездование белоплечих орланов подтверждено на островах Большой и Малый Шантар и о. Феклистов. Здесь было обнаружено 73 гнездовых участка орланов (Мастеров, 2002). Достаточно крупная группировка обитает вдоль южного побережья Охотского моря от устья р. Амур до устья р. Уда (пос. Чумикан). Здесь насчитывается порядка 184 гнездовых участка белоплечих орланов. В Ульбанском заливе отмечено гнездование 16 пар орланов, в заливе Николая — 12. Достаточно крупная группировка (13 пар) обитает на озере Мухтель лагунного происхождения, соединенного с морем протокой. В заливе Александры известно только 7 участков орланов. Несмотря на большую протяженность побережья, значительная часть его занята отвесными скалами, непригодными для их гнездования. Напротив, на лесистом побережье залива Екатерины обитает не меньше 20 пар белоплечих орланов. Только в районе мыса Литке обитает 7 пар этих хищников. В заливе Счастья известно всего 4–5 гнездовых участков орланов. Низкие маревые берега на значительном протяжении лишены древесной растительности, пригодной для устройства их гнезд. Это определяет низкую плотность гнездования в районе устья реки Амур.

Оценка гнездовой емкости местообитаний на северо-восточном Сахалине

Оценить емкость местообитаний (потенциальное число гнезд и гнездовых участков) на большой площади — далеко не простая задача, т. к. не вся территория пригодна для гнездования орланов. Даже если исключить участки, подверженные антропогенной трансформации, то окажется, что на оставшейся площади распределение гнезд крайне неравномерно и зависит от качества местообитаний.

Современные методы дистанционного зондирования поверхности земли с помощью спектральной спутниковой съемки позволяют справиться с этой задачей. Для северо-восточного Сахалина (около 5000 км²) с использованием этого подхода была создана карта основных местообитаний белоплечих орланов. Модель учитывала характер растительности, особенности рельефа, разветвленность гидрологической сети, изрезанность береговой линии, а также степень антропогенной и пирогенной трансформации прибрежных территорий, что позволило выделить 25 типов местообитаний (Masterov *et al.*, 2000). Для каждого типа были получены индексы, характеризующие вероятность нахождения в них гнезд и гнездовых участков. Результаты были экстраполированы на всю рассматриваемую площадь, что позволило оценить экологическую емкость прибрежной территории

северного Сахалина для белоплечего орлана. Теоретически рассчитанная емкость составила 434 гнездовых участка¹. По данным натурных исследований, на северном Сахалине может быть 450–470 гнездовых территорий орланов. Это означает, что естественная емкость местообитаний близка к насыщению и вероятность роста популяции за счет увеличения числа гнездовых участков невелика.

Вместе с тем около 30% всех участков не используются птицами. Одна из причин этого — трансформация местообитаний и увеличение уровня антропогенной нагрузки. В результате фактическая площадь пригодной для гнездования орланов территории заметно меньше, чем можно было предположить согласно результатам моделирования.

Возрастной состав популяции

Соотношение молодых и взрослых особей в популяции отражает ее демографическую структуру. Как отмечает Марк Сталмастер, в растущей популяции доля молодых птиц обычно больше, чем в сокращающейся, хотя данный показатель следует рассматривать как ориентировочную оценку состояния популяции только на достаточно большом интервале времени (Stalmaster, 1987).

Для белоголового орлана М. Сталмастер приводит следующие данные о возрастной структуре популяций: в начале 1960-х гг., в период катастрофического снижения численности, доля молодых особей была 22–26%, а в начале 1980-х, в период восстановления численности, она увеличилась до 30–36%. Самая низкая доля молодых (5.62%) зарегистрирована в долине р. Миссисипи в 1962 г., когда вид находился на грани исчезновения, а самая высокая (53%) — в долине р. Скагит (штат Вашингтон) в 1975–1976 гг., что, судя по всему, было связано с популяционным ростом.

На Сахалине в начале 1990-х гг. молодые птицы в популяции белоплечего орлана составляли 30.8–38.4% (Мастеров, 1995б; Masterov *et al.*, 2000). В последующие годы их доля начала статистически значимо снижаться. Если в 2004 г. неполовозрелые птицы составляли 25% популяции, то к 2012 г. их доля сократилась до 11% (рис. 39).

Причины столь радикальных изменений возрастной структуры не совсем понятны. Уменьшение доли молодых особей может происходить в результате снижения эффективности воспроизводства популяции. Дополнительное воздействие на продуктивность популяции оказывает хищничество бурых

¹ В этом разделе термины «гнездовой участок» и «территория» используются как синонимы. Хотя это не одно и то же, для нас здесь прежде всего важно, что и участок, и территория — это место обитания одной пары орланов.

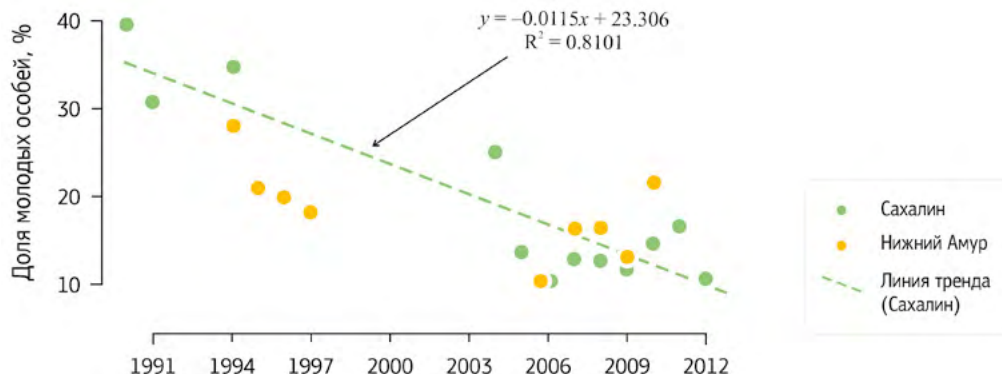


Рис. 39. Изменение доли молодых особей в популяции белоплечего орлана на о. Сахалин и в Нижнем Приамурье в конце прошлого и начале текущего столетия.

медведей (Гл. 8, раздел «Хищничество медведей»), временами способных уничтожить до 50 % птенцов. Не исключено, что причина кроется в повышенной смертности молодых птиц во время зимовки и миграции (Гл. 3, разделы «Сроки миграции и места остановок», «Зимовки»). Наконец, возможно пространственное перераспределение неполовозрелых особей вследствие изменения кормовой ситуации.

На нижнем Амуре подобная тенденция также имеет место, хотя она не столь ярко выражена и статистически не значима. В 1990-е годы доля молодых составляла в среднем 28 % (Masterov, 2003a), а в конце 2000-х годов колебалась от 10 до 22 %, в среднем составив 17 %.

Сведения о возрастной структуре популяций белоплечего орлана в разных регионах немногочисленны. На Камчатке доля молодых птиц в 1982 г. составляла 22.2 %, в 1983 г. — 23.4 %, в 1984 г. — 24.8 % (Лобков, Нейфельдт, 1986). По другим данным, доля неполовозрелой части камчатской популяции колебалась в пределах 18–35 %, составляя в среднем 25.5 % (Лобков, 1989). В Магаданской области в 1990-х гг. отмечали уменьшение доли молодых особей до 15–16 %. В этот период происходило значительное снижение продуктивности популяции, которая упала с 0.8–1.2 слетка на территорию в 1993 до 0.1–0.5 в 1998 г. (Potapov *et al.*, 2000a; Утехина, 2004). На Шантарских о-вах в середине 1990-х гг. молодые особи составляли около 1/3 летнего населения орланов (наши данные).

Среди зимующих на Южных Курилах орланов доля неполовозрелых птиц колебалась от 43.6 % в декабре 1998 г. до 55.9 % в декабре 1999 г. (Masterov *et al.*, 2003). Зимующая на о. Хоккайдо группировка белоплечих орланов на 40 % состояла из особей, не достигших половой зрелости (Ueta, Masterov, 2000).

По-видимому, в устойчивой популяции таких крупных хищников, как орланы, доля молодых особей должна составлять не менее 30 %. Снижение

доли неполовозрелых птиц до 20% и меньше — тревожный сигнал, свидетельствующий о каких-то негативных процессах. Тот факт, что на Сахалине на протяжении последних восьми лет доля молодых не превышает 17%, говорит о возможном снижении устойчивости этой популяции.

Территориальный статус взрослых особей

Взрослая часть населения орланов неоднородна. Ядро популяции образуют территориальные пары, которые занимают гнездовые участки и выводят на них птенцов, обеспечивая воспроизводство. Существует также группа нетерриториальных особей, которым по тем или иным причинам не удалось найти пару или занять территорию. Эти птицы выполняют в популяции функцию резерва, и эта группа находится в динамическом равновесии¹ с группой территориальных особей, пополняя ее при появлении свободных участков. Численность группы нетерриториальных взрослых птиц бывает значительной (Kenward *et al.*, 2000), особенно в благополучных популяциях, достигших насыщения экологической емкости среды обитания (Hansen, Hodges, 1985; Palmqvist, Vizcaíno, 2003). При сокращении популяции данная группа начинает «таять» по мере того, как особи из резерва занимают освободившиеся территории и приступают к размножению (Hunt, 1998; 2002).

На Сахалине доля резерва в разные годы варьирует в широких пределах — от 8 до 47% (в среднем за многолетний период 22%), в Нижнем Приамурье — от 18 до 32% (в среднем 25%), без какого-либо направленного тренда.

Численность белоплечих орланов на Сахалине

По предварительным оценкам, на Сахалине существует 550–570 гнездовых территорий белоплечих орланов, из которых около 70% обитаемы. Таким образом, на острове живут 385–399 территориальных пар, потенциально способных к размножению. С учетом нетерриториальных взрослых и неполовозрелых птиц, общая численность островной популяции белоплечих орланов составляет 1011–1107 особей, из которых около 15% приходится на долю неполовозрелых.

В периоды весенней и осенней миграций орланы встречаются вдоль всего восточного и западного побережий от п-ова Шмидта до полуостровов Крильон и Анива. Птиц можно встретить и во внутренних районах остро-

¹ Так называемое равновесие Моффата (Hunt, 1998).

ва — в долинах рек Тымь и Поронай, а также над горными хребтами. С наступлением зимы большая часть сахалинских птиц покидает Сахалин, но небольшое число остается зимовать на побережье южной части острова, где сохраняются свободные ото льда разводья.

В ходе сплошного обследования Нижнего Приамурья и южного побережья Охотского моря в конце 1990-х – начале 2000-х гг. было учтено 972 особи белоплечих орланов разных возрастов. Это говорит о том, что плотность населения и численность вида здесь одна из самых высоких в ареале (Мастеров, 2002).

Состояние гнездового фонда

Совокупность гнезд орланов на данной территории образует так называемый «гнездовой фонд», от состояния которого во многом зависит возможность и успешность воспроизводства популяции (Лобков, Зуева, 1983).

Гнездовые постройки постоянно находятся под воздействием погодных факторов, приводящих к их разрушению. Обычно полное разрушение происходит в течение 5–7 лет, хотя некоторые гнезда существуют значительно дольше. На долговечность гнезда влияют особенности кроны гнездового дерева, способ закрепления на нем гнезда и материал, из которого оно построено. Удачные конструкции могут сохраняться десятилетиями (Шульпин,

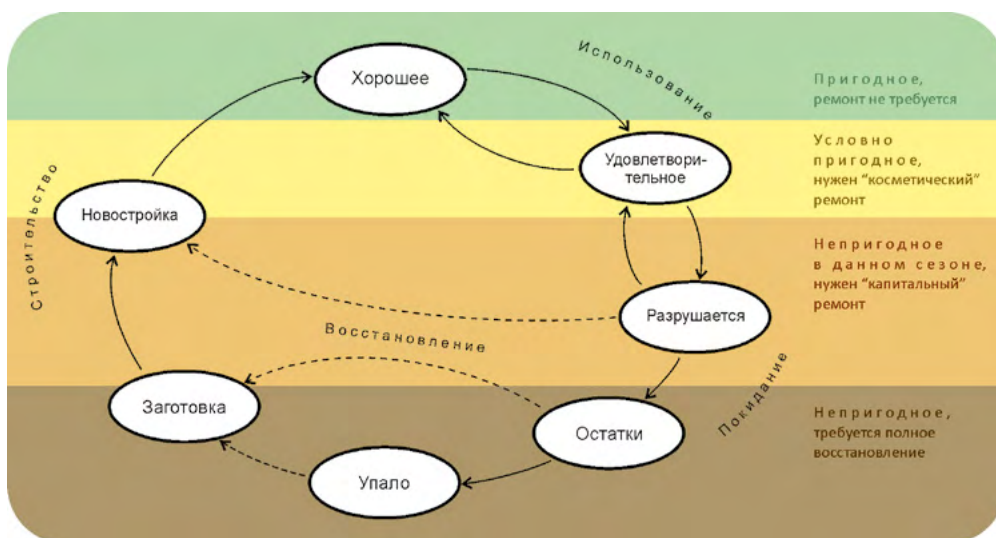


Рис. 40. Цикл жизни гнезда, классификация качественного состояния гнезд и их пригодности для гнездования.

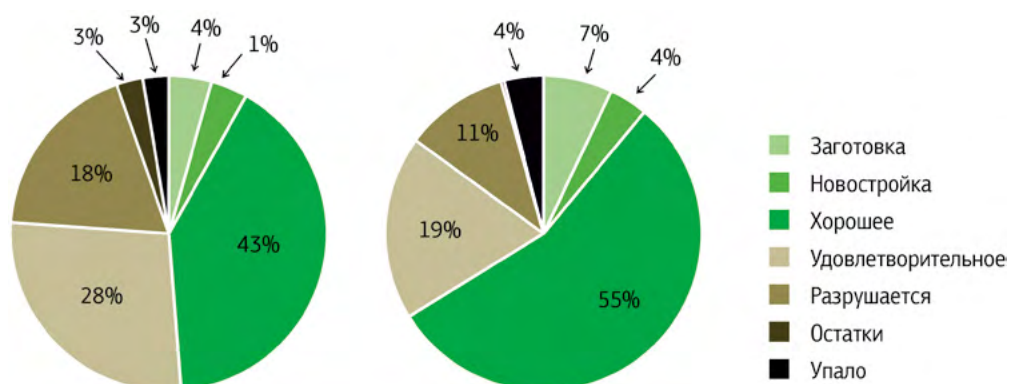


Рис. 41. Распределение гнезд по качеству. Слева: северо-восточный Сахалин, 2004–2012 гг., справа — нижний Амур, 2006–2010 гг.

1936; Яхонтов, 1977, наши данные). Необходимым условием длительного существования гнезд является их регулярный ремонт. Поэтому птицы часто подновляют не только то гнездо, которое собираются занять в данном сезоне, но и некоторые запасные.

На Сахалине дополнительным источником воздействия на гнездовой фонд выступает хищничество бурых медведей. Пытаясь добраться до птенцов, медведи нередко повреждают гнездо, а порой разрушают его полностью. Иногда дополнительной нагрузки не выдерживает сама крона дерева, и гнездо обрушивается вместе с несущей развилкой ветвей. Тогда восстановление гнезда на прежнем месте становится невозможным. Примерно половина попыток медведей забраться на гнездо сопровождается его частичным или полным разрушением.

Гнездовой фонд находится в состоянии постоянного обновления: каждый год некоторая часть гнезд разрушается, взамен появляются новые. Как правило, орланы строят новые гнезда по соседству или на том же самом дереве, где было упавшее гнездо. Нередко под гнездовыми деревьями можно найти останки старых построек, иногда даже двух или трех. Это говорит о крайнем консерватизме птиц в выборе места для нового гнезда. Полюбившееся дерево, по всей видимости, могут использовать несколько поколений птиц.

Цикл жизни гнезда от момента возникновения до полного разрушения можно представить в виде схемы, состоящей из семи качественных состояний гнезда: «заготовка», «новостройка», «хорошее», «удовлетворительное», «разрушается», «остатки», «упало» (рис. 40).

Заготовка — это гнездо на самом начальном этапе строительства. Вначале птицы обламывают мелкие веточки на месте будущего гнезда, затем делают основание из тонких веточек, сухой травы и водорослей. Часто бывает, что заготовки остаются в недостроенном состоянии.

Новостройка — гнездо, строящееся впервые. От окончательной конструкции отличается меньшими размерами и большим количеством свежего материала. Лоток обычно отсутствует и для гнездования непригодно. Как правило, орланы достраивают его на следующий год, хотя иногда успевают завершить строительство за один сезон.

Хорошее — гнездо, не требующее существенного ремонта и пригодное для гнездования в данном сезоне.

Удовлетворительное — гнездо, потенциально пригодное для гнездования при условии дополнительного ремонта или достройки.

Разрушается — гнездо, непригодное для гнездования в данном сезоне и требующее капитального ремонта, либо не подлежащее восстановлению (если разрушена структура поддерживающих ветвей дерева).

Остатки — гнездо фактически отсутствует, однако на дереве еще сохранились остатки гнездового материала, маркирующие его местоположение. На месте таких остатков орланы нередко строят новое гнездо.

Упало — гнездо прекратило свое существование.

Гнездо может переходить из одного состояния в другое. Соотношения гнезд в различном состоянии отражают качество гнездового фонда. Наибольшее значение для популяции имеют гнезда в хорошем и удовлетворительном состоянии, т. к. именно их наличие определяет возможность гнездования в данном конкретном сезоне.

Изменение качества гнездового фонда можно проследить с помощью соответствующего индекса, который характеризует то, какую часть гнездового фонда составляют гнезда, пригодные или условно пригодные для размножения:

$$I_q = \frac{N_g + 1/2N_s}{N},$$

где I_q — индекс качества гнездового фонда, N_g , N_s — число гнезд в хорошем и удовлетворительном состоянии, соответственно, N — общее число существующих гнезд. Индекс может принимать значения от 0 (вообще нет гнезд в хорошем или удовлетворительном состоянии) до 1 (все гнезда находятся в хорошем состоянии). Коэффициент 1/2 означает, что ценность «хорошего» гнезда вдвое выше, чем «удовлетворительного».

На Сахалине 71 % гнезд находятся в хорошем и удовлетворительном состоянии (рис. 41). Доля упавших гнезд составляет ежегодно 2.6 %, взамен орланы строят новые, так что гнездовой фонд полностью обновляется примерно за 38 лет. Качество гнездового фонда варьирует в пределах 0.52–0.63 (в среднем 0.59).

В Нижнем Приамурье суммарная доля гнезд в хорошем и удовлетворительном состоянии чуть больше, чем на Сахалине — 74 %. Заметно больше гнезд хорошего качества. Как следствие, индекс качества гнездового фонда на материке выше — 0.62–0.76 (в среднем 0.67).



Рис. 42. Динамика качества гнездового фонда в 2004-2012 гг. на северо-востоке Сахалина и на нижнем Амуре.

Поскольку одной паре орланов может принадлежать несколько гнезд, возможность гнездования птиц определяется качеством наилучшего из них на участке. Значение индекса качества, рассчитанное по наилучшим гнездам, для двух регионов оказалось очень близким: 0.77 на Сахалине и 0.78 на Амуре, т. е. птицы имеют равные шансы гнездования (рис. 42).

В августе 2004 г. на север острова Сахалин обрушился тайфун, который разрушил много гнезд орланов. Уцелевшие гнезда также оказались потрепаны штормовым ветром. Постепенно орланы восстановили гнездовой фонд до прежнего уровня. В Нижнем Приамурье погодные условия более стабильные, и каких-либо направленных изменений качества гнездового фонда выявить не удается.

Обитаемость гнездовых территорий

Гнезда орланов — это прочные сооружения, которые занимают птицами из года в год и могут служить нескольким поколениям. Даже брошенные и пустующие много лет постройки могут быть вновь заселены птицами. Анализ динамики занятости гнезд позволяет проследить изменение гнездовой активности птиц на протяжении длительного времени.

Условно все гнезда можно разделить на обитаемые и необитаемые в данном сезоне (рис. 43). Гнездо, в котором происходит размножение (имеются яйца, птенцы или их останки), называется активным (Stalmaster, 1987). Активные гнезда, из которых благополучно вылетели птенцы, называются успешными. Пара держится на гнездовом участке и охраняет его на протяжении всего гнездового периода. Если птенцов или яиц в гнезде нет, но имеются свежие признаки ремонта — принесенные и уложенные на гнездо зеленые ветви, свежий строительный материал, а также признаки присут-



Рис. 43. Схема классификации гнезд по статусу занятости.

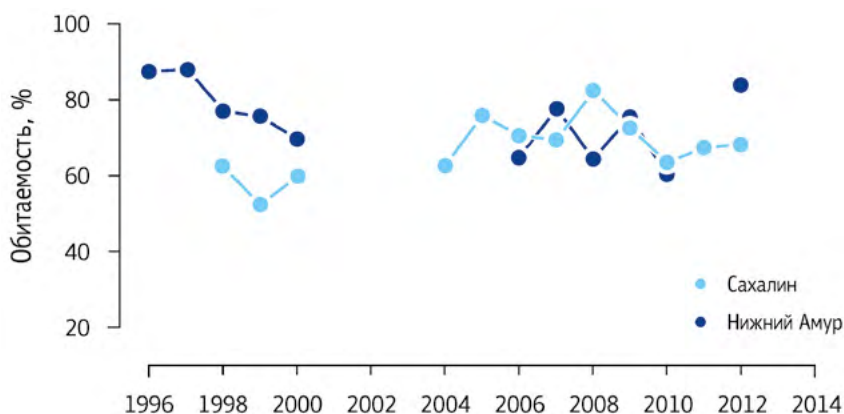


Рис. 44. Динамика обитаемости гнездовых территорий на северо-востоке Сахалина и в низовьях Амура, 1996–2012 гг.

ствия птиц — помет, пух и перья, то такое гнездо называется занятым. Орланы обычно держатся на участке длительное время, но покидают его раньше, чем обремененные родительскими заботами особи. Птицы могут одновременно ремонтировать несколько гнезд на участке, однако для размножения выбирают одно. Если признаков постоянного присутствия птиц и ремонта гнезда нет, гнездо считается незанятым. Незанятые в течение длительного времени гнезда с признаками разрушения относятся к категории брошенных, а упавшие гнезда — к категории несуществующих.

Поскольку на гнездовом участке может быть несколько гнезд, статус участка определяется по наиболее высокому рангу входящих в его состав гнезд. Например, если на участке есть активное гнездо, он считается

активным, если активного гнезда нет, но есть одно или несколько занятых, он считается занятым, и т. д.

Один из важнейших показателей состояния популяции — доля обитаемых территорий (активных и занятых), или обитаемость. Теоретически она может варьировать от 0 до 100 %, однако в реальности всегда имеется некоторое количество субоптимальных территорий, которые часто пустуют, поэтому обитаемость всегда меньше 100 %. Значительное снижение этого показателя может указывать на неблагоприятные тенденции в популяции.

На Сахалине в конце 1990-х гг. обитаемость составляла около 60 % и была несколько ниже, чем на нижнем Амуре (78 %), но в последнюю декаду в обоих регионах обитаемость была достаточно высока — около 60–80 %, в среднем 70 % (рис. 44). Учитывая наличие некоторого количества субоптимальных пустующих территорий, можно предположить, что обе популяции достаточно многочисленны и емкость среды близка к насыщению. Какого-либо направленного изменения этого показателя не отмечено, т. е. примерно одинаковое относительное количество пар ежегодно возвращаются на свои гнездовые участки. Однако далеко не все они по разным причинам приступают к размножению и обзаводятся птенцами.

Гнездовая активность территорий

Другим важным показателем репродуктивного потенциала популяции является гнездовая активность. Индекс гнездовой активности показывает, сколько из прилетевших и занявших территории птиц загнездились, и рассчитывается как отношение числа активных участков к общему числу обитаемых:

$$I_a = \frac{N_a}{N_a + N_o},$$

где I_a — индекс активности, N_a , N_o — число активных и занятых гнезд, соответственно. Теоретически индекс активности может варьировать от 0 до 100 %, но на практике никогда не достигает максимума, т. к. орланы в силу своих физиологических особенностей иногда склонны пропускать сезон размножения¹. Однако продолжительное снижение активности может указывать на существование проблем, препятствующих нормальному воспроизводству популяции. В их числе ухудшение условий зимовки, сокращение кормовых ресурсов, влияние аномальных погодно-климатических условий,

¹ Пропуски размножения являются нормальным явлением для крупных хищных птиц, таких как орлы и орланы; это позволяет им при неблагоприятном для гнездования стечении обстоятельств сэкономить силы для следующего сезона.

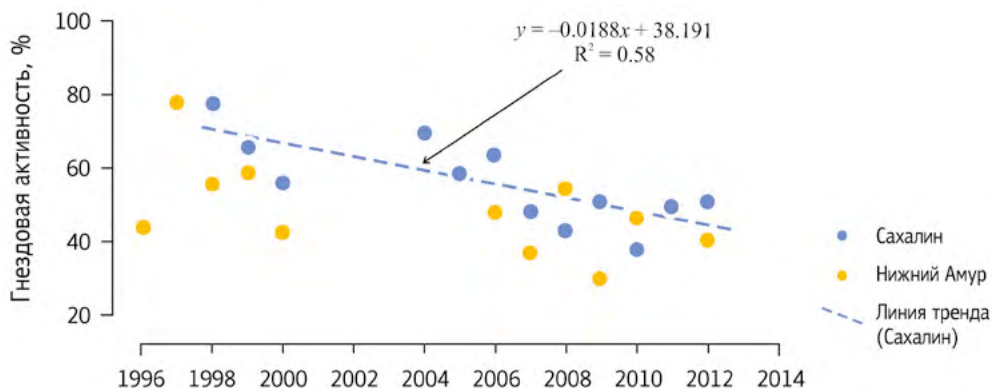


Рис. 45. Динамика активности гнездовых территорий на северо-востоке Сахалина и в низовьях Амура в 1996–2012 гг.

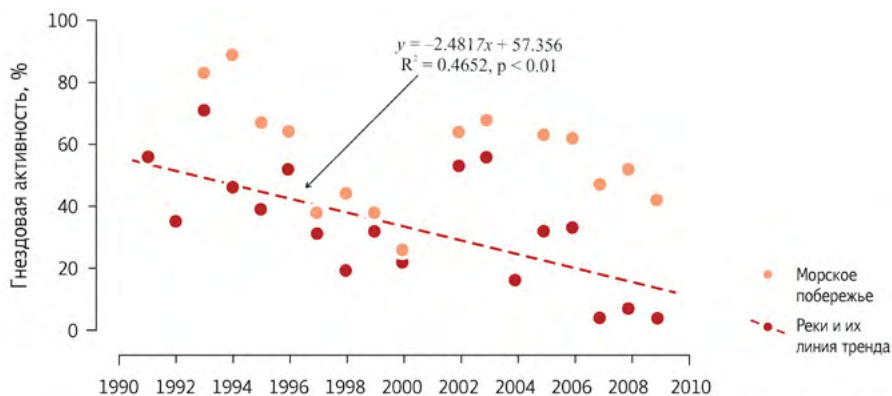


Рис. 46. Динамика активности территорий в Магаданской области в 1991–2009 гг. (по: Potapov et al., 2012).

антропогенная трансформация местообитаний и беспокойство на гнездовых участках.

На Сахалине и в Нижнем Приамурье гнездовая активность орланов в среднем за многолетний период составила около 50%, т. е. лишь половина территориальных пар принимала участие в размножении (рис. 45). На протяжении последних двух десятилетий этот показатель постепенно снижался: на Амуре с приблизительно 60% в 1990-е годы до 45% в 2000-е, на Сахалине — с 68% до 54%, соответственно. Для нижнего Амура тренд не удается доказать, но для Сахалина он является статистически значимым.

Близкие показатели отмечены в популяции орланов, обитающих в северном Приохотье. Здесь в 1991–1998 гг. активность составляла в среднем 53%

(Potapov *et al.*, 2000a), причем на реках она была существенно ниже (12–67 %, в среднем 39 %), чем на морском побережье (44–83 %, в среднем 65 %).

На Камчатке, по сообщению Е. Г. Лобкова (1989), из 17 пар в «голодный» 1986 г. размножались 9–10, а в «кормный» 1987 г. — по крайней мере, 16. Таким образом, гнездовая активность в первом случае составила около 55 %, во втором — 94 %.

В Магаданской области активность орланов, обитающих на реках, неуклонно снижается на протяжении последних двух десятилетий, демонстрируя статистически значимый линейный тренд ($y = -2.4817x + 57.356$, $R^2 = 0.4652$, $F = 9.7$, $p < 0.01$). Для орланов, гнездящихся на морском побережье, таких тенденций не выявлено (Potapov *et al.*, 2012). Е. Р. Потапов с коллегами связывают эту динамику с усилившимися в последние годы весенними паводками, из-за которых увеличивается мутность воды в реках и снижается эффективность охоты орланов. По мнению авторов, «речная» часть североохотской популяции белоплечего орлана является «стоковой» (*sink-population*), т. е. темпов ее воспроизводства недостаточно для поддержания устойчивой численности и она пополняется за счет птиц, обитающих на морском побережье.

На Сахалине примером такой стоковой популяции является группировка орланов, обитающая на западном побережье острова. Несмотря на то, что многие территории обитаемы, гнездовая активность орланов в этом районе из года в год крайне низкая (в среднем 28 %).



8 **Воспроизводство**

Главный критерий эффективности воспроизводства — количество слетков, поднявшихся в конце лета на крыло и пополнивших популяцию. Если это число превышает потери от смертности, популяция растет, в противном случае она сокращается.

Показатели продуктивности

Существует ряд показателей, характеризующих различные аспекты воспроизводства популяции и позволяющих понять, за счет чего происходят те или иные изменения. Многие из них стандартизированы (Stalmaster, 1987), что обеспечивает возможность сравнения между собой результатов разных исследований. Главный из них — это продуктивность, рассчитываемая как число выживших птенцов на одну территориальную пару. Она характеризует общую эффективность размножения популяции, с учетом всех взрослых птиц, имеющих гнездовые территории и потенциально способных

размножаться в данном сезоне. Иногда в качестве альтернативы используют число птенцов на одну попытку размножения, но предыдущий показатель более надежен, т. к. факт размножения территориальной пары можно установить не всегда. Кроме того, орланам свойственно иногда пропускать сезон размножения, оставаясь при этом на своих территориях. Поэтому первый показатель дает более адекватную оценку продуктивности территориального ядра популяции.

Еще один распространенный показатель — средний размер выводка, представляющий собой среднее число птенцов на успешное гнездо (успешными считаются гнезда, из которых вылетел по крайней мере один птенец). Размер выводка отражает плодовитость самок в данном сезоне и может служить косвенной характеристикой смертности птенцов в результате фратрицида (каинизма) (Гл. 5, раздел «Развитие и взаимоотношение птенцов в выводке»).

Для оценки воздействия на продуктивность орланов хищников, в частности бурых медведей, мы использовали показатель пресса хищничества (доля птенцов, съеденных медведями, от всех потенциально выращенных птенцов) (Гл. 8, раздел «Хищничество медведей»).

Пресс хищничества может маскировать влияние других факторов на продуктивность, поэтому полезным оказался также показатель потенциальной продуктивности (гипотетическая продуктивность в отсутствие хищничества).

Размер выводка

В кладках белоплечего орлана обычно бывает 1–2 яйца, иногда 3, однако третий птенец, если и появляется на свет, то до момента вылета из гнезда доживает крайне редко. До сих пор известно лишь несколько случаев успешного выживания выводков из трех птенцов. Все они относятся к парам, гнездящимся на островах по соседству с колониями морских птиц — богатому и стабильному источнику пищи на протяжении всего лета (Утехина, 2004). В то же время у более мелкого и подвижного собрата — орлана-белохвоста — регулярно встречаются выводки из трех слетков.

Средний размер выводка на Сахалине составляет 1.37 ± 0.12 птенца. На Амуре выводки несколько крупнее — 1.45 ± 0.17 птенца, но достоверных различий между выборками нет. По годам этот показатель варьирует в сравнительно небольших пределах, и каких-либо направленных изменений выявить не удастся (рис. 47).

Вместе с тем, существуют примеры зависимости размера выводка орланов от кормовых условий. В Магаданской области размеры выводков у пар, гнездящихся на реках, были статистически значимо меньше, чем у пар, обитающих на морском побережье: 1.2 и 1.4 птенца, соответственно

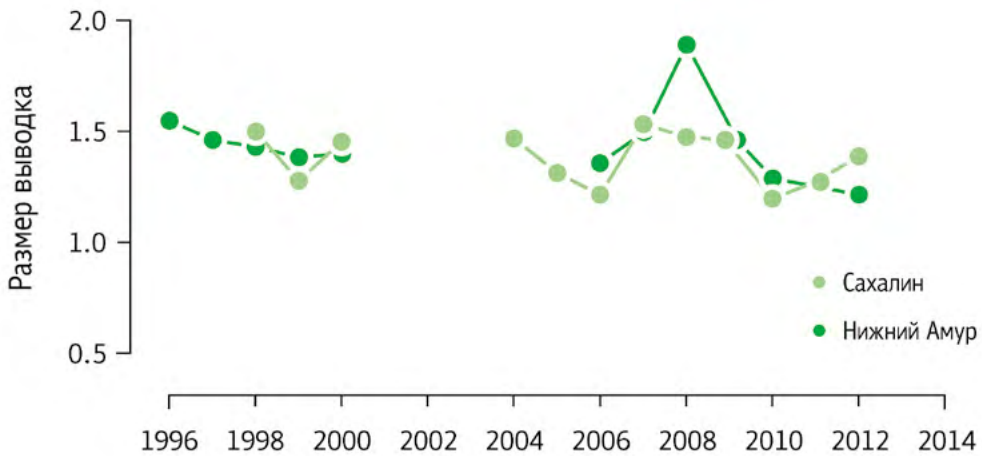


Рис. 47. Динамика размера выводка (число птенцов на успешное гнездо) на Сахалине и нижнем Амуре.

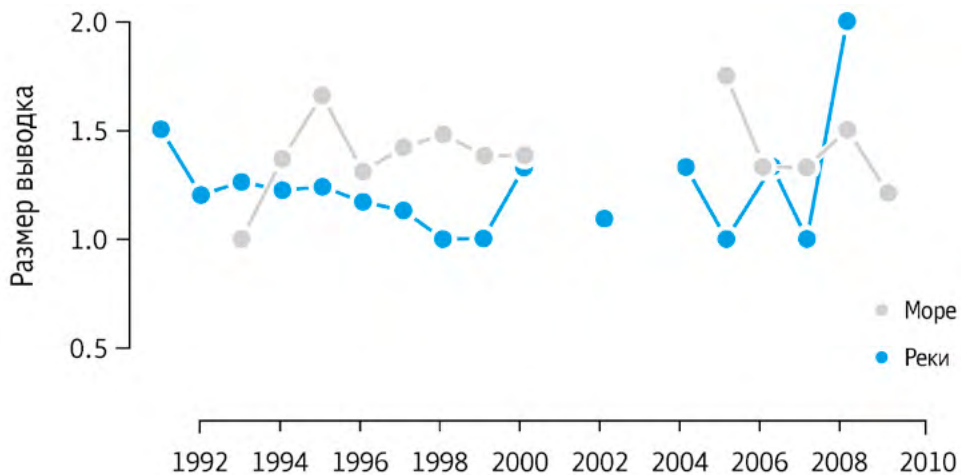


Рис. 48. Динамика размера выводка на северном побережье Охотского моря в 1991–2009 гг. По: Potapov *et al.*, 2012.

(Potapov *et al.*, 2000a, 2012; Потапов и др., 2010; 2013). Авторы связывают это с различиями в условиях обитания. На реках кормовая база менее стабильна, а доступность корма зависит от водного режима: высокий паводок и повышенная мутность воды снижают успешность охоты орланов. На побережье кормовая ситуация более благоприятная и стабильная, поэтому размеры выводков больше (рис. 48). Вероятно, в условиях недостатка корма чаще происходит гибель более слабого птенца.

Птенцовая смертность

Гнездовая смертность птенцов наблюдается на всех стадиях, начиная с откладки яиц и заканчивая вылетом из гнезда¹. Гибель яиц может достигать 25–70%. Причины бывают разные: суровые погодные условия, беспокойство птиц в период наибольшей уязвимости и, как следствие, гипо- или гипертермия кладок и вылупившихся птенцов, разорение гнезд наземными и пернатыми хищниками, в том числе воробьями.

На Камчатке в 1971–1977 годах на 1 отложенное яйцо в среднем приходилось 0.3 выращенных птенца, в 1982 г. — 0.5, в 1983 — 0.55 (Лобков, Нейфельдт, 1986). В «голодном» 1986 г. из 10 яиц вывелись 8 птенцов, но выжили только 2, т. е. гибель составила 80% (Лобков, 1989). В Магаданской области средний размер выводка в конце гнездового сезона был достоверно меньше, чем сразу после вылупления птенцов (1.32 ± 0.49 и 1.59 ± 0.55 птенца, соответственно, $p < 0.001$, $n = 324$) (Утехина, 2004). Таким образом, птенцовая смертность в гнездовой период составила 17%. Динамика этих показателей в период с 1992 по 2003 гг. не имела каких-либо направленных тенденций (рис. 49).

В южной части ареала доля птенцов, погибающих в гнездовой период, невелика. На Сахалине потери от гнездовой смертности в среднем составляют около 7%², на нижнем Амуре — около 4.4%. Смертность в разные годы сильно варьирует: иногда она практически отсутствует, а в некоторые сезоны достигает 10–20%. Вместе с тем надо заметить, что данный показатель может быть занижен, т. к. гибель потомства на ранних стадиях гнездования не всегда удается зарегистрировать.

Продуктивность

Как уже говорилось, наиболее интегрированная характеристика эффективности размножения — это продуктивность. Средняя продуктивность сахалинской популяции белоплечего орлана в 2004–2012 гг. составляла 0.58 слетка на обитаемую территорию. В 1990-е годы этот показатель был несколько выше — 0.79 слетка на территорию (Masterov *et al.*, 2000), а в конце 1980-х — начале 1990-х — еще выше: от 0.8 до 1.4 птенца на территорию (Мастеров, 1995б). В ряду многолетних наблюдений прослеживается статистически значимый отрицательный линейный тренд (рис. 50), который особенно сильно проявляется, если исключить фактор хищничества медведей,

¹ Однажды на Амуре труп птенца был обнаружен в куске рыболовной сетки, принесенной родителями на гнездо. Слеток пытался взлететь, но повис на краю гнезда.

² В данном случае мы исключили из расчетов птенцов, погибших в результате хищничества бурых медведей, поскольку на Сахалине это явление носит массовый характер. Оценке воздействия медведей посвящен раздел «Хищничество медведей» главы 8. В других регионах случаи хищничества встречаются значительно реже, поэтому отдельно не рассматриваются.

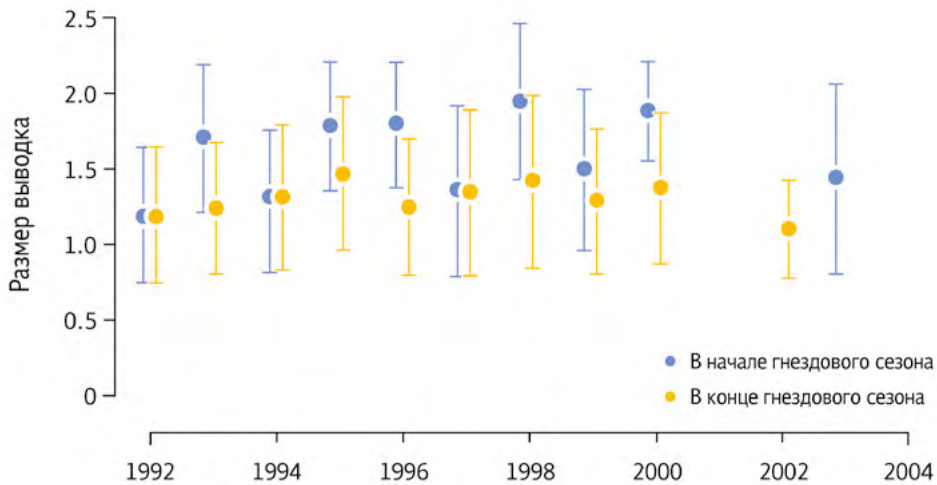


Рис. 49. Размер выводка белоплечих орланов в Магаданской области в начале и в конце гнездового периода. Кружки — среднее арифметическое, «усы» — стандартное отклонение. По: Утехина (2004).

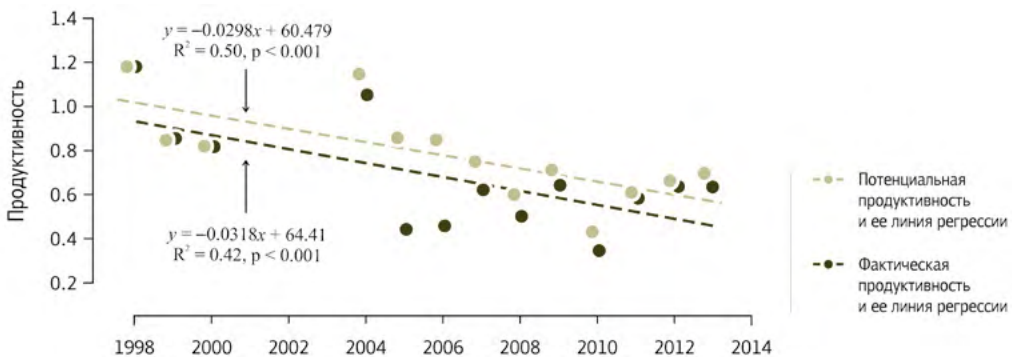


Рис. 50. Динамика продуктивности белоплечих орланов на Сахалине в 1998–2013 гг.

т. е. вместо «фактической» продуктивности использовать «потенциальную» продуктивность.

Статистический анализ выявил тесную положительную связь продуктивности орланов с их гнездовой активностью, а также отрицательную — с хищничеством медведей. Пресс хищничества, как и ожидалось, отрицательно влияет на фактическую продуктивность (рис. 51). Если исключить этот фактор, то продуктивность популяции (в данном случае потенциальная) будет на 90% связана с гнездовой активностью птиц (рис. 52). Другие показатели (обитаемость гнездовых территорий, размер выводка) на продуктивность значимо не влияют.

Напрашивается вывод о том, что основная причина снижения продуктивности на Сахалине заключается в основном в уменьшении гнездовой активности территориальных пар.

На нижнем Амуре продуктивность орланов составляет в среднем 0.64 слетка на обитаемую территорию. Как и на Сахалине, этот показатель постепенно снижается (рис. 53). Потенциальная продуктивность практически совпадает с фактической, т. к. в этом регионе пресс медведей на популяцию белоплечего орлана незначителен. В отличие от Сахалина, на Амуре про-

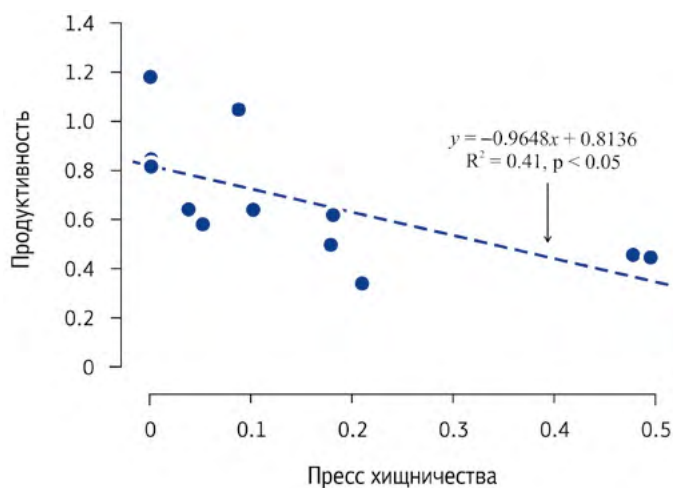


Рис. 51. Связь между прессом хищничества медведей и фактической продуктивностью орланов.

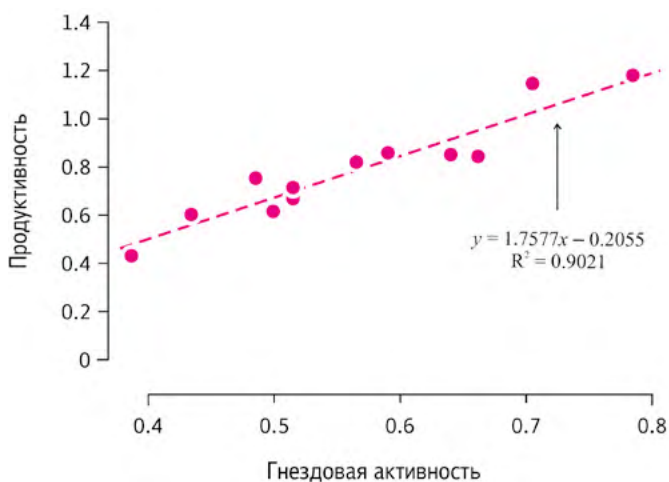


Рис. 52. Связь между гнездовой активностью орланов и потенциальной продуктивностью.

дуктивность не скоррелирована ни с одним из частных показателей эффективности размножения, т. е. в нее вносят вклад все показатели.

На северном побережье Охотского моря в 1990-х годах прошлого столетия продуктивность орланов в среднем составила 0.45 слетка на территорию. На морском побережье она была достоверно выше, чем на реках (рис. 54) (Ротаров *et al.*, 2000a). Кроме того, в течение последних двух десятилетий продуктивность на реках падала, чего не происходило на морском побережье (Потапов и др., 2010). По данным авторов, снижение продуктивности

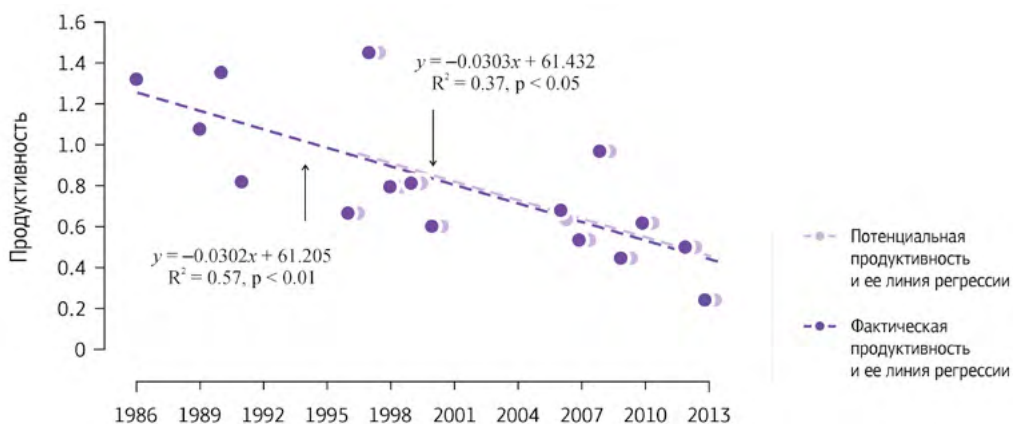


Рис. 53. Динамика продуктивности на нижнем Амуре в 1996–2013 гг. Примечание: на нижнем Амуре фактическая продуктивность почти полностью совпадает с потенциальной. График фактической продуктивности намеренно смещен немного влево, чтобы избежать полного наложения.

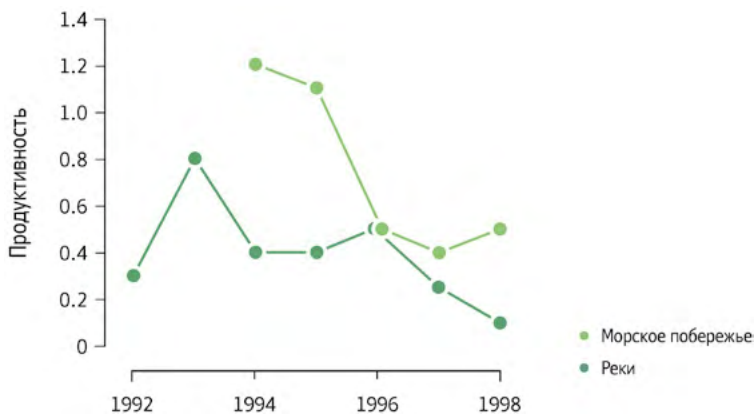


Рис. 54. Динамика продуктивности белоплечего орлана на северном побережье Охотского моря в 1990-е гг. По: Ротаров *et al.* (2000a).

размножения на реках происходит как из-за уменьшения размера выводка, так и за счет снижения гнездовой активности птиц.

Анализ информации по близкородственным видам показывает, что для орланов нормальная продуктивность составляет 0.6–0.8 слетка на территориальную пару в год. Повышение продуктивности до 0.9 и выше обычно наблюдается у растущих популяций (Stalmaster, 1987; Saurola *et al.*, 2003; Helander, 2003; Struwe-Juhl, 2003). Известные примеры снижения продуктивности до 0.46 слетка (Saurola *et al.*, 2003) и даже до 0.12 (Helander, 2003) чаще всего сопровождались популяционным спадом.

В целом можно резюмировать, что на значительной части ареала продуктивность размножения белоплечего орлана снижается. В Магаданской области это выражается в уменьшении доли занятых территорий и размеров выводков (Potapov *et al.*, 2000a; Утехина, 2004), особенно у орланов, гнездящихся на реках. На Сахалине продуктивность падает за счет снижения гнездовой активности орланов. Причины снижения продуктивности могут быть разными. Некоторые из них мы рассмотрим в следующей главе.

Природные факторы, влияющие на продуктивность

Все многообразие факторов, влияющих на продуктивность белоплечих орланов, учесть невозможно. К ним относятся состояние кормовых ресурсов в местах гнездования, зимовок и миграций, погода, воздействие хищников, внутривидовые механизмы регуляции численности. Это и огромное разнообразие антропогенных факторов — от прямого преследования и «техногенной» смертности до загрязнения и трансформации среды обитания. В настоящей главе основное внимание будет уделено только некоторым из них, имеющим природное происхождение.

Качество местообитаний

Качество местообитаний белоплечего орлана определяется оптимальным сочетанием мест гнездования (лесная растительность или подходящие скалы) с охотничьими угодьями (открытые пространства, в первую очередь мелководные акватории и побережье). Ключевую роль играет расстояние от гнезда до кормового водоема, которое может заметно влиять на поддержание энергетического баланса гнездящихся особей (Мастеров 1992; Masterov, 2003b). Дополнительные затраты энергии на дальние перелеты могут привести птиц в состояние энергетической задолженности в условиях, когда доступные кормовые ресурсы длительное время не могут их компенсиро-

вать. Особенно остро вопрос поддержания энергетического баланса встает в гнездовой период, когда на родителей ложится дополнительная нагрузка по выкармливанию птенцов.

По этой причине орланы стремятся занимать территории и строить гнезда по возможности ближе к берегу кормового водоема. Около 26 % известных гнезд находятся на удалении до 50 м от ближайшего водоема; 45 % — не далее 100 м и, наконец, 59 % — не далее 200 м (см. Гл. 1, раздел «Модель энергетической устойчивости гнездящихся птиц»).

Весной основным источником пищи для орланов становятся морское побережье и прибрежные открытые участки моря, т. к. заливы и реки в это время еще покрыты льдом и глубоким снегом. Статистический анализ показал, что обитаемость участков коррелирует с удаленностью от открытого морского побережья. Чем ближе к побережью, тем больше встречается активных и занятых участков орланов.

Летом возрастает значение заливов и рек как основных кормовых водоемов. Продуктивность орланов связана с расстоянием до этих водоемов: чем ближе к береговой линии расположены участки орланов, тем выше продуктивность.

Таким образом, удаленность от кормового водоема весной влияет на выбор места гнездования, а летом определяет число и выживаемость птенцов.

Погодно-климатические факторы

Побережье северо-восточного Сахалина отличается суровыми и непредсказуемыми погодными условиями. В начале гнездового периода орланов нередко случаются затяжные бураны с обильными снегопадами. Весенняя фенология может существенно различаться в разные сезоны. Поздние сроки наступления весны оставляют орланам меньше шансов для нормального выведения потомства.

Сроки откладки яиц у орланов связаны с температурой воздуха в марте –апреле. Весенние холода приводят к поздним кладкам, тогда как в годы с теплым началом весны орланы приступают к размножению раньше (рис. 55). Наиболее сильна связь сроков откладывания яиц с минимальной суточной температурой. Не исключено, что сдвиг этих сроков на более поздний период может влиять на размер выводков и, в конечном итоге, на продуктивность популяции (см. Гл. 6, раздел «Влияние сроков кладки...»).

Суточные колебания температуры даже в период сниженной способности птенцов к автономной терморегуляции не приводят к статистически значимому росту их смертности. Постоянная родительская опека смягчает воздействие экстремальных температур и позволяет птенцам пережить этот критический для них период. Однако лишённые родительской заботы

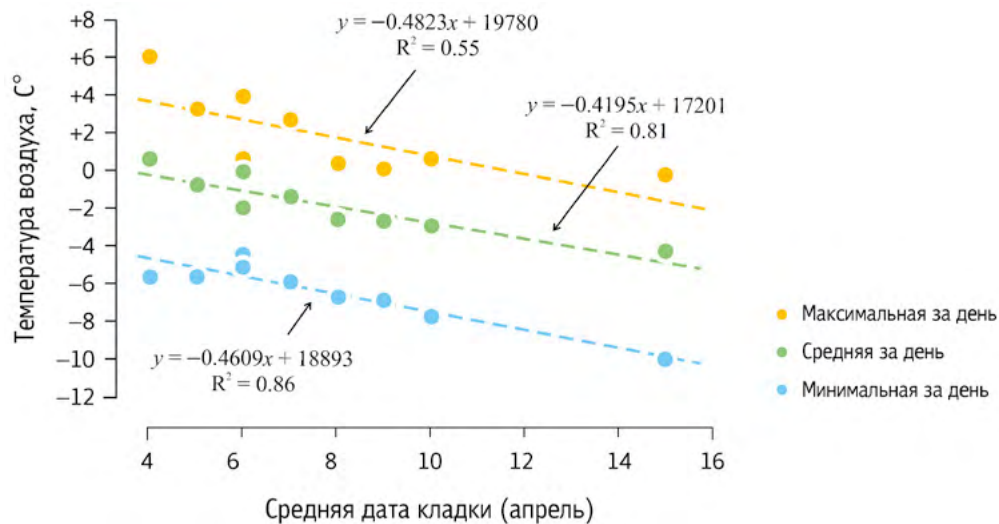


Рис. 55. Влияние изменения апрельской температуры на сроки кладки яиц.

на длительное время (например, в результате воздействия беспокойства) птенцы могут погибнуть от переохлаждения или перегрева.

Вместе с тем аномальные проявления погоды, такие как затяжные бураны, тайфуны, сопровождаемые штормовым ветром, способны нанести существенный урон популяции. К счастью, подобные экстремальные проявления погоды случаются достаточно редко. Бушевавший в августе 2004 г. тайфун обрушил много гнезд орланов, в том числе и с птенцами. На восстановление гнездового фонда потребовалось не менее 5 лет (рис. 42). В середине апреля 2010 г. на северо-восточное побережье Сахалина налетел буран, продолжавшийся двое суток. Значительная часть кладок, отложенных к этому времени, могла погибнуть. Сохранились преимущественно более поздние кладки, отложенные после снежного шторма. Средняя дата откладки яиц в этом году оказалась на 8 дней позже усредненных значений за 2004–2009 гг.¹ Общая продуктивность популяции в 2010 г. также была заметно ниже (рис. 50).

После натиска непогоды многие гнезда могут повреждаться (подламываются опорные ветви, смещается центр тяжести постройки). Несмотря на то, что орланы продолжают занимать эти гнезда, риск их разрушения, так называемый «груз ненадежности», достаточно высок (Лобков, Зуева, 1983). На Камчатке он может достигать 70 % и оказывать существенное влияние на успешность воспроизводства популяции белоплечего орлана (там же).

¹ Сроки откладывания яиц определяли по возрасту птенцов, методом обратного вычисления по морфометрическим показателям (Гл. 6, раздел «Развитие птенцов, методы определения возраста»).

Гидрологический режим кормовых водоемов

В Нижнем Приамурье орланы предпочитают гнездиться на мелководных участках крупных озер с глубинами не более 120 см, что, по всей видимости, обусловлено лучшей доступностью рыбы. Однако связь с мелководьями может оказаться естественным лимитирующим фактором для размножения птиц. Сезонные флуктуации уровня воды периодически приводят к временному обсыханию охотничьих территорий. Крупная рыба уходит с мелководий. В такие периоды заметно уменьшался размер приносимой на гнездо добычи и, соответственно, уменьшалось поступление энергии с пищей растущим птенцам (Masterov, 2003б). Аномально высокий уровень воды, вероятно, также способен влиять на доступность добычи для пернатых хищников.

Успешность гнездования орланов в годы со средним уровнем воды в начале гнездового периода была значимо выше, чем в годы с высоким и низким уровнем. Это отражалось, во-первых, на размере выводков (рис. 56), а во-вторых, на обитаемости территорий и общей продуктивности. Вероятно, это связано с уменьшением общего количества приносимой на гнездо добычи.

Во время катастрофического наводнения на р. Амур летом 2013 г. 89% территориальных пар орланов так и не обзавелись потомством либо птенцы погибли на ранних этапах постнатального развития. В Магаданской области в последние годы толщина снежного покрова стала часто превышать многолетние нормы. В связи с этим участились сильные весенние паводки, приводящие к снижению размеров выводков и общей продуктивности гнездящихся на реках пар (Potapov *et al.*, 2012). Вероятную причину этого феномена авторы усматривают в увеличении глубины и мутности воды, что, в свою очередь, снижает доступность рыбы для орланов.

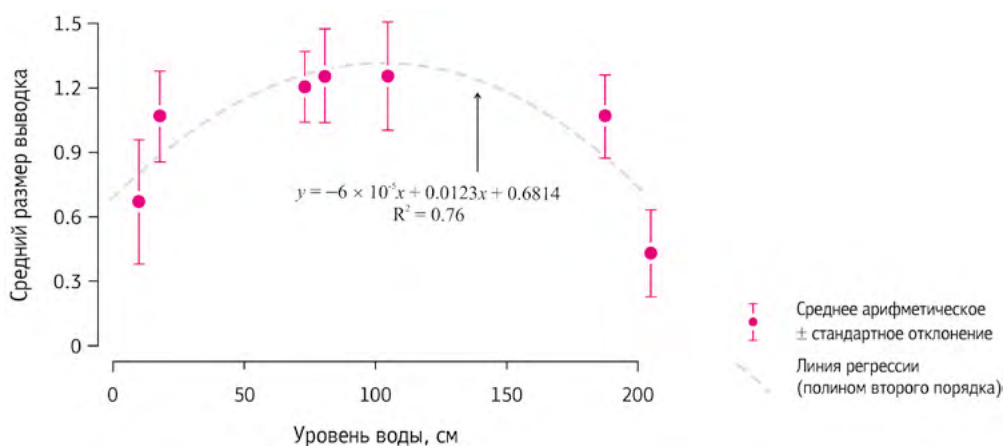


Рис. 56. Влияние уровня воды в Амуре в период с 15 мая по 30 июня (время наиболее интенсивного развития птенцов) на размеры выводка белоплечих орланов. Нижнее Приамурье, 1986–1994 гг.

Для белоголовых орланов было показано, что число яиц в кладке не зависит от кормовых условий сезона размножения, но эти условия оказывают значимое влияние на количество выживших птенцов (Hansen, 1987). Выявленные закономерности наглядно демонстрируют высокую чувствительность орланов к отклонению условий гнездования от оптимума.

Кормовые условия гнездового сезона

В летний период ведущую роль в питании сахалинских орланов играют лососевые рыбы, преимущественно горбуша. Для северо-восточного побережья Сахалина характерно циклическое изменение численности этого вида. В нечетные «горбушковые» годы обычно наблюдается массовый ход лососей на нерест, тогда как в четные годы в заливы и реки рыбы заходит намного меньше. Эта цикличность иногда может сбиваться и становиться на время менее выраженной, но в целом общая закономерность сохраняется.

Такая динамика кормовой базы не может не оказывать влияния на эффективность размножения орланов, хотя, как показано выше, этот показатель зависит и от многих других факторов. В целом на северо-восточном Сахалине в нечетные «горбушковые» годы продуктивность орланов бывает несколько выше, чем в четные «негорбушковые» (0.57 и 0.52 слетка на обитаемую территорию, соответственно), хотя это различие статистически незначимо. Иными словами, депрессия основного кормового ресурса способна негативно влиять на воспроизводство популяции хищников-ихтиофагов.

Опыт предыдущего гнездования

У некоторых видов хищных птиц неудачное гнездование может приводить к смене территории и распаду пары (Newton, Marquiss, 1982). Наблюдая за орланами, обитающими в сходных экологических условиях, нельзя не заметить, что одни пары регулярно успешно выращивают птенцов, тогда как другие приносят потомство далеко не каждый год. Возникает вопрос, влияет ли персональный опыт семейных пар на успешность гнездования?

Анализ хронологии гнездования за много лет показывает, что успешное гнездование пары в текущем сезоне повышает шансы на ее успех в следующем году (двухвыборочный тест пропорций, $p < 0.001$). Продолжительный опыт многократного успешного гнездования на данном участке создает устойчивые предпосылки для успешного гнездования здесь и в будущем (логистическая регрессия, $p < 0.05$) (Sokal, Rohlf, 2000) (рис. 57). И наоборот, чем длиннее череда неудач, тем меньше вероятность успешного размножения пары в последующие годы. Неудачная попытка гнездования «отбрасывает тень» в будущее, влияя на будущую гнездовую активность птиц.

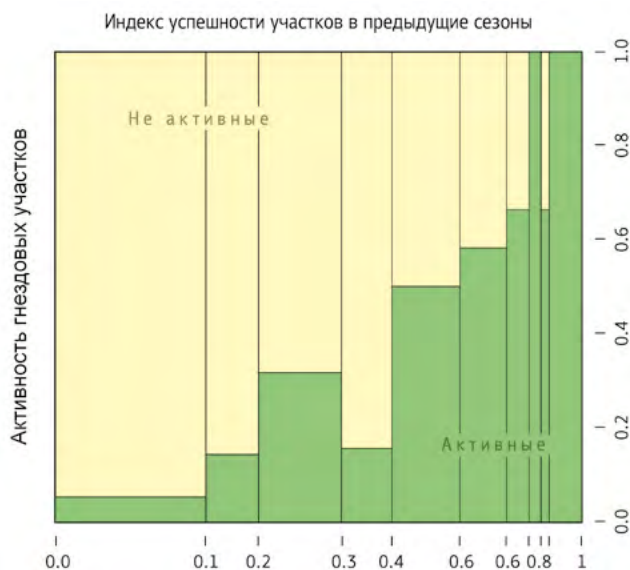


Рис. 57. Влияние опыта предыдущего гнездования на активность гнездового участка. По абсцисс — распределение гнездовых участков по индексу успешности в предыдущие сезоны (доля успешных от всех попыток размножения), по оси ординат — распределение участков по статусу (активные или нет). На графике ясно читается диагональ, означающая, что среди успешных в прошлом участков доля активных выше, чем среди неуспешных.

Динамика гнездового фонда

В процессе эксплуатации часть гнезд постепенно разрушается. Взамен им птицы строят новые. Подмечено, что в год строительства нового гнезда пара, как правило, не размножается. Возможно, это связано с тем, что птицы затрачивают много энергии на возведение нового гнезда, и эти затраты вступают в конфликт с затратами энергии на инкубацию и выкармливание потомства. Статистический анализ подтвердил отрицательную связь между наличием заготовок и новостроек и гнездовой активностью птиц (тест пропорций, $p < 0.001$). Однако причинно-следственная связь здесь, скорее всего, обратная. Не присутствие новых гнезд на участке тормозит размножение птиц, а наоборот: если пара по какой-либо причине не смогла загнеститься, то с высокой степенью вероятности они могут начать строить новое гнездо (см. также Гл. 7, раздел «Состояние гнездового фонда и его динамика»).

Наличие упавших гнезд на участке не влияет на активность орланов. Отсутствие связи можно объяснить тем, что в подавляющем большинстве случаев пара имеет запасные гнезда, и проблема нехватки гнезд не стоит остро даже в случае разрушения некоторых из них.

Хищничество медведей

Случаи разорения бурыми медведями гнезд крупных хищных птиц описаны для орлана-белохвоста (Ганусевич, Межнев, 1987; Белко, 1995), беркута (Гилязов, 2000; С. А. Мечникова, личн. сообщ.). В Северной Америке от нападений черных медведей *Ursus americanus* периодически страдают гнезда ширококрылого канюка *Buteo platypterus* (Blomme, 1983) и белоголового орлана (McKelvey, Smith, 1979; Phil Shempf, личн. сообщ., по: McGrady, Potapov, 1999).

Факты разорения гнезд белоплечих орланов бурыми медведями известны в разных частях ареала, но везде они носят случайный характер. Е. Г. Лобков с соавторами (Лобков, Зуева, 1983; Лобков, Нейфельдт, 1986; Лобков, 1989) сообщают о поедании на Камчатке птенцов орланов медведями и другими хищниками (соболем, росомахой, рысью *Lynx lynx*). По их мнению, наземные хищники могут уничтожать до 10% потомства орланов на полуострове.

Из Магаданской области сообщается о двух достоверных случаях разорения гнезд белоплечего орлана медведями (одно из гнезд было на скале, другое на дереве) (McGrady, Potapov, 1999). Еще в четырех случаях авторы предполагают возможность разорения, основываясь на следах, оставленных медведями на стволах гнездовых деревьев.

На нижнем Амуре хищничество медведей как эпизодическое явление было известно уже в 1980-е годы (Мастеров, 1992). В период с 1996 по 2000 гг. здесь был зарегистрирован всего один факт разорения гнезда орлана.

На северо-восточном побережье о. Сахалин в 2000–2002 гг. медведи разоряли около 5% активных гнезд. Однако в середине 2000-х годов это явление приняло массовый характер, и число погибших птенцов исчислялось десятками. За период 2004–2010 гг. в когтях медведей погибло по меньшей мере 170 птенцов белоплечих орланов.

Последствиями хищничества являются не только уничтоженные выводки, но и разрушенные гнезда, что наносит дополнительный урон популяции. Пытаясь добраться до птенцов, медведи часто обрушивают край гнезда или проделывают в нем отверстие снизу (см. фото на с. 309). Иногда не выдерживают опорные ветки, и гнездо падает с дерева вместе с птенцами. Пара птиц обычно больше не гнездится в разрушенной медведем постройке и не восстанавливает ее.

Нападение медведей на гнезда орланов чаще всего происходят в июле–августе, когда птенцы уже достаточно подросли, чтобы представлять гастрономический интерес для крупного хищника. Подтвержденных случаев поедания кладок и пуховых птенцов пока не известно, хотя полностью исключить их нельзя.

Обычно медведи убивают всех птенцов в гнезде, стаскивают их на землю и съедают тут же под деревом или оттаскивают недалеко в сторону. От птенца остаются только лапы, голова и маховые перья (см. фото на с. 308–309).

Изредка птенцам удается спастись, перебравшись на самый конец опорной ветки так, чтобы медведь не смог дотянуться с края гнезда.

В начале–середине августа подросшие птенцы в случае опасности, как правило, прыгают с гнезда и стараются спланировать в воду (реку, озеро, залив). Затем вплавь выбираются на берег. Возможно, таким способом они «обрывают» запаховый след и получают шанс спастись от зубов хищника. Известен случай, когда во время шторма обрушилось гнездо орлана вместе с птенцом. Слеток сломал оба крыла и в агонии упал в речку, протекающую под гнездом, где и погиб, запутавшись в свисающих ветвях. Спустя какое-то время появился медведь, видимо, привлеченный запахом гнезда и птицы. Медведь несколько раз залезал на гнездовое дерево с обломанной вершиной, а также на соседние деревья, разворошил упавшее гнездо, но птенца в воде так и не учуял.

Однако не всегда птенцы успевают вовремя покинуть гнездо. Однажды медведю удалось поймать уже летающего слетка, останки которого были обнаружены под деревом. По всей видимости, медведь залез в гнездо ночью, когда молодой орлан спал. Аналогичный случай добычи в гнезде взрослого орлана описан в Магаданской области (Утехина, 2004). Но известны также факты, когда взрослый орлан, застигнутый медведем на земле, обращал его в бегство (рис. 58).



Рис. 58. Столкновение белоплечего орлана с медведем во время охоты на речной косе. Медведь заинтересовался орланом, но тот атаковал его и прогнал с косы. Восточный Сахалин. Фотографии И. Середкина.

Пресс хищничества медведей можно определить как долю съеденных птенцов от общего числа выращенных птенцов, выраженную в процентах:

$$P_b = \frac{N_b}{N_f + N_b} \times 100\%,$$

где P — пресс хищничества (в процентах), B — число съеденных медведем птенцов, F — число успешно выращенных птенцов.

В начале 2000-х гг. пресс хищничества не превышал 5–7%. В 2004 г. он составил 8%, в 2005 г. — 48%, в 2006 г. — 46%. Иными словами, в 2005–2006 гг. медведи уничтожили почти половину потомства орланов! После 2006 г. хищничество пошло на спад, но все равно оставалось существенным. К 2012 г. пресс хищничества снизился до 4% (рис. 59). За все годы, начиная с 2004, на северо-восточном побережье о. Сахалин медведи уничтожили около 21% птенцов орланов.

На нижнем Амуре в этот же период случаи разорения гнезд по-прежнему были единичными. С 2006 по 2012 гг. медведи съели всего 2–4 птенца из примерно двухсот выращенных. Пресс хищничества, таким образом, составил 1.4%.

Медведи хорошо знают гнезда орланов, расположенные на своей территории, и регулярно посещают их. Более чем в 60% случаев под гнездами обнаруживали медвежьи тропы. Хищников привлекают остатки добычи орланов, выпавшие из гнезда, а иногда и сами птенцы. Пока не ясно, выбирают ли медведи целенаправленно гнезда с птенцами, используя запаховые и акустические ориентиры, или случайным образом проверяют известные им гнезда и в конечном итоге находят пищевой ресурс. В пользу

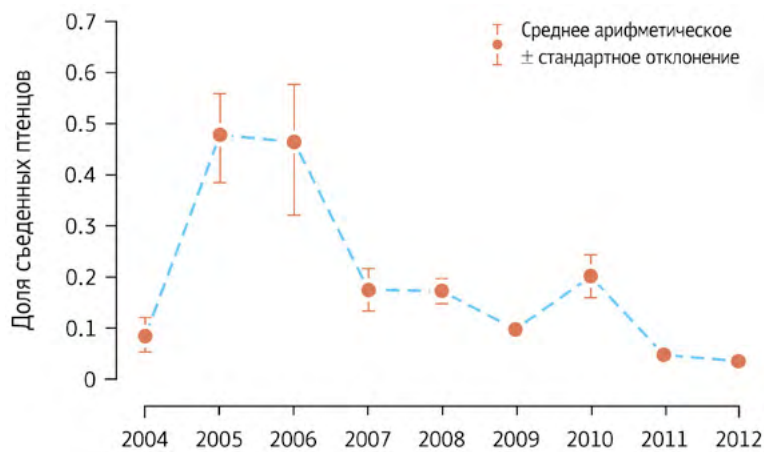


Рис. 59. Воздействие бурых медведей на популяцию орланов на северо-восточном Сахалине в 2002–2012 гг.

второй гипотезы говорит тот факт, что звери проверяют не только активные в текущем сезоне гнезда, но порой и те, где птицы не гнездились. На Сахалине 41 % активных гнезд имели следы залезания медведей, но также медведи проверили 17 % гнезд, в которых не было размножения. В целом около 25 % всех гнездовых деревьев носили следы залезания медведя различной давности.

Пространственное распределение этого феномена отличается неравномерностью. На разных заливах северо-восточного побережья Сахалина доля посещенных медведями гнездовых деревьев за 10 лет колебалась в среднем от 4 до 31 %. Больше всего страдали пары, гнездившиеся на заливах Ныйский и Чайво. Например, в 2005 г. на заливе Ныйский хищники уничтожили 62 % выводков, на заливе Чайво — 26 %, тогда как на Лунском заливе пострадало только одно гнездо орланов. Возможно, локальное распространение хищничества связано с передачей позитивного опыта разорения гнезд между членами одной или нескольких семей. Неоднократно отмечали случаи, когда на стволе гнездового дерева сохранялись следы когтей взрослого медведя и медвежат, идущие к самому гнезду. Складывалось впечатление, что медведица обучала свое потомство навыкам охоты на птенцов орланов.

Чаще всего медведи разоряли гнезда орланов, построенные на сравнительно невысоких деревьях с диаметром ствола меньше 50 см, в разреженных лесных массивах или их фрагментах недалеко от береговой линии, а также на островах. Побережья заливов и рек регулярно обследуются медведями в поисках выбросов и падали. Вдоль береговой линии обычно пролегают набитые тропы зверей. Во время таких экскурсий медведи не упускают случая проверить и гнезда орланов.

С увеличением размеров деревьев их привлекательность для медведей снижалась. С этой точки зрения наиболее безопасны для гнездования птиц постройки, расположенные выше 15 м, на деревьях высотой не менее 20 м и с диаметром ствола не менее 70 см (рис. 60, 61). Именно на таких деревьях построено значительное число гнезд орланов на нижнем Амуре, чем, возможно, объясняется редкость случаев хищничества медведей.

Глобальные климатические изменения

Заканчивая обзор природных факторов, способных влиять на продуктивность и динамику популяции орланов, нельзя не упомянуть о глобальных климатических изменениях.

Потепление климата способно привести к изменению сроков и маршрутов миграции, расположению мест зимовки. Как показало изучение зимовки белоголовых орланов в штате Аризона, в период с 1995 по 2010 г. граница зимнего распространения этих хищников сместилась к северу на 48 км. В гористой местности орланы стали чаще встречаться на большей высоте,

в среднем на 610 м выше, чем в середине 1990-х годов (Grubb, 2011). Т. Грабб связывает это с изменением доступности и обилия добычи, которая зависит от суровости погодных-климатических условий. Скопление водоплавающих в полыньях на замерзших озерах делает их удобными объектами охоты орланов. На незамерзающих водоемах хищникам поймать добычу намного сложнее. Поэтому орланы переместились в те районы, где водоемы продолжали оставаться замерзшими в зимний период.

Общее потепление климата ведет к смещению сроков откладывания яиц на более ранние периоды. Например, с 1988 по 2006 годы у белоголовых орланов в разных районах штата Мичиган эти сроки сдвинулись на 4–16 дней, т. е. в среднем на один день за два года (Bowerman, 2011).

Потепление может привести к изменению или потере части местобитаний белоплечих орланов. Согласно мнению специалистов (Bulygina *et al.*, 2009; 2010), начиная с конца 1970-х годов, в Восточной Сибири наметилась тенденция к увеличению толщины снежного покрова. Авторы связывают это с глобальным потеплением климата. В результате все чаще происходят весенние половодья с аномально высоким уровнем воды, которые могут негативно влиять на эффективность воспроизводства части популяции, обитающей на реках (Potapov *et al.*, 2012). Как обсуждалось в разделе «Гидрологический режим кормовых водоемов» главы 8, увеличение глубины и мутности воды на охотничьих участках орланов снижает доступность добычи, что, в свою очередь, обуславливает снижение успешности гнездования.

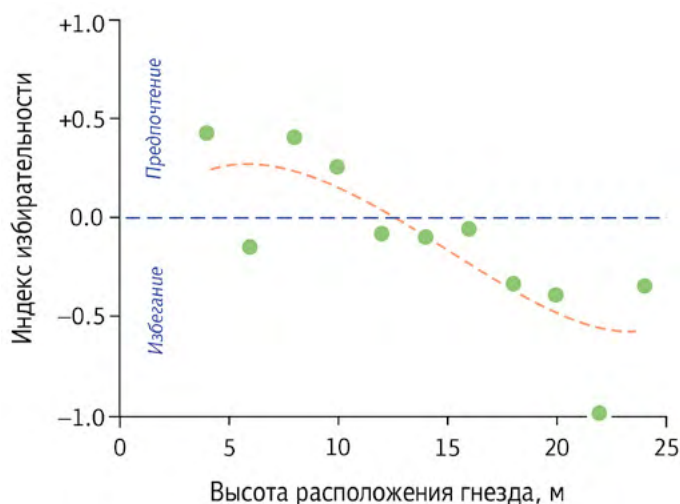


Рис. 60. Избирательность медведей в отношении высоты расположения гнезда орлана над землей. Сахалин, 2004–2013 гг. Индекс рассчитан на основе сравнения высоты расположения всех активных гнезд и высоты гнезд, разоренных медведем. Чем ниже расположено гнездо, тем оно привлекательней для медведя.

Благодаря постоянному притоку холодных арктических масс воздуха в северо-западной части побережья, вызывающих образование морского льда, Охотское море является самым южным рубежом распространения дрейфующих льдов в Северной Пацифике. Обогащенная солью и кислородом холодная и плотная вода опускается на глубины от 200 до 800 м, что приводит к вертикальной циркуляции и выносу к поверхности богатых биогенами придонных слоев. Перемешивание водных масс с различной плотностью и температурой способствует развитию планктона, который, в свою очередь, служит кормом многочисленным видам рыб. Благодаря такому «естественному насосу» Охотское море — одно из самых богатых морей по рыбным ресурсам (Ohshima, 2011).

Изменение климата может привести к нарушению работы этого «насоса». Согласно данным японских исследователей, за последние 30 лет площадь поверхности морских льдов в Охотском море сократилась на 20%. В районе о. Хоккайдо, Южных Курил и Сахалина проходит самая южная граница дрейфующих льдов в Северном полушарии. Ослабление притока холодного воздуха приводит к смещению этой границы на север (Ohshima, 2011).

Во время зимовки и в начале гнездового периода жизнь белоплечих орланов тесно связана с границей дрейфующих льдов. Здесь птицы находят себе пропитание, в частности, охотятся на новорожденных щенков кольчатой нерпы. Таяние льдов приводит к исчезновению пригодных для щенки нерп ледовых полей в прибрежной зоне и, таким образом, орланы в перспективе могут лишиться этого важного сезонного источника корма. Повышение

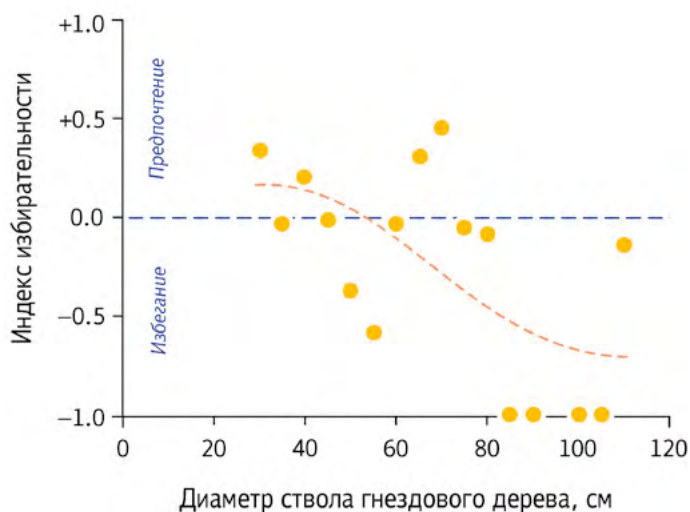


Рис. 61. Избирательность бурых медведей в отношении диаметра ствола гнездового дерева. Сахалин, 2004-2013 гг. Индекс рассчитан на основе сравнения диаметра ствола гнездовых деревьев с активными гнездами и гнездами, разоренными медведями. С увеличением диаметра ствола дерева привлекательность гнезда для медведей падает.

температуры воды может сказаться и на состоянии стада тихоокеанских лососей, играющих ключевую роль в рационе орланов на протяжении всего года. Выживаемость мальков лососей в наибольшей степени зависит от условий в момент скатывания в море и во время первой зимы. Начиная с 90-х годов прошлого столетия рост мальков хоккайдской кеты положительно коррелировал с температурой поверхностного слоя воды в Охотском море в летне-осенний период. Эта зависимость может служить иллюстрацией положительного эффекта глобального потепления. Однако, по прогнозам японских исследователей (Kaeriyama, 2011), при дальнейшем повышении температуры воды к 2050 г. хоккайдское стадо кеты может исчезнуть из Охотского моря, сместившись в северные широты. Поскольку о. Хоккайдо является ключевым районом зимовки белоплечих орланов, сокращение обилия лососей с неизбежностью скажется на состоянии большей части популяции этого хищника.

Уже в настоящее время в период зимовки орланы в значительной степени зависят от источников пищи, связанных с деятельностью человека (отходов рыбного промысла, животноводства, звероводства, охоты). Естественные корма занимают только 12% зимней диеты орланов, тогда как корма антропогенного происхождения — более 43%. Таяние дрейфующих льдов приведет к еще большему снижению доли естественных кормов и повышению зависимости орланов от человека (Ueta *et al.*, 1996).



9 Моделирование популяционной динамики

Дать исчерпывающий ответ на часто задаваемый вопрос «Что происходит с популяцией орланов, и каковы ее перспективы?» — задача не из легких. Нужно обладать целым рядом демографических данных и рассматривать их во взаимосвязи. В этой главе мы попытаемся проанализировать текущее состояние модельной популяции и сделать прогноз возможного развития ситуации в ближайшем будущем.

От чего зависит численность популяции

Популяция представляет собой динамическую систему, число особей в которой постоянно меняется в зависимости от скорости происходящих в ней процессов рождаемости и смертности, иммиграции и эмиграции.

Белоплечему орлану свойственны филопатрия (верность местам гнездования) и территориальный консерватизм (использование одной и той же гнездовой территории в течение многих лет), поэтому можно допустить, что интенсивность обмена особями между популяциями сравнительно мала. Тогда динамика популяции определяется преимущественно соотношением рождаемости и смертности особей. Положительный баланс определяет рост популяции, отрицательный — ее сокращение.

Стратегии воспроизводства и выживаемости

Наличие двух противоположно направленных демографических процессов означает, что рост популяции можно обеспечивать разными способами: 1) увеличивая продуктивность; 2) увеличивая выживаемость. Первый способ связывается с *r*-стратегией, второй — с *K*-стратегией — от названия коэффициентов в логистическом уравнении роста популяции (Одум, 1986). Поскольку ресурсы в окружающей среде ограничены, одновременно в полной мере реализовать обе стратегии невозможно. Чем больше сил (ресурсов) взрослые особи вкладывают в выращивание потомства, тем меньше их остается на поддержание их собственной жизнедеятельности и, соответственно, повышается вероятность гибели.

Белоплечий орлан обладает всеми признаками *K*-стратегии: высокой продолжительностью жизни, длительным периодом взросления и низкой продуктивностью. Для таких видов наиболее важным демографическим параметром является выживаемость особей (особенно взрослых), в то время как продуктивность размножения менее важна (Young, 1968; Grier, 1980). Это означает, что в неблагоприятных условиях, снижающих вероятность успешного гнездования (при сокращении кормовых ресурсов, повышенном антропогенном воздействии, негативном влиянии погодно-климатических факторов), орланам выгоднее отказаться от размножения, чтобы сохранить себя для будущих попыток обзавестись потомством, когда условия улучшатся. Возможно, по этой причине ежегодно значительная часть территориальных пар (в среднем около 38 %) «пропускает» размножение.

Демографические параметры

В популяционных моделях расчеты обычно делают на одну особь. Рождаемость характеризуется числом потомков на одну взрослую особь в год (включая неразмножающихся, в т. ч. нетерриториальных птиц), а вместо

смертности используют ее антипод — выживаемость (вероятность особи выжить в течение года).

Продуктивность

Продуктивность орланов на Сахалине в 2004–2013 гг. составила 0.22 ± 0.058 птенца на взрослую особь (с учетом нетерриториальных) в год, на Амуре — 0.23 ± 0.056 птенца на особь. Для моделирования сценариев развития популяции (Романов, Мастеров, 2008) были рассчитаны также другие показатели продуктивности: продуктивность в пересчете на территориальных особей, а также потенциальная продуктивность (гипотетическая продуктивность в отсутствие хищничества медведей) (табл. 5).

Продолжительность жизни крупных хищных птиц

О выживаемости белоплечих орланов в природе известно крайне мало. Некоторые представления об уровне смертности молодых птиц в первый год жизни дают результаты наблюдения за мечеными птицами. В их числе 125 птенцов, помеченных цветными крылометками, и 173 особи, помеченных радиопередатчиками на нижнем Амуре и о. Сахалин (Masterov, 2013), а также 30 птенцов орланов, помеченных крылометками, и 16 особей, снабженных радиопередатчиками в северном Приохотье (Утехина и др., 2013). Кроме того, некоторую информацию о выживаемости слетков в первые годы жизни дали результаты спутниковой телеметрии 24 особей, помеченных птенцами в разных частях ареала (McGrady *et al.*, 2003). Для взрослых птиц такой информации практически нет. Отчасти эти пробелы удастся восполнить расчетами на основе возрастной структуры популяции, руководствуясь общими соображениями о продолжительности жизни птиц и используя в качестве вспомогательного инструмента модели старения.

Таблица 5. Оценка показателей продуктивности орланов для матричной модели. Среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Показатель продуктивности	Сахалин	Амур	Общая модель
На одну взрослую особь	0.22 ± 0.058	0.23 ± 0.056	0.22 ± 0.058
На территориальную особь	0.28 ± 0.099	0.32 ± 0.088	0.29 ± 0.094
Потенциальная продуктивность	0.28 ± 0.065	0.24 ± 0.059	0.27 ± 0.061

В первом приближении представление о выживаемости видов дает информация о максимальной продолжительности жизни (МПЖ). Известно, что орланы и другие хищные птицы живут по многу лет.

В неволе орланы-белохвосты могут доживать как минимум до 42 лет (Glutz *et al.*, 1971; Carey, Judge, 2000). Для белоголового орлана зафиксирован рекорд продолжительности в 48 лет (AnAge Database...). Белоплечие орланы в искусственной популяции, согласно данным племенной книги, доживают по меньшей мере до 39 лет (European Studbook..., 2011), и это далеко не предел. В зоопарке г. Саппоро (Япония) белоплечий орлан умер в преклонном возрасте 54 года. Орлы, несколько уступающие по размерам белоплечему орлану, также живут в неволе десятки лет: беркут — до 48 лет, испанский могильник *Aquila adalberti* — 44.5 года, австралийский клинохвостый орел *Aquila audax* — 40 лет, ястребиный орел *Hieraetus fasciatus* — 20 лет, могильник *Aquila heliaca* — 56 лет, степной орел *Aquila rapax* — 41 год. Черный гриф, сопоставимый по размеру с белоплечим орланом, доживает как минимум до 39 лет (AnAge Database...). Наиболее крупные виды живут в неволе до 75 лет и более. Андский кондор *Vultur gryphus* побил все рекорды, прожив в неволе 79 лет (Zoo Family..., 2010). Видимо, столь же долго может жить калифорнийский кондор *Gymnogyps californianus*, имеющий сходные демографические характеристики (Finch, 1990), хотя официально зафиксированный рекорд у этого редкого вида пока намного скромнее — 36.5 лет (Carey, Judge, 2000).

Продолжительность жизни птиц в природе, как правило, меньше, чем в неволе. Установлено, что орланы-белохвосты доживают до 32–36 лет (Saurola *et al.*, 2003). Для белоголового орлана приводятся следующие сведения: 21 год (Cain, 1986), 22 года и 7 месяцев (McClelland *et al.*, 2006), 29 лет и 7 месяцев (Klimkiewicz, 2002), 30 лет и 9 месяцев (Klimkiewicz, цит. по: McClelland *et al.*, 2006). У других видов крупных хищных птиц продолжительность жизни в природе также весьма существенна: беркуты доживают до 32 лет (Staav, 1990), по другим данным — до 38 лет (Carey, Judge, 2000), калифорнийский кондор — до 45 лет (Carey, Judge, 2000). Для белоплечих орланов данные о продолжительности жизни в природе крайне скудны. Известен лишь факт, когда помеченная в 1995 г. на о. Хоккайдо пятилетняя птица загнездилась в Магаданской области в 2012 г. в возрасте 22 лет и успешно размножилась (Утехина и др., 2013).

Продолжительность жизни, как и многие морфологические и экологические параметры большинства видов животных, подчиняется аллометрическому закону, т. е. связана с размерами и массой тела (Шмидт-Ниельсен, 1987) (см. Гл. 1, раздел «Экологическая энергетика»). С увеличением размеров увеличивается как потенциальная, так и реальная продолжительность жизни — последняя за счет меньшей уязвимости крупных животных для хищников и способности лучше переносить периоды нехватки пищи, вследствие чего снижается смертность от внешних причин, не связанных со старением (Newton, 1979; Ricklefs, 2000).

Наиболее простое и широко распространенное уравнение аллометрической зависимости выглядит следующим образом:

$$Y = aM^b,$$

где Y — изучаемый параметр, M — масса тела в граммах, a и b — эмпирические коэффициенты (Дольник, 1995). Обычно к данному уравнению применяют логарифмическую трансформацию, и оно приобретает линейный вид:

$$\ln(Y) = \ln(a) + b \times \ln(M).$$

Связь МПЖ птиц с массой тела выражается следующими уравнениями:

$$t_{ls, \max} = 7.61m^{0.19} \quad (\text{в неволе}),$$

$$t_{ls, \max} = 4.44m^{0.20} \quad (\text{в природе}),$$

$$t_{ls, \max} = 4.79m^{0.18} \quad (\text{только неворобьиные, в неволе}),$$

где $t_{ls, \max}$ — МПЖ, m — масса тела (г) (Calder, 1983).

Для птиц с размерами белоплечего орлана (масса тела около 7000 г) МПЖ в неволе составляет 41 год, в природе — 24–26 лет. Альтернативное уравнение предложили российские исследователи А. Ф. Алимов и Т. И. Казанцева (2008). Используя данные о МПЖ птиц, опубликованные Р. Э. Риклефсом (Ricklefs, 2000), они рассчитали выражение максимальной продолжительности жизни в зависимости от массы тела (M) в граммах:

$$T_{\max} = \frac{0.838 - 0.082 \times \ln(M)}{0.291M^{-0.350}}.$$

Согласно этому уравнению, МПЖ белоплечего орлана должна составлять около 33 лет.

Выживаемость и методы ее оценки

Под смертностью в популяционных моделях обычно подразумевают вероятность того, что особь погибнет в течение определенного периода (например, года). Соответственно, выживаемость — вероятность того, что особь выживет в течение года. Очевидно, что эти две величины связаны простым отношением: $M = 1 - S$, где M — смертность, S — выживаемость.

Смертность особей оценить намного сложнее, чем продуктивность. Гибель особей, в отличие от рождения, сложно зарегистрировать, т. к. она

может произойти в течение всего года и на всем пространстве ареала, в том числе на миграционных путях и в местах зимовок. В результате большинство погибших особей остаются ненайденными (за исключением птенцов, погибших в гнездах).

Чтобы получить информацию о смертности особей, обычно используют радио- и спутниковую телеметрию и массовое мечение (кольцевание, прикрепление цветных крылометок). Однако у этих методов есть свои недостатки и ограничения. Вероятность повторного обнаружения окольцованной или помеченной крылометкой птицы крайне невелика. Радиотелеметрия дает большой процент возврата, но обнаружить помеченную птицу можно лишь в радиусе нескольких километров от принимающей антенны. Лучшие результаты дает спутниковая телеметрия, но время работы передатчиков весьма ограничено. К тому же пока это чрезвычайно дорогостоящий метод.

Недавно появились новые перспективные методы, позволяющие оценить выживаемость без индивидуального мечения (Hernández-Matías *et al.*, 2011), в том числе молекулярно-генетические (Rudnick *et al.*, 2005; Kenward *et al.*, 2007). Возможно, в будущем удастся применить их и к белоплечему орлану.

В этой ситуации компьютерное моделирование является хорошей альтернативой традиционным методам. Модельный подход позволяет изучить динамику популяции при разных значениях демографических параметров, проигрывать различные сценарии и ставить компьютерные «эксперименты» без воздействия на популяцию. Отсутствие точных оценок некоторых параметров отнюдь не является непреодолимым препятствием для моделирования, ведь данная область науки и возникла для исследования поведения систем в условиях недостатка информации о них.

Выживаемость взрослых особей

Оценка МПЖ дает представление только о биологических потенциях вида в отношении длительности жизни, однако до максимального возраста доживают лишь единицы. Для популяции намного важнее, как долго живет основная часть особей, т. е. важна их ожидаемая (средняя) продолжительность жизни. Она может быть рассчитана на основе кривых выживаемости возрастных классов или когорт.

Непосредственно из МПЖ кривую выживаемости получить невозможно, т. к. одной и той же МПЖ могут соответствовать разные кривые. Необходимо иметь представление о форме кривой выживания.

Исследования демографии долгоживущих птиц показали, что у этих видов смертность особенно высока в начальный период жизни (например, Kenward *et al.*, 2007), что, вероятно, связано с их неопытностью (Ash, 2012).

Затем смертность уменьшается, становясь минимальной в момент достижения взрослого состояния, после чего снова начинает постепенно увеличиваться, что связано уже со старением птиц (Sergio *et al.*, 2011).

Эти данные обобщены в биологически значимых моделях старения (например, модель Гомперца, модель Вейбулла). Крупнейший американский эколог Р. Э. Риклефс отдает предпочтение модели Вейбулла:

$$m_x = m_0 + \alpha x^\beta,$$

где x — «возраст» (точнее, число лет, прошедших с момента достижения половой зрелости), m_0 — случайная смертность, α и β — коэффициенты, связанные со скоростью старения, причем β отвечает за форму кривой старения, а α — за «наклон» кривой (Ricklefs, 2000). Модель Вейбулла предполагает, что смертность у птиц складывается из двух основных компонентов: «внешней» (*extrinsic mortality*), т. е. случайной и не зависящей от возраста (левый член уравнения, m_0), и «внутренней» (*intrinsic*), связанной со старением организма (правый член уравнения).

На большом количественном материале Риклефс определил коэффициенты для кривых смертности разных видов птиц как в природе, так и в неволе. Проанализировав полученные результаты, он пришел к выводу, что внутренняя смертность для популяций в неволе практически не отличается от этого показателя в природе, т. е. особи в обоих случаях стареют с одинаковой скоростью. Внешняя же смертность в природе в несколько раз выше (он пишет, что в неволе она составляет лишь около 30% от смертности в природе). Помимо этого, Риклефс сделал еще ряд интересных выводов: например, обнаружил, что внешняя и внутренняя смертности у видов коррелируют, т. е. чем у вида ниже смертность от случайных причин, не связанных со старением, тем медленнее и скорость старения.

Наибольший интерес для построения модели представляют предложенные Риклефсом регрессионные уравнения, связывающие внешнюю смертность с массой тела. Для белоголового орлана в неволе Риклефс определил следующие значения параметров модели старения: $m_0 = 0.016$, $\alpha = 2.43 \times 10^{-4}$ и $\beta = 1.82$. Если допустить, что форма кривой старения (коэффициент β) у двух близкородственных видов одинакова, то остальные коэффициенты легко рассчитать, сделав соответствующую поправку на разницу в массе (у белоголового орлана — 4740 г, у белоплечего — 7000 г). Это позволит построить модель старения для белоплечего орлана в неволе. Затем, зная разницу в показателях внешней смертности в неволе и в природе, можно получить оценки для природной популяции.

Скорректированные для белоплечего орлана коэффициенты равны: m_0 (в неволе) = 0.0135, m_0 (в природе) = 0.019, $\alpha = 1.98934 \times 10^{-4}$, $\beta = 1.82$. Эти коэффициенты дают возможность построить кривые выживания как для естественных, так и для искусственных популяций (рис. 62, кривые 1–3).

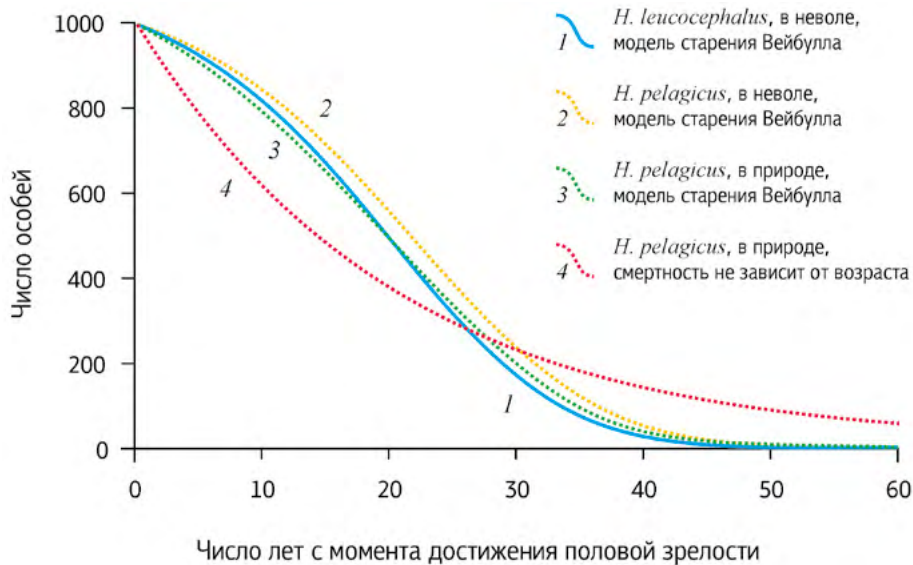


Рис. 62. Варианты кривых выживаемости взрослых белоголовых и белоплечих орланов. 1) кривая, рассчитанная для реальной популяции белоголового орлана в неволе (по: Ricklefs, 2000); 2) теоретическая кривая для белоплечего орлана в неволе (расчет согласно модели Вейбулла); 3) теоретическая кривая для белоплечего орлана в природе (модель старения Вейбулла); 4) теоретическая кривая для белоплечего орлана в природе (независимая от возраста смертность). Модель 4 по сравнению с моделью 3 недооценивает численность молодых половозрелых особей и переоценивает численность старых, но при этом общее число размножающихся особей в обеих моделях одинаково.

В модели всю кривую выживаемости можно заменить одним значением, которое дает ту же численность взрослых особей на момент размножения. Можно условно назвать эту величину средней выживаемостью. Для белоплечего орлана в природе она составляет 0.952: именно при таком ее значении численность взрослых особей в популяции будет такой же, как в модели, учитывающей старение (рис. 62, кривая 4). Данная кривая дает завышенную численность старых особей, занижая при этом численность молодых половозрелых особей, но для матричной модели этот недостаток незначителен, т. к. она предполагает, что плодовитость взрослых особей не уменьшается с возрастом (см., напр.: Finch, 1990).

Данная кривая, построенная для природной популяции белоплечего орлана, представляет собой теоретическую оценку выживаемости, к которой вид эволюционно приспособлен. Можно условно назвать ее «биологически запрограммированной». Реальная выживаемость может и отличаться — вероятно, в меньшую сторону, учитывая стремительные антропогенные

изменения окружающей среды, к которым вид еще не успел выработать соответствующие адаптации.

Данные о выживаемости взрослых особей в природных популяциях близких видов — белоголовых и белохвостых орланов — в целом соответствуют нашим расчетным данным для белоплечего орлана. По разным данным, выживаемость орланов-белохвостов составляет 91.3–98.6% (Helander, 2003), 94% (Green *et al.*, 1996), 84–97% (Saurola *et al.*, 2003), белоголовых орланов — 88% (Bowman *et al.*, 1995), 93% (Hodges *et al.*, 1987), 60% (Harmata *et al.*, 1999, цит. по: Saurola *et al.*, 2003).

Выживаемость молодых особей

Различить возрастные наряды молодых особей в полевых условиях значительно сложнее, чем отличить молодых особей от взрослых, и требует определенной квалификации. По этой причине, а также в силу их относительной малочисленности, данных маршрутных учетов оказалось недостаточно для оценки численности отдельных возрастных классов, известна только суммарная численность всех неполовозрелых особей.

Ю. М. Свижеров предлагал в условиях неопределенности, возникающей в моделировании при нехватке данных об объекте, замещать не произвольным — например, технически простейшим — постулатом, а таким положением, которое вытекало бы из наличия соответствующего адаптационного механизма. (Логофет, 2010). В частности, распределение неизвестных коэффициентов репродукции среди репродуктивных групп он полагал таким, которое обеспечивает потенциальную скорость роста модельной популяции, максимально возможную в сложившихся условиях. В нашем случае речь идет не о коэффициентах репродукции, а о выживаемости возрастных классов, однако кривая выживаемости возрастных классов и распределение их численности так же являются предметом эволюции.

Исходя из «принципа замещения» Свирежева, следует предположить выживаемость наиболее ценных для популяции возрастных групп максимально возможной в данных условиях. В популяции белоплечего орлана репродуктивное значение возрастных классов (ожидаемое число потомков в течение всей жизни) возрастает от младшей группы к старшей. Наименьшее репродуктивное значение имеет класс ювенильных особей (возраст 0 лет). Тогда выживаемость молодых особей после 1-го года жизни будем считать максимально возможной, а выживаемость ювенильных особей определим по соотношению численности слетков и молодых особей. Будем полагать, что у иматурных (неполовозрелых) особей в возрасте 1–5 лет имеется только случайная смертность $m_0 = 0.0019$ (смертность, связанная со старением, пока отсутствует). Соответствующая ей выживаемость равна 0.981.

Таблица 6. Приближенные оценки выживаемости белоплечих орланов в течение первого года жизни.

Параметр	Сахалин	Амур
Соотношение численности слетков (juv) и имматурных особей (imm)	1 : 0.75	1 : 0.84
Ювенильная выживаемость*	0.157	0.229

Расчет выполнен по соотношению численности слетков и молодых особей в возрасте 1–5 лет. Он дает приближенное значение выживаемости, рассчитанное для стабильной популяции ($\lambda = 1$). Точное значение вычисляется итеративным путем вместе с λ (см. раздел «Матричная модель динамики популяции» ниже).

Тогда выживаемость в течение первого года жизни можно определить по соотношению численности ювенильных и имматурных особей. В стабильной популяции ($\lambda = 1$) численность возрастных когорт в точности пропорциональна их выживаемости. Для общего случая рассчитать выживаемость можно итеративным путем, определяя λ и сравнивая возрастную структуру неполовозрелых особей с устойчивой возрастной структурой¹ популяции. Полученные приблизительные оценки (табл. 6) говорят о том, что в течение первого года жизни выживает лишь 16–23 % птенцов. Иначе трудно объяснить, почему суммарная численность молодых особей (5 возрастных когорт) меньше, чем численность слетков, составляющих всего одну когорту.

Тем не менее, этот обескураживающий результат не противоречит известным данным о биологии орланов. У орлана-белохвоста, по разным оценкам, до половозрелого возраста может доживать от 25 % особей (Green *et al.*, 1996) до 39–59 % (Saurola *et al.*, 2003), у белоголового орлана — 10–15 % птенцов (Stalmaster, 1987); 12 % (Harmata *et al.*, 1999 по: Saurola *et al.*, 2003), 30 % (Hodges *et al.*, 1987) и 47 % особей (Bowman *et al.*, 1995).

Большинство имеющихся в литературе данных о выживаемости молодых особей говорят о том, что в популяциях орлана-белохвоста и белоголового орлана смертность молодых птиц весьма высока и значительно превышает таковую у взрослых (Bowman *et al.*, 1995; Green *et al.*, 1996; Kenward *et al.*, 1999; Taylor, 2006; Woods *et al.*, 2007)². Основные причины смертности молодых особей связаны с их неопытностью и неадаптированностью к окружающей среде, в том числе к антропогенному воздействию. В результате они чаще подвержены гибели от хищников, огнестрельных ранений, ловушек, поражения токком, столкновения с инженерными конструкциями и т. п. (Harmata *et al.*, 1999; Woods *et al.*, 2007).

¹ Объяснение этого термина см. в следующем разделе.

² Существуют и некоторые данные, не согласующиеся с этой точкой зрения: например, в работе Harmata *et al.* (1999) выживаемость молодых особей была выше, чем взрослых.

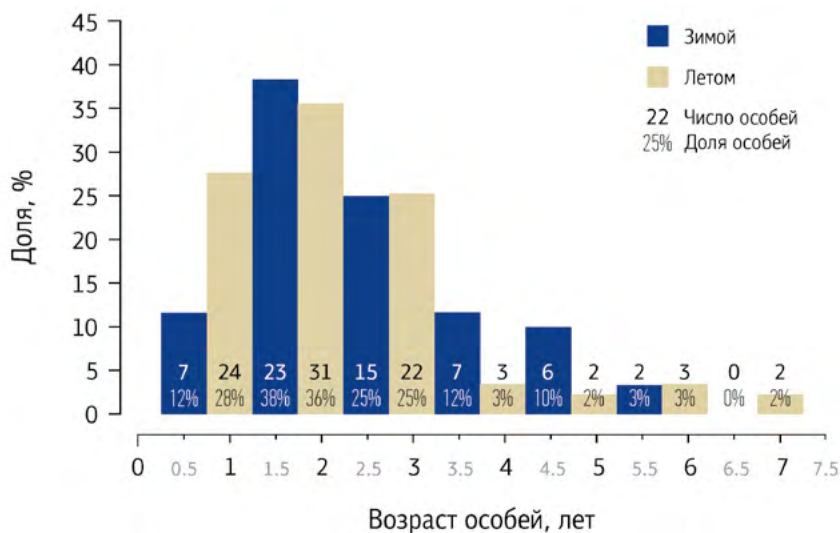


Рис. 63. Распределение встреч птиц различного возраста во время зимовки на о. Хоккайдо и в местах гнездования по данным радиотелеметрии. 1) зимние и летние данные приведены к одному масштабу за счет использования доли в пеленгациях вместо числа особей; 2) число особей см. в подписях к рисунку.

Кроме того, как показали наши исследования (Романов и др., 2006), до 64 % птенцов белоплечих орланов оказались зараженными паразитами крови — гемоспоридиями, которые могут способствовать возникновению сопутствующих заболеваний. Около 27 % птенцов имели те или иные, в том числе значительные, отклонения от физиологической нормы. Эти особи составляют группу риска, на которую в первую очередь направлено элиминирующее действие естественного отбора.

Будет разумно предположить, что длительность «периода инициации» составляет у орланов около 1 года. Именно в первый год жизни молодая особь обретает самостоятельность и впервые сталкивается со всеми сложностями, связанными с образом жизни этого вида (миграции, зимовки, добыча пропитания, взаимоотношения с особями своего вида, умение избегать хищников и антропогенные опасности).

Высокую смертность белоплечих орланов в течение первого года жизни подтверждают результаты исследований с применением спутниковой телеметрии (Ротаров *et al.*, 2012) и индивидуального мечения кольцами и крылометками (Утехина и др., 2013). Причины смертности молодых орланов авторы связывают с прямым преследованием (отстрел браконьерами) и в некоторых случаях — с истощением во время миграции и зимовки. Еще одним косвенным подтверждением высокой смертности являются результаты индивидуального мечения птенцов цветными крылометками, выполненного нами на нижнем Амуре и Сахалине в конце 1990-х – 2000-е гг. Из 22

птенцов с крылометками, повторно встреченных в возрасте 1 года, 8 были найдены погибшими по тем или иным причинам.

Процент возвратов годовалых птиц, помеченных радиопередатчиками (особей, от которых получены сигналы), оказался довольно низким. Распределение птиц различного возраста во время зимовки и в местах гнездования в летний период представлено на рис. 63 (Мастеров, 2013). Низкая доля особей в возрасте до 1 года свидетельствует о повышенной смертности этой возрастной когорты. Однако птицы могли исчезнуть из поля зрения не только в результате гибели, но и по причине пространственной дисперсии (переселения за пределы района исследований). Поэтому данные цифры отражают только нижнюю границу выживаемости.

Матричная модель динамики популяции

Для оценки скорости роста популяции была построена матричная модель Лесли (Caswell, 2000). Данная модель описывает динамику популяции на основе уравнения

$$N' = AN,$$

где N , N' — вектор-столбцы, характеризующие численность возрастных классов соответственно, в начале и в конце временного периода, A — т. н. проекционная матрица, задающая правила перехода между возрастными классами. Эта матрица обладает рядом интересных свойств, делающих ее ценным инструментом для моделирования в биологии. Доминантное собственное число матрицы (λ) соответствует темпам роста популяции: при $\lambda = 1$ популяция стабильна, если $\lambda < 1$, популяция уменьшается, если $\lambda > 1$, популяция растет. Другим характерным свойством проекционной матрицы является наличие устойчивой возрастной структуры¹, которой соответствует правый собственный вектор проекционной матрицы. Левый собственный вектор характеризует репродуктивное значение возрастных классов (Caswell, 2000). Модельная популяция состоит из 7 возрастных классов: ювенильные особи (juv) — птенцы, родившиеся в текущем сезоне; молодые особи в возрасте 1–5 лет (imm1, imm2, imm3, imm4, imm5); взрослые особи (ad) (рис. 64).

¹ На практике это выражается в том, что в процессе имитации развития популяции ее возрастная структура быстро (за несколько итераций — «лет») стабилизируется в одном и том же состоянии, независимо от начального соотношения численности возрастных групп и от того, стабильна ли суммарная численность популяции.

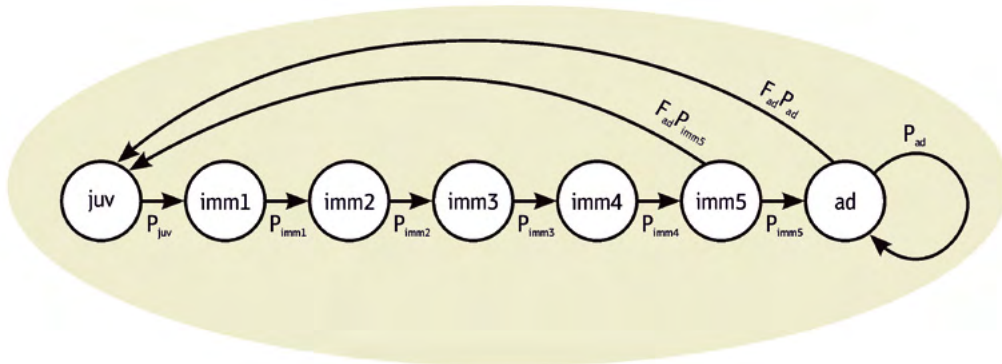


Рис. 64. Жизненный цикл белоплечего орлана, представленный в виде графа. Окружности представляют возрастные классы, стрелки — демографические переходы (особей между возрастными классами). P_x — выживаемость возрастного класса x в течение года. F_{ad} — плодовитость взрослых особей. Поскольку особи размножаются в конце шага моделирования, плодовитость вводится с учетом выживаемости. 5-летние молодые особи $imm5$ к концу цикла достигают половозрелого возраста и принимают участие в размножении.

Временной шаг модели принят равным 1 году, что соответствует циклу размножения белоплечего орлана. При построении модели был сделан ряд допущений.

1. В популяции белоплечих орланов равное соотношение полов и преобладает моногамия, поэтому продуктивность можно рассчитывать на одну особь без учета пола¹.

2. Плодовитость особей не зависит от возраста².

3. Размножение происходит в конце цикла, поэтому выжившие 5-летние особи достигают половой зрелости и начинают размножаться.

4. По этой же причине продуктивность как взрослых, так и 5-летних особей вводится в модель с учетом выживаемости. Это стандартный подход для так называемых «пострепродуктивных» моделей (Beissinger *et al.*, 2006).

В результате моделирования получены следующие оценки: 1) скорость роста популяции, λ ; 2) выживаемость в течение первого года жизни; 3) устойчивая возрастная структура, включая долю молодых особей в популяции.

¹ У полигамных видов продуктивность самцов и самок может различаться. Поэтому для них в матричных моделях продуктивность рассчитывают на одну самку либо строят две модели отдельно для самцов и самок.

² Действительно, орланы, как и другие птицы, размножаются всю жизнь, уменьшения плодовитости с возрастом у них не наблюдается, сенильное состояние отсутствует. Специальные исследования, посвященные старению, свидетельствуют, что птицы сохраняют хорошую физическую форму до старости (Ricklefs, 2000).

Результаты моделирования

Было построено две модели: одна для Сахалина, другая для нижнего Амура. Обе они показывают сокращение популяции, хотя и с разной скоростью: для сахалинской популяции на 1.6% в год, для амурской — на 1% в год (табл. 7). Много это или мало? Более наглядное представление о скорости роста или сокращения популяции дает период удвоения, который можно рассчитать по формуле

$$t_d = \ln(2) / r,$$

где r — скорость прироста популяции (% в год)¹. Расчет показывает, что при сохранении подобных отрицательных темпов прироста сахалинская популяция орланов сократится вдвое за 44 года, тогда как амурская — за 70 лет. Таким образом, следует признать, что темпы угрожающе быстрые.

Помимо основного сценария были рассмотрены несколько дополнительных, предусматривающих различные варианты повышения продуктивности или выживаемости.

Сценарий 1 моделирует снятие пресса хищничества медведей. В этом случае на Сахалине продуктивность размножения повышается до 0.276. Доля молодых увеличивается с 14 до 17%. Лямбда равна 0.991, т. е. популяция по-прежнему сокращается со скоростью 0.9% в год. На нижнем Амуре, где пресс хищничества медведей незначителен, повышение продуктивности невелико — она увеличивается с 0.232 до 0.236. Лямбда остается практиче-

¹ Быстро прикинуть период удвоения можно и в уме, зная, что $\ln(2) \approx 70$. О «правиле семидесяти» хорошо знают банковские работники: для того, чтобы быстро приблизительно подсчитать период удвоения капитала, нужно 70 поделить на процент прироста.

Таблица 7. Результаты построения матричной модели

Показатель		Сахалин	Амур
<i>Входные параметры модели</i>			
P_{ad}	Выживаемость взрослых	0.952	0.952
P_{imm}	Выживаемость молодых	0.981	0.981
F_{ad}	Продуктивность	0.217	0.232
<i>Результаты моделирования</i>			
λ	Скорость роста популяции	0.984	0.990
P_{juv}	Выживаемость в течение первого года	0.149	0.169
	Период сокращения вдвое*, лет	44	70

*Поскольку $\lambda < 1$, «период удвоения» соответствует сокращению, а не увеличению популяции.

ски такой же (0.990). Доля молодых значимо не изменяется (увеличивается с 16.3 до 16.5 %).

Сценарий 2 предполагает полное вовлечение в размножение популяционного резерва (см. Гл. 7, раздел «Территориальный статус взрослых особей»). Наличие этой группы обычно связывается с насыщением экологической емкости местообитаний и нехваткой свободных территорий. В случае снижения численности популяции резервная группа начинает «таять», т. е. образующие ее особи занимают освободившиеся гнездовые участки (или заменяют утраченных партнеров) и приступают к размножению. При полном задействовании резерва все взрослые особи становятся территориальными, поэтому в данном сценарии продуктивность популяции равна продуктивности территориальных особей.

На Сахалине продуктивность увеличивается до 0.278, лямбда составляет 0.991, а доля молодых составляет 17 %, т. е. происходят изменения, аналогичные первому сценарию. Темпы уменьшения популяции составляют 0.9 % в год. Это означает, что возможностей популяционного резерва недостаточно для стабилизации популяции.

На Амуре стабилизация достигается, хотя и ценой практически полного исчерпания резерва. Продуктивность увеличивается до 0.320. Лямбда равна 1.001 (т. е. популяция практически стабильна: есть очень медленный рост на 0.1 % в год). Доля молодых значительно увеличивается — до 20.5 %.

Сценарий 3 определяет, какова должна быть продуктивность для того, чтобы стабилизировать популяцию. На Сахалине она составит 0.355 птенца на одну взрослую особь, на Амуре — 0.313. Доля молодых в обоих случаях должна быть 20.2 %.

Сценарий 4 аналогичен сценарию 3, но определяет, какова должна быть выживаемость в течение первого года жизни, достаточная для стабилизации популяции. На Сахалине популяция стабилизируется при выживаемости 0.244 %. При этом доля молодых особей увеличивается до 20.3 %. На Амуре это произойдет при выживаемости 0.228 %. Доля молодых на Амуре составит те же 20.3 %.

Популяционные тренды и перспективы сахалинской и амурской популяций

Итак, моделирование показывает, что обе популяции сокращаются. Но, возможно, значения выживаемости были по каким-то причинам недооценены, что привело к излишне пессимистичным выводам?

Кривая выживаемости взрослых птиц, послужившая основой для этой оценки, отражает возникшую в ходе эволюции стратегию воспроизводства этого вида. Маловероятно, что фактическая выживаемость выше рассчитанной нами теоретической, учитывая дополнительную смертность птиц, связанную с антропогенным воздействием: отравлением тяжелыми металлами

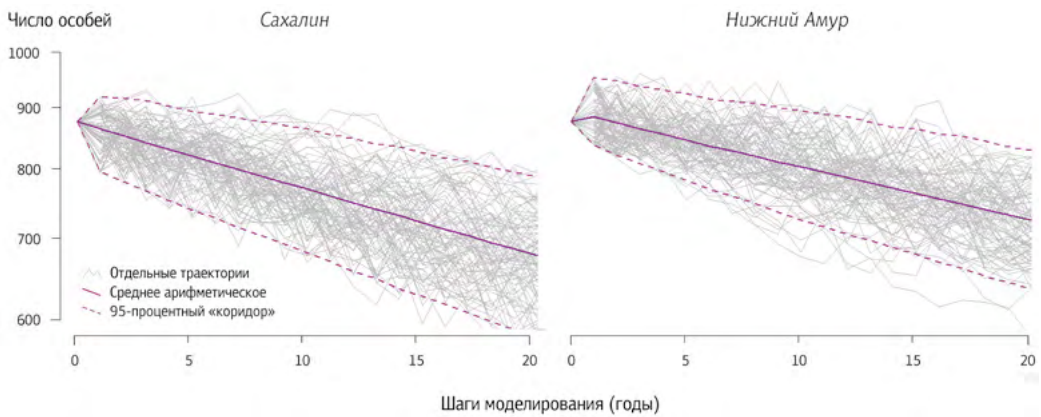


Рис. 65. Стохастическое моделирование динамики численности популяции. Слева — северо-восточный Сахалин, справа — нижний Амур. Показано по 100 из 10 000 траекторий.

и хлороорганическими соединениями (Iwata *et al.*, 2000; Kurosawa, 2000), браконьерством, сокращением кормовых ресурсов на зимовках и в районах гнездования (Лобков, 1995; Лобков, 2002a), глобальными климатическими изменениями.

Что касается выживаемости молодых птиц, то ее оценка базируется на численности неполовозрелой части популяции, которая в моделируемый период была очень низка: на Сахалине неполовозрелые особи составляли в среднем 14% (без учета птенцов), на Амуре — 17%. Конечно, возможен некоторый недоучет молодых птиц из-за их скрытности и высокой мобильности. Но ранее в тех же регионах при тех же методах учета доля молодых составляла около 30% (см. Гл. 7, раздел «Возрастной состав популяции»). Поэтому изменение возрастной структуры популяции орланов в последнее десятилетие объективно имеет место.

Демография сахалинской и амурской популяций, по-видимому, схожа, но есть и небольшие отличия. На Амуре несколько выше продуктивность, которая на Сахалине сильно снижена из-за хищничества медведей и антропогенного воздействия. Судя по численности молодых особей, на Амуре выживаемость ювенильных особей выше, чем на Сахалине, поэтому темпы сокращения амурской популяции не такие быстрые. Более того, амурская популяция может стабилизироваться, хотя и на более низком уровне численности, за счет равновесия Моффата. Для сахалинской популяции стабилизирующих возможностей резерва недостаточно и нужны дополнительные меры для поднятия продуктивности.

Следует заметить, что матричные модели не являются инструментом для прогноза развития популяции, т. к. подразумевают неизменность популяционных параметров во времени. Скорее их можно рассматривать

в качестве моментального среза состояния и динамики популяции. В описываемый временной период (первое десятилетие XXI в.) воспроизводство сахалинской и амурской популяций было недостаточным для поддержания численности, и баланс обеих популяций был отрицательным.

Кроме того, матричные модели являются по своей сути детерминистскими и не учитывают вклад, который вносят стохастические, случайные процессы. Например, продуктивность размножения орланов и на Сахалине, и на Амуре варьирует с двукратным размахом из-за разницы в погодных и кормовых условиях сезонов, причем последовательность благоприятных и неблагоприятных лет представляется случайной.

Для того чтобы оценить разброс возможных траекторий развития популяции, было выполнено имитационное моделирование популяционной динамики, включающее условия сезонов в виде случайного фактора. При этом продуктивность размножения F и ювенильная выживаемость P_{juv} варьировали случайным образом: на каждом шаге моделирования случайным образом выбирались значения этих параметров из реальных данных, соответствующих отдельным сезонам. Остальные демографические параметры не менялись. Стохастические модели, построенные как для Сахалина, так и для Амура, включали по 10 000 траекторий каждая (рис. 65).

Как видно из рисунка, результаты стохастического моделирования практически те же, что и выводы матричной модели. При всем богатстве вариантов развития численность обеих популяций неуклонно снижается. Из 20 000 отдельных траекторий только 11 (5 на Сахалине и 6 на Амуре) привели к небольшому увеличению численности, остальные привели к ее более или менее значительному снижению.

Что будет дальше с популяцией белоплечего орлана — во многом зависит от человека. Большинство угроз и факторов, негативно влияющих на ее состояние, связано с хозяйственной и рекреационной деятельностью. При ответственном отношении к вопросам охраны редких видов и сохранения среды их обитания есть определенный резерв для повышения продуктивности размножения и восстановления устойчивости популяции этого уникального вида.

Один из важных выводов моделирования — предположение о крайне высоком уровне смертности в первый год жизни, которая составляет, по нашим оценкам, около 83–85%. Если этот вывод верен и причины повышенной смертности будут найдены, появится возможность найти способы ее снижения. Однако для решения этой проблемы могут потребоваться объединенные межрегиональные и международные усилия, поскольку очевидно, что ювенильные особи погибают не только в районах гнездования, но также на путях миграции и на зимовках.



10 Генетическое разнообразие сахалинской популяции

Для успешного решения вопросов сохранения редких видов важно знать, насколько велико генетическое разнообразие каждой популяции, каковы генетические различия между географически разделенными популяциями, как меняется генетическое разнообразие под действием окружающей среды и антропогенной нагрузки.

Основой популяционной генетики является индивидуальная изменчивость каждого организма, предоставляющая исходный материал для действия естественного отбора. Генетическое разнообразие — один из залогов устойчивости популяции, определяющий ее возможности приспосабливаться к меняющимся условиям обитания (Frankham *et al.*, 2002). Утеря генетического разнообразия снижает способность популяции противостоять воздействию неблагоприятных факторов внешней среды.

Генетическая изменчивость может быть количественно определена по величине гетерозиготности генов. Гены (генные локусы), присутствующие в популяции в виде двух или более вариантов (аллелей), называются полиморфными. Если в диплоидном (содержащем две копии) геноме одной особи присутствуют две различные или одинаковые аллели полиморфного гена,

то генный локус этой особи, соответственно, называется гетерозиготным или гомозиготным. Гетерозиготность описывает, какую долю в популяции составляют особи, гетерозиготные по изучаемым локусам. Обычно в исследованиях по популяционной генетике рассматривают ограниченное число локусов — 20–30, поскольку исследовать весь геном каждой особи просто невозможно (Makarieva, 2001).

Факторы, влияющие на уровень генетической изменчивости

Уровень генетической изменчивости постоянно находится под влиянием двух процессов: потери разнообразия вследствие дрейфа генов¹ и его прироста в результате генетического обмена между популяциями или естественного накопления мутаций.

Комплексные исследования показали, что между генетическим разнообразием популяции и ее способностью адаптироваться к новым условиям среды обитания существует прямая связь (Reed, Frankham, 2003). Например, была продемонстрирована зависимость размера кладки степной пустельги *Falco naumanni* от уровня гетерозиготности взрослых птиц (Ortego *et al.*, 2007). Недавняя работа по стервятникам *Neophron percnopterus* выявила связь гетерозиготности птиц с возрастом начала размножения и продуктивностью (Agudo *et al.*, 2012).

Низкое генетическое разнообразие популяции может возникать вследствие эффекта «бутылочного горлышка» (быстрого критического сокращения ее численности) или инбридинга — близкородственного скрещивания особей в пределах одной популяции.

Причин возникновения инбредных популяций может быть несколько, но все они связаны с изоляцией. Например, островные популяции обычно имеют менее выраженный генетический полиморфизм, чем материковые. Инбридинг в таких популяциях возникает из-за «эффекта основателя» (происхождения от небольшого количества исходных особей) и поддерживается за счет невысокой численности. Многими авторами подтверждено, что островные популяции более подвержены риску вымирания, чем их материковые аналоги (Frankham, 1998). Согласно результатам компьютерного моделирования, пресс инбридинга способен на 25–30% ускорить процесс вымирания популяций (Brook *et al.*, 2002).

Сравнение популяций с различным природоохранным статусом показало, что у видов, подверженных угрозе исчезновения, уровень гетерозиготности

¹ Дрейф генов — это случайные изменения частот аллелей в популяции, вызванные изменением ее конечной численности из-за случайных событий.

в среднем на 35 % ниже, чем у близких родственников с нормальным статусом. Эти показатели оказались бы одинаковыми, если бы генетические факторы не влияли на вероятность вымирания вида (Spielman *et al.*, 2004).

Однако описаны случаи, когда низкий уровень генетического полиморфизма не приводил к заметным изменениям в состоянии популяций на протяжении продолжительного периода времени (Brodie, 2007). Например, некоторые виды альбатросов с критически низким уровнем генетического разнообразия стабильно существуют в течение почти миллиона лет (Milot *et al.*, 2007).

Генетическая изменчивость в сахалинской популяции белоплечего орлана

Как было показано в прошлой главе, модель динамики сахалинской популяции белоплечих орланов предсказывает сокращение ее численности. В этих условиях особенно важным становится вопрос о влиянии генетических факторов, таких как инбридинг и дрейф генов, на устойчивость популяции.

Изучение белоплечих орланов на острове Сахалин выявило низкий уровень генетической изменчивости, т. е. высокий индекс внутривнутрипопуляционного сходства (S) (0.58–0.84) (Мастеров, Банникова, неопубл.). Показатель гетерозиготности составил приблизительно 0.4.

В панмиктической популяции (с равной вероятностью скрещивания) для групп неродственных особей значения среднего внутригруппового сходства составляют 0.1–0.5, а увеличение степени родства приводит к увеличению этого показателя до 1.0 (Lynch, 1988; 1990). Гетерозиготность в близких к инбредному состоянию популяциях обычно не превышает 0.2–0.5. Высокий уровень генетического сходства в островной популяции белоплечих орланов свидетельствует о широком распространении родственных связей, а низкое значение гетерозиготности — о возможном инбридинге. Это, однако, не обязательно говорит об инбредной депрессии. Известны примеры популяций (Ellegren *et al.*, 1993; Tegelström, Sjöberg, 1995) и даже видов (Reeve *et al.*, 1990), которые благополучно существуют в подобной генетической системе.

Является ли такой уровень генетической изменчивости нормальным для орланов? Возможно ли стабильное существование популяции белоплечих орланов с низким уровнем гетерозиготности? Для ответа на эти вопросы обратимся к остальным представителям рода *Haliaeetus*.

Оценка гетерозиготности у белоплечего орлана оказалась чуть ниже наблюдаемого уровня в популяциях близкого вида — орлана-белохвоста (0.41–0.57), рассчитанного на основе полиморфизма микросателлитных¹ локусов

¹ Микросателлиты — варьирующие участки небольшой длины (2–6 пар нуклеотидов) в ядерной и митохондриальной ДНК. Используются для определения родства и принадлежности особи к конкретной популяции, а также для исследования гибридизации.

(Hailer *et al.*, 2006, Johnson *et al.*, 2009). Гетерозиготность разных частей популяции этого вида оценивается от 0.56 в северных и западных областях Европы до 0.72 в Центральной и Восточной Европе (Langguth *et al.*, 2012).

Гетерозиготность белоголового орлана в разных штатах Америки оценивается от 0.41 до 0.72. Средние значения этого показателя (0.62) характерны для орланов, населяющих тихоокеанское побережье материка. Наименьший уровень генетического разнообразия, наблюдаемый в штате Айдахо, ученые ассоциируют с прохождением местной популяции через «бутылочное горлышко» (Nadeau, 2012). По другим оценкам, средняя гетерозиготность белоголового орлана составляет 0.44, хотя реальное значение этого параметра, по мнению авторов, может быть выше при использовании большей выборки (Johnson *et al.*, 2009).

Генетическое разнообразие многочисленной популяции африканского орлана-крикуна оказалось более высоким, чем у белоплечего орлана — 0.5. Примечательно, что гетерозиготность эндемичного мадагаскарского орлана-крикуна составляет всего 0.136. Численность этого вида насчитывает не более 220 взрослых птиц (60 гнездящихся пар), что отражается на уровне генетической изменчивости, наименьшей по сравнению с ближайшими родственниками. Низкий уровень генетического разнообразия поддерживается в популяции уже на протяжении, по меньшей мере, 11 поколений (Johnson *et al.*, 2009).

Обычно популяции с низким генетическим разнообразием способны существовать лишь в стабильных условиях окружающей среды (Шилов, 1997). В случае с белоголовым орланом в Северной Америке и орланом-белохвостом в Северной Европе человек предпринимал значительные природоохранные усилия для восстановления их численности после катастрофического сокращения в середине XX века (Helander *et al.*, 2008).

На генетическое разнообразие островной популяции белоплечих орланов, по всей видимости, влияет также ряд факторов, связанных с особенностями их экологии и поведения. Снижение генетического разнообразия может быть вызвано высокой степенью гнездового консерватизма взрослых особей и филопатрией неполовозрелых птиц.

Филопатричность белоплечих орланов и других представителей этого рода подтверждена наблюдениями за мечеными птицами, возвращающимися в последующие годы в районы своего рождения (Whitfield, *et al.*, 2009, Мастеров, 2013). Молодые птицы, по всей видимости, стремятся занять освободившиеся гнездовые участки по соседству с теми, где появились на свет (Гл. 3, раздел «Филопатрия»). Известны примеры, когда одни и те же гнездовые участки занимались белоплечими орланами в течение десятков лет (Лобков, Нейфельдт, 1986). Таким образом, «близкородственные» генотипы могут накапливаться в определенных зонах вокруг участка основателя, обеспечивая высокий уровень генетического сходства.

Похожая ситуация наблюдается в популяции мадагаскарского орлана-крикуна, где пары часто образуют ближайшие родственники: брат и сестра, родители

и их птенцы (Tingay *et al.*, 2002). Согласно данным телеметрии, максимальная удаленность нахождения молодого самца от родного гнезда составляла всего 51 км, а самки — не более 10 км (Rafanomezantsoa *et al.*, 2002). По мнению авторов, это один из основных факторов, поддерживающих генетическую изменчивость мадагаскарского орлана-крикуна на критически низком уровне.

К нормализующим генетическое разнообразие факторам относится естественный обмен генами между разными частями ареала. У белобрюхого орлана, обитающего на побережьях всей Австралии и части примыкающих архипелагов, не обнаружено генетической изоляции разных гаплотипов, что свидетельствует о генетическом обмене между географически удаленными частями популяции (Shephard *et al.*, 2005).

Восточно-европейская часть популяции орлана-белохвоста проявляет более высокий уровень генетического разнообразия, чем ее западная и северная части. Одним из самых вероятных объяснений этого, по мнению исследователей, является гибридизация с птицами из азиатских частей ареала. В центральной и восточной Европе два гаплотипа встречаются, что приводит к повышенному уровню генетической изменчивости (Langguth *et al.*, 2012).

Генетическая структура популяции белоплечего орлана до настоящего времени не изучена. Известно лишь, что птицы из разных регионов встречаются в местах зимних скоплений и на путях миграции (Ueta *et al.*, 2000).

Другим фактором, минимизирующим генетический дрейф и препятствующим потере генетического разнообразия в популяциях орланов, является значительная продолжительность жизни каждого поколения, составляющая около 17–18 лет. Благодаря этой особенности генетическая изменчивость способна сохраняться на неизменном уровне в течение длительного времени (Hailer *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2009).

Имитационная модель, выполненная в работе Ф. Хайлера, показала, что за 20–30 лет орланы-белохвосты теряют всего 4% генетического разнообразия, в то время как снижение гетерозиготности в популяциях животных с продолжительностью жизни в один год составляет 16% (Hailer *et al.*, 2006). Данная схема, по-видимому, в полной мере соответствует и популяции белоплечего орлана на о. Сахалин.

Социально-пространственная структура и родственные связи

Социально-пространственная структура у разных таксонов птиц значительно отличается. Половая избирательность, способ образования пар, пространственная дисперсия молодых особей и другие характеристики семейных отношений напрямую влияют на поддержание генетического разнообразия, а значит, и на стабильность популяции (Шилов, 1997).

До недавнего времени считалось, что большинство известных видов птиц моногамны, то есть образуют пары на всю жизнь или, по крайней мере, на один или несколько сезонов (Lack, 1968). Молекулярные методы исследований изменили представление о постоянстве пар в семейной структуре птиц. Оказалось, что у предположительно моногамных¹ видов часто встречаются случаи промискуитета² при видимой социальной моногамии. Так, например, у воробьиных подавляющее большинство видов оказались полигамны³: приблизительно у 86 % воробьиных наблюдается полиандрия — когда в размножении с одной самкой участвует несколько самцов (Griffith *et al.*, 2002).

Похожая ситуация, по всей видимости, наблюдается и у белоплечих орланов. Считается, что все хищные птицы, с их перевернутым половым диморфизмом (самки крупнее самцов) и распределением ролей в заботе о потомстве, за редким исключением моногамны (Mueller, Meyer, 1985). Ранее предполагалось, что и орланы сохраняют постоянство пар на протяжении всей жизни, однако по предварительным результатам молекулярных исследований оказалось, что птенцы из одних и тех же гнезд могут быть не прямыми сибсами. Такое возможно, если допустить, что самки могли спариваться с разными самцами.

Степень родства птенцов белоплечих орланов из разных гнезд варьирует в широких пределах, причем нижняя граница показателя генетического сходства (S) вдвое отличается от таковой для сибсов, в то время как верхняя практически совпадает с максимальным значением S сибсов (Мастеров, Банникова, неопубл.).

С другой стороны, отмечены случаи, когда птенцы из одного гнезда характеризовались индексом генетического сходства на уровне «условных сибсов» (0.4–0.7) или даже неродственных особей (0.2–0.5). Вместе с тем, эти птенцы имели относительно более высокое сходство с птенцами из других гнезд, т. е. «условно чужими».

Любопытно, что расстояние между гнездами разных пар, птенцы в которых демонстрировали высокий уровень генетического сходства (0.78–0.96), составляло всего 1.8–5.2 км. Средний уровень сходства (0.46), соответствующий «условным» сибсам или неродственным особям, отмечен у птенцов, удаленных друг от друга на 97.8–114 км. Возможно, что пары с близко расположенных участков могут обмениваться партнерами в брачный период.

Индекс генетического сходства между птенцами разных поколений на одном и том же гнездовом участке в одних случаях соответствовал индексам сходства родственных птенцов, т. е. птенцы являлись безусловными сибсами

¹ Моногамия — форма половых отношений у животных, при которой самец за сезон образует пару и спаривается только с одной самкой.

² Промискуитет — форма половых отношений, при котором за один сезон размножения происходит беспорядочное спаривание с разными партнерами.

³ Полигамия — система половых отношений, при которых одна особь за сезон размножения спаривается более чем с одним представителем противоположного пола.

(среднее значение $S = 0.88$). В других случаях птенцы разных поколений из одного гнезда оказались генетически далекими ($S = 0.42\text{--}0.44$) или попадали в категорию «условные сибсы» ($S = 0.59\text{--}0.76$).

Существуют несколько гипотез, объясняющих наблюдаемую картину: родители птенцов с высоким генетическим сходством являлись близкими родственниками; у птенцов из разных гнезд один и тот же отец; у птенцов из одного гнезда могли быть разные отцы; в разные сезоны гнездовой участок занимали разные пары птиц.

Генетический анализ семейных связей сахалинских орланов позволил выявить несколько групп, различающихся по уровню генетического сходства. Одну из них (25% семей) составляют близкие родственники. Среднее значение индекса сходства в этой группе наиболее высоко ($\bar{S} = 0.9$) и колеблется в пределах от 0.8 до 1.0. В другой группе (15% семей) значение \bar{S} , наоборот, самое низкое ($\bar{S} = 0.35$), что указывает на наименьшую степень родства. Значение S колеблется от 0.24 до 0.50.

Наконец, третья группа, которая составляет около 2/3 всей выборки, объединяет особей с уровнем родства ниже, чем в группе близкородственных птиц, но выше, чем в группе «реально чужих»: $\bar{S} = 0.58$ (S варьирует в пределах от 0.49 до 0.66).

Для белоплечего орлана характерна высокая плотность гнездования в узкой полосе вдоль береговой линии. В наиболее продуктивных местообитаниях орланы могут образовывать групповые поселения, где расстояние между активными гнездами сокращается до нескольких сотен и даже десятков метров. Вероятно, такая стратегия гнездования может способствовать полигамным отношениям.

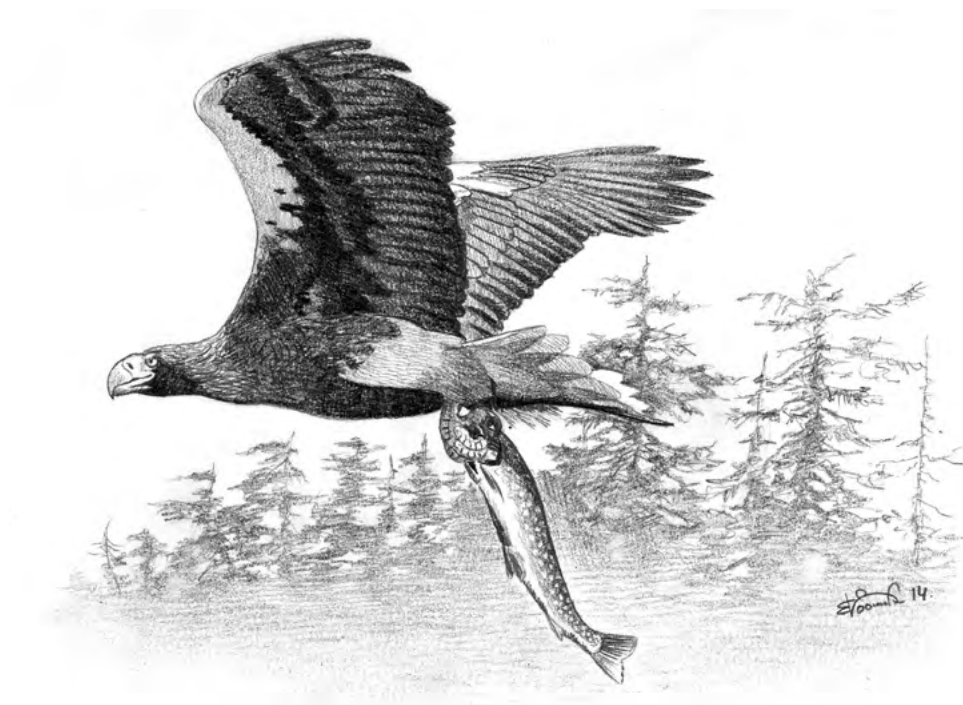
Примеры полигамии были обнаружены у другого представителя рода *Haliaeetus* — мадагаскарского орлана-крикуна. Этот вид орланов, как и белоплечий орлан, считался моногамным. Почти в половине случаев было замечено, что в гнездовой активности участвовало более двух взрослых птиц (Watson *et al.*, 1999). По результатам ДНК дактилоскопии удалось установить, что во всех четырех гнездах только самка из пары оказывалась одним из родителей. Вторым родителем были посторонние самцы-субдоминанты. По всей видимости, похожая схема отношений характерна и для популяции белоплечего орлана на Сахалине. В весенний период нередко можно наблюдать, как на одной гнездовой территории держатся по три особи, принимающие участие в брачных играх.

Полигамия известна и у некоторых других представителей хищных птиц — например, пустынного канюка *Parabuteo unicinctus* и светлого певчего ястреба *Melierax canorus*. В семьях этих хищников наблюдаются случаи кооперативного выращивания потомства. Кооперативное поведение отмечено также у скопы, склонной к образованию групповых поселений. Например, в 1993–1996 гг. в Австралии два самца и самка скопы участвовали в выращивании общего потомства. Родословная обоих самцов известна: они

произошли из одного гнезда, но в разные годы, то есть, по всей видимости, имели общих родителей (Dennis, 2007).

К возможным преимуществам такой схемы семейных отношений относится выгода при охране общей для группы территории, повышенная результативность кооперативной охоты, более высокий в сравнении с моногамными парами успех гнездования. По предварительным оценкам, полигамия встречается, по меньшей мере, у 42 из 304 видов хищных птиц, причем схемы половых отношений внутри группы варьируют у разных видов (Kimball *et al.*, 2003).

В популяции галапагосского канюка *Buteo galapagoensis* семейные группы полиандричны, т. е. все самцы в группе спариваются с одной самкой. В Пиренейской популяции бородача также наблюдается полиандрия. Одну гнездовую территорию могут занимать три взрослые особи (Bertran, Margalida, 2003). Для орла-могильника известна многолетняя кооперация между тремя птицами. Трио приносило птенцов ежегодно в течение нескольких лет, причем поведение молодого самца было похоже на обязанности самки по заботе о птенцах в гнезде, в противоположность функциям более взрослого самца по охране территории и добыче пищи (Gonzalez *et al.*, 2006). Похожие триумvirаты регулярно отмечаются и у белоплечих орланов, однако роль различных особей в их составе пока не изучена.



11

Антропогенные и иные факторы неблагоприятного воздействия на орланов

В ходе эволюции, выйдя из состава сообществ животных, человек начал создавать свою собственную среду обитания, получил возможность распоряжаться биологическими ресурсами по своему усмотрению. Роль человека особенно выросла за последние 100 лет и по масштабам воздействия на биосферу стала сравнима с глобальными природными факторами (Шилов, 2001). Технический прогресс привел к разрушению среды обитания многих видов животных. С 1600 по 1975 гг. на планете исчезло 63 вида млекопитающих и 74 вида птиц. Сейчас 11 % всех видов птиц и млекопитающих находится под угрозой вымирания.

Известно много примеров бессмысленного уничтожения человеком крупных хищных птиц. Так, в США с начала 1920-х до начала 1960-х годов было уничтожено 127 тысяч белоголовых орланов. В Австралии с конца 1920-х до начала 1950-х годов — около 150 тысяч клинохвостых орлов.

В Германии, Австрии, Финляндии в этот период отстреливалось по 10–20 тысяч хищных птиц в год. В СССР в послевоенные годы ежегодно добывалось до 150 тысяч пернатых хищников.

Период вопиющей экологической безграмотности закончился только в 60-е годы XX в. В США закон, запрещающий отстрел хищных птиц, был введен в 1962 году. В СССР такой запрет был установлен в 1964 году в РСФСР, а затем и в других союзных республиках.

К числу редких и уязвимых видов относятся как те, численность и ареал которых сокращается под воздействием антропогенных факторов, так и те, чья уязвимость определяется особенностями их биологической организации (естественно редкие, узкоареальные, реликтовые). Высокой уязвимости способствуют крупные размеры животных, большая площадь участков обитания, низкая плотность популяции, позднее наступление половой зрелости и малая плодовитость. Все это в полной мере относится к белоплечим орланам.

Значительная часть ареала белоплечевого орлана прежде находилась в отдаленных районах России, что обеспечивало этим хищникам защиту от вмешательства человека. Однако ситуация быстро меняется. Потребности в энергоносителях (нефть, газ) обуславливают необходимость разведки и освоения богатых природных ресурсов даже в самых отдаленных уголках.

На Сахалине разведка и добыча нефти ведется с середины шестидесятых годов. За истекший период места обитания орланов на севере острова претерпели существенные изменения. Прибрежные территории покрыла сеть сейсмических профилей, подъездных дорог и буровых площадок. Заметно сократилась площадь пригодных для гнездования участков побережья. Строительство дорог способствовало проникновению населения в прежде труднодоступные районы, росту рекреационной нагрузки, загрязнению среды бытовым мусором, увеличению риска возникновения лесных пожаров. С начала 2000-х годов началось масштабное освоение шельфовых месторождений. В связи с развитием нефтяной и газовой промышленности антропогенная нагрузка на побережье выросла во много раз.

В подавляющем большинстве случаев хозяйственная деятельность человека в местах обитания редких видов способна привести к негативным для них последствиям: изменению или утрате местообитаний, загрязнению среды, беспокойству, а также прямому или косвенному уничтожению особей. Рассмотрим подробнее некоторые из них.

Трансформация местообитаний

Антропогенная трансформация местообитаний

Считается, что для хищных птиц трансформация местообитаний по силе своего долгосрочного воздействия превышает любой другой фактор. Иногда

она может происходить очень медленно и постепенно, что делает ее трудноуловимой для глаз наблюдателя, но на больших интервалах времени ее влияние на дикие виды огромно (Stalmaster, 1987). В других случаях трансформация происходит быстро, буквально на наших глазах.

Виднейший специалист по хищным птицам Ян Ньютон в своей классической работе «Population ecology of raptors» (Newton, 1979) различает два пути трансформации местообитаний: сокращение площади и ухудшение их качества. В первом случае ограничивается пространственное распределение птиц (но в сохранившихся местообитаниях они гнездятся с той же плотностью, что и раньше), во втором — снижается плотность, в то время как пространственное распределение остается прежним. Другие авторы (Harris, 1984) добавляют к этим двум аспектам еще один — фрагментацию местообитаний, сочетающую оба фактора.

В ходе хозяйственного освоения природных территорий природные сообщества заменяются урбанистическим ландшафтом (поселения, индустриальные и рекреационные зоны). Строительство дорог ведет к фрагментации местообитаний, повышает доступность прежде удаленных нетронутых районов, способствует росту антропогенной нагрузки и общего уровня беспокойства.

Согласно исследованиям, выполненным в Норвегии (Folkestad, 2003), деятельность человека способна значительно влиять на выбор орланами-белохвостами места гнездования. Орланы практически никогда не селились ближе 500 м от ближайших сооружений человека. В обжитых районах успех их гнездования был заметно ниже, чем у птиц, гнездящихся в отдаленных диких районах (15 и 68 %, соответственно) (Stjernberg, 2003). Реакция белоголовых орланов на присутствие человека была аналогичной (Fraser *et al.*, 1985). Близость различных строений не влияла на успешность гнездования этих хищников, однако при строительстве новых гнезд орланы выбирали участки, удаленные от источников беспокойства. В другой работе (Gende *et al.*, 1998) было показано, что плотность гнездования белоголовых орланов уменьшалась по мере приближения к местам масштабных лесных вырубок. Причиной такого поведения птиц могли быть как утрата привычных местообитаний, так и беспокоящее воздействие людей и техники.

Понятие «качество местообитания» включает не только качество гнездовых и охотничьих угодий, но и весь спектр условий, необходимых орланам для жизни и воспроизводства, о которых мы еще мало что знаем (Stalmaster, 1987). Например, качество местообитания, где высок уровень беспокойства, очевидно, более низкое по сравнению с качеством местообитания, где беспокойства нет. Для охотничьего биотопа ухудшение качества может означать уменьшение обилия или доступности¹ корма, для гнездового — уменьшение

¹ Нередко бывает, что обилие кормовых ресурсов остается прежним, но уменьшается их доступность для птиц. Для рыбоядных хищных птиц актуален пример, когда мутность водоема снижает доступность рыбы для орланов.

числа подходящих для гнездования деревьев и присад, несмотря на то, что площадь местообитания формально остается той же.

Популяции — сложные биологические системы, и их ответ на изменение качества местообитаний далеко не всегда подчиняется линейным законам. Вероятно, существуют пороговые значения, после достижения которых птицы просто перестают гнездиться в нарушенном ландшафте (Palomino, Carrascal, 2007).

Однако последствия антропогенной трансформации местообитаний не всегда негативны. В последнее время появилось немало исследований, показавших, что умеренная фрагментация растительного покрова может даже быть благоприятной для многих видов хищных птиц. Например, в лесной зоне ограниченные рубки создают в сплошном лесном массиве открытые пространства, благодаря чему увеличивается мозаичность ландшафта и повышается его экологическая емкость (Галушин, 2005). Для многих видов хищных птиц, охотящихся на открытых пространствах, благоприятны пастбищные системы хозяйствования. Замена пастбищ на сельскохозяйственные культуры отрицательно сказывается на состоянии кормовой базы. Переход от экстенсивного земледелия к интенсивному еще более ухудшает качество охотничьих угодий хищных птиц (Anderson *et al.*, 2001; Pleninger, 2006). То же можно сказать в отношении лесных сообществ. Замена разновозрастных ненарушенных лесов одновозрастными выровненными монокультурами делает их практически непригодными для гнездования многих видов хищных птиц (Романов, 2001).

В разных частях гнездового ареала белоплечего орлана состояние местообитаний может существенно различаться. На Камчатке и вдоль северо-западного побережья Охотского моря картина в целом благоприятная. Практическое отсутствие дорог и крупных промышленных объектов обеспечивает сравнительно низкий уровень антропогенной нагрузки на побережье. Однако в настоящее время и здесь началась подготовка к освоению крупных месторождений нефти и газа на шельфе западной Камчатки, Магаданской области и севера Хабаровского края.

В Нижнем Приамурье интенсивное природопользование в конце XX в. (в первую очередь, развитие лесной и горнодобывающей промышленности) привело к существенному сокращению площадей покрытых лесами территорий и деградации рек, что усугубилось катастрофическими лесными пожарами. Это существенно уменьшило экологическую емкость среды (Шлотгауэр, 2007).

На Сахалине утрата местообитаний связана преимущественно с пожарами, рубками леса и развитием нефтегазовой промышленности. Освоению наземных месторождений предшествовала сейсмическая разведка¹,

¹ При сейсмической разведке на определенном расстоянии вдоль одной линии в землю закладывают пиротехнические заряды, затем взрывают их и регистрируют отражение взрывной волны специальными сейсмографами. Анализ характеристик отраженной волны позволяет определить расположение перспективных нефтегазоносных пластов. Чтобы правильно заложить заряды, сейсмологи прокладывают так называемые «сейсмопрофили» — неширокие просеки в лесу и кустарниках.

сопровождаящаяся строительством дорог и просек. Сеть сейсмологических профилей, буровых площадок и подъездных путей к ним опутала всю северную часть острова, где находятся районы обитания белоплечих орланов. Освоение шельфовых месторождений привело к строительству трубопроводов, дорог и технологических комплексов.

Помимо фрагментации местообитаний, это открыло доступ населения в прежде удаленные от дорог районы, что повлекло за собой увеличение рекреационной нагрузки и повысило риск возникновения лесных пожаров. Появление охотников и рыбаков на побережье часто сопровождается строительством избышек и заготовкой дров. Нередко на дрова идут стоящие у воды сухие деревья, которые орланы используют в качестве присад. Растет степень загрязнения среды бытовым мусором. Все это в совокупности приводит к тому, что площадь пригодных местообитаний орланов заметно сокращается.

Чтобы выяснить реакцию белоплечих орланов на трансформацию местообитаний, было проанализировано изменение статуса занятости гнездовых территорий в зависимости от степени антропогенной нагрузки. С этой целью в радиусе 500 м вокруг всех известных гнезд были выявлены все антропогенные объекты, дана экспертная оценка силы и площади их воздействия, основанная на изучении ответного поведения птиц (см. Гл. 11, раздел «Воздействие беспокойства»). Для каждой гнездовой территории была определена площадь, подверженная антропогенному влиянию.

Результаты показали, что трансформация местообитаний негативно влияет на обитаемость гнездовых участков. Другие параметры, такие как количество птенцов и наличие активных гнезд, не зависели от уровня антропогенной нагрузки. Орланы способны «выдержать» определенный умеренный уровень трансформации гнездовой территории (по предварительным данным, не более 50–55 % общей площади), выше которого возрастает вероятность того, что участок будет брошен.

Таким образом, орланы продемонстрировали способность адекватно оценивать качество территории, прежде чем занять ее. Попытки гнездования в сильно трансформированных местообитаниях, по всей видимости, приводят к тому, что эффективность размножения падает, и птицы постепенно оставляют нарушенные территории. Иногда это происходит не сразу, а с временным лагом, т. е. птицы некоторое время продолжают попытки гнездования в изменившихся условиях (Wiens, 1985).

Пирогенная трансформация местообитаний

Другой крупной проблемой во многих районах обитания белоплечевого орлана являются лесные пожары, которые не только приводят к сокращению площади лесов, но и оказывают огромное влияние на их видовой, возрастной состав и пространственную структуру (Сухомлинова, 2012). Пирогенный фактор

идет рука об руку с антропогенной трансформацией среды: по статистике, более 90% лесных пожаров связано с деятельностью человека. Основными источниками возгорания являются костры, непогашенные сигареты, искры из глушителей вездеходов.

Помимо прямой угрозы гибели птиц и их потомства, лесные пожары оказывают мощное трансформирующее воздействие на структуру местообитаний, которое может существенно влиять на продуктивность гнездования хищных птиц. Например, М. Кочерт с соавторами (Kochert *et al.*, 1999) показали, что успех гнездования беркута на пройденных огнем участках заметно снижался, особенно в первые 4–6 лет после пожара, и только спустя 8–10 лет он постепенно восстанавливался.

Масштабы пирогенного воздействия могут быть поистине колоссальными. За 70-летний период (1935–2004 гг.) на Сахалине пожарами было пройдено 60% площади острова, причем в некоторых местах пожары за это время успели пройти два, три или даже четыре раза. Массовые пожары 1998 г. на нижнем Амуре привели к сокращению гнездового фонда белоплечих и белохвостых орланов на 28% (Мастеров, 2002). В ландшафтах северного Сахалина до сих пор сохранились следы страшных пожаров 1989 и 1998 годов — «кладбища» сухих деревьев, зарастающие кустарником. Возобновление леса на этих горях крайне затруднено (Буренина, 2007).

Как правило, орланы покидают сторевшие гнезда и больше в них не возвращаются. Обугленная корневая система гнездовых деревьев не в состоянии долгое время сопротивляться натискам непогоды, и дерево рано или поздно падает. Для строительства новых гнезд орланы редко выбирают сухие деревья (чаще живые деревья засыхают под воздействием гнезд). Поэтому на пройденных пожарами территориях орланы не смогут гнездиться еще многие десятки лет.

Воздействие беспокойства

Антропогенное беспокойство справедливо считается одной из главных угроз популяциям крупных хищных птиц (Richardson, Miller, 1997). Влияние беспокойства многообразно. Основной ответ птиц на него — реакция избегания, что приводит к увеличению затрат энергии на дополнительные полеты (см. Гл. 1, раздел «Экологическая энергетика»). Значительное нарушение энергетического баланса способно привести к печальным для орланов последствиям (Мастеров, 1992).

Вот как описывают реакцию белоголовых орланов на беспокойство человеком. Установка туристами палаток в 100 м от гнезда с птенцами привела к тому, что орланы стали чаще отсутствовать на гнездовом участке, больше вокализировали, количество пищи, поедаемой взрослыми и птенцами,

уменьшилось на 26–29% (Steidl, Anthony, 2000). В конечном итоге такого рода беспокойство влияет на способность родителей заботиться о потомстве и приводит к недокармливанню птенцов (Fernandez, Azkona, 1993).

Активность зимующих белоголовых орланов на северо-западе штата Вашингтон снижалась на 35% в районах с высокой рекреационной нагрузкой. Кормящимся на реке орланам требовалось от 36 минут до 4 часов, чтобы вернуться к нормальной жизнедеятельности после того, как их спугнули проходящие мимо лодки или пешеходы (Stalmaster, Kaiser, 1998). Будучи потревоженными, орланы отлетали на расстояние до 500 м, причем взрослые птицы улетали дальше, чем неполовозрелые особи (Stalmaster, Newman, 1978). На тихоокеанском побережье США при беспокойстве со стороны людей орланы реже добывали лососей (основной корм), замещая их другими видами добычи, в частности, воробьями и чайками (Skagen *et al.*, 1991).

Продолжительное беспокойство способно заметно снизить эффективность размножения. У орланов-белохвостов в обжитых районах успех гнездования был в 4.5 раза ниже по сравнению с птицами, гнездящимися в удаленных диких районах (Stjernberg, 2003).

Даже если родители сравнительно ненадолго (на 20–30 мин.) оставили гнездо, существует риск гибели кладки или пуховых птенцов в результате гипо- или гипертермии. Исследованиями на различных группах птиц показано, что в период с момента вылупления до достижения 15–20% конечной массы тела способность птенцов к автономной терморегуляции крайне низкая (Ricklefs, 1968; Андреев, 1990). Молодые белоголовые орланы обретают способность к самостоятельной терморегуляции в возрасте около 3 недель (Bortolotti, 1988). Аналогичным образом дело обстоит и у белоплечих орланов. В некоторых случаях оставленные без присмотра гнезда с кладками или маленькими птенцами могут быть разорены врановыми птицами. Такие факты имели место на Камчатке (Лобков, Ладыгин, 1989) и в Латвии (Lipsbergs, Bergmanis, 2003).

Внезапное беспокойство взрослых птиц на гнезде способно вызвать у них паническую реакцию бегства. При этом родители легко могут повредить скорлупу яиц или поранить еще не окрепших птенцов. По всей видимости, именно такой случай произошел на северо-восточном Сахалине в районе частых полетов вертолетов над гнездовым участком белоплечих орланов. Один из птенцов получил травму крыла (перелом плечевой кости) еще на ранней стадии постнатального развития. Перелом неудачно сросся, птенец дожил до конца гнездового периода, но так и не обрел способности к полету¹. Второй птенец из гнезда благополучно поднялся на крыло.

Не исключена вероятность, что при умеренном фоновом беспокойстве может происходить привыкание известной части особей, что выражается в характере ответной реакции птиц. По данным Дж. Д. Фразера (Fraser *et al.*, 1985),

¹ Нелетного птенца изъяли из гнезда в середине сентября и поместили в зоопарк Южно-Сахалинска.

дистанция слета гнездящихся белоголовых орланов при ежедневном беспокойстве сокращалась не менее чем на 6 м в сутки. Однако этот же автор признает наличие индивидуальных различий птиц в привыкании к беспокойству.

По нашим наблюдениям за контрольными парами белоплечих орланов, обитающих в районе интенсивной хозяйственной деятельности, продолжительное фоновое беспокойство постепенно привело к повышению чувствительности птиц и увеличению расстояния, на котором они реагируют на источник беспокойства.

Дистанция вспугивания

Наиболее эффективным способом защиты чувствительных к беспокойству видов является создание буферных зон покоя вокруг гнезд и в районах кормовых скоплений (Olendorf *et al.*, 1980)¹. Размеры буферных зон должны соответствовать расстоянию, на котором птицы реагируют на беспокойство. Одной из наиболее традиционных и часто используемых методик является определение дистанции вспугивания (Goss-Custard *et al.*, 2006).

Обычно эту дистанцию определяют экспериментальным путем: во время приближения источника беспокойства к птице регистрируют расстояние, на котором птица слетает с гнезда или присады. Затем анализируют зависимость этой дистанции от различных факторов: возраста и статуса птиц, времени года и суток, типа источника беспокойства, высоты присады и т. д.

Например, по результатам исследований поведения белоголовых орланов в Аризоне (США), 64 % птиц реагировали на беспокойство, когда расстояние до его источника было меньше 215 м, 45 % — на расстоянии от 216 до 583 м и 24 % — на расстоянии больше 583 м (Grubb, King, 1991).

В наших исследованиях мы регистрировали реакцию всех встреченных птиц в ходе стандартных полевых учетов. При этом часть птиц оставалась на месте, если исследователи проходили мимо достаточно далеко.

Для любой произвольно выбранной дистанции можно определить число случаев, когда особи «еще не слетели» и «уже слетели». Для определения размеров буферных зон удобно использовать обратную величину (долю не слетевших птиц), которую можно интерпретировать как процент «защищенных» особей.

Для количественной характеристики реакции на беспокойство удобно использовать такие показатели, как медиана и квантили 75, 90 и 95 %. Медиана в данном случае — расстояние, при котором на присадах остается ровно половина особей. Тогда квантиль 75 % соответствует дистанции, при которой не вспугнутыми остаются 75 % особей, и т. д. От этих величин легко напрямую перейти к расчету размеров буферных зон.

¹ Подробнее буферные зоны рассмотрены в разделе «Зонирование» главы 12.

Исследования показали, что в общем случае для защиты 50 % особей достаточно буферной зоны радиусом 101 м. Охраняемая зона радиусом 169 м защитит 75 % сидящих на присадах птиц. Для защиты 90 % особей необходима зона радиусом 307 м, 95 % особей — 411 м (рис. 66).

Вместе с тем, реакция птиц зависит от сезона года, времени суток, типа источника беспокойства и многих других факторов. Кроме того, поведение птиц может заметно различаться в зависимости от возраста, территориального статуса и числа особей в группе. В границах гнездовой территории реакция орланов выражена более ярко, чем за ее пределами. Нетерриториальные особи демонстрируют большую толерантность к присутствию человека (McGarigal *et al.*, 1991).

Наиболее значимой для птиц характеристикой является расстояние до источника беспокойства, за ним следуют в убывающем порядке продолжительность воздействия, видимость источника, число объектов и их относительное расположение по отношению к птице (Grubb, King, 1991).

Тип источника беспокойства

Птицы по-разному реагируют на приближение автомобиля, моторной лодки и пешехода. Обычно орланы избегают приближаться к лодкам ближе, чем на 400 м, хотя у разных пар эта дистанция может варьировать от 200 до 900 м.

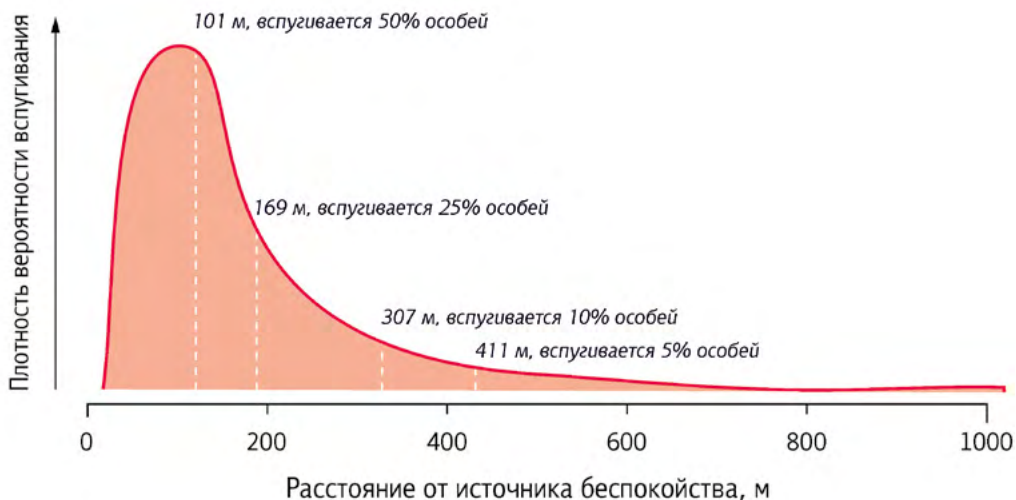


Рис. 66. Зависимость между плотностью вероятности испугивания и расстоянием до источника беспокойства. Площадь под кривой соответствует доле испуганных особей; для каждого расстояния можно определить процент слетевших и не слетевших особей. Понятие плотность вероятности см. в Sokal, Rohlf (2000).

Наибольшее беспокоящее воздействие оказывает пешеход (медианная дистанция $D_{0.5} = 100$ м), несколько меньше этот параметр у моторной лодки ($D_{0.5} = 94$ м), а наименьшее беспокойство орланам причиняет автомобиль

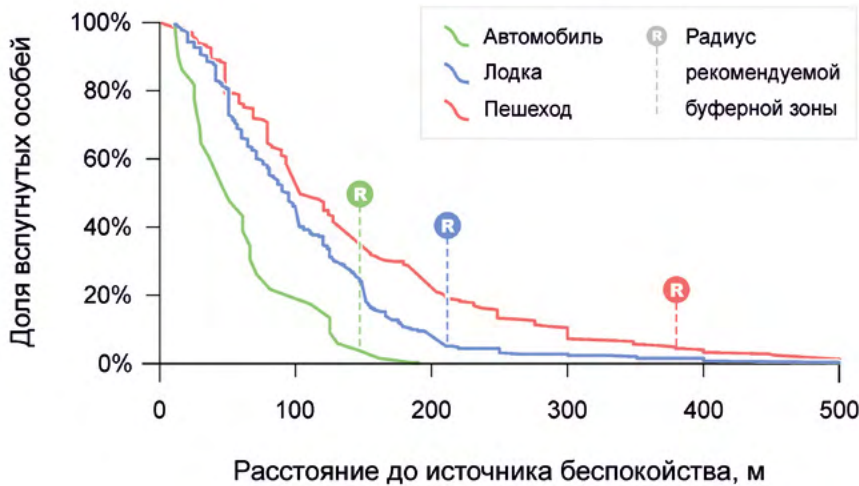


Рис. 67. Зависимость реакции орланов на беспокойство от различных источников и рекомендуемые радиусы буферных зон. Типы источников беспокойства: автомобиль (n = 39), моторная лодка (n = 335), пешеход (n = 218). Сахалин, Нижнее Приамурье, летний период.

Таблица 8. Радиусы буферных зон для защиты различных групп белоплечих орланов

Группа	Доля защищенных особей			
	50%	75%	90%	95%
<i>Радиусы буферных зон, м</i>				
<i>По возрасту птиц</i>				
Взрослые	101	171	310	414
Молодые	99	152	265	343
<i>По типам источников беспокойства</i>				
Пешеход	109	204	315	405
Лодка	87	141	180	210
Автомобиль	60	110	150	300
<i>По времени года</i>				
Лето	95	150	220	300
Весна	150	300	490	530
<i>По числу особей в группе</i>				
Одиночные особи	100	152	253	394
Группы	135	254	393	502
Все особи	100	165	300	400

($D_{0.5} = 50$ м). Для защиты 95 % особей от беспокойства со стороны пешеходов необходима буферная зона радиусом 375 м, автотранспорта — 150 м, моторных лодок — 210 м (рис. 67, табл. 8).

Этот, на первый взгляд, парадоксальный, результат — следствие хорошо известного феномена: животные боятся техники меньше, чем человека. Именно приближение людей сильнее всего беспокоит птиц, в то время как к наземному и воздушному транспорту орланы относятся более терпимо (Grubb, Bowerman, 1997; Stalmaster, Kaiser, 1998).

На поведение птиц влияет не только тип транспортного средства, но и скорость, траектория движения, а также характер производимого им шума (Grubb, King 1991; Grubb *et al.*, 1992). К. Уайт и С. Шеррод (White, Sherrod, 1973), наблюдая реакцию белоголовых орланов на приближение вертолета, обнаружили, что птицы меньше беспокоятся, если видят его подлет изда- лека. На приближение сбоку птицы реагируют спокойнее, чем на прибли- жение сверху. И напротив, если вертолет неожиданно вылетал из-за скалы, появляясь сверху над гнездом, это вызывало паническое бегство орланов. Приближение водного и наземного транспорта по касательной траектории воспринимается птицами более спокойно, чем лобовое.

Временной аспект беспокойства

Чувствительность птиц к беспокойству и реакция на него изменяются в те- чение сезона размножения. В начале периода гнездования взрослые птицы ведут себя наиболее осторожно и скрытно. При малейшем беспокойстве они молча и по возможности незаметно слетают с гнезда и скрываются из поля зрения. В это время орланы способны даже бросить гнездо, несмотря на то, что в нем уже есть кладка или вылупившиеся птенцы (McGarigal *et al.*, 1991).

По мнению ряда авторов (McGrady, 2003; MacLennan, Evans, 2003), пе- риод от начала откладывания яиц до того момента, когда птенцы достигнут четырехнедельного возраста, является особенно уязвимым для орланов. Для белоплечих орланов это соответствует периоду с середины апреля до конца июня. Однако существует интервал примерно с 20–25 мая по 15–20 июня, когда уязвимость птиц максимальна. В это время происходит появление птенцов на свет и постепенное обретение ими способности к автономной терморегуляции. Первые дни птенцы постоянно нуждаются в опеке роди- телей. Поэтому присутствие человека и любая человеческая деятельность в окрестности гнезд должны быть категорически запрещены.

Беспокойство орланов в середине и в конце гнездового периода, хотя и сопровождается их ярко выраженной реакцией, наименее опасно, так как родители не бросают гнезда с подросшими птенцами и продолжают их выкармливать, даже если те перемещены из гнезда (Grier, 1969). К концу пребывания птенцов в гнезде и после их вылета выраженность реакции

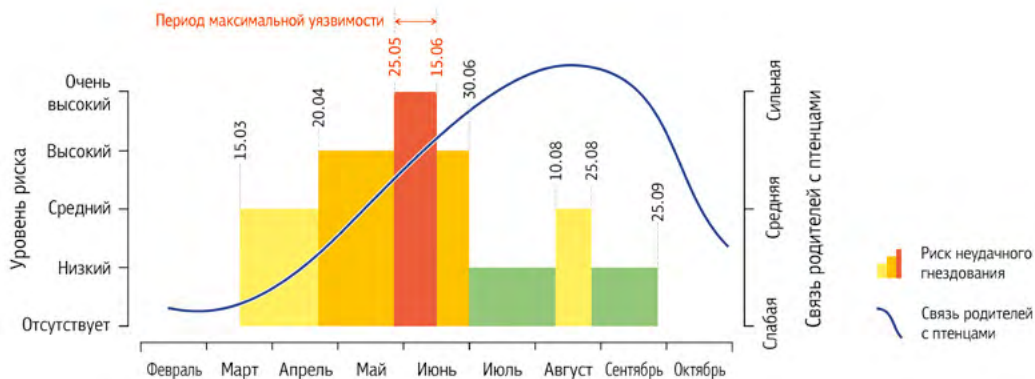


Рис. 68. Схема периодов уязвимости орланов в сезон размножения.

взрослых птиц снова возрастает, однако к этому времени окрепла и связь родителей с выводком (Steidl, Anthony, 1996; Grubb, Bowerman, 1997) (рис. 68).

Наши исследования подтвердили, что в весенний период белоплечие орланы более чувствительны к беспокойству, чем летом. Дистанция испугивания 50 % особей в июле–августе составляет 95 м, а в апреле — 150 м. Для защиты 95 % птиц летом достаточно исключить воздействие беспокойства в радиусе 300 м, а весной потребуется зона радиусом 530 м.

В Эстонии для охраны гнезд орланов-белохвостов рекомендуют обеспечивать полный покой в их окрестностях с января по август (Randla, Tammur, 1996), а в Финляндии — с февраля по август (Stjernberg, 2003). Для белоголовых орланов П. Вуд с соавторами предлагает ограничивать хозяйственную и рекреационную деятельность вокруг гнезд в течение всего периода зависимости слетков от родителей, т. е. пока птенцы не достигнут возраста 15–22 недель (Wood *et al.*, 1998).

Возраст особей

Взрослые белоплечие орланы, как правило, более осторожны по сравнению с молодыми. Около 50 % особей обеих возрастных групп реагировали примерно одинаково — слетали за 99–101 м от источника беспокойства. Дистанция испугивания 25 % взрослых особей составила 171 м (у молодых — 152 м), для 10 % взрослых особей этот показатель составил 310 м (у молодых — 265 м); 5 % взрослых особей покидали присаду при приближении источника беспокойства на 414 м (молодые — 343 м).

Этот результат соответствует представлению о том, что взрослые птицы более адекватно ведут себя при встрече с человеком. Молодые особи не так осторожны и поэтому смертность среди них, особенно в течение первого года жизни, весьма высока.

Аналогичная закономерность обнаружена у белоголовых орланов: наиболее чувствительными к беспокойству являются взрослые птицы, в меньшей степени — неполовозрелые особи, наиболее толерантны птенцы (Steidl, Anthony, 1996). Причем сидящие на земле особи реагировали раньше, чем сидящие на деревьях (Stalmaster, Kaiser, 1997).

Число птиц в группе

Птицы в составе группы более восприимчивы к беспокойству по сравнению с одиночными особями. Медианные дистанции вспугивания для них равны, соответственно, 135 и 100 м. Это факт обычно объясняется стайным поведением, при котором вся стая взлетает, когда в воздух поднимается самая осторожная особь в группе, или та, которая первой заметила опасность.

Шумовое воздействие

Помимо визуального воздействия, в некоторых случаях беспокойство птиц может быть вызвано источниками сильного шума. Акустическое воздействие имеет множество разнообразных аспектов, среди которых основную роль играют интенсивность и продолжительность шума (Chang, Norton, 1996). Громкий внезапный звук (близкий выстрел, взрывы сейсморазведки, полеты вертолета на небольшой высоте) способен вызвать у птиц реакцию панического бегства. Ответную реакцию белоголовых орланов на шум сваебойной машины отмечали на расстоянии до 400 м (Bottorff *et al.*, 1987). Вместе с тем орланы достаточно терпимы к звуковым стимулам, источники которых частично или полностью скрыты от них (Stalmaster, 1987).

Как показали экспериментальные работы, орланы начинали реагировать на источник шума, если его уровень превышал 60 дБ. В местах кормежек птицы, как правило, более устойчивы к шумовому воздействию, чем на гнездах и гнездовых участках. Шум, связанный с движением автотранспорта и вертолетов, может вызывать у орланов стресс, снижение эффективности питания и последующее ухудшение физического состояния. В наибольшей степени хищники восприимчивы к беспокойству, причиняемому вертолетами (по сравнению с другими видами воздушного транспорта) (Skagen *et al.*, 1991; Grubb, Bowerman, 1997; Delaney *et al.*, 1999).

Длительный шум значительно превосходит по своему воздействию кратковременный шум той же мощности (Pellegrini *et al.*, 1997). Влияние шума тяжелой работающей техники распространяется в радиусе до 1.3 км, однако со временем птицы способны привыкать к нему. Например, заметного влияния шумового беспокойства на продуктивность и успех гнездования не было выявлено ни для белоголовых орланов в штате Мериленд, США

(Brown *et al.*, 1999), ни для скопы (Trimper *et al.*, 1998). Полеты реактивных самолетов даже непосредственно над гнездом беспокоили птиц не больше, чем появление хищников или людей на гнездовом участке.

* * *

Подводя итог, следует сказать, что в зависимости от местных условий и характера беспокойства для защиты большинства категорий птиц целесообразно создание буферных зон радиусом 400–530 м (табл. 8). К аналогичным оценкам приходят и другие исследователи.

В Польше для защиты гнезд орланов-белохвостов успешно применяли буферные зоны радиусом 200–500 м (Mizera, Szymkiewicz, 1991). В Эстонии рекомендуемый размер зон полного покоя с января по август составляет 200 м (Randla, Tammur, 1996). Для белоголовых орланов радиусы буферных зон в разных условиях варьировали от 230 до 800 м (McGarigal *et al.*, 1991; Wood *et al.*, 1998). По мнению Т. Грабба и У. Бауэрмана (Grubb, Bowerman, 1997), движение воздушного транспорта (вертолетов) должно быть запрещено в радиусе 600 м вокруг гнезд орланов.

Загрязнение среды обитания

После того как человек начал применять для различных промышленных и сельскохозяйственных целей токсические соединения, способные накапливаться в трофических цепях (экотоксиканты), возникла проблема их воздействия на уязвимые элементы экосистем. Среди всего многообразия экотоксикантов следует отдельно рассмотреть тяжелые металлы и хлорорганические соединения. В нефтедобывающих районах актуальность приобретает также проблема загрязнения среды сырой нефтью.

Загрязнение тяжелыми металлами

Токсичными металлами называют такие металлы, которые даже в малых дозах приводят к нарушению нормальных метаболических функций организма. Среди них свинец, кадмий, ртуть, медь и цинк, обладающие значительной стабильностью в водной среде и способные накапливаться в донных осадках и рыбе.

Источником свинцового отравления орланов могут быть подранки водоплавающих птиц, в массе остающиеся после весенней и осенней охоты. Хищники избирательно охотятся на раненых, больных и ослабленных жертв. Масштабы отравления пернатых хищников могут быть весьма

значительными. В США отмечали гибель более 300 белоголовых орланов в результате отравления свинцовой дробью при поедания подранков (Elliot *et al.*, 1992, Locke *et al.*, 1992). Случаи гибели орланов-белохвостов и белоплечих орланов при поедании подранков водоплавающих известны в Европе и Японии (Pain, Amiard-Triquet, 1993; Kurosawa, 2000; Helander *et al.*, 2009).

В середине 90-х годов прошлого столетия остро встала проблема свинцового отравления орланов во время зимовки на о. Хоккайдо. В период с 1995 по 2007 гг. было найдено 98 белоплечих и 37 белохвостых орланов, погибших в результате отравления свинцом. В их печени обнаружены высокие концентрации свинца, а в зобах и желудках оказались крупные и мелкие осколки свинцовых пуль и картечи (Saito, 2009). Большая часть птиц (59 и 54 %, соответственно) погибли в зимние периоды с 1998 по 2001 годы.

В это время на о. Хоккайдо широкое распространение получила охота на бамбуковых оленей в связи с резким увеличением численности их популяции. Правительство Хоккайдо поощряло охоту на оленей, чтобы уменьшить ущерб, наносимый ими сельскому хозяйству. Охотничьи традиции и законы в Японии позволяют охотникам оставлять туши убитых животных в поле. Эти туши стали важным источником пищи для зимующих орланов. С середины 1990-х гг. распространение зимующих птиц сместилось в горные районы вслед за доступным кормом (Nakagawa, 1998). Во время кормежки вместе с мясом орланы заглатывали осколки свинцовых боеприпасов.

Согласно данным Japanese Lead Poisoning Network, по меньшей мере 214 орланов питаются главным образом оленьими останками во внутренних районах острова в течение зимы, и еще около 400 особей имеют доступ к этому ресурсу, хотя сами птицы встречаются преимущественно на побережье. В 2000 г. использование свинца в боеприпасах в Японии было запрещено, и число погибших птиц в последние годы постепенно уменьшилось. В период с 2000 по 2010 г. отравление свинцом стало причиной в 35 % случаев гибели белоплечих орланов на о. Хоккайдо (Saito, 2011a, 2011b).

Свинцовое отравление стало причиной гибели орланов-белохвостов в 17–28 % случаев в Гренландии, Финляндии и Германии (Kenntner *et al.*, 2001; цит. по Helander *et al.*, 2009; Krone *et al.*, 2006). В западной Канаде от 10 до 14 % случаев гибели белоголовых орланов также происходило в результате отравления свинцом (Wayland *et al.*, 2003). Свинцовая дробь была обнаружена в 71 % погадок у примерно сотни обследованных белоголовых орланов (Platt, 1976).

Проведенные в США исследования показали, что около 19 % подстреленных уток и 15 % гусей остаются не найденными охотниками (U. S. Fish and Wildlife Service, 1986; цит. по Helander *et al.*, 2009). Очевидно, именно они в первую очередь становятся добычей пернатых хищников.

Загрязнение хлорорганическими соединениями

Токсическое воздействие на хищных птиц хлорорганических соединений (ДДТ и его производное ДДЭ, полихлорбифенилы — ПХБ) хорошо известно (Colborn, 1991; Giesy *et al.*, 1994; Helander *et al.*, 2008). Эти вещества, получившие название пестициды, приводят к эндокринным изменениям и нарушают обмен кальция у самок во время формирования яиц, вследствие чего скорлупа истончается и эмбрион погибает (Hickey, Anderson, 1968).

Концентрация ДДТ и ДДЭ, достаточная для истончения скорлупы, намного меньше той концентрации, которая вызывает летальный исход у взрослых особей, однако она может привести к снижению их фертильности. Число выращиваемых белоголовыми орланами птенцов уменьшалось почти вдвое при концентрации ДДТ в тканях от 3.6 до 6.3 мг/г сырой массы, и в четыре раза при концентрации, превышавшей 6.3 мг/г (Wiemeyer *et al.*, 1993).

ПХБ часто называют «внешними эстрогенами» из-за их способности изменять гормональный баланс у птиц (Fry, 1995). Повышенное содержание ПХБ в яйцах вызывает патологические нарушения развития эмбрионов (Fernie *et al.*, 2000).

Роковая роль ДДТ и его производных для хищных птиц определяется большой стойкостью этих соединений, способных сохраняться в природе многие годы без изменения химических свойств. Растворяясь в жирах в виде продуктов метаболизма, пестициды аккумулируются в водных трофических цепях (Muir *et al.*, 1988; Tanabe, 1988; Iwata *et al.*, 1993). При переходе на каждый следующий трофический уровень концентрация токсикантов многократно увеличивается в ряду от рыб к высшим хищникам, таким как орланы (см. Гл. 1, раздел «Положение в экосистеме и индикаторная роль»). В Советском Союзе применение ДДТ было официально запрещено с 1974 года. Однако, несмотря на это, следы этого пестицида встречаются в окружающей среде и по сей день.

С 1986 по 1988 годы во время зимовки на о. Хоккайдо были найдены семь погибших белоплечих и три белохвостых орлана. В тканях всех птиц обнаружено значительное содержание ПХБ и ДДТ, в 2–4 раза превышавшее пороговый уровень 3.5 мг/г, приводящий к гибели эмбрионов (Bowerman *et al.*, 1995; Iwata *et al.*, 2000). Остаточная концентрация ДДТ и ПХБ в тканях погибших птиц была такой же, как в тканях белоголовых орланов, собранных в 1980-е годы в США в окрестностях Великих озер — наиболее развитого в промышленном и сельскохозяйственном отношении региона.

По всей видимости, белоплечие орланы получили столь высокую дозу этих токсикантов в районах гнездования. Высоким было и содержание ДДТ в неоплодотворенных яйцах этих хищников с нижнего Амура. Проблема загрязнения реки Амур фенолами остро встала с середины 90-х гг. прошлого века. Это загрязнение привело к тому, что смертность птенцов орланов увеличилась на 18% по сравнению со средними многолетними данными за предыдущий период.

Загрязнение углеводородами

Шельф Охотского моря богат месторождениями углеводородов. Перспективные участки формируют непрерывный пояс вдоль морского побережья от Камчатки до Татарского пролива, включая, таким образом, почти весь гнездовой ареал белоплечего орлана (Концепция..., 1996). Северный Сахалин и его морской шельф — главная нефтяная и газовая провинция Дальневосточного региона. В начале 90-х гг. XX в. на северо-востоке Сахалина эксплуатировались 33 наземных месторождений нефти и газа. С 2000-х гг. началось масштабное освоение месторождений углеводородов на шельфе Сахалина, а с 2006 г. — разведка месторождений на побережье и шельфе западной Камчатки.

Суровый климат, сложные сейсмические и ледовые условия региона таят в себе потенциальную опасность аварийных разливов нефти и загрязнения побережий. Токсическое воздействие нефти на птиц объясняется свойствами ароматических углеводородов, которые составляют 15–40% сырой нефти (Peakall *et al.*, 1981). Эти соединения малорастворимы в воде, не летучи, и концентрируются в виде нефтяной пленки. Нефть может также содержать высокие концентрации тяжелых металлов, таких как свинец, кадмий или ванадий. Выброшенная на побережье сырая нефть аккумулируется в осадочных породах, надолго сохраняя свои токсические свойства.

Воздействие нефти на организм птиц

Птицы подвергаются воздействию нефти при поедании загрязненной добычи, через прямой контакт с нефтью или путем переноса токсичных веществ от взрослых особей к яйцам или птенцам (Birkhead *et al.*, 1973; Albers, 1978, 1980; Clark, Gorney, 1987).

Попадание менее 10 мкл сырой нефти на поверхность яйца может вызвать появление уродств, связанных с деформацией костей и задержкой развития эмбрионов (Albers, Szaro, 1978; Albers, 1980; Couillard, Leighton, 1990a, 1990b). Содержащийся в сырой нефти ванадий препятствует мобилизации кальция, который имеет важнейшее значение для формирования скорлупы и роста костной ткани зародыша (Grau *et al.*, 1977; Butler *et al.*, 1988). Токсический эффект проявляется в изменении толщины скорлупы и состава желтка, возникновении патологии печени и почек, потере веса и снижении вылупляемости птенцов (Peakall *et al.*, 1982; Holmes, 1984; Leighton *et al.*, 1985).

В отличие от птенцов, взрослые орланы не погибают при заглатывании нефти во время чистки оперения или поедания загрязненной добычи. Однако отравление сырой нефтью приводит к нарушению иммунной функции, анемии, гормональным сдвигам и снижению способности птиц к размноже-

нию (Leighton *et al.*, 1983; Rocke *et al.*, 1984; Fowler *et al.*, 1995; Briggs *et al.*, 1996; Newman, 2000).

Загрязнение оперения ухудшает его водоотталкивающие, теплоизолирующие и аэродинамические свойства. При этом нефть, обработанная диспергентами, может быть даже более пагубной для птиц, чем сырая (Jenssen, 1994). Гипотермия и потеря способности к полету быстро истощают птиц и, вероятно, могут иметь фатальные последствия (Snyder *et al.*, 1973; Szaro *et al.*, 1978; Flemming *et al.*, 1982; Pattee, Franson, 1982; Lee *et al.*, 1985; Leighton, 1986).

Последствия аварийных разливов нефти

После крупных разливов нефти на восстановление популяций разных видов уходит до нескольких лет. Особенно уязвимы виды, кормящиеся или живущие в зоне прилива (Day *et al.*, 1997a, 1997b). Как показали Т. Боуман с соавторами, популяция белоголовых орланов после разлива нефти у берегов Аляски в 1989 г. вернулась к своему исходному состоянию только к 1995 г. (Bowman *et al.*, 1997). По их оценке, примерно 900 орланов, т. е. около 11 % популяции, населявшей залив, погибли в результате загрязнения побережий. Орланы страдали как при непосредственном контакте с сырой нефтью, так и при поедании загрязненной добычи. Вскрытие показало, что печень и почки погибших птиц были поражены попавшими в организм углеводородами. В год катастрофы значительно снизился и успех воспроизводства загнездившихся птиц (Bowman *et al.*, 1993; White *et al.*, 1993). Хотя для таких К-стратегов, как орланы, разовое снижение продуктивности не является серьезной опасностью для популяции, выживаемость взрослых особей в значительной степени определяет ее динамику. Популяции могут потребоваться годы на то, чтобы восстановиться после единичного эпизода крупномасштабной гибели взрослых птиц.

В 2006 г. на побережье о. Хоккайдо были обнаружены трупы белоплечих орланов, погибших в результате отравления нефтепродуктами при поедании тушек загрязненных морских птиц, в массе выброшенных волнами на берег (Nakagawa, 2011).

Последствия отравления сырой нефтью могут сказываться на птицах даже после их очистки в реабилитационных центрах. Из-за стресса, полученного в процессе отлова и последующей обработки, у птиц возникает иммуносупрессивная реакция, которая ведет к повышению заболеваемости и смертности после выпуска в естественные условия (Briggs *et al.*, 1996).

Загрязнение среды бытовым мусором и пищевыми отходами

Белоплечие орланы не только активно охотятся на живую добычу, но и охотно подбирают подранков и погибших животных, выброшенных на берег.

Порой птицы могут хватать плавающий на поверхности воды мусор, перепутав его с пищей. Именно поэтому в их гнездах часто встречаются муляжи водоплавающих птиц, оставшиеся после весенней и осенней охоты, пластиковые бутылки и куски пенопласта, по-видимому, напоминающие птицам мертвую рыбу. Бывали случаи, когда орланы приносили в гнездо обрывки рыболовных сетей, старую обувь, куски полиэтилена или капроновой ленты. Все эти посторонние предметы таят в себе определенную опасность для птенцов. Известен пример гибели уже подросшего птенца орлана, который расклевал испачканную в мазуте кожаную перчатку, принесенную родителями на гнездо. В другом случае слеток орлана запутался в обрывке сети и погиб, повиснув на дереве, так и не сумев освободиться. Кроме того, «охота» на несъедобную добычу не приносит компенсации затраченной энергии и в этом смысле отрицательно влияет на энергетический баланс птиц.

Хозяйственная деятельность человека, как правило, сопровождается возникновением свалок пищевых отходов. В результате в тех местах, где появляются люди, обычно возрастает численность синантропных видов, в первую очередь большеклювой вороны. Эти птицы способны разорить гнездо орлана, оставленное без присмотра родителей. Беспокойство со стороны человека многократно усиливает этот риск, т. к. испуганные орланы надолго покидают гнездо. Объединившись в группу, несколько ворон могут даже отобрать добычу у орлана, сидящего с рыбой на берегу.

Гибель на линиях электропередач и другие техногенные угрозы

Потенциально белоплечий орлан относится к группе риска гибели на линиях электропередач (ЛЭП), так как эти птицы часто воспринимают опоры воздушных ЛЭП как присады и даже как гнездовой субстрат (см. Гл. 4, разделы «Гнезда: многообразие форм...» и «Гнездовой субстрат и присады»). Смертельная опасность таится в поражении электрическим током, если птица случайно коснется одновременно электропровода и металлической арматуры (траверсы). Хотя на северном Сахалине пока известен единичный случай гибели белоплечего орлана от поражения током, эта проблема становится все более актуальной по мере развития энергосетей, в том числе вдоль строящихся нефтепроводов.

На о. Хоккайдо, где зимует значительная часть популяции белоплечих орланов, воздушные линии электропередач также представляют для птиц существенную угрозу. Несмотря на принимаемые меры по изоляции токонесущих конструкций, известно 20 случаев гибели орланов от поражения электрическим током в период с 2000 по 2010 гг. (Saito, 2011a).

Еще одна угроза для орланов в местах зимовки — установка ветряных генераторов на обрывах вдоль морского побережья. Именно эти участки

птицы используют для охотничьих полетов в поисках морских выбросов и перелетов к местам коллективной ночевки. Уже известно два случая гибели белоплечего и белохвостого орланов, попавших под винт электрогенератора. Интенсивное развитие технологий получения экологически чистой энергии, такой как энергия ветра, ведет к строительству все новых комплексов ветряных электростанций на побережье о. Хоккайдо. Учитывая важность прибрежных местообитаний для зимовки орланов, проблема воздействия энергетических объектов на их популяцию может стать одной из ведущих в ближайшее время.

Браконьерство и истощение кормовых ресурсов

К сожалению, браконьерство все еще распространено в районах обитания орланов. Ежегодно под выстрел попадают десятки птиц. Обычно раненая птица улетает, но застрявший в теле свинец рано или поздно вызывает токсический эффект, и обрывается еще одна цепочка поколений этих редких хищников.

Потеря одного из партнеров в паре может на несколько лет прервать гнездование. Так, например, браконьерский отстрел самца в одной из контрольных пар на северо-востоке о. Сахалин привел к тому, что бывшее ежегодным гнездование на данном участке прекратилось. Хотя оставшаяся самка и обрела нового партнера, размножение пары в последующие три года не возобновлялось.

На Камчатке белоплечих орланов нередко отстреливают и отлавливают охотники, желая спасти шкурки попавших в капканы пушных зверей (Лобков, Нейфельдт, 1986). При этом реальными виновниками отравы часто бывают другие виды хищных птиц. Тем не менее, известны многочисленные случаи гибели белоплечих орланов в специально расставленных капканах. Для решения этой проблемы в 1990-х гг. на Камчатке была разработана программа компенсации стоимости потравленной пушнины, инициированная Е. Г. Лобковым. Ее реализация дала положительные результаты (Лобков, 1990б).

Неумеренный рыбный промысел способен подорвать кормовую базу орланов, вынуждая их переключаться на замещающие корма. Ярким примером служит истощение запасов минтая в результате перепромысла у берегов Хоккайдо в начале 90-х гг. прошлого века. До этого времени большая часть зимующих орланов питалась отходами промышленного лова минтая в районе Раусу, подбирая выпавшую из сетей рыбу (Brazil, 1993). Катастрофическое снижение численности минтая привело к тому, что большинство орланов покинули морское побережье и переместились во внутренние районы острова в поисках других источников корма.

Похожая ситуация сложилась на водоемах Нижнего Приамурья в середине 1990-х гг. Развал экономических связей бывшего СССР привел к тому, что плохо контролируемый промысел частичковых рыб (основы рациона орланов в этом регионе) приобрел катастрофические масштабы. В результате хищники лишились традиционной доступной добычи, что не замедлило сказаться на показателях продуктивности популяции. Обстановка более или менее нормализовалась лишь спустя полтора десятилетия.

Рост прибрежного рыболовства у юго-восточных берегов Камчатки в конце 1990-х – начале 2000-х годов сопровождался заметным снижением успешности размножения орланов, гнездившихся на побережье. Средний размер выводка снизился с 1.8 птенца в 1995–1998 гг. (до начала массового промысла белорыбицы) до 0.8 в 1999–2001 гг. (период массового лова терпуга и других донных рыб). Помимо истощения кормовой базы негативное воздействие на орланов оказывал фактор беспокойства со стороны рыбаков и туристов (Лобков, 2002а).



12 Меры по охране орланов

Охрана гнезд и гнездовых территорий

Зонирование

Ключевым условием охраны редких видов является сохранение среды их обитания в нетронутом состоянии. Однако на практике это возможно только в заповедниках и на некоторых других особо охраняемых природных территориях. В осваиваемых районах неизбежно возникает конфликт интересов сохранения редких видов и планов реализации промышленных проектов. Существуют ли способы решения этого конфликта? На примере белоплечих орланов попробуем ответить на этот вопрос.

Одним из компромиссных решений является создание буферных зон, или зон покоя вокруг гнезд орланов, их охотничьих участков и присад. Не следует также забывать о местах коммунальных ночевок и кормежек нетерриториальных особей, которые могут составлять существенную часть популяции.

Общий алгоритм расчета величины буферных зон предложили Дж. Роджерс и Х. Смит (Rodgers, Smith, 1997), изучив воздействие разных факторов беспокойства (туристы, автомобили, лодки) на 16 видов птиц. Авторы приводят следующую формулу:

$$R = \exp(M + 1.6495\sigma) + 40,$$

где $R_{\text{буф}}$ — радиус буферной зоны вокруг местонахождения птицы, M — средняя арифметическая дистанция вспугивания, σ — среднее квадратичное отклонение M . В разделе «Воздействие беспокойства» главы II мы обсуждали основные принципы определения размера буферных зон для белоплечих орланов.

Буферные зоны имеют сложную двухуровневую пространственно-временную структуру (Ranta, 1985). Каждая из них состоит из двух частей — внутренней и внешней, различающихся по степени ограничения хозяйственной и рекреационной активности.

Внутренняя буферная зона — зона абсолютного покоя

Эта зона соответствует активно охраняемой птицами территории вокруг гнезда и простирается в радиусе 350–400 м. Во внутренней зоне в течение всего года полностью запрещаются любые виды хозяйственной и рекреационной деятельности, изменяющей облик местообитания, а также посещение ее людьми в гнездовой период. Растительность, окружающая гнездовое дерево, выполняет защитные функции, поэтому состав древостоя и структура древесных насаждений сохраняются в неизменном виде (Erwin *et al.*, 1993; Erwin, 1996) (рис. 69).



Рис. 69. Схема организации внутренней и наружной буферных зон для защиты гнезд белоголовых орланов. По: Stalmaster (1987), с изменениями.

Наружная буферная зона — зона условного покоя

Эта зона располагается вокруг внутренней зоны, примыкает к ней по внешнему периметру и обеспечивает дополнительную охраняемую территорию. В нее включены альтернативные гнезда, присады, места ночевки, кормовые участки. Их расположение определяет форму и размеры наружной буферной зоны (Stalmaster, 1987). В таблице 9 приведены рекомендуемые размеры и сроки функционирования охраняемых зон для различных элементов территории обитания орланов.

Таблица 9. Рекомендуемая схема организации буферных зон*

Охраняемая зона	Объект	Период	Радиус, м	Источник
Зона временного ограничения хозяйственной деятельности	Вокруг мест ночевки	20.03–10.09	350–400**	Stalmaster, Newman, 1978; Buehler <i>et al.</i> , 1991a
Зона временного ограничения хозяйственной деятельности (наружная буферная зона)	Вокруг гнезд	20.03–10.09	700–800	Stalmaster, 1987; Anthony, Isaacs, 1989; Rodgers, Smith, 1997; Bowerman <i>et al.</i> , 2003; Lipsbergs, Bergmanis, 2003; Stjernberg, 2003
Зона полного запрета хозяйственной деятельности (внутренняя буферная зона)	Вокруг гнезд	Весь год	350–400	Rodgers, Smith, 1997; Bowerman <i>et al.</i> , 2003; Stjernberg, 2003
Зона временного ограничения хозяйственной деятельности в период размножения птиц	Вокруг присад	20.03–10.09	300–400	McGarigal <i>et al.</i> , 1991; Stalmaster, Kaiser, 1998
Зона временного ограничения хозяйственной деятельности	Вокруг мест кормежки	20.03–15.10	300–450	McGarigal <i>et al.</i> , 1991; Steidl, Anthony, 1996; Stalmaster, Kaiser, 1998
Зона ограничения движения водного транспорта	Вдоль береговой линии на участке обитания	20.03–15.07	250	Rodgers, Smith, 1997
Зона ограничения движения авиатранспорта (вертолетов)	Вокруг гнезд, присад и мест кормежки	20.03–15.10	600	Grubb, Bowerman, 1997

*Размеры и сроки функционирования буферных зон основаны на наших данных для белоплечих орланов, с учетом рекомендаций других авторов, разработанных для охраны орланов-белохвостов и белоголовых орланов. **Меньшее значение радиуса соответствует размеру зоны с учетом экранирующего эффекта окружающей растительности.

В общем случае граница наружной буферной зоны проходит в радиусе 700 м вокруг всех гнезд одной пары. В этой зоне вне периодов уязвимости птиц допускается ограниченная хозяйственная и рекреационная деятельность, не меняющая кардинальным образом структуру и качество местообитаний. При рубке леса сохраняются деревья, потенциально пригодные для устройства гнезд и присад, а также насаждения, служащие естественной защитой от преобладающих ветров.

Кроме внутренних и наружных буферных зон, для эффективной охраны орланов целесообразно ограничивать хозяйственную и рекреационную активность на отрезках побережья, наиболее часто используемых птицами. Обычно белоплечие орланы охотятся на удалении до 1 км от гнезда (в среднем около 900 м). На этом отрезке побережья располагаются основные охотничьи присады пары птиц, поэтому здесь необходимо сохранять все крупные деревья в полосе шириной 80 м. Эти деревья могут служить орланам и для строительства альтернативных гнезд (Rodgers, Smith, 1997) (рис. 70). Прилегающий к побережью участок акватории шириной 250 м должен быть временно закрыт для посещения водного транспорта в период наибольшей уязвимости птиц.

В связи с бурным развитием туризма в местах обитания орланов, в частности, на Камчатке, становится особенно актуальной разработка специальных правил посещения людьми районов гнездования орланов и мест их сезонных и кормовых скоплений. Нередко в угоду клиентам туристические фирмы не соблюдают нормы поведения в окрестности гнезд, что приводит к гибели птенцов или распугиванию птиц (Лобков, 2002а).

Оптимальным с точки зрения сохранения существующих и потенциально пригодных для гнездования местообитаний является метод регионально-зонирования (рис. 71). Помимо охраны участков обитания отдельных пар, зона ограничения хозяйственной деятельности распространяется на боль-

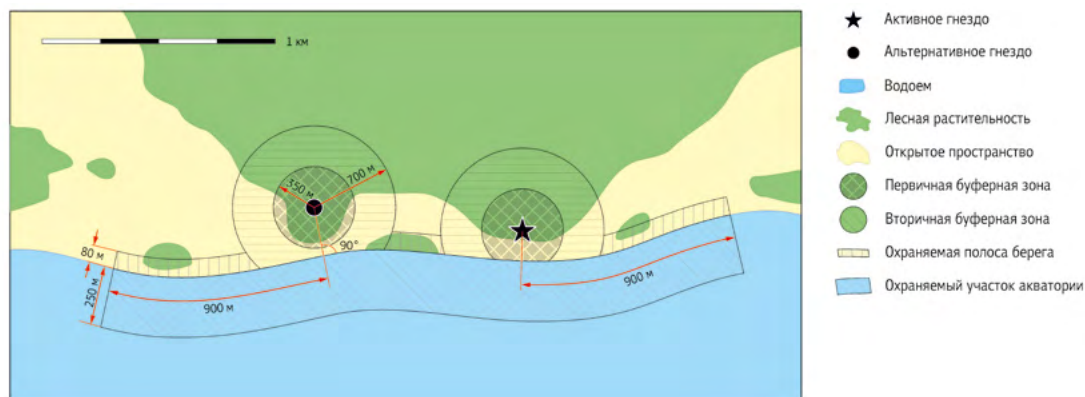


Рис. 70. Схема организации охраняемых зон для сохранения участка обитания орланов. По: Rodgers, Smith (1997), с изменениями.

шую по площади потенциально пригодную для гнездования территорию. На этой территории допускаются те виды хозяйственной деятельности, которые не меняют структуры местообитаний. Более того, в этой зоне проводятся специальные мероприятия по улучшению качества местообитаний, призванные повысить их привлекательность для орланов (сохранение крупных деревьев и сухостоя, установка искусственных присад и гнездовых платформ, создание экранирующих лесонасаждений в открытых ландшафтах). Этот метод обеспечивает сохранение и восстановление всей популяции в районе интенсивной хозяйственной деятельности в долгосрочной перспективе.

Защита гнезд от разорения наземными хищниками

Массовое разорение гнезд белоплечих орланов бурыми медведями на о. Сахалин в первой декаде текущего столетия потребовало принятия мер по их защите от этих хищников. Помимо уничтожения птенцов, медведи часто разрушали и сами гнезда, приводя их в негодность. Это наносило дополнительный урон популяции, сокращая ее гнездовой фонд (см. фото на с. 309). По всей видимости, подобной практикой занимаются определенные особи, имеющие в своем арсенале необходимые навыки. Возможно, этот поведенческий стереотип передается медвежатам от матери в период обучения.

Простым и надежным решением оказалась установка металлических поясов, препятствующих залезанию зверей (см. фото на с. 310). Лист кровельного железа шириной 1.5 м оборачивали вокруг ствола на высоте 2–4 м от земли и стягивали тремя–пятью стальными лентами, предварительно удалив нижние сухие ветви. Напоследок всю конструкцию красили серо-коричневой (под цвет ствола) краской.



Рис. 71. Региональный подход к охране участков обитания орланов. По: Stalmaster (1987), с изменениями.

В общей сложности было защищено 94 гнездовых дерева, т. е. около 25 % гнезд на контрольной территории. В первую очередь защищали те гнезда, вероятность разорения которых была максимальной (учитывали такие параметры, как доступность, статус занятости, местоположение и наличие старых следов залезания зверей).

Было зарегистрировано 19 безуспешных попыток медведей залезть на такие деревья. Когти соскальзывали с поверхности металлического пояса, оставляя лишь царапины на краске. В трех случаях зверям удалось преодолеть защитный пояс.

Наблюдения показали, что орланов не отпугивает наличие искусственных конструкций под гнездом. Птицы успешно размножались на защищенных деревьях и выводили потомство. Поэтому эффективная защита гнезд является важным мероприятием, направленным на увеличение продуктивности популяции.

Предотвращение гибели птиц на линиях электропередач

Укладка новых трубопроводов на побережье острова Сахалин сопровождается строительством сети воздушных линий электропередач. Значительная протяженность ЛЭП в местах обитания белоплечих и белохвостых орланов определяет необходимость принятия мер по защите птиц от поражения электрическим током.

Орланы нередко используют в качестве присад столбы линий электропередач, проходящих через их территории. При посадке или взлете птица может коснуться токонесущей части конструкции и заземленной траверсы, что приведет к короткому замыканию. В некоторых случаях к такому же эффекту может привести акт дефекации, поскольку помет у орланов вылетает длинной струей (см. фото на с. 106). Попадание струи помета на оголенный провод также может стать причиной короткого замыкания и гибели птицы.

В качестве иллюстрации масштаба этой угрозы можно привести тот факт, что согласно результатам специальных исследований, проведенных в начале 1980-х годов в СССР, только в Казахстане и Калмыкии ежегодно на проводах гибло около 200 тысяч хищных птиц, половина из которых были орлы (Салтыков, 2003).

Чтобы избежать этого, опоры ЛЭП оборудуют устройствами, препятствующими посадке птиц,¹ или делающими посадку безопасной (как правило, это изоляторы различных типов либо дополнительные перекладины, установленные на безопасном расстоянии от проводов на конце опоры ЛЭП)

¹ Этот метод зарекомендовал себя с отрицательной стороны, т. к. часто не уменьшал риск гибели птиц, а в ряде случаев даже увеличивал (Салтыков, 2003).

(см. фото на с. 307). В зависимости от моделей траверсы может применяться изоляция токонесущих элементов конструкции.

Подобными защитными устройствами должны быть оборудованы все опоры ЛЭП в районах с наибольшей вероятностью поражения птиц, либо в них нужно использовать альтернативные безопасные для птиц варианты опор линий электропередач (Салтыков, 2003). К таким районам относятся индивидуальные территории обитания орланов, места их коллективных ночевок, прибрежная зона на удалении до 1 км от береговой линии.

Строительство искусственных гнезд

Нехватка удобных мест гнездования, внутри- и межвидовая конкуренция за них — один из главных факторов снижения численности многих редких видов птиц (Hölzinger, 1987; Bauer, Berthold, 1996). Для поддержания устойчивости их популяций и увеличения емкости местообитаний рекомендуется сооружение искусственных гнезд (Drobeltis, 1985).

Орланы принадлежат к числу видов, способных успешно размножаться в таких конструкциях (Dunstan, Borth, 1970; Grubb, 1980; Lipsbergs, 1993). В мировой практике накоплен богатый опыт привлечения на искусственные гнезда хищных птиц рода *Haliaeetus* — белоголового орлана (Postupalsky, 1978; Marion *et al.*, 1992; Hunter *et al.*, 1997) и орлана-белохвоста (Ивановский, 1990а; 1990б; Mizera, 1999; Мищенко, Суханова, 2000; Lipsbergs, Bergmanis, 2003; Mečionis, 2003).

На северо-восточном Сахалине известны успешные попытки белоплечих орланов гнездиться на опорах ЛЭП и триангуляционных вышках (фото на с. 190). Это свидетельствует о том, что и белоплечие орланы способны гнездиться на искусственных платформах, расположенных в подходящих местообитаниях.

Для их строительства необходимо знать особенности выбора гнездовых деревьев (их вид, высоту, диаметр, тип архитектоники, удаленность от кормовых участков), способов крепления гнезд, их размеры, положение относительно других деревьев, защищенность от ветров и др. (Howard, Hillard, 1980; Ivanovskiy, 2000).

Поскольку в природе пара орланов имеет несколько запасных гнезд, целесообразно на одной территории возводить группу гнезд на разном удалении от побережья и на разной высоте, чтобы птицы могли сделать выбор. Искусственные сооружения должны располагаться на расстоянии от 30 до 250 м друг от друга, недалеко от опушки леса. При размещении гнезд в глубине леса следует выбирать доминирующие деревья, возвышающиеся над остальными. Птицы очень редко посещают гнезда, которые не имеют свободного пространства для полета.

Гнездовая платформа для белоплечих орланов представляет собой деревянную раму размером 80 × 80 см с натянутой металлической сеткой, служащей основанием для гнезда. Такая конструкция обладает необходимой прочностью, и в то же время она достаточно легкая для подъема на дерево (фото на с. 311). Искусственное гнездо должно выглядеть похожим на настоящее, то есть необходимо использовать строительный материал того же типа и размера, что и в природе.

Платформу устанавливают на вершине подходящего дерева, предварительно подготовив его крону. Лишние ветви, которые могут помешать креплению гнезда и полету птиц, удаляют. Раму крепят с помощью мягкой стальной проволоки так, чтобы нагрузка платформы равномерно распределялась по нескольким точкам опоры. По периметру платформы укладывают сухие и живые ветви лиственницы толщиной 1–2 см вперемежку с лапником и сухой травой. Строительный материал крепят проволокой к сетке и раме. Сверху укладывают дополнительные ветки, формируя корпус гнезда. В центр гнезда укладывают более тонкий лапник лиственницы, сухие водоросли и траву, создавая тем самым основу для лотка. Искусственная конструкция получается достаточно прочной и легко выдерживает вес человека.

В качестве эксперимента на заливе Чайво были установлены 19 гнездовых платформ. Целью эксперимента было укрепление связи птиц с территориями обитания, находящимися по соседству с промышленными объектами проекта «Сахалин-1», а также попытка привлечь птиц на новые участки, удаленные от источников беспокойства, поскольку искусственные гнезда способны служить визуальными сигналами о возможности гнездования в новом месте.

Орланы отреагировали на это по-разному. В трех случаях птицы построили новые гнезда по соседству с искусственными, причем частично использовали для строительства материал искусственных конструкций, постепенно разбирая их. Еще в трех случаях орланы заняли предложенные им искусственные гнездовые платформы, достроили по своему усмотрению корпус гнезда, отложили яйца и успешно вырастили птенцов.

В ходе проекта возникла необходимость переместить пару орланов из зоны строительства дороги. Птицы «добровольно» сменили место гнездования, построив новое гнездо рядом с искусственным, расположенным в 650 м от старого. Здесь пара смогла благополучно вырастить потомство в спокойной обстановке.

Одна из установленных в 2010 г. гнездовых платформ оказалась настолько привлекательной для птиц, что пара орланов достроила на ней гнездо, а в 2012 г. загнездилась. Пара вывела двух птенцов, несмотря на то, что платформа располагалась всего в 500 м от границ буровой площадки компании «Эксон Нефтегаз Лимитед», где велись интенсивные работы.

Как правило, в год строительства нового гнезда орланы не размножаются. Однако наличие «искусственных заготовок» может ускорить процесс

и стимулировать птиц гнездиться в том же сезоне. Тем не менее, обычно проходит 2–3 года привыкания, прежде чем орланы гнездятся в искусственных постройках или возведут свои собственные по соседству с ними.

Строительство искусственных присад

Важное значение для белоплечих орланов имеет обеспеченность территории удобными присадами, откуда птицы могли бы подкарауливать добычу и контролировать границы территории. Особую роль играют расположенные на побережье кормовых водоемов охотничьи присады. От их количества и местоположения зависит успешность охоты и, в конечном итоге, привлекательность территории для птиц.

Считается, что для комфортного существования у каждой пары орланов должно быть не менее 4–6 охотничьих присад (Fager *et al.*, 1984). В этом случае птицы смогут избежать пищевой конкуренции и дополнительных расходов энергии на территориальные конфликты. Недостаточное количество присад может быть фактором, лимитирующим гнездование (Chandler *et al.*, 1995). В этих случаях в местах охоты и на гнездовых участках рекомендуют сооружать искусственные присады различных конструкций (Hall *et al.*, 1981; Glinski *et al.*, 1983).

На отмелях в качестве присад могут быть установлены коряги или выброшенные стволы деревьев, но должен соблюдаться принцип: чем выше присада, тем лучше обзор и точнее прицеливание птицы во время броска. Кроме того, сидящие на высоких присадах орланы меньше реагируют на беспокойство со стороны человека (приближение транспорта и пешеходов).

В целях повышения качества местообитаний на модельной территории залива Чайво по соседству с промышленными объектами проектов «Сахалин-1» и «Сахалин-2» было установлено 37 искусственных присад вдоль береговой линии залива и морского побережья (рис. 29, фото на с. 313).

В качестве присад использовали сухие стволы лиственницы диаметром 15–20 см и высотой 6–7 м, на которые сверху крепили поперечины, изготовленные из круглой жерди длиной 1.2–1.5 м и диаметром 6–7 см на одном конце и 8–10 см на другом. Это позволяет использовать присаду как самцам, так и самкам, имеющим разный размер лап. Присады устанавливали вдоль береговой линии в 20–30 м от уреза воды, как правило, на обрывистом берегу, что позволяло увеличить их общую высоту.

Опыт дал положительный результат: как взрослые птицы, так и слетки активно использовали новые присады, проводя на них в среднем 38 % времени. Оборудованное искусственными присадами побережье стало для птиц важным ресурсом, за который в период нехватки корма отмечались ожесточенные территориальные столкновения.

Привлекательность снабженной искусственными присадами и гнездовыми платформами модельной территории настолько возросла, что в последующие 2–4 года сюда вселились еще две пары орланов, т. е. сформировались новые участки. Птиц не смутила (и не помешала успешному размножению) даже близость к буровой площадке. Расстояние от новых гнезд до промышленного объекта составило всего 450 и 2700 м.

Довольно часто не гнездящиеся в данном сезоне птицы проводят время, подолгу сидя на одной присаде, установленной на их территории обитания (фото на с. 313). Таким образом, искусственные присады способствуют поддержанию семейных уз, а вместе с гнездовыми платформами — увеличению гнездовой емкости местообитаний.

На другой модельной площадке, расположенной на морской косе залива Пильтун в районе берегового комплекса «Одопту» проекта «Сахалин-1», после установки 15 искусственных присад отмечены позитивные изменения гнездовой активности орланов. В последующие годы доля активных гнездовых территорий выросла с 33–43 % до 75 %. Аналогичным образом установка серии искусственных присад на морском побережье в районе трубопровода проекта «Сахалин-2» на Лунском заливе помогла сохранению гнездящихся в его окрестности трех пар орланов, несмотря на то, что прибрежная территория на время стала ареной интенсивных строительных операций.

* * *

Установка искусственных присад и строительство гнездовых платформ — эффективный способ улучшения качества местообитаний орланов, направленный на укрепление связи птиц со своей территорией. Использование этих инструментов позволяет направленно влиять на территориальное поведение птиц, изменять пространственную конфигурацию участков обитания, смещать центр их территориальной активности нужным образом. Это открывает возможность решения конфликтных ситуаций, возникающих при строительстве промышленных объектов в районах обитания орланов.

Снижение воздействия строительных операций

Разработка месторождений на морском шельфе сопряжена со строительством трубопроводов и объектов наземной инфраструктуры в прибрежной зоне, населенной орланами. Здесь располагаются их гнездовые участки и охотничьи территории, здесь протекает основная часть их жизни. Но

именно побережье в настоящее время в максимальной степени подвергается хозяйственной и рекреационной нагрузке.

Пионерами освоения шельфовых месторождений на северо-восточном побережье острова Сахалин стали два проекта — «Сахалин-1» и «Сахалин-2». С самого начала компании-операторы уделяли особое внимание сохранению наиболее уязвимых звеньев прибрежных экосистем. Например, еще на стадии планирования компания «Эксон Нефтегаз Лимитед» изменила маршрут трассы трубопровода в обход гнездовых участков белоплечих орланов, попавших в полосу отчуждения на морской косе залива Чайво. В итоге орланы продолжают успешно гнездиться по соседству с промышленными объектами и по сей день.

В тех случаях, когда гнездовые территории орланов попадали в зону воздействия строительных операций, для каждой из них были разработаны и применялись на практике индивидуальные планы по смягчению этого воздействия. В основе таких планов лежала концепция создания буферных зон для охраны гнезд, охотничьих участков и других важных структурных элементов (см. раздел «Зонирование» выше).

В зависимости от типа и сроков работ, характера ожидаемого беспокойства и масштаба трансформации местообитаний в буферных зонах ограничивали те или иные виды хозяйственной деятельности. В частности, регламентировали время выполнения определенных видов работ, скорость и маршруты движения транспорта, численность персонала, количество единиц работающей техники.

В период наибольшей уязвимости орланов приостанавливали все виды работ, которые могли бы потревожить птиц, в пределах буферных зон. Это требовало более четкого планирования строительных операций с тем, чтобы пропускать отдельные участки трубопровода и возвращаться к ним, когда минует угроза негативного воздействия. В случаях острой производственной необходимости возводили экраны из непрозрачного материала, которые закрывали работающую на площадке технику и людей от сидящих на гнездах птиц (Райне и др., 1998). Поскольку орланы не имели возможности видеть источник беспокойства, инкубация и выкармливание птенцов протекали благополучно.

В особенно сложных случаях, когда гнездящиеся орланы могли подвергаться многофакторному воздействию, хорошей практикой было постоянное наблюдение за поведением птиц и регулирование тех или иных видов работ в зависимости от их реакции. К такому методу прибегала компания «Сахалин Энерджи Инвестмент Компани» при строительстве Объединенного берегового технологического комплекса и трубопровода на Лунском заливе.

Поскольку заранее невозможно предугадать, какие пары будут гнездиться в данном сезоне, в весенний период до начала гнездования орланов проводили ежегодные обследования популяции. Дистанционные наблюдения

позволяли определить, какие участки заняты, и на каких участках пары собираются гнездиться или уже приступили к насиживанию кладок. В соответствии с этой оценкой вносили изменения в планы строительства на весенне-летний период.

Масштабное строительство потребовало привлечения большого количества персонала. На возведении объектов морской и наземной инфраструктуры были задействованы сотни и тысячи человек. Появление такого количества людей в прежде малонаселенных районах потребовало особых мер, предотвращающих безответственное отношение к местной природе.

С этой целью регулярно проводились расширенные инструктажи и семинары, рассказывающие о необходимости сохранения редких видов и среды их обитания в районах строительства. Повышение уровня знаний об основах устойчивого природопользования способствовало лучшему пониманию инженерами, менеджерами и строителями необходимости ограничительных мер при реализации проектов.

Помимо регламентирующих мер, для сохранения территориальных пар, обитающих в зоне потенциального воздействия нефтегазового комплекса, применяли биотехнические методы — строительство искусственных присад и гнездовых платформ. Комплексный подход позволял не только добиваться поставленной цели, но даже увеличить число гнездящихся орланов.

Оборудование серии гнезд орланов защитными приспособлениями, препятствующими разорению бурями медведями, способствовало увеличению продуктивности популяции, т. е. отчасти компенсировало возможный ущерб от временного воздействия, связанного со строительством трубопровода и технологических модулей. Принцип компенсации потенциального ущерба является одним из перспективных подходов решения проблемы частичного изъятия местообитаний в ходе промышленной деятельности, поскольку позволяет поддерживать устойчивость популяции в целом.

Вместе с тем критерием эффективности принятых мер по смягчению воздействия может быть только реакция самих птиц. Если орланы продолжают гнездиться и благополучно выращивать потомство, если поведение птиц и способы поддержания энергетического баланса кардинально не отличаются от средних для популяции показателей, то принятые меры можно считать эффективными. И наоборот, если птицы перестают гнездиться, не приносят потомства, меняют привычный образ жизни и характер использования территории, то это повод задуматься о том, что принятые меры малоэффективны и продолжают действовать какие-то негативные факторы.

Многолетний мониторинг контрольной группы из 10 пар белоплечих орланов, обитающих в окрестностях технологического комплекса проекта «Сахалин-1» на заливе Чайво (см. гл. 4, раздел «Использование территорий обитания...»), показал, что несмотря на значительные различия в условиях

гнездования и степени антропогенной нагрузки, основные демографические показатели не выходили за пределы средних многолетних значений.

Благодаря определенной пластичности поведения и принятым мерам орланы не покинули своих территорий, продолжали гнездиться и приносить потомство. Искусственное улучшение структуры гнездовых и охотничьих территорий позволило компенсировать влияние фактора беспокойства и частичной трансформации местообитаний при строительстве и эксплуатации береговых объектов. Данный пример свидетельствует о том, что даже в условиях интенсивной антропогенной нагрузки возможно сохранение уязвимых видов при ответственном отношении к вопросам снижения негативного воздействия и охраны среды.



13

Заключение

Особенности морфологического строения и образа жизни белоплечего орлана позволяют предположить, что этот вид сформировался как хищник морских побережий, ориентированный на питание морскими животными и выбросами. Большие размеры и мощный челюстной аппарат обеспечивают этим птицам возможность эффективно справляться с такой крупной добычей, как тихоокеанские лососи или тюлени, получая значительный энергетический выигрыш. Питание мелкой добычей или сокращение ее доступности способно привести их в состояние энергетического дебета. Поэтому устойчивое существование белоплечего орлана возможно лишь в сравнительно узком диапазоне условий, обеспечивающих поддержание энергетического баланса со средой.

Обитание в районах с суровым климатом и подчас непредсказуемой кормовой ситуацией сформировало стратегию существования этих хищников, ориентированную, прежде всего, на сохранение взрослых особей, способных к размножению. Высокая смертность молодых птиц, позднее половое

созревание и медленные темпы воспроизводства уменьшают шансы быстрого восстановления популяции в случае критического снижения численности.

До недавнего времени относительно благополучное состояние популяции белоплечего орлана (Лобков, Нейфельдт, 1986) было обусловлено удаленностью районов их гнездования от основных транспортных магистралей и масштабных индустриальных проектов. Богатые кормовые ресурсы в сочетании с малонаселенностью побережий обеспечивали благоприятные условия для существования этого самого крупного рыбацкого пернатого хищника нашей планеты.

В последние два десятилетия ситуация стала коренным образом меняться. На шельфе Охотского моря обнаружены обширные месторождения нефти и газа (Концепция изучения и освоения...). В зону перспективного освоения попадает значительная часть гнездового ареала белоплечего орлана. В настоящее время ведется разведка на западном шельфе полуострова Камчатка, начинается подготовка к освоению крупных месторождений на шельфе Магаданской области и севера Хабаровского края. На северо-восточном шельфе острова Сахалин осуществляется добыча нефти и газа по проектам «Сахалин-1», «Сахалин-2» и «Сахалин-3». Не менее 70% островной популяции белоплечего орлана обитает в районах функционирования нефтегазового комплекса.

В недалекой перспективе освоение месторождений по проектам «Сахалин-4», «Сахалин-5» и «Сахалин-6» на северо-западном, северном и восточном шельфе острова. Реализация этих планов связана со строительством системы трубопроводов, береговых технологических объектов, временных поселков, дорог и подъездных путей. Таким образом, практически весь гнездовой ареал белоплечего орлана на Сахалине пересекается с зоной интенсивной хозяйственной деятельности. Здесь же пролегают основные миграционные маршруты и находятся места остановок птиц на пути к зимовке.

По мере освоения шельфовых месторождений углеводородов степень антропогенного воздействия на побережье будет только возрастать. В этих условиях особенно остро встает проблема сохранения редких видов, населяющих приморские районы.

Естественная потребность хищников высшего трофического уровня в широком спектре ресурсов, прежде всего пространственных, их высокая чувствительность к изменению среды обитания позволяют рассматривать белоплечего орлана в качестве «зонтичного» вида. «Зонтичными» принято называть такие виды, охрана которых способствует сохранению и других видов животных, обитающих по соседству. В частности, меры, направленные на охрану местообитаний белоплечих орланов, помогут сохранить целый ряд редких видов птиц околородного комплекса: орлана-белохвоста, скопу, алеутскую крачку, сахалинский подвид чернозобика, охотского улита, пестрого пыжика. В этом смысле белоплечие орланы являются

уникальным объектом мониторинга и охраны биологического разнообразия морских побережий.

Какими бы совершенными ни были адаптации вида к природной среде, он обречен на вымирание, если не сможет приспособиться к деятельности человека и если человек не сможет обеспечить ему необходимый минимум условий для существования (Галушин, 1982). Поэтому поиск компромисса между задачами промышленного развития и сохранением уязвимых компонентов биологического разнообразия является основой создания благоприятных условий для устойчивого развития всего региона.

Хочется надеяться, что эта книга будет способствовать укреплению экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов и воспитанию осознанного отношения к проблеме сохранения редких видов животных и среды их обитания.



Птицезащитные устройства на опорах ЛЭП. Фото В. Мастерова.









Биотехнические мероприятия: строительство искусственных гнезд. Фото В. Мастера.





Биотехнические мероприятия: установка искусственных присад. Фото В. Мастерова.



Список литературы

- Аверин Ю. В. 1948. Наземные позвоночные Восточной Камчатки. – Труды Кроноцкого государственного заповедника. Вып. 1. 223 с.
- Алимов А. Ф., Казанцева Т. И. 2008. Удельный метаболизм, продолжительность жизни и «константа Рубнера» для птиц. – Журнал общей биологии 69 (5): 355–363.
- Андреев А. В. 1990. Экологическая энергетика арктических птенцов. – Современная орнитология 1990: 5–21.
- Андреев А. В., Кондратьев А. В. 2001. Птицы Кони-Пьягинского полуострова и Малкачанской тундры. Биоразнообразие и экологический статус северного побережья Охотского моря. – Владивосток: Дальнаука. – С. 87–122.
- Балахонова Р. А., Карнаухов Ю. В. 2002. Опыт разведения белоплечих орланов в Алматинском зоопарке. – Вестник информационного центра ЕАРАЗА (ZIC EARAZA). Евразийская региональная ассоциация зоопарков и аквариумов. М. С. 92–99.
- Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. – Бюллетень МОИП. Отд. биол. 56 (5): 3–30.
- Белко Н. Г. 1995. Характеристика гнезд скопы и орлана-белохвоста. – Труды Окского биосферного государственного заповедника. Вып. 19. Рязань. Сс. 124–139.
- Белопольский Л. О. 1939. Возрастные изменения белоплечего орлана (*Thalassoaetus pelagicus* Pall). – Сборник трудов Государственного Зоологического Музея при МГУ. Т. V. С. 127–134.
- Белопольский Л. О., Рогова Е. Н. 1947. К орнитофауне северо-восточной части полуострова Камчатки. – Бюллетень МОИП. Отд. биол. 52 (2): 39–50.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи популяции и сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Богданович Г. Г., Бодяк Н. В., Вишневская Л. М. 1994. Опыт искусственной инкубации и ручного выкармливания птенцов белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*) в Московском зоопарке. – Дневные хищные птицы и совы в неволе 3: 5–9.
- Бугаев В. Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура лодочных стад, динамика численности). М.: Колос. 463 с.
- Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка. – Известия ТИНРО 130: 679–757.
- Буренина Т. А. 2007. Катастрофические лесные пожары на Сахалине и их экологические последствия: материалы временных коллективов. – География и природные ресурсы 2: 51–58.
- Бутурлин С. А. 1917. Птицы Дальнего Востока. – Орнитологический вестник 2: 73–88.
- Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. 1936. Полный определитель птиц СССР. Т. 3. Трубноносые, дневные хищные, совы, дятловые. М.-Л., 131 с.
- Воронов Г. А. 1988. Учеты белоплечего орлана, орлана-белохвоста и черного коршуна на острове Кунашир в 1981–1985 гг. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. Владивосток, 1988. Сс. 123–124.
- Гаврилов В. М., Дольник В. Р. 1983. Расход энергии на полет в зависимости от веса тела птиц. – Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц 15(15): 66–82.
- Галушин В. М. 1971. Численность и территориальное распределение хищных птиц Европейского центра СССР. – Труды Окского заповедника 8: 5–132.
- Галушин В. М. 1982. Адаптации хищных птиц к современным антропогенным воздействиям. – Зоол. Журнал 61 (7): 1088–1096.
- Галушин В. М. 2005. Адаптивные стратегии хищных птиц. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. – 50 с.
- Ганусевич С. А., Межнев А. П. 1987. К исследованию экологии скопы и орлана-белохвоста во внутренних районах Кольского полуострова. – Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. Сс. 139–151.
- Гизенко А. И. 1955. Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР. 328 с.
- Гилязов А. С. 2000. Редкие и уязвимые виды птиц Лапландского заповедника и окрестных территорий: многолетние

- изменения (1930–1997) и современное состояние. – Редкие, исчезающие и малоизученные птицы России. М.: Союз охраны птиц России. Сс. 30–37.
- Гиляров М. С., Баев А. А., Винберг Г. Г., Захарин Г. А. и др. 1986. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Гуртовой Н. Н., Дзержинский Ф. Я. 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. Учеб. пособие для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк. – 414 с.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябцев В. К. 1984. Птицы Ямала. М.: Наука. 134 с.
- Дементьев Г. П. 1949. Заметки о линьке орланов. – Труды Московского зоопарка (4): 132–138.
- Дементьев Г. П., Гладков Н. А. 1951. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus* Pallas. – Птицы Советского Союза, т. 1. М.: Изд-во «Советская Наука», с. 243–246.
- Дольник В. Р. 1968. Энергетический обмен и эволюция животных. – Успехи современной биологии 66: 276–293.
- Дольник В. Р. 1969. Биоэнергетика летящей птицы. – Журн. общ. биол. 340 (3): 273–291.
- Дольник В. Р. 1971. Величина продуктивной энергии птиц в разные фазы годового цикла. – Экология 5: 89–91.
- Дольник В. Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М. 398 с.
- Дольник В. Р. 1978. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними. – Журн. общ. биол. 39 (6): 805–815.
- Дольник В. Р. 1980б. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. – Орнитология 15: 63–74.
- Дольник В. Р. 1982а. Бюджеты времени и энергии свободноживущих птиц. – Зоологический журнал 61 (7) 1009–1029.
- Дольник В. Р. 1982б. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц в природе. – Бюджеты времени и энергии у птиц в природе, Труды ЗИН АН СССР, т. 113, с. 3–37.
- Дольник В. Р. 1986. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджета времени и энергии. – Методы исследований в экологии и этологии. Пушино. С. 94–106.
- Дольник В. Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука. 360 с.
- Дольник В. Р., Гаврилов В. М. 1982. Энергетика зяблика в непродуктивные сезоны. – Популяционная экология зяблика. Л.: Труды ЗИН АН СССР. Т. 90. С. 41–63.
- Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н., 1982. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц. – Бюджеты времени и энергии птиц в природе. Л.: Труды ЗИН АН СССР. Т. 113. С. 143–153.
- Дулькейт Г. Д., Шульпин Л. М. 1937. Птицы Шантарских островов. – Труды Биологического научно-исследовательского института Томского университета. Т.4. Сс. 114–136.
- Еремин Ю. П., Воронов Г. В. 1984. Зимовки водоплавающих и околоводных птиц на севере острова Кунашир. – Эколого-фенологические исследования в Сахалинской области. Владивосток. Сс. 133–142.
- Зеленков Н. В., Курочкин Е. Н. 2011. Современное состояние изученности птиц неогена Центральной Азии. – Аркадию Яковлевичу Тугаринову посвящается...: Сборник, посвященный 130-летию А. Я. Тугаринова (1880–1948). Красноярск. С. 44–70.
- Ивановский В. В., 1990а. Искусственные гнездовья для скопы, змеяда, беркута и орлана-белохвоста. – Методы изучения и охраны хищных птиц: Методич. рекомендации. – Москва. Сс. 264–267.
- Ивановский В. В., 1990б. Искусственные гнездовья как метод управления поведением и охраны редких хищных птиц. – Управление поведением и охрана птиц. М. С. 24–36.
- Ильичев В. Д., Карташев Н. Н., Шилов И. А. 1982. Общая орнитология. Москва, Высшая школа. 464 с.
- Калабухов Н. И. 1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации. – Журнал общей биологии 7 (6): 417–434.
- Калякин В. Н. 1983. Хищные птицы в экосистемах, переходных от тайги к тундре. – Экология хищных птиц. Материалы 1-го совещания по экологии и охране хищных птиц. С. 20–24.
- Кищинский А. А. 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 334 с.
- Коблик Е. А., Архипов В. Ю. 2014. Фауна птиц стран северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов. Зоологические исследования № 14. М.: Товарищество научных изданий КМК. 172 с.

- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 281 с.
- Кокшайский Н. В. 1982. Вклад отечественной науки в изучение полета птиц. – Зоологический журнал 61 (7): 971–987.
- Колбин В. А. 1988. Редкие хищные птицы в Комсомольском заповеднике. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 130–131.
- Колбин В. А., Бабенко В. Г., Бачурин Г. Н. 1994. Птицы Комсомольского заповедника. – Позвоночные животные Комсомольского заповедника. С. 13–41.
- Кондратьев А. В. 1994. Самая северная находка белого плеча орлана. – Raptor-Link. Информационный Вестник по хищным птицам и совам России (Е. Потапов, ред. и изд.). V. 2, № 4, с. 5.
- Кондратьев А. Я., Зубакин В. А., Голубова Е. Ю., Кондратьева Л. Ф., Харитонов С. П., Китайский А. С. 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан. – Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ДВО РАН. С. 72–108.
- Концепция изучения и освоения углеводородных ресурсов шельфа морей Дальнего Востока и Северо-Востока России (Японское, Охотское, Берингово, Чукотское, Восточно-Сибирское) (в сокращении). – Северная Пасифика 2: 14–37.
- Красная книга Камчатки. 2006. Том 1. Животные. Петропавловск-Камчатский, Камчатский печатный двор, Книжное изд-во. 272 с.
- Кречмар А. В. 1998. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811). – Красная книга Севера Дальнего Востока России. Животные. М.: ТОО «Пента», с. 137–139.
- Кречмар А. В. 2008. Весенние миграции птиц в бассейне р. Кава на юго-западе Магаданской области. – Вестник СВНЦ ДВО РАН 2: 22–40.
- Курочкин Е. Н. 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. – Труды совместной Советско-Монгольской научно-исследовательской геологической экспедиции. Вып. 26. М.: Наука. 119 с.
- Лабзюк В. И., Назаров Ю. Н., Нечаев В. А. 1971. Птицы островов северо-западной части залива Петра Великого. – Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток. С. 52–78.
- Лабзюк В. И. 1975. К биологии орлана-белохвоста – *Haliaeetus albicilla* (L.) на морском побережье Приморского края. – Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 110–113.
- Ладыгин А. В. 1987. К сравнительной экологии и морфологии белого плеча орлана (*Haliaeetus pelagicus* Pallas) и орлана-белохвоста (*H. albicilla* L.). – Дипломная работа. Кафедра зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных. Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова. Москва. 126 с.
- Ладыгин А. В. 1991б. Зимующие птицы бассейна озера Курильского (Южная Камчатка) и их связь с нерестом лососей. – Бюллетень МОИП. Отд. биол. 96 (5): 17–22.
- Ладыгин А. В. 1992. Морфо-экологические адаптации белого плеча орлана и орлана-белохвоста. Современная орнитология 1991. – М.: Наука. – С. 56–69.
- Ладыгин А. В. 1994. Взаимоотношения хищных птиц, зимующих на лососевых нерестилищах оз. Курильского (Южная Камчатка). Современная орнитология 1992. – М.: Наука. – С. 96–106.
- Ладыгин А. В. 1997. Особенности группового поведения белого плеча орланов (*Haliaeetus pelagicus*) на Камчатке. – Зоологический журнал 76 (1): 83–93.
- Ладыгин А. В. 2000. Птицы лососевых нерестилищ Камчатки: экологические стратегии существования. – Биология и охрана птиц Камчатки 2: 54–68.
- Ладыгин А. В., Лобков Е. Г., Ладыгина О. Н. 1991. Крупнейшая зимовка белоплечих орланов на озере Курильском (южная Камчатка). – Бюллетень МОИП. Отд. биол. 96 (1): 48–56.
- Лебедева Н. В. 1999. Популяционная эко-токсикология в биомониторинге и охране птиц: Автореферат диссертации д-ра биол. наук. М. 50 с.
- Лобков Е. Г. 1978. Тихоокеанский орлан (*Haliaeetus pelagicus*) на Камчатке. – Зоологический журнал 57 (7): 1048–1052.
- Лобков Е. Г. 1985. Контроль состояния популяций хищных птиц в Кроноцком заповеднике. – Хищные птицы и совы в заповедниках РСФСР. – Сборник научных трудов ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 21–29.
- Лобков Е. Г. 1987. Краткие сведения о редких видах. Белоплечий орлан. – Проблемы охраны редких животных (Материалы к Красной книге). – Сборник научных трудов ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 133–134.

- Лобков Е. Г. 1988. Результаты 1-го международного учета белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* в январе-феврале 1986 г. СССР, Япония. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 88–90.
- Лобков Е. Г. 1989. Белоплечий орлан в Кроноцком заповеднике. – Редкие и нуждающиеся в охране животные. Материалы к Красной книге. – Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 63–65.
- Лобков Е. Г. 1990а. Мониторинг популяций хищных птиц по кадастрам их гнездовий. Методы изучения и охраны хищных птиц (методические рекомендации). М., с. 193–209.
- Лобков Е. Г. 1990б. Денежная компенсация как форма решения конфликтной ситуации в охране крупных хищных птиц на Камчатке. – Методы изучения и охраны хищных птиц (методические рекомендации). С. 232–240.
- Лобков Е. Г. 1995. О некоторых итогах изучения зимовки белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus*) на Хоккайдо в 1993 г. – Дневные хищные птицы и совы в неволе. М.: Московский зоопарк 4: 18–24.
- Лобков Е. Г. 2002а. Негативные изменения в популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Юго-Восточной Камчатке в связи с неумеренным промыслом рыбы в Авачинском заливе. – Биология и охрана птиц Камчатки, вып. 4. М.: изд-во Центра охраны дикой природы. С. 86–92.
- Лобков Е. Г. 2002б. Трофические связи птиц с лососевыми рыбами на Камчатке. – Биология и охрана птиц Камчатки 4: 3–30.
- Лобков Е. Г. 2006. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811). – Красная книга Камчатки. Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский: изд-во Камчатский печатный двор, с. 150–153.
- Лобков Е. Г. 2008а. Изменчивость прижизненной окраски клюва у белоплечих орланов *Haliaeetus pelagicus* на Камчатке по фото- и видеоматериалам. – Биология и охрана птиц Камчатки 8: 75–78.
- Лобков Е. Г. 2008б. Птицы в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». 96 с.
- Лобков Е. Г. 2010. Динамика скоплений крупных хищных птиц на юге Камчатки и на северных Курильских островах зимой 2008/09 гг. – Биология и охрана птиц Камчатки 9: 107–109.
- Лобков Е. Г., Зуева Л. М. 1983. «Груз ненадежности» в популяции белоплечего орлана на Камчатке: естественные факторы, снижающие успех размножения. – Экология хищных птиц. Материалы 1 совещания по экологии и охране хищных птиц. С. 30–33.
- Лобков Е. Г., Ладыгин А. В. 1989. Об отношениях между белоплечими орланами и врановыми. – Редкие и нуждающиеся в охране животные: Материалы к Красной книге. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 52–54.
- Лобков Е. Г., Нейфельдт И. А. 1986. Распространение и биология белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas). – Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 150. С. 107–146.
- Логофет Д. О. 2010. Свирижевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой. – Журнал общей биологии 71 (1): 30–40.
- Ма Й. 1989. Птицы из Красной книги РСФСР в Китае. – Редкие и нуждающиеся в охране животные: Материалы к Красной книге. С. 35–39.
- Мак-Фарленд Д. 1988. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. – Пер. с англ. М.: Мир. – 520 с.
- Мастеров В. Б. 1991. Гнездование крупных хищных птиц и ограничивающие его факторы (на примере белоплечего и белохвостого орланов). – Биологические науки 12: 78–82.
- Мастеров В. Б. 1992. Экологическая энергетика и межвидовые отношения орланов *Haliaeetus albicilla* L., *Haliaeetus pelagicus* (Pall.) на нижнем Амуре и острове Сахалин. Диссертация на соискание уч. степ. к.б.н., Москва, 157 с.
- Мастеров В. Б. 1995а. Аэродинамические характеристики крыльев некоторых видов хищных птиц (*H. pelagicus*, *H. albicilla*, *P. haliaeetus*, *M. migrans*) в связи с особенностями их экологии. – Актуальные проблемы экологии и зоокультуры. Сборник научных трудов. С. 22–23.
- Мастеров В. Б. 1995б. Современное состояние популяции и особенности биологии белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus*) на юге Охотоморья. – Дневные хищные птицы и совы в неволе. Ежегодник. М.: Московский зоопарк, вып. 4: 10–17.
- Мастеров В. Б. 1995в. Развитие птенцов белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*) в постэмбриональный период. Метод

- определения пола и возраста. – Дневные хищные птицы и совы в неволе 4: 25–34.
- Мастеров В. Б. 1998. Состояние популяции и особенности биологии белоплечих орланов на юге Охотоморья. – Вопросы сохранения ресурсов малоизученных редких животных севера. Материалы Красной Книги. Ч. 1. С. 134–146.
- Мастеров В. Б. 2002. Итоги проекта «Белоплечий орлан» МГУ, Московский зоопарк и ЕАРАЗА 1997–2001 гг. – Вестник информационного центра ЕАРАЗА. Евроазиатская Региональная Ассоциация Зоопарков и Аквариумов. Москва. С. 7–70.
- Мастеров В. Б., Зыков В. Б. 1992. Распространение и численность белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus* Pall.) на северо-восточном побережье Сахалина. – Биологические науки 5: 65–71.
- Мастеров В. Б., Романов М. С., Курилович Л. Я., Рванцева О. Е. 2012. Современное состояние искусственной популяции белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus*) и некоторые результаты мониторинга амурской популяции этих хищников в 2010 г. – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. Ежегодник, №21. М.: Московский зоопарк. С. 20–91.
- Машкин В. И. 2007. Биология промысловых зверей России. Киров. 424 с.
- Мина М. Ф., Клевезаль Г. А. 1976. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука. 291 с.
- Мищенко А. Л., Суханова О. В. 2000. Привлечение птиц на искусственные гнезда. Союз охраны птиц России. Москва. 12 с.
- Могильнер А. А. 1981. Гнездовая биология белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* Pall. на Камчатке. Дипломная работа, Москва, МГУ, Биологический ф-т, каф. зоологии позв. и общей экологии. 40 с.
- Назаров Ю. Н. 2004. Птицы города Владивостока и его окрестностей. Владивосток: ДВГУ. 276 с.
- Накагава Х., Фудзимаки Ю. Зимний учет белоплечего орлана – *Haliaeetus pelagicus* в Японии в 1986 г. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С.104–107.
- Науменко Н. В. 2010а. Некоторые особенности выкармливания птенцов белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus*) на северо-востоке Сахалина в районе Луньского залива. – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках 19: 24–41.
- Науменко Н. В. 2010б. Инкубационный период у белоплечих орланов на северо-востоке Сахалина — роль самца и самки в насиживании кладки. – Пернатые хищники и их охрана 19: 205–208.
- Науменко Н. В. 2011. Гнездостроительное поведение белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* в условиях Северного Сахалина. – Дальневосточный орнитологический журнал 2: 13–26.
- Нечаев В. А. 1969. Птицы Южных Курильских островов. Л.: «Наука». 244 с.
- Нечаев В. А. 1988. Результаты зимнего учета белоплечего орлана на о. Сахалин в 1986 г. Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. – Владивосток: ДВО АН СССР. – С. 120–121.
- Нечаев В. А. 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 747 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376с.
- Олейников А. Ю. 2010. Выдра (*Lutra lutra* L., 1758) в Ботчинском заповеднике. – Амурский зоологический журнал II (4): 378–388.
- Остапенко В. А. 1995. Белоплечие орланы в Московском зоопарке. – Дневные хищные птицы и совы в неволе. Ежегодник, № 4. М.: Московский зоопарк. С. 35–41.
- Остапенко В. А. 2002. Белоплечие орланы (*Haliaeetus pelagicus*) в Московском зоопарке. Вестник Информационного центра ЕАРАЗА. Евроазиатская Региональная Ассоциация Зоопарков и Аквариумов. – М.: Московский зоопарк. – С. 79–86
- Остроумов А. Г. 1961а. Опыт использования аэровизуальных наблюдений для учета численности и распространения некоторых представителей фауны Камчатки. Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 66 (3): 25–31
- Остроумов А. Г. 1961б. О зимовке некоторых птиц на Камчатке. – Бюллетень МОИП. Отд. биол. 66 (3): 25–31.
- Остроумов А. Г. 1961в. О заполнении лососями нерестилищ в реках Камчатки в 1961 г.: отчет о НИР. КамчатНИРО. № 1348. – Петропавловск-Камчатский. 67 с.
- Остроумов А. Г. 1982. Редкое пиршество. Вопросы географии Камчатки 8: 92–93.
- Остроумов А. Г. 1983. Обыденные курьезы. «Камчатская правда», № 65 (15963), с. 3.
- Остроумов А. Г. 1985. Нерестовые озера Камчатки. Вопросы географии Камчатки 9: 47–57.
- Панов Е. Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 424 с.
- Пент Ю., Файнштейн В., Файнштейн М. 2006. Опыт содержания и разведения

- белоплечих орланов (*Haliaeetus pelagicus*). – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках 15: 33–41.
- Перерва В. И., Шадилов Ю. М., Новиков А. С. 1992. Современное состояние некоторых видов хищных птиц востока России. – Современная орнитология 1991: 235–243.
- Познанин Л. П. 1979. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука. 296 с.
- Портенко Л. А. 1951. *Haliaeetus pelagicus* (Pall.) – Белоплечий орлан. Птицы СССР, ч. 1. М.-Л., с. 181–182 (Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-том АН СССР, вып. 39).
- Потапов Е. Р., Утехина И. Г., МакГради М. Дж., Римлингер Д. 2010. Низкий успех размножения белоплечего орлана в Магаданской области (Россия) в 2009 году: начало падения численности? – Пернатые хищники и их охрана 18: 163–166.
- Потапов Е. Р., Утехина И. Г., МакГради М. Дж., Римлингер Д. 2013. Мониторинг белоплечего орлана на севере Охотоморья: Птицы, люди, технологии. – Пернатые хищники и их охрана 27: 46–57.
- Райне М. Д., Вейнабс Г. М., Фоппе Р. С. 1998. Прогноз воздействия транспорта на популяции гнездящихся видов птиц. Пер. с англ. М.: ВНИИ Природа. 92 с.
- Ревякина З. В., Зыков В. Б. 2009. Отчет об орнитологических исследованиях, проведенных Информационно-исследовательским центром «Фауна» на территории Государственного природного заповедника «Поронайский» в 2009 году. – ФГУ «Государственный природный заповедник «Поронайский»: г. Поронайск. 23 с.
- Реймерс Н. Ф. 1990. Природопользование: Словарь-справочник. – М. Мысль. – 637 с.
- Романов В. В., Романов М. С., Мастеров В. Б. 2006. Ветеринарный мониторинг территории северного Сахалина на примере индикаторного вида: белоплечего орлана (2004–2005 г.). – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках 15: 53–71.
- Романов М. С. 2001. Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова. Автореферат диссертации к. б. н. М.: МПГУ. 23 с.
- Романов М. С., Мастеров В. Б. 2008. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине. Математическая биология и биоинформатика 3 (2): 36–49. [http://www.matbio.org/downloads/Romanov2008\(3_36\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Romanov2008(3_36).pdf).
- Росляков Г. Е. 1981а. Редкие птицы Хабаровского края, нуждающиеся в особой охране. – Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток. С. 141–144.
- Росляков Г. Е. 1981б. Краткие сведения о некоторых редких и малоизученных птицах Нижнего Приамурья. – Редкие птицы Дальнего Востока. Владивосток. С. 112–115.
- Росляков Г. Е. 1986. Птицы морских побережий Шантарских островов. – Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Сс. 66–70.
- Росляков Г. Е. 1988. Численность и размещение белоплечего орлана в Хабаровском крае зимой 1986 г. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. Владивосток. С. 122.
- Салтыков А. В. Проблема гибели птиц от электрического тока на ЛЭП в Среднем Поволжье и обоснование птицевозащитных мероприятий. Дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. МПГУ, 2003. 136 с.
- Самородов А. В. 1939. К фауне млекопитающих земли олюторских коряк. – Сборник трудов Зоомузея МГУ. Вып. 5. С. 15–21.
- Селифонов М. М. 1986. Характеристика современного состояния стада озерновской красной. – Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во ДВГУ. Сс. 10–20.
- Селифонов М. М. 1988. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна р. Озерная (Камчатка). – Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 114–129.
- Стенченко А. М. 1974. Белоплечий орлан на Камчатке. – Материалы VI Всесоюзной Орнитологической конференции. МГУ. С. 139–140.
- Степанян Л. С. 1975. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные. М.: Наука. 369 с.
- Степанян Л. С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академнига». 808 с.
- Сухомлинова В. В. 2012. Трансформация экосистем Среднего Приамурья под воздействием пожаров: монография; Биробиджанский филиал ФГБОУ ВПО

- «Амурский государственный университет», Биробиджан. 124 с.
- Тихомиров Э. А. 1966а. Некоторые данные о распределении и биологии ларги в Охотском море в летне-осенний период и организация ее промысла. Изв. ТИНРО. Т. 58. С. 105–115.
- Тихомиров Э. А. 1966б. О размножении тюленей семейства Phocidae северной части Тихого океана. Зоол. журн. Т. 45, Вып. 2. С. 275–281.
- Утехина И. Г. 2004. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции. – Дис. канд. биол. наук. 187 с.
- Утехина И. Г., Потапов Е. Р., МакГрэнди М. Дж., Римлингер Д. 2013. Результаты мечения птенцов белоплечего орлана на Северном Охотоморье (1993–2012 гг.). – Пернатые хищники и их охрана 27: 58–72.
- Федосеев А. Г. 1965. Половое созревание и темпы размножения охотской кольчатой нерпы. – «Морские млекопитающие». М.: Наука. Сс. 113–117.
- Фудзикаки Ю. 1981. Редкие птицы Японии и их современное состояние. – Редкие птицы Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 100–107.
- Чередов Д. А. 1995. Из опыта разведения белоплечего орлана (*Haliaeetus pelagicus*) в 1994 г. – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. Ежегодник, № 4. М.: Московский зоопарк. С. 45–47.
- Шиббаев Ю. В., Трухин А. М. 1988. Зимний учет орланов – *Haliaeetus pelagicus* и *H. albicilla* в заливе Петра Великого (Приморский край) в 1986 г. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. – Владивосток: ДВО АН СССР. – С. 117–119.
- Шибнев Ю. Б. 1981. Зимовка крупных хищных птиц в Приморье. – Редкие птицы Дальнего Востока. Сборник научных трудов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 100–107.
- Шибнев Ю. Б., Глущенко Ю. Н. 1988. Зимовка хищных птиц в юго-западном Приморье в 1985/86 г. – Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. – Владивосток: ДВО АН СССР. – С. 108–111.
- Шилов И. А. 1965. Об этапности индивидуального развития птиц. – Зоологический журнал 44 (12): 128–136.
- Шилов И. А. 1997. Экология. М.: Высшая школа.
- Шилов И. А. 2001. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Шлотгауэр С. Д. 2007. Трансформация видового разнообразия растительности Приамурья под влиянием пожаров. – Сибирский экологический журнал 14 (2) 251–255.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Штарев Р. Ф. 2004. Описание годовых нарядов у белоплечего орлана. – Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. Ежегодник, № 12–13. М.: Московский зоопарк. с.46–50.
- Штегман Б. К. 1937. Дневные хищники. – Фауна СССР. Т. 1, Птицы. Вып. 5. 294 с.
- Шульпин М. Л. 1936. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. Владивосток. 436 с.
- Якоби В. Э. 1955. Морфо-функциональные приспособления некоторых птиц семейства Ястребиных. – Автореферат дисс. к.б.н. М. 24 с.
- Якоби В. Э. 1960. Морфо-функциональные исследования полета птиц семейства ястребиных. – Труды Института морфологии животных АН СССР. Т. 32. С. 59–75.
- Якоби В. Э. 1966. Морфоэкологические приспособления к скоростному полету у птиц. – Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. Сс. 64–81.
- Яхонтов В. Д. 1977. Птицы Шантарских островов: некоторые вопросы экологии. – Вопросы географии Дальнего Востока 17: 150–171.
- Agudo R., Carrete M., Alcaide M., Rico C., Hiraldo F., Donazar J. A. 2012. Genetic diversity at neutral and adaptive loci determines individual fitness in a long-lived territorial bird. – Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279 (1741): 3241–3249.
- Arkhipov V. Yu., Noah T., Koshkar S., Kondrashov F. A. 2013. Birds of Mys Shmidt, north Chukotka, Russia – Forktail, 29: 25–30.
- Albers P. H. 1978. The effects of petroleum on different stages of incubation in bird eggs. – Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 19: 624–630.
- Albers P. H. 1980. Transfer of crude oil from contaminated water to birds eggs. – Environmental Research 22: 307–314.
- Albers P. H., Szaro R. C. 1978. Effects of fuel oil on Common Eider eggs. – Marine Pollution Bulletin 9: 138–139.
- Alexander R. M. 1998. All-time giants: the largest animals and their problems. – Palaeontology 41: 1231–1245.

- AnAge Database of Animal Ageing and Longevity. <http://genomics.senescence.info>.
- Anderson G. Q. A., Bradbury R. B., Evans A. D. 2001. Evidence for the effects of agricultural intensification on wild bird populations in the UK. RSPB Research Report No 3. RSPB, Sandy, UK.
- Anthony R. G., Knight R. L., Allen G. T., McClelland B. R., Hodges J. I. 1982. Habitat use by nesting and roosting Bald Eagles in the Pacific Northwest. – North American Wildlife Conference 47: 332–342.
- Anthony R. G., Isaacs F. B. 1989. Characteristics of Bald Eagle nest sites in Oregon. *Journ. of Wildlife management* 53 (1): 148–159.
- Ash L. 2012. Causes of mortality in falconry raptors. – *The Journal of Washington Falconry* 2012: 19–46.
- Austin O. L., Jr. 1948. The birds of Korea. – *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.* 101: 1–301.
- Barnard C. J. 1980. Flock feeding and time budgets in the House Sparrow (*Passer domesticus*). – *Animal Behaviour* 28: 295–309.
- Bauer H.-G., Berthold P. 1996. Die Brutvögel Mitteleuropas. Bestand und Gefährdung. Aula, Wiesbaden.
- Becker J. J. 1987. The fossil birds of the Late Miocene and Early Pliocene of Florida. I. Geology, correlation, and systematic overview. – *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon* 99: 159–171.
- Beissinger S. R., Walters J. R., Catanzaro D. G., Smith K. G., Dunning J. B., Jr., Haig S. M., Noon B. R., Stith B. 2006. Modeling approaches in avian conservation and the role of field biologists. – *Ornithological Monographs* 59: 63p.
- Berger M., Hart J. S. 1974. Physiology and energetics of flight. *Avian biology*. N. Y., Vol. 4. P. 415–477.
- Bergman S. 1935. Zur kenntnis nordostasiatischer vogel. Einbeitrag zur systematic, biologie und verbreitung der vogelKamtschatkas und der Kurils. A. Bonniers Forlag, Stockholm. 268 p.
- Bertram B. C. R. 1980. Vigilance and group size in ostriches. – *Animal Behaviour* 28: 278–286.
- Bertran J., Margalida A. 2003. Male-male mountings in polyandrous bearded vultures *Gypaetus barbatus*: an unusual behavior in raptors. – *Journal of Avian biology* 34: 334–338.
- BirdLife International. 2001. Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book. Cambridge, UK: BirdLife International. 3038 pp.
- BirdLife International. 2014. Species factsheet: *Haliaeetus pelagicus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 19.03.2014.
- Birkhead T. R., Lloyd C., Corkhill P. 1973. Oiled seabirds successfully cleaning their plumage. – *British Birds* 66: 535–537.
- Blomme C. 1983. Black Bear preys on nesting Broad-winged Hawk. – *Ontario Field Biologist* 37: 33–34.
- Bortolotti G. R. 1984a. Evolution of growth rate and nestling sex ratio in Bald Eagles (*Haliaeetus leucocephalus*). PhD Thesis. University of Toronto.
- Bortolotti G. R. 1984b. Physical development of nestling bald eagles with emphasis on the timing of growth events. – *Wilson Bulletin* 96: 524–542.
- Bortolotti G. R. 1984c. Criteria for determining age and sex of nestling bald eagles. – *Journal of Field Ornithology* 55: 467–481
- Bortolotti G. R. 1986. Influence of sibling competition on nestling sex ratios of sexually dimorphic birds. – *American Naturalist* 127: 495–507.
- Bortolotti G. R. 1988. Factors influencing the growth of Bald Eagles in north central Saskatchewan. – *Canadian Journal of Zoology* 67: 606–611.
- Bortolotti G. R., Honeyman V. 1983. Flight feather molt of breeding Bald Eagles in Saskatchewan. In *The Bald Eagle in Canada*. Edited by J. M. Gerrard and T. N. Ingram. White Horse Plains Publ., Headingley, Man. pp. 166–178.
- Bottorff J., Schafer J., Swanson D., Elston A., Anderson D. 1987. Noise disturbance study on bald eagles at Orcas and Shaw Island Ferry Terminals San Juan County, Washington. – Unpublished Report, Washington. Department of Transportation, Olympia, Washington, USA.
- Bowerman W. W. 2011. Earlier laying dates of bald Eagles in Michigan: an indicator of Global climate change. – Dep. of Forestry & Natural Resources Clemson University. Presentation. Sea Eagle Climate Change Working Group (SEWG), February 27 – March 5 2011. Clemson University, Clemson, SC, USA.
- Bowerman W. W., Best D. A., Grubb T. G., Zimmerman G. M., Giesy J. P. 1998. Trends of contaminants and effects for bald eagles of the Great Lakes Basin. – *Environmental Monitoring and Assessment* 53: 197–212.

- Bowerman W. W., Giesy J. P., Best D. A., Kramer V. J. 1995. A review of factors affecting productivity of bald eagles in the Great Lakes region: Implications for recovery. – *Environmental Health Perspectives* 103 (4): 51–59.
- Bowerman W. W., Roe A. S., Gilbertson M. J., Best D. A., Sikarskie J. G., Mitchell R. S., Summer C. L. 2002. Using bald eagles to indicate the health of the Great Lakes' environment. – *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 7: 183–187.
- Bowerman W., Grubb T., Bath A., Dawson G., Ennis K., Best D., Giesy J. 2003. Analysis, designation, and management of Bald eagle habitat in relation to hydroelectric operations a case study in Michigan, USA. SEA EAGLE 2000. Proceedings from an international conference at Bjorko, Sweden, 13–17 September 2000. Swedish Society for Nature Conservation/SNF & Atta. 45 Tryckeri AB. Stockholm, p. 379–386.
- Bowman T. D., Schempf P. F., Bernatowicz J. A. 1993. Effects of the Exxon Valdez oil spill on bald eagles. Exxon Valdez Oil Spill State and Fed. Nat. Resour. Damage Assess. Final Rep., Bird Stud. 4. U. S. Fish and Wildl. Serv., Anchorage, Alas. 140p.
- Bowman T. D., Schempf P. F., Bernatowicz J. A., 1995. Bald eagle survival and population dynamics in Alaska after the Exxon Valdez oil spill. – *Journal of Wildlife Management* 59: 317–324.
- Bowman T. D., Schempf P. F., Hodges J. I. 1997. Bald Eagle population in Prince William Sound after the Exxon Valdez oil spill. – *Journal of Wildlife Management*. 61(3):962–967.
- Brazil M. 1991. Where eastern eagles dare. *New Scientist* 130: 32–35.
- Brazil M. 1993. The world's most spectacular raptor — Steller's Sea-eagle. – *Birding World* 6: 28–31.
- Brazil M. 2009. Birds of East Asia: eastern China, Taiwan, Korea, Japan, eastern Russia. Christopher Helm, London. 529 p.
- Briggs K. T., Yoshida S. H., Gershwin M. E. 1996. The influence of petrochemicals and stress on the immune system of seabirds. – *Regulatory Toxicology and Pharmacology* 23: 145–155.
- Brockmann H. J., Barnard C. J. 1979. Kleptoparasitism in birds. – *Animal Behavior* 27: 487–514.
- Brodie III E. D. 2007. Population size is not genetic quality. – *Animal Conservation* 10 (3): 288–290.
- Brook B. W., Tonkyn D. W., O'Grady J. J., Frankham R. 2002. Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. – *Conservation Ecology* 6 (1): 16.
- Brown L. 1960. The African Fish Eagle *Haliaeetus vocifer* especially in the Kavirondo Gulf. – *Ibis* 102: 285–297.
- Brown B. T., Mills G. S., Powels C., Russell W. A., Therres G. D., Pottie J. J. 1999. The influence of weapons-testing noise on bald eagle behavior. – *Journal of Raptor Research* 33: 227–232.
- Buehler D. A., Mersmann T. J., Fraser J. D., Seegar J. K. D. 1991a. Effects of human activity on bald eagle distribution on the northern Chesapeake Bay. – *Journal of Wildlife Management* 55: 282–290.
- Bulygina O. N., Razuvaev V. N., Korshunova N. N. 2009. Changes in snow cover over Northern Eurasia in the last decades. – *Environmental Research Letters* 4: 045026:6 doi: 10.1088/1748–9326/4/4/045026
- Bulygina O. N., Korshunova N. N., Razuvaev V. N. 2010. Climatic conditions over the territory of Russia. – *Weather over the territory of the Russian Federation in 2009*. Official report of the Russian Meteorological Committee. <http://www.meteo.ru/english/climate/cl2009e.php>.
- Butler R. G., Harfenist A., Leighton E A., Peakall D. B. 1988. Impact of sublethal oil and emulsion exposure on the reproductive success of Leach's Storm-Petrels: Short and long-term effects. – *Journal of Applied Ecology* 25: 125–143.
- Cain S. L. 1986. New longevity record for the bald eagle. – *Journal of Field Ornithology* 57: 173.
- Calder III W. A. 1983. Body size, mortality, and longevity. – *Journal of Theoretical Biology* 102: 135–144.
- Carey J. R., Judge D. S. 2000. Longevity records: life spans of mammals, birds, amphibians, reptiles, and fish. Odense, Odense University Press. 241 p.
- Cash K., Austin-Smith P. J., Banks D., Harris D., Smith P. C. 1985. Food remains from bald eagle nest sites on Cape Breton Island, Nova Scotia. – *Journal of Wildlife Management* 49: 223–225.
- Caswell H. 2000. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Woods Hole Oceanographic Institution. 727 p.
- Chandler S. K., Fraser J. D., Buehler D. A., Seegar J. K. D. 1995. Perch trees and shoreline development as predictors of Bald Eagle distribution on Chesapeake

- Bay. – Journal of Wildlife Management 59: 325–332.
- Chang K. W., Norton S. J. 1996. The effects of continuous versus interrupted noise exposures on distortion product otoacoustic emissions in guinea pigs. – Hearing Research 96: 1–12.
- Charnov E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. – Theoretical Population Biology 9: 129–136.
- Clark W. S., Gorney E. 1987. Oil contamination of raptors migrating along the Red Sea. – Environmental Pollution 46: 307–313.
- Colborn T. 1991. Epidemiology of Great Lakes bald eagles. – Journal of Toxicology and Environmental Health 33: 395–453.
- Couillard C. M., Leighton F. A. 1990a. Sequential study of the pathology of Prudhoe Bay crude oil in chicken embryos. – Ecotoxicology and Environmental Safety 19: 17–23.
- Couillard C. M., Leighton F. A. 1990b. The toxicopathology of Prudhoe Bay crude oil in chicken embryos. – Fundamental and Applied Toxicology 14: 30–39.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. – Nature 290: 699–700.
- Damuth J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. – Biological Journal of the Linnean Society 31 (3): 193–246.
- Dathe H. 1966. Falke (13): 34–35.
- Day R. H., Murphy S. M., Wiens J. A., Hayward G. D., Harner E. J., Smith L. N. 1997a. Effects of the Exxon Valdez oil spill on habitat use by birds in Prince William Sound, Alaska. – Ecological Applications 7: 593–613.
- Day R. H., Murphy S. M., Wiens J. A., Hayward E. J., Lawhead B. E. 1997b. Effects of the Exxon Valdez oil spill on habitat use by birds along the Kenai Peninsula, Alaska. The Condor. 99: 728–742.
- Delaney D. K., Grubb T. G., Beier P., Pater L. L., Reiser M. H. 1999. Effects of helicopter noise on Mexican Spotted Owls. – Journal of Wildlife Management 63: 60–76.
- Dennis T. E. 2007. Reproductive activity in the Osprey (*Pandion haliaetus*) on Kangaroo Island, South Australia. Emu. 107: 300–307.
- Drobelis, E. 1985. Artificial nests for bird of prey (Methodological recommendations). Vilnius. 40 pp. [in Lithuanian].
- Dunstan T. C., Borth M. 1970. Successful reconstruction of active bald eagle nest. – Wildlife Bulletin 82: 326–327.
- Edelstam C. 1984. Patterns of moult in large birds of prey. – Annales Zoolici Fennici 21: 271–276.
- Elcavage P. J., Caraco T. 1983. Vigilance behaviour in house sparrow flocks. – Animal Behaviour 31: 303–304.
- Ellegren H., Hartmann G., Johansson M., Anderson L. 1993. Major histocompatibility complex monomorphism and low levels of DNA fingerprinting variability in a reintroduced and rapidly expanding population of beavers. – Proceedings of National Academy of Sciences USA 90: 8150–8153.
- Elliott J. E., Langelier K. M., Scheuhammer A. M., Sinclair P. H., Whitehead P. E. 1992. Incidence of lead poisoning in Bald Eagles and lead shot in waterfowl gizzards from British Columbia. – Canadian Wildlife Service Program Note No.200. Pp. 1988–1991.
- Erwin R. 1996. Dependence of waterbirds and shorebirds on shallow-water habitats in the mid-Atlantic coastal region: An ecological profile and management recommendations. – Estuaries 19 (2A): 213–219.
- Erwin R. M., Haramis G. M., Kremetz D. G., Funderburk S. L. 1993. Resource protection for waterbirds in Chesapeake Bay. – Environmental Management 17: 613–619.
- European Studbook of Steller's Sea Eagle *Haliaeetus pelagicus*, 2011.
- Fager L. F., Capp J. C., Sheppard J. L. 1984. Wildlife requirements and uses of snags dead/down trees on forested land in Colorado. – R. L. Hoover and D. L. Wills, eds. Managing forested lands for wildlife. Colo. Div. Wildl., Denver, Colo. P. 413–417.
- Falandysz J., Ichihashi H., Szymczyk K., Yamasaki S., Mizera T. 2001. Metallic elements and metal poisoning among white-tailed sea eagles from the Baltic south coast. – Marine Pollution Bulletin 42: 1190–1193.
- Ferguson-Lees J., Christie D. A. 2001. Raptors of the World. – Houghton Mifflin Harcourt. Pp. 717–719.
- Fernandez C., Azkona P. 1993. Human disturbance affects parental care of marsh harriers and nutritional status of nestlings. – Journal of Wildlife Management 57: 602–608.
- Fernie K. J., Bortolotti G. R., Smits J. E., Wilson J., Drouillard K. G., Bird D. M. 2000. Changes in egg composition of American kestrels exposed to dietary polychlorinated biphenyls. – Journal of Toxicology and Environmental Health A 60: 291–303.
- Finch C. E. 1990. Longevity, Senescence, and the Genome. 938 p.

- Fischer W. 1982. Die Seeadler. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, Germany. 192 s.
- Fischer D. L. 1985. Piracy behavior of wintering Bald Eagles. – Condor 87: 246–251.
- Flemming W. J., Sileo L., Franson J. C. 1982. Toxicity of Prudhoe Bay crude oil to Sandhill Cranes. – Journal of Wildlife Management 46: 474–478.
- Folkestad A. O. 2003. Nest site selection and reproduction in the White-tailed Sea Eagle in Møre & Romsdal county, Western Norway in relation to human activity. – Helander B., Marquiss M., Bowerman W. (eds) Sea eagle 2000, conference proceedings of the Swedish society for nature conservation, Stockholm, 13–17 September 2000.
- Forsman D. 1981. Ruggningsforløp hos och alderbestamning av Havsorn (*Haliaeetus a. albicilla* L.). [Molting sequence and aging in the White-tailed Eagle] – Project Havsorn i Finland och Severidge (T. Stjernberg, ed.). Jord-och Skogsbrukministeriet, Helsinki, Finland (In Finnish with English Summary). Pp. 164–169.
- Fowler G. S., Wingfield J. C., Dee Boersma P. 1995. Hormonal and reproductive effects of low levels of petroleum fouling in magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). – Auk 112: 382–389.
- Frankham R. 1998. Inbreeding and extinction: island populations. – Conservation Biology 12 (3): 665–675.
- Frankham R., Ballou J. D., Briscoe D. A. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 617 p.
- Fraser J. D., Frenzel L. D., Mathisen J. E. 1985. The impact of human activities on breeding bald eagles in north-central Minnesota. – Journal of Wildlife Management 49: 585–592.
- Fry D. M. 1995. Reproductive effects in birds exposed to pesticides and industrial chemicals. – Environmental Health Perspectives 103, 165–171.
- Fujimaki Y. 1987. Joint survey report of Japan and USSR on Steller's Sea-Eagle. – The Third Japan-USSR Bird Protection Symposium, 21 November 1986. Wild Bird Society of Japan; Tokyo. P. 49.
- Gende S. M., Willson M. F., Marston B. H., Jacobson M., Smith W. P. 1998. Bald Eagle nesting density and success in relation to distance from clearcut logging in Southeast Alaska. – Biological Conservation 83: 121–126.
- Gerrard P., Gerrard J. M., Whitefield D. W. A., Maher W. J. 1974 Post-fledging movements of juvenile Bald Eagles. – Blue Jay 32: 218–226.
- Gibson D. D., Byrd G. V. 2007. Birds of the Aleutian Islands, Alaska. Series in Ornithology 1. Nuttall Ornithological Club and American Ornithologists' Union. 351 p.
- Giesy J. P., Ludwig J. P., Tillitt D. E. 1994. Deformities in birds of the Great Lakes region. Assigning causality. – Environmental Science & Technology 28 (3): 128A–135A.
- Ginn H. B., Melville D. S. 1983. Moults in Birds. BTO guide. 112 p.
- Glinski R. L., Grubb T. G., Forbis L. A. 1983. Snag use by selected raptors. – Snag habitat management: Proceedings of the symposium. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Pp. 130–133.
- Glutz von Blotzheim U., Bauer K., Bezzel E. 1971. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden (Germany). Aula.
- Gonzalez L. M., Margalida A., Sánchez R., Oria J. 2006. Cooperative breeding in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*: a case of polyandry with male reversed sexual behaviour. – Ibis 148: 159–163.
- Gore M. E. J., Won P.-O. 1971. Birds of Korea. Royal Asiatic Society Korea Branch, Seoul. 450 p.
- Goss-Custard J. D., Triplet P., Sueur F., West A. D. 2006. Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. – Biological Conservation 127: 88–97.
- Grau C. R., Roudybush T., Dobbs J., Wathen J. 1977. Altered yolk structure and reduced hatchability of eggs from birds fed single doses of petroleum oils. – Science 195: 779–781.
- Green R. E., Pienkowski M. W., Love J. A. 1996. Long-term viability of the re-introduced population of the White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla* in Scotland. – Journal of Applied Ecology 33: 357–368.
- Greenewalt C. H. 1975. The flight of birds. The significant dimensions, their departure from the requirements of geometrical similarity, and the effect on flight aerodynamics of that departure. – Transactions of the American Philosophical Society 65 (4): 1–67.
- Grier J. W. 1969. Bald eagle behavior and productivity responses to climbing to nests. – Journal of Wildlife Management 33 (4): 961–966.
- Grier J. W. 1980. Modeling approaches to bald eagle population dynamics. – Wildlife Society Bulletin 8: 316–322.

- Griffin C. R. 1981. Interactive behavior among Bald Eagles wintering in north-central Missouri. – *Wilson Bulletin* 93: 259–264.
- Griffin C. R., Baskett T. S. 1985. Food availability and winter range sizes of immature and adult Bald Eagles. – *Journal of Wildlife Management* 49: 592–594.
- Griffith S. C., Owens I. P. F., Thuman K. A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. – *Molecular Ecology* 11: 2195–2212.
- Griffiths C. S., Barrowclough G. F., Groth J. G., Mertz L. A. 2007. Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. – *Journal of Avian Biology* 38: 587–602.
- Grubb T. G. 1980. An artificial bald eagle nest structure. – USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Research Note RM-383. Ft. Collins, CO. 4 p.
- Grubb T. G. 1984. Winter activity of Bald Eagles (*Haliaeetus leucocephalus*) at Navajo Lake, New Mexico. *Southwestern Naturalist* 29: 335–341.
- Grubb T. G. 2011. Migrant, Wintering Bald Eagles. Effects of Climate Change. – U. S. Forest Service Rocky Mountain Research Station Flagstaff, Arizona. Presentation. Sea Eagle Climate Change Working Group (SEWG), February 27–March 5 2011. Clemson University, Clemson, SC, USA.
- Grubb T. G., Bowerman W. W., Giesy J. P., Dawson G. A. 1992. Responses of breeding Bald Eagles, *Haliaeetus leucocephalus*, to human activities in northcentral Michigan. – *Canadian Field-Naturalist* 106: 443–453.
- Grubb T. G., Bowerman W. W. 1997. Variations in breeding Bald Eagle responses to jets, light planes and helicopters. – *Journal of Raptor Research* 31: 213–222.
- Hailer F., Helander B., Folkestad A. O., Ganusevich S. A., Garstad S., Hauff P., Koren C., Nygård T., Volke V., Vilà C., Ellegren H. 2006. Bottlenecked but long-lived: high genetic diversity retained in white-tailed eagles upon recovery from population decline. – *Biological Letters* 2: 316–319.
- Grubb T. G., King R. M. 1991. Assessing human disturbance of breeding bald eagles with classification tree models. – *Journal of Wildlife Management* 55: 501–512.
- Hall T. R., Howard W. E., Marsh R. E. 1981. Raptor use of artificial perches. – *Wildlife Society Bulletin* 9: 296–298.
- Haller H. 1996. Der Steinadler in Graubünden. Langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen. – *Ornitol. Beob. Beiheft*. 9: 1–167.
- Hansen A. J. 1987. Regulation of Bald Eagle reproductive rates in Southeast Alaska. – *Ecology* 68: 1387–1392.
- Hansen A. J., Hodges J. I. 1985. High rates of non-breeding adult Bald Eagles in Southeastern Alaska. – *Journal of Wildlife Management* 49(2): 454–458.
- Hansen A. J. 1986. Eighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. *Ecology*. № 67. P. 787–797.
- Harmata A. R., Montopoli G. J., Oakleaf B., Harmata P. J., Restani M. 1999. Movements and survival of bald eagles banded in the greater Yellowstone ecosystem. – *Journal of Wildlife Management* 63 (3): 781–793.
- Harmata A. R., Montopoli G. J. 2001. Analysis of Bald Eagle spatial use of linear habitat. – *Journal of Raptor Research* 35 (3): 207–213.
- Harper G. R., 1983. An ecological investigation of wintering bald eagles at Lock and Dam 24, Mississippi River. Thesis Western Illinois University, Macomb, Illinois. USA. P. 15–17
- Harris L. D. 1984. The fragmented forest: Island biogeography and the preservation of biotic diversity. IL, Chicago: Univ. Chicago Press. 211 p.
- Helander B. 1975. Havsörnen i Sverige [The White-tailed Sea Eagle in Sweden]. Uddevalla. 79 p.
- Helander B. 2003. The white-tailed sea eagle in Sweden — reproduction, numbers and trends. – Helander B., Marquiss M., Bowerman W. (eds) Sea eagle 2000, conference proceedings of the Swedish society for nature conservation, Stockholm, 13–17 September 2000. Pp. 57–66.
- Helander B., Bignert A., Asplund L. 2008. Using Raptors as Environmental Sentinels: Monitoring the White-tailed Sea Eagle *Haliaeetus albicilla* in Sweden. – *Ambio* 37 (6): 425–431.
- Helander B., Axelsson J., Borg H., Holm K., Bignert A. 2009. Ingestion of lead from ammunition and lead concentrations in white-tailed sea eagles (*Haliaeetus albicilla*) in Sweden. – *Science of the Total Environment* 407 (21): 5555–5563.
- Hernández-Matías A., Real J., Pradel R. 2011. Quick methods for evaluating survival of age-characterizable long-lived territorial birds. – *The Journal of Wildlife Management* 75 (4): 856–866.
- Hickey J. J., Anderson D. W. 1968. Chlorinated hydrocarbons and eggshell changes in

- raptorial and fish-eating birds. – *Science* 162: 271–273.
- Hodges J. I., Boeker E. L., Hansen A. J. 1987. Movements of radio-tagged Bald Eagles, *Haliaeetus leucocephalus*, in and from southeastern Alaska. – *Canadian Field-Naturalist* 101: 136–140.
- Holdaway R. N. 1994. An exploratory phylogenetic analysis of the genera of the Accipitridae, with notes on the biogeography of the family. – Meyburg B.-U. and Chancellor R. D. (eds). *Raptor conservation today*. World working group on birds of prey and owls, Berlin. pp. 601–649.
- Holling C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. – *Ecological Monographs* 62: 447–502.
- Holmes W. N. 1984. Petroleum pollutants in the marine environment and their possible effects on seabirds. – *Reviews in Environmental Toxicology* 1: 251–317.
- Hölzinger J. 1987. *Vögel Baden-Württembergs*. Volume 1: Gefährdung und Schutz. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe, Germany. 1800 p.
- Howard R. P., Hilliard M. 1980. Artificial nest structures and grassland raptors. *Raptor Research* 14: 41–45.
- Hunt W. G. 1998. Raptor floaters at Moffat's equilibrium. – *Oikos* 82: 191–197.
- Hunt W. G. 2002. Golden eagles in a perilous landscape: predicting the effects of mitigation for wind turbine blade-strike mortality. – California Energy Commission Report (P500-02-043F). Sacramento, CA. 50 p.
- Hunt W. G., Jackiman R. E., Jenkins J. M., Thelander C. G., Lehman R. N. 1992. Northward post-fledging migration of California Bald Eagles. – *Journal of Raptor Research* 26: 19–23.
- Hunter P., Mahony N. A., Ewins P. J., Field M. 1997. Artificial nesting platforms for bald eagles in southern Ontario, Canada. – *Journal of Raptor Research* 31(4): 321–326.
- Isaacs F. B., Anthony R. G. 1987. Abundance, foraging, and roosting of Bald Eagles wintering in the Harney Basin, Oregon. – *Northwest Science* 61: 114–121.
- Isaacs F. B., Anthony R. G., Weatherford W. 1996. Habits of Bald Eagles wintering along the Upper John Day River, Oregon. – *Northwest Science* 70: 1–9.
- Ito M. 1991. Migration of Steller's Sea Eagles and White-tailed Sea Eagles in Soya cape. – Survey of the status and habitat conditions of threatened species 1990: 45–49. [In Japanese]
- Ivanovskiy V. V. 2000. Construction of artificial nests as conservation measure for rare birds of prey. – *Bureo* 11: 131–138.
- Iwata H., Tanabe S., Sakai N., Tatsukawa R. 1993. Distribution of persistent organochlorines in the oceanic air and surface seawater and the role of ocean on their global transport and fate. – *Environmental Science and Technology* 27: 1080.
- Iwata H., Tanabe S., Ouchi E., Tatsukawa R. 1995. Persistent organochlorines in air and water from east Siberia. – Abstracts, Second SETAC (Society of Environmental Toxicology and Chemistry) World Congress, Vancouver, BC, Canada, 5–9 Nov. – P. 77.
- Iwata H., Watanabe M., Kim E.-Y., Gotoh R., Yasunaga G., Tanabe S., Masuda Y., Jujita S. 2000. Contamination by chlorinated hydrocarbons and lead in Steller's sea eagle and white-tailed sea eagle from Hokkaido, Japan. – First symposium on Steller's and white-tailed sea eagles in East Asia. Ueta M., McGrady M. J., eds. Tokyo: Wild Bird Society of Japan. Pp. 91–106.
- Jacobs J. P. 1974. Quantitative measurement of food selection. – *Oecologia* 14: 413–417.
- Jenssen B. M. 1994. Review article: effects of oil pollution, chemically treated oil, and cleaning on the thermal balance of birds. – *Environmental Pollution* 86: 207–215.
- Johnson J. A., Tingay R. E., Culver M., Hailer F., Clarke M. L., Mindell D. P. 2009. Long-term survival despite low genetic diversity in the critically endangered Madagascar Fish-eagle. – *Molecular Ecology* 18: 54–63.
- Jollie M. 1947. Plumage changes in the Golden Eagle. – *Auk* 64: 549–576.
- Jollie M. 1977. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Part IV. – *Evolutionary theory* 3: 1–141.
- Kaeriyama M. 2011. The Okhotsk Sea as a life line of Japanese chum salmon: a bridge between Russia and Japan. – Proceedings of the Japan-Russia cooperation symposium on the conservation of the ecosystem in Okhotsk. Sakurai, Y., Ohtaishi, N., Hayashi, N. & Ibori, H. (eds). – Ministry of the Environment of Japan. Pp.107–115.
- Kaiser M. 2010. Zuchterfolg des Riesenseeadlers, *Haliaeetus pelagicus*, im Tierpark Berlin mit einem Weibchen der dunklen Morphe. – *Der Zoologische Garten N. F.* 79: 74–88.
- Kaiser M. 2011. A living specimen of the dark form of Steller's Sea Eagle, *Haliaeetus pelagicus* ("niger") in captivity. – *Journal of Ornithology* 152: 207–208.

- Kanai Y., Higuchi H., Ueta M., Sato F. 1999. Satellite tracking of migrant swans and eagles wintering in Japan. – Adams N. J., Slotow R. H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. Pp. 2984–2991.
- Kendeigh S. C. 1970. Energy Requirements for Existence in Relation to Size of Bird. *Condor* 72 (1): 60–65.
- Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilo V. M. 1977. Avian Energetics. – Granivorous Birds in Ecosystems (J. Pinowsky & S. C. Kendeigh, eds). Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 129–204.
- Kenntner N., Tataruch F., Krone O. 2001. Heavy metals in soft tissue of white-tailed eagles found dead or moribund in Germany and Austria from 1993 to 2000. – *Environmental Toxicology and Chemistry* 20: 1831–1837.
- Kenward R., Katzner T., Wink M., Marcström V., Walls S., Karlbom M., Pfeffer R., Bragin E., Hodder K., Levin A. 2007. Rapid sustainability modelling for raptors with radio-tags and DNA-fingerprints. – *Journal of Wildlife Management* 71: 238–245.
- Kenward R. E., Marcström V., Karlbom M. 1999. Demographic estimates from radiotagging: models of age-specific survival and breeding in the goshawk. – *Journal of Animal Ecology* 68: 1020–1033.
- Kenward R. E., Walls S. S., Hodder K. H., Pahlkala M., Freeman S. N., Simpson V. R. 2000. The prevalence of non-breeders in raptor populations: evidence from rings, radio-tags and transect surveys. – *Oikos* 91 (2): 271–279.
- Kim E., Goto R., Iwata H., Masuda Y., Tanabe S., Fukita S. 1999. Preliminary survey of lead poisoning of Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) and white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) in Hokkaido, Japan. – *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 448–51.
- Kimball R. T., Parker P. G., Bednarz J. C. 2003. The occurrence and evolution of cooperative breeding among the diurnal raptors (Accipitridae and Falconidae). – *The Auk* 120: 717–729.
- Klimkiewicz M. K. 2002. Longevity records of North American birds. Version 2002.1. – Patuxent Wildlife Research Center. Bird Banding Laboratory. Laurel, MD U. S. A.
- Knight R. L., Knight S. K. 1983. Aspects of food finding by wintering Bald Eagles. – *Auk* 100: 477–484.
- Knight R. L., Skagen S. K. 1988. Agonistic asymmetries and the foraging ecology of bald eagles. – *Ecology* 69: 1188–1194.
- Kochert M. N., Steenhof K., Carpenter L. B., Marzluff J. M. 1999. Effects of fire on golden eagle territory occupancy and reproductive success. – *Journal of Wildlife Management* 63: 773–780.
- Kottferova J., Korenekova B., Brey I., Nadaskay R. 1996. Free-living animals as indicators of environmental pollution by chlorinated hydrocarbons. – *Toxicological & Environmental Chemistry* 53 (1/4): 19–24.
- Krebs J. R., Stephens D. W., Sutherland W. J. 1983. Perspectives in optimal foraging. – Perspectives in ornithology: essays presented for the centennial of the American Ornithologists' Union (Bush A. H., Clark G. A. Jr., eds). Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 165–221.
- Krone O., Stjernberg T., Kenntner N., Tataruch F., Koivusaari J., Nuuja I. 2006. Mortality factors, helminth burden, and contaminant residues in white-tailed sea eagles (*Haliaeetus albicilla*) from Finland. – *Ambio* 35: 98–104.
- Kurilovich L. 2008. European Studbook for Steller's Sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*). Moscow Zoo, No 11
- Kurosawa N. 1998. Lead poisoning of Steller's Sea Eagles and White-tailed Eagles in Hokkaido. – *J. Hohhaido Vet. Med. Assoc.* 42: 336–338. [In Japanese]
- Kurosawa N. 2000. Lead poisoning in Steller's sea eagles and white-tailed sea eagles. – First symposium on Steller's and white-tailed sea eagles in East Asia. Ueta M., McGrady M. J., editors. Wild Bird Society of Japan, Tokyo. Pp. 107–109.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London. 409 p.
- Ladyguin A. 1996. Foraging strategy of three raptors in salmon spawning ground in Kamchatka Peninsula, Russian Far East. – Proceeding of the Second International Conference on Raptors, Urbino, Italy, 2–5 October 1996.
- Ladyguin A. 2000. The morphology of the bill apparatus in the Steller's Sea Eagle. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Ueta, M. & McGrady, M. J. (eds). – Wild Bird Society of Japan, Tokyo, 2000. – Pp. 1–10.
- Langguth T., Honnen A.-C., Hailer F., Mizeira T., Skoric S., Väli Ü., Zachos F. E. 2012. Genetic structure and phylogeography of a European flagship species, the white-tailed

- sea eagle *Haliaeetus albicilla*. – Journal of Avian Biology 44: 263–271.
- Lead Poisoning Network of Eagles (LPNE). 1999. Annual Report of 1998. LPNE, Kushiro, Hokkaido, Japan. [In Japanese]
- Lee K., Wong C. S., Cretney W. J., Whitney F. A., Parsons T. R., Lalli C. M., Wu J. 1985. Microbial response to crude oil and Corexit 9527: SEAFLUXES enclosure study. – Microbial Ecology 11: 337–351.
- Leighton F. A. 1986. Clinical, gross, and histologic findings in herring gulls and Atlantic puffins that ingested Prudhoe Bay crude oil. – Veterinary Pathology 23: 255–263.
- Leighton F. A., Butler R. G., Peakall D. B. 1985. Oil and arctic marine birds: an assessment of risk. – Petroleum Effects in the Arctic Environment, ed. F. R. Engelhardt. Elsevier Applied Science Publishers, London, UK. Pp. 183–216.
- Leighton F. A., Peakall D. B., Butler R. G. 1983. Heinz-body hemolytic anemia from the ingestion of crude oil: A primary toxic effect in marine birds. – Science 220: 871–873.
- Lerner H. R. L., Klaver M. C., Mindell D. P. 2008. Molecular phylogenetics of the Buteonine birds of prey (Aves, Accipitridae). – The Auk 125: 304–315.
- Lerner H. R. L., Mindell D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. – Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 327–346.
- Lipsbergs J. 1993. Artificial nests built on spruce to attract the White-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*). The Ring. 15 (1): 274–280.
- Lipsbergs J., Bergmanis U. 2003. Recent population status and conservation measures for the White-tailed Eagle in Latvia. – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea Eagle Conference in Björkö, Sweden, 13–17 September 2000 (B. Helander, Ed.). Proceedings of the Swedish Society for Nature Conservation, SNF, Stockholm, Sweden. Pp. 91–95.
- Locke L. N., Friend M. 1992. Lead poisoning of avian species other than waterfowl. – Pain D. J. (ed). Proceeding of an International Waterfowl and Wetlands Research Bureau Workshop Spec. Publ. 16. pp. 19–22.
- Lõhmus A. 2006. Nest-tree and nest-stand characteristics of forest-dwelling raptors in east-central Estonia: implications for forest management and conservation. – Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology, Ecology 55 (1): 31–50.
- Love J. A. 1983. Return of the Sea Eagle. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- Lynch M. 1988. Estimation of relatedness by DNA fingerprinting. – Molecular Biology and Evolution 5: 584–599.
- Lynch M. 1990. The similarity index and DNA fingerprinting. – Molecular Biology and Evolution 7: 478–484.
- MacLennan A. M., Evans R. J. 2003. Public viewing of White-tailed Sea Eagles — take the birds to the people or the people to the birds? – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea Eagle Conference in Björkö, Sweden, 13–17 September 2000. Pp. 417–422.
- Mahaffy M. S., Frenzel L. D. 1987. Elicited territorial responses of northern Bald Eagles near active nests. – Journal of Wildlife Management 51:551–554.
- Makarieva A. M. 2001. Variance of protein heterozygosity in different species of mammals with respect to the number of loci studied. – Heredity 87: 41–51.
- Marion W., Quincy P., Cutlip C., Wilcox J. 1992. Bald eagles use artificial nest platform in Florida. – Journal of Raptor Research 26: 226.
- Masterov V. B. 2000. Postnatal development of Steller's Sea Eagles sexing and aging techniques. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Wild Bird Society of Japan, Tokyo Japan. Pp. 17–28.
- Masterov V. B. 2003a. Recent status of Steller's sea eagles in the South part of the Sea of Okhotsk. – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea eagle Conference in Bjorko, Sweden, 13–17 September 2000. Pp. 141.
- Masterov V. B. 2003b. Resource consumption and energy expenses of Steller's Sea eagles in the mixed settlements on the Far East of Russia. – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea eagle Conference in Bjorko, Sweden, 13–17 September 2000. Pp. 327–339.
- Masterov V. B. 2013. The Study of Migration and Spatial Relationships of Steller's Sea Eagles in the Southern Part of the Breeding Range. Avian migrants in the Northern Pacific: Breeding and Stopover sites in changing Earth. Scientific conference of the Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS: Abstracts, Yuzhno-Sakhalinsk, September 3–7, 2013. p. 23
- Masterov V. B., Soloviev M. U., Zykov V. B. 2000. Numbers and current status of the

- population of Steller's Sea Eagle on Sakhalin Island. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Wild Bird Society of Japan. Tokyo. Pp. 45–57.
- Masterov V. B., Zykov V. B., Ueta M. 2003. Wintering of White-tailed and Steller's Sea Eagles at southern Kuril Islands in 1998–99. – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea Eagle Conference in Björkö, Sweden, 13–17 September 2000 (B. Helander, ed.). Stockholm, Sweden. Pp. 203–210.
- McClelland B. R., McClelland P. T., McFadzen M. E. 2006. Longevity of Bald Eagles from autumn concentrations in Glacier National Park, Montana, and assessment of wing-marker durability. – Journal of Raptor Research 40 :151–155.
- McClelland B. R., McClelland P. T., Yates R. E., Caton E. L., McFadzen M. E. 1996. Fledging and migration of juvenile bald eagles from glacier National Park, Montana. – Journal of Raptor Research 30 (2): 79–89.
- McClelland B. R., Young L. S., Shea D. S., McClelland P. T., Allen H. L., Spettigue E. B. 1983. The Bald Eagle concentration in Glacier National Park, Montana: an international perspective for management. – D. M. Bird (ed.). Biology and management of Bald Eagles and Ospreys. Harpell Press, Ste. Anne de Bellevue, Quebec, Canada. Pp. 69–77.
- McCullough M. A. 1986. The post-fledging ecology and population dynamics of Bald Eagles in Maine. Ph. D dissertation. Univ. Maine, Orono, ME U. S. A.
- McGarigal K., Anthony R. G., Isaacs F. B. 1991. Interactions of humans and bald eagles on the Columbia River estuary. – Wildlife Monographs 115: 1–47.
- McGrady M. 2003. Artificial nest provision for white-tailed sea eagle and black stork along the Danube. Natural Reserch, Ltd. Am Rosenhügel 59. A-3500 Krems. 9 pp.
- McGrady M. J., Potapov E. 1999. Brown bear (*Ursus arctos*) feeds on Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) nestling. – Journal of Raptor Research 33(4): 342–343.
- McGrady M. J., Ueta M. J., Potapov E. R., Utekhina I., Masterov V. B., Fuller M., Seegar W. S., Ladyguine A., Lobkov E. G., Zykov V. B. 2000. Migration and wintering of juvenile and immature Steller's Sea Eagles. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Wild Bird Society of Japan. Tokyo. Pp. 83–90.
- McGrady M. J., Ueta M., Potapov E. R., Utekhina I., Masterov V., Ladyguine A., Zykov V., Cibor J., Fuller M., Seegar W. S. 2003. Movements by juvenile and immature Steller's Sea Eagles *Haliaeetus pelagicus* tracked by satellite. – Ibis. vol. 145. P. 318–328.
- McKelvey R. W., Smith D. W. 1979. A Black Bear in a Bald Eagle nest. – Murrelet 60: 106–107.
- Mečionis R. 2003. Artificial nests for White-tailed Eagle. – Sea eagle 2000: Proceedings from the International Sea Eagle Conference in Björkö, Sweden, 13–17 September 2000 (B. Helander, Ed.). Proceedings of the Swedish Society for Nature Conservation, SNF, Stockholm, Sweden. Pp. 377–378.
- Meyburg B.-U. 1994. Steller's Sea-eagle. – del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (eds). Handbook of birds of the world. Vol. 2. New World vultures to guineafowl. Lynx Editions, Barcelona, Spain. P. 123.
- Meyburg B.-U., Lobkov E. G. 1994. Satellite tracking of a juvenile Steller's Sea Eagle *Haliaeetus pelagicus*. – Ibis 136:105–106.
- Milot E., Weimerskirch H., Duchesne P., Bernatchez L. 2007. Surviving with low genetic diversity: the case of albatrosses. – Proceedings of the Royal Society of London B 274: 779–787.
- Mizera T. 1999. Bielik. Monografie Przyrodnicze Nr 4. PT-Druk. Świebodzin, 195 pp. [In Polish, with English Summary].
- Mizera T., Szymkiewicz M. 1991. Trends, status and management of the White-tailed Sea-eagle *Haliaeetus albicilla* in Poland. – Birds of Prey Bulletin 4: 1–10.
- Morioka T. 2000. Aging by molt patterns of flight feathers of non adult Steller's Sea Eagle. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Ueta M., McGrady M. J. (eds). Wild Bird Society of Japan, Tokyo. Pp. 11–16.
- Mourer-Chauviré C. 2004. The birds of the Late Pliocene of Saint-Vallier (Drome, France). – Geobios 37: S97–S114.
- Müller K., Altenkamp R., Brunnberg L. 2007. Morbidity of free-ranging white-tailed sea eagles (*Haliaeetus albicilla*) in Germany. – Journal of Avian Medicine and Surgery 21: 265–274.
- Mueller H. C., Meyer K. 1985. The evolution of reversed sexual dimorphism in size: a comparative analysis of the Falconiformes of the Western Palearctic. – Johnston RF (ed) Current ornithology. Plenum Press, New York. Pp. 61–101

- Muir D. C. G., Norstrom R. J., Simon M. 1988. Organochlorine contaminants in Arctic marine food chains: Accumulation of specific polychlorinated biphenyls and chlordane-related compounds. – *Environmental Science & Technology* 22: 1071–1079.
- Nadeau A. J. 2012. A genetic analysis of bald eagles in the Pacific Northwest: retained genetic diversity following a large-scale population bottleneck. Boise State University Theses and Dissertations. Paper 276.
- Nagasawa K., Torisawa M. (eds.) 1991. Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries. – *Kita-nihon Kaiyo Center Co. Ltd. Sapporo, Japan*. 387 p.
- Nakagawa H. 1998. Current status on Steller's Sea Eagle. Workshop on lead poisoning, Akan, Hokkaido, Japan, Abstract (www.marimo.or.jp/~wpb/lead.htm). In Japanese.
- Nakagawa H. 1999. The Steller's Sea Eagle. – *Birds in Shiretoko*. Shiretoko museum (eds.). Hokkaido Shimbunsha, Sapporo. Pp. 178–219. [In Japanese]
- Nakagawa H. 2011. The result of the Japan and Russian joint investigation about Steller's Sea Eagle and White-tailed Eagle, and the status of wintering Sea Eagles in Hokkaido. Proceedings of the Japan-Russia cooperation symposium on the conservation of the ecosystem in Okhotsk. Sakurai, Y. (eds.) – Ministry of Foreign Affairs & Ministry of the Environment of Japan. P. 265–273.
- Nakagawa H., Lobkov E. G., Fujimaki Y. 1987. Winter censuses on *Haliaeetus pelagicus* in Kamchatka and northern Japan in 1985. – *Strix* 6: 14–19.
- Neufeldt I. A., Wunderlich K. 1981. *Haliaeetus pelagicus* (Pallas). – Dathe H., Neufeldt, I. A. (eds.). *Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel*, 9. Berlin.
- Newman S. H., Anderson D. W., Anderson D. W., Ziccardi M. H., Trupkiewicz J. G., Tseng F. S., Christopher M. M., Zinkl J. G. 2000. An experimental soft-release of oil-spill rehabilitated American Coots (*Fulica americana*): II. Effects on health and blood parameters. – *Environmental Pollution* 107: 295–304.
- Newton I. 1979. Population ecology of raptors. – *Buteo books*. Vermillion. S. D. 399 p.
- Newton I., Marquiss M. 1982. Fidelity to breeding area and mate in Sparrow hawks *Accipiter nisus*. – *Journal of Animal Ecology* 51: 327–341.
- Ochiai A., Tanaka M. 1986. *Maanago*. – *Ichtiology*, 2nd vol. Koseashakoseikaku, Tokyo. [In Japanese]
- Ohshima K. I. 2011. Circulation of the Okhotsk Sea and its relation to the global warming and oil spill. – Proceedings of the Japan-Russia cooperation symposium on the conservation of the ecosystem in Okhotsk. Sakurai, Y., Ohtaishi, N., Hayashi, N. & Ibori, H. (eds.). – Ministry of the Environment of Japan. Pp.11–26.
- Olendorf R. R., Motroni R. S., Call M. W. 1980. Raptor management — The state of the art in 1980. – Washington, D.C.: U. S. Department of Interior, Bureau of Land Management Technical Note Number 345.
- Olson S. L. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae. – *Bull. Brit. Orn. Cl.*, V. 102. P. 8–12.
- Olson S. L., James H. F. 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-passeriformes. – *Ornithological monographs* 45: 1–88.
- Orians G. H. 1961. The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. – *Ecological Monographs* 31: 285–312.
- Ortego J., Calabuig G., Cordero P. J., Aparicio J. M. 2007. Egg production and individual genetic diversity in lesser kestrels. – *Molecular Ecology* 16: 2383–2392.
- Oshima K. I. 2011. Circulation of the Okhotsk Sea and its relation to the global warming and oil spill. The result of the Japan and Russian joint investigation about Steller's Sea Eagle and White-tailed Eagle, and the status of wintering Sea Eagles in Hokkaido. Proceedings of the Japan-Russia cooperation symposium on the conservation of the ecosystem in Okhotsk. Sakurai, Y. (eds.) – Ministry of Foreign Affairs & Ministry of the Environment of Japan. P. 11–26.
- Otaishi N., Honma H. 1998. *Yeso Deer to the Table*. Maruzen, City, Tokyo [in Japanese].
- Pain D. J., Amiard-Triquet C., 1993. Lead poisoning of raptors in France and elsewhere. – *Ecotoxicology and Environmental Safety* 25: 183–192.
- Palmqvist P., Vizcaíno S. F. 2003. Ecological and reproductive constraints of body size in the gigantic *Argentavis magnificens* (Aves, Theratornithidae) from the Miocene of Argentina. – *Ameghiniana* 40 (3): 379–385.
- Palomino D., Carrascal L. M. 2007. Threshold distances to nearby cities and roads influence the bird community of a mosaic landscape. – *Biological Conservation* 140: 100–109.
- Pattee O. H., Franson J. C. 1982. Short-term effects of oil ingestion on American Kestrels (*Falco sparverius*). – *Journal of Wildlife Diseases* 18: 235–241.

- Peakall D. B., Hallett D. J., Bend J. R., Fourman G. L. 1982. Toxicity of Prudhoe Bay crude oil and its aromatic fractions to nestling Herring Gulls. – *Environmental Research* 27: 206–215.
- Peakall D. B., Tremblay J., Kinter W. B., Miller D. S. 1981. Endocrine dysfunction in seabirds caused by ingested oil. – *Environmental Research* 24: 6–14.
- Pellegrini A., Soldani P., Gesi M., Lenzi P., Natale G., Paparelli A. 1997. Effect of varying noise stress duration on rat adrenal gland: an ultrastructural study. – *Tissue and Cell Journal* 29 (5): 597–602.
- Pennycook C. J. 1972. Soaring behaviour and performance of some east African birds, observed from a motor-glider. *Ibis* 114 (2): 178–218.
- Pennycook C. J. 1975. Mechanics of flight. *Avian biology*. N.Y.; L., Vol. 5. P 1–73.
- Pennycook C. J. 1979. Energy costs of locomotion and the concept of 'foraging radius'. – *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem* (Eds A. R. E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). Chicago University Press, Chicago. Pp. 164–184.
- Peters J. L. 1931. Check-list of birds of the world. Cambridge, Harvard University Press. 345 p.
- Peters R. H. 1983. The ecological implications of body size. New York: Cambridge University Press. 329 p.
- Pimm S. L. 1984. Food chains and return times. – Strong D. R. Jr., Simberloff D., Abele L. G., Thistle A. B. (eds). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton. Pp. 397–412.
- Platt J. B. 1976. Bald eagles wintering in a Utah desert. – *American Birds* 30: 783–788.
- Pleninger T. 2006. Habitat loss, fragmentation, and alteration — quantifying the impact of land use changes on a Spanish dehesa landscape by use of aerial photography and GIS, *Landscape Ecology* 21: 91–105.
- Postupalsky S. 1978. The Bald Eagles return. – *Natural History* 87(7): 62–63.
- Potapov E., McGrady M., Utekhina I. 2000a. Steller's Sea Eagle in the Magadan District and in the North of the Khabarovsk District. – Ueta M. & McGrady M. J. (eds). *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. Pp. 205–208.
- Potapov E., Utekhina I., McGrady M. 2000b. Habitat preferences and factors affecting population density and breeding rate of Steller's Sea Eagle (*Haliaeetus pelagicus*) on Northern Okhotia. – Ueta M. & McGrady M. J. (eds). *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. Pp. 59–70.
- Potapov E., Utekhina I., McGrady M., Rimplinger D. 2012. Source-sink populations of the Steller's Sea Eagles (*Haliaeetus pelagicus*) in the Northern part of the Sea of Okhotsk: ecological trams and their conservation implications. – *Ornis Mongolica* 2012 (1): 20–25.
- Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. – *Quarterly Review of Biology* 52: 137–154.
- Rafanomezantsoa S., Watson R. T., Thorstrom R. 2002. Juvenile dispersal of Madagascar Fish-Eagles tracked by satellite telemetry. – *Journal of Raptor Research* 36: 309–314.
- Randla T., Tammur E. 1996. The White-tailed Sea Eagle *Haliaeetus albicilla* population and breeding productivity in Estonia and some regions of NW Europe. – *Eagle studies* (B.-U. Meyburg, and R. D. Chancellor, Eds.). World Working Group on Birds of Prey, Berlin, London, & Paris. Pp. 51–56.
- Ranta B. 1985. The management of bald eagles in Ontario. – J. M. Gerrard and T. M. Ingram, eds. *The bald eagle in Canada*. White Horse Plains Publishing, Headingley, Manitoba. Pp. 210–218.
- Rasmussen D. T., Olson S. L., Simons E. L. 1987. Fossil birds from the Oligocene Jebel Qatrani Formation, Fayum Province, Egypt. – *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 62: 1–20.
- Reed D. H., Frankham R. 2003 Correlation between fitness and genetic diversity. – *Conservation Biology* 17: 230–237.
- Reeve H. K., Westneat D. F., Noon W. A., Sherman P. W., Aquadro C. F. 1990. DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. – *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 87: 2496–2500.
- Restani M. 2000. Age-specific stopover behavior of migrant Bald Eagles. – *Wilson Bulletin* 112: 28–34.
- Richardson C. T., Miller C. K. 1997. Recommendations for protecting raptors from human disturbance: a review. – *Wildlife Society Bulletin* 25(3): 634–638.
- Ricklefs, R. E. 1968. Patterns of growth in birds. – *Ibis* 110: 419–451.

- Ricklefs R. E. 2000. Intrinsic aging-related mortality in birds. – *Journal of Avian Biology* 31: 103–111.
- Rocke T. E., Yuill T. M., Hinsdill R. D. 1984. Oil and related toxicant effects on mallard immune defences. – *Environmental Research* 33: 343–352.
- Rodgers Jr. J. A., Smith H. T. 1997. Buffer zone disturbances to protect foraging and loafing waterbirds from human disturbance in Florida. – *Wildlife Society Bulletin* 25: 139–145.
- Rudnick, J. A., Katzner T. E., Dewoody, J. A.. 2005. Using naturally shed feathers for individual identification, genetic parentage analyses, and population monitoring in an endangered Eastern Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan. – *Molecular Ecology* 14: 959–967.
- Saito K. 2009. Lead poisoning of Steller's Sea-Eagle (*Haliaeetus pelagicus*) and White-tailed Eagle (*Haliaeetus albicilla*) caused by the ingestion of lead bullets and slugs, in Hokkaido, Japan. – Ingestion of lead from spent ammunition: implications for wildlife and humans (R. T. Watson, M. Fuller, M. Pokras, and G. Hunt, Eds.). *The Peregrine Fund, Boise, ID*. Pp. 302–309.
- Saito K. 2011a. Background of lead poisoning and sources of lead in the Steller's and White-tailed Sea Eagles in Hokkaido, Japan. – Bleivergiftungen bei Greifvögeln: Ursachen, Erfahrungen, Lösungsmöglichkeiten. Der Seeadler als Indikator (O. Krone, Ed.). *Leibniz-institute für Zoo- und Wildtierforschung (IZW), Berlin*. Pp. 78–85.
- Saito K. 2011b. [Solutions to reduce the lead exposure to Steller's and White-tailed Sea Eagles in Hokkaido, Japan]. Pages 108–113 in *Bleivergiftungen bei Greifvögeln: Ursachen, Erfahrungen, Lösungsmöglichkeiten. Der Seeadler als Indikator* [Lead intoxication in birds of prey: causes, experiences, potential solutions. The White-tailed Sea Eagle as indicator] (O. Krone, Ed.). *Leibniz-institute für Zoo- und Wildtierforschung (IZW), Berlin*.
- Saurola P., Stjenberg T., Högmänder J., Koivusaari J., Ekblom H., Helander B. 2003. Survival of juvenile and sub-adult Finnish white-tailed sea eagles un 1991–1999: a preliminary analysis based on resightings of colour-ringed individuals. – Helander B., Marquiss M., Bowerman W. (eds) *Sea eagle 2000, conference proceedings of the Swedish society for nature conservation, Stockholm, 13–17 September 2000*. Pp. 155–167.
- Schoener T. W. 1971. Theory of Feeding Strategies. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369–404.
- Schulenberg T. S. 2009. Harpy eagle (*Harpia harpia*). – Schulenberg T. S. (Ed.) *Neotropical Birds Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca.
- Sea Eagle Research Group. 1985. Distribution of White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla* and Steller's Sea Eagles *H. pelagicus* in east Hokkaido, 2. 12 p. (jap)
- Sergio F., Tavecchia G., Blas J., López L., Tanferna A., Hiraldo F. 2011. Variation in age-structured vital rates of a long-lived raptor: Implications for population growth. – *Basic and Applied Ecology* 12 (2): 107–115.
- Servheen C., English W. 1979. Movements of rehabilitated Bald Eagles and proposed seasonal movement patterns of Bald Eagles in the Pacific Northwest. – *Journal of Raptor Research* 13: 79–88.
- Shephard J. M., Hughes J. M., Catterall C. P., Olsen P. D. 2005. Conservation status of the White-bellied Sea-Eagle *Haliaeetus leucogaster* in Australia determined using mtDNA control region sequence data. *Conservation Genetics*. 6:413–429.
- Sherrod S. K., White C. M., Williamson F. S. L. 1977. Biology of the Bald Eagle on Amchitka Island, Alaska. – *Living Bird* 15: 143–182.
- Shibaev Yu. A. 1987. Interim report on population survey of Steller's Sea-Eagle in winter in USSR. – *Third Japan-USSR Bird Protection Symposium, 21 November 1986*. P. 8.
- Shiraki S. 1996. Distributions of Steller's Sea and White-tailed Eagles in the rivers of Hokkaido. – *Survey of the status and habitat conditions of threatened species, 1995*. Environment Agency, Tokyo, Japan. Pp. 15–27.
- Shiraki S. 2001. Foraging habitats of Steller's sea-eagles during the wintering season in Hokkaido, Japan. – *Journal of Raptor Research* 35: 91–97.
- Shiraki S. 2002. Post-fledgling movements and foraging habitats of immature white-tailed sea eagles in the Nemuro region, Hokkaido, Japan. – *Journal of Raptor Research* 36 (3): 220–224.
- Siebold I., Helbig A. J. 1996. Phylogenetic relationship of the sea eagles (genus *Haliaeetus*): reconstructions based on morphology, allozymes and mitochondrial DNA sequences. – *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 34: 103–112.

- Skagen S. K., Knight R. I., Orians G. H. 1991. Human disturbances on avian scavenging guild. – *Ecological Applications* 1: 215–225.
- Snyder S. B., Fox J. G., Soave O. A. 1973. Mortalities in waterfowl following bunker C fuel exposure. – Stanford Medical Center. Stanford. California.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 2000. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Co. New York, 2000. 3d ed. 887 p.
- Spielman D., Brook B. W., Frankham R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 15261–15264.
- Staab R. 1990. The oldest Golden Eagle so far. – *Vår Fågelvärld* 49: 34.
- Stalmaster M. V. 1981. *Ecological Energetics and Foraging Behavior of Wintering Bald Eagles*. – Ph.D dissertation, Utah State University, Logan. 157 p.
- Stalmaster M. V. 1987. *The Bald Eagle*. Universe Books, New York. 227 p.
- Stalmaster M. V., Gessaman J. A. 1984. *Ecological Energetics and Foraging Behavior of Overwintering Bald Eagles*. – *Ecological Monographs* 54: 407–428.
- Stalmaster M. V., Kaiser J. L. 1997. Winter ecology of Bald Eagles in the Nisqually River Drainage, Washington. – *Northwest Science* 71: 214–233.
- Stalmaster M. V., Kaiser J. L. 1998. Effects of Recreational Activity on Wintering Bald Eagles. – *Wildlife Monographs* 137: 1–46.
- Stalmaster M. V., Newman J. R. 1978. Behavioral Responses of Wintering Bald Eagles to Human Activity. *Journal of Wildlife Management* 42: 506–513.
- Steidl R. J., Anthony R. G. 1996. Responses of Bald Eagles to human disturbance during the summer in interior Alaska. – *Ecological Applications* 10 (1): 258–268.
- Steidl R. J., Anthony R. G. 2000. Experimental effects of human activity on breeding bald eagles. – *Ecological Applications* 10 (1): 258–268.
- Stjernberg T. 2003. Protection of nesting areas of the White-tailed Sea Eagle in Finland. – Helander B., Marquiss M., Bowerman W. (eds) *Sea eagle 2000*, conference proceedings of the Swedish society for nature conservation, Stockholm, 13–17 September 2000. Pp. 355–363.
- Struwe-Juhl B. 2003. Age-structure and productivity of a German white-tailed sea eagle population. – Helander B., Marquiss M., Bowerman W. (eds) *Sea eagle 2000*, conference proceedings of the Swedish society for nature conservation, Stockholm, 13–17 September 2000. Pp. 181–190.
- Szaro R. C., Albers P. H., Coon N. C. 1978. Petroleum: Effects on mallard egg hatchability. – *Journal of Wildlife Management* 42 (2): 404–406.
- Tanabe S. 1988. PCB problems in future: Foresight from current knowledge. – *Environmental Pollution* 50: 5–28.
- Taylor M. 2006. Desert Nesting Bald Eagle post-fledging survival analysis 1977–2003. Addendum to the Population viability analysis. Center for Biological Diversity. 8 p.
- Tegelström, H., Sjöberg, G. 1995. Introduced Swedish Canada geese (*Branta canadensis*) have low levels of genetic variation as revealed by DNA fingerprinting. – *Journal of Evolutionary Biology* 8:195–207.
- Terborgh J., Winter B. 1980. Some causes of extinction. *Ecological Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland. Pp. 119–133.
- Thompson W. A., Vertinsky I., Krebs J. R. 1974. The survival value of flocking in birds: a simulation model. – *Journal of Animal Ecology* 43: 785–820.
- Tingay R. E., Culver M., Hallerman E. M., Watson R. T., Fraser J. D. 2002. Subordinate males sire offspring in Madagascar Fish-Eagle (*Haliaeetus vociferoides*) polyandrous breeding groups. – *Journal of Raptor Research* 36: 280–286.
- Tomek T. 1999. The birds of North Korea. Non-Passeriformes. – *Acta Zoologica Cracoviensia* 42: 1–217.
- Treisman M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion. *Animal Behaviour* 23: 779–800.
- Trimper P. G., Standen N. M., Lye L. M., Lemon O., Chubbs T. E., Humphries G. W. 1998. Effects of low-level jet aircraft noise on the behaviour of nesting osprey. – *Journal of Applied Ecology* 35: 122–130.
- Tyrberg T. 1998. *Pleistocene Birds of the Palearctic. A Catalogue*. – Publications of the Nuttall Ornithological Club No 27. 720 pp.
- Tyrberg T. 2008. Supplement to the Pleistocene birds of the Palearctic: A Catalogue. <http://web.telia.com/~u11502098/pleistocene.pdf>.
- U. S. Fish and Wildlife Service. 1986. Use of lead shot for hunting migratory birds in the United States: final supplemental environmental impact statement. Washington DC: US Department of the Interior Fish and Wildlife Service.

- Ueta M. 1998. Problem of Lead poisoning in birds. – *Yacho* 615: 36–38. [In Japanese]
- Ueta M., Koita M. 1996. The relationship between distribution of Steller's Sea Eagles and salmon as their food. – Survey of the status and habitat conditions of threatened species. Environment Agency, Tokyo, Japan. Pp. 11–14.
- Ueta M., Koita M., Fukui K. 1999. The relationship between the autumn distributions of salmon and of Steller's Sea-eagles and White-tailed Eagles in Hokkaido, Japan. – *Strix* 17:25–29.
- Ueta M., Lobkov E. G., Fukui K., Kato K. 1996. The food resources of Steller's Sea Eagle in eastern Hokkaido. – Survey of the Status and Habitat Conditions of Threatened Species 1995. Tokyo, Japan: Environment Agency. Pp. 37–43. [in Japanese with English summary].
- Ueta M., Masterov V. 2000. Estimation by a computer simulation of population trend of Steller's Sea Eagles. – First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in Asia, 9–15 February 1999, Tokyo and Hokkaido, Japan. Wild Bird Society of Japan, Tokyo. Pp. 111–116
- Ueta M., McGrady M. J., Nakagawa H., Sato F., Masterov V. B. 2003. Seasonal change in habitat use in Steller's Sea Eagles. – *Oryx* 37: 110–114.
- Ueta M., Sato F., Nakagawa H., Mita N. 2000. Migration routes and differences of migration schedule between adult and young Steller's Sea Eagles *Haliaeetus pelagicus*. – *Ibis* 142: 35–39.
- Vaurie C. 1965. The birds of the Palearctic fauna, a systematic reference. Non-Passeriformes. H. F. and G. Witherby, London. 763 p.
- Walsberg, G. E. 1983. Ecological energetics: What are the questions? – Perspectives in Ornithology. Cambridge University Press. Pp. 135–164.
- Watson J. W., Pierce D. J. 1998. Migration, diets, and home ranges of breeding Bald Eagles along Hood Canal and at Indian Island, Washington. – Final Report. Washington Department of Fish and Wildlife, Olympia, WA.
- Watson R. T., Razafindramanana S., Thorstrom R., Rafanomezantsoa S. 1999. Breeding biology, extra-pair birds, productivity, siblicide and conservation of the Madagascar fish eagle. – *Ostrich* 70: 105–111.
- Wayland M., Wilson K. L., Elliott J. E., Miller M. J. R., Bollinger T., McAdie M. 2003. Mortality, morbidity, and lead poisoning of eagles in Western Canada, 1986–98. – *Journal of Raptor Research* 37 (1): 1–18.
- Weick F. 1980. Birds or prey of the World. Hamburg and Berlin, Paul Parey. 159 p.
- White C. M., Ritchie R. J., Cooper B. A. 1993. Density and productivity of Bald Eagles in Prince William Sound, Alaska, after the Exxon Valdez oil spill. – P. G. Wells, J. N. Butler, and J. S. Hughes [eds.], Exxon Valdez oil spill: fate and effects in Alaskan waters. Special Technical Publication 1219, American Society for Testing and Materials, Philadelphia, PA. Pp. 762–779.
- White C. M., Sherrod S. K. 1973. Advantages and disadvantages of the use of rotor-winged aircraft in raptor surveys. – *Raptor Research* 7: 97–104.
- Whitfield D. P., Douse A., Evans R. J., Grant J., Love J., McLeod D. R. A., Reid R., Wilson J. D. 2009. Natal and breeding dispersal in a reintroduced population of White tailed *Eagles Haliaeetus albicilla*. – *Bird Study* 56 (2): 177–186.
- Wiemeyer S. N., Bunck C. M., Stafford C. J. 1993. Environmental contaminants in bald eagle eggs—1980–1984—and further interpretations of relationships to productivity and shell thickness. – *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 24: 213–227.
- Wiemeyer S. N., Frenzel R. W., Anthony R. G., McClelland B. R., Knight R. L. 1989. Environmental contaminants in blood of western bald eagles. – *Journal of Raptor Research* 23: 140–146.
- Wiens, J. A. 1985. Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. – M. L. Cody (ed). Habitat selection in birds. Academic Press, Toronto, Canada. Pp. 227–251.
- Wink M., Heidrich P., Fentzloff C. 1996. A mtDNA phylogeny of sea eagles (genus *Haliaeetus*) based on nucleotide sequences of the cytochrome b-gene. – *Biochemical Systematics and Ecology* 24 (7/8): 783–791.
- Wood P. B., Collopy M. W., Sekerak C. M. 1998. Postfledging nest dependence period for Bald Eagles in Florida. – *Journal of Wildlife Management* 62: 333–339.
- Woods C. P., Heinrich W. R., Farry S. C., Parish C. N., Osborn S. A. H., Cade T. J. 2007. Survival and reproduction of California Condors released in Arizona. – California Condors in the 21st Century. (A. Mee, L. S. Hall, and J. Grantham, Eds.) American

- Ornithologists' Union and Nuttall Ornithological Club. Pp. 57–78.
- Working Group of White-tailed Eagle and Steller's Sea Eagles (WGWS). 1996. Wintering status of Steller's Sea Eagles and White-tailed Eagles in northern Japan. – Survey of status and habitat conditions of threatened species. Environment Agency, Tokyo, Japan. Pp. 1–9.
- Wunderlich K. 1980. Zum Nahrungsspektrum freilebender Riesenseeadler, *Haliaeetus pelagicus* (Pallas), im Fernen Osten. – Mitu. 5 (1–2). [In German].
- Young H. 1968. A consideration of insecticide effects on hypothetical avian populations. – Ecology 49: 991–994.
- Zoo Family Mourns Death of Oldest Living Andean Condor in Captivity. 2010. Connecticut's Beardsley Zoo. Beardsleyzoo.org (2010-01-26). <http://beardsleyzoo.org/node/150>.
- Zukowsky L. 1966. My encounters with the black sea eagle (*Haliaeetus pelagicus niger* Heude), of Korea. Der Zoologische Garten 52: 54–59.

Приложение

Приложение 1. Возрастные изменения окраски белоплечего орлана

Определительные признаки	Окраска и её изменения		
	Слетки (ювенильный наряд)	Возраст 1 год; 2-й год жизни (1-й годовой наряд; 1-я линька)	Возраст 2 года; 3-й год жизни (2-й годовой наряд; 2-я линька)
	Гнездовой (Juvenile)	Юношеский (Immature)	
Тело	Однотонное черновато-бурое, равномерное окрашивание груди, живота, спины и головы. Светлые стержни кроющих перьев образуют продольные пестрины палево-бурого цвета. На пояснице чешуйчатый рисунок, образован светлой окантовкой кроющих перьев	Черновато-бурое или буро-коричневое, светлее, чем у слетков, т.к. перья успели выгореть и обноситься, но темнее, чем у более старших птиц. На спине и крыльях хорошо заметен чешуйчатый рисунок, образованный светлыми концами кроющих перьев. Щека и заглазничная область темные, пепельно-бурые, контрастирующие с шеей, лбом и теменем	Буро-серого или коричнево-бурого цвета, несколько светлее, чем у годовалых птиц. На спине и крыльях хорошо заметен чешуйчатый рисунок, образованный светлыми концами кроющих перьев
«Капюшон» из длинных остроконечных перьев на голове, задней и боковой поверхности шеи	Нет	Нет	Нет
Лоб	Коричнево-бурый	Коричнево-бурый	От коричнево-бурого до светло-бурого
Верхняя поверхность крыла	Грязно-белые основания и внутренние опахала средних кроющих S образуют широкую светлую полосу вдоль крыла. Вторая тонкая светлая полоса образована беловатыми кончиками больших кроющих S. Основания больших и средних кроющих P грязно-белые, образуют большое светлое пятно на сгибе кисти	Средние кроющие S грязно-белого тона образуют широкую светлую полосу вдоль крыла, хорошо различимую как в полете, так и на сложенном крыле. Вторая тонкая светлая полоса образована беловатыми кончиками больших кроющих S. Основания больших и средних кроющих P грязно-белые, образуют светлое пятно на сгибе кисти	Средние кроющие S грязно-белого тона образуют широкую светлую полосу вдоль крыла, хорошо различимую как в полете, так и на сложенном крыле. Вторая тонкая светлая полоса образована беловатыми кончиками больших кроющих S. Светлое пятно на сгибе кисти становится меньше по площади

<p>Возраст 3 года; 4-й год жизни (3-й годовой наряд; 3-я линька)</p>	<p>Возраст 4 года; 5-й год жизни (4-й годовой наряд; 4-я линька)</p>	<p>Возраст 5 лет; 6-й год жизни (5-й годовой наряд; 5-я линька)</p>	<p>Возраст 6 лет; 7-й год жизни (6-й годовой наряд; 6-я линька)</p>
<p>Подростковый (Subadultus)</p>		<p>Взрослый (Adultus)</p>	
<p>Общий тон окраски буро-серый или коричнево-бурый, становится светлее. Окраска тела перестает быть пестрой, становится однотонной, слегка чешуйчатой благодаря светлому канту на кроющих перьях</p>	<p>Однотонное серо-коричнево-бурое. Из-за светлых бежевых каемок на кроющих перьях окраска спины, груди и поясницы выглядит чешуйчатой</p>	<p>Общий тон графитно-бурый, похож на окрас взрослых птиц. Из-за бежевых каемок на кроющих перьях окраска спины, груди и поясницы выглядит слегка чешуйчатой. Маховые перья и их кроющие несколько темнее, черно-бурые</p>	<p>Общий тон графитно-бурый. Маховые перья и их кроющие несколько темнее, черно-бурые</p>
<p>На голове и задней поверхности шеи намечается коричневато-палевый «капюшон» из длинных острых перьев с продольными пестринами</p>	<p>Коричневато-палевый; становится более заметным</p>	<p>Хорошо выражен, очерчен продольными длинными пестринами беловато-бежевого цвета вдоль стержней длинных острых перьев</p>	<p>Хорошо выражен, несколько светлее общего фона оперения. С возрастом пестрины становятся еще светлее, из-за чего «капюшон» матерых птиц приобретает седоватый оттенок</p>
<p>У некоторых особей начинают появляться отдельные белые перышки на границе восковицы, у других нет</p>	<p>Количество белых перышек на месте будущего пятна увеличивается, но они могут и вовсе отсутствовать</p>	<p>Над восковицей появляется небольшое белое пятно. Некоторые птицы в возрасте 3-4 лет уже имеют такие пятна, но у других птиц старше пяти лет они могут еще отсутствовать</p>	<p>Ярко-белый; у некоторых птиц только в этом возрасте лоб становится частично или полностью белым. Также с возрастом на затылке может появляться небольшое белое пятнышко</p>
<p>Продольные полосы, образованные светлыми полями кроющих маховых перьев, почти полностью исчезают</p>	<p>Верхние кроющие становятся однотонно буро-коричневыми с тонкими белыми каемками на вершинах, создающими чешуйчатый рисунок. Светлые полосы вдоль крыла полностью исчезают</p>	<p>Верхние кроющие крыла (малые и краевые) белого цвета и формируют характерные белые плечи. Остальное крыло однотонное графитно-бурое</p>	<p>Типичная окраска взрослых особей с белым пятном вдоль переднего края крыла и кистевого сгиба и однотонным графитно-бурым оперением</p>

Приложение 1. (продолжение)

Определительные признаки	Окраска и её изменения		
	Слетки (ювенильный наряд)	Возраст 1 год; 2-й год жизни (1-й годовой наряд; 1-я линька)	Возраст 2 года; 3-й год жизни (2-й годовой наряд; 2-я линька)
	Гнездовой (Juvenile)	Юношеский (Immature)	
Нижняя поверхность крыла	Маховые перья темно-серые. Первые P1-P5 имеют большое белое поле на внутреннем опахале и образуют заметное светлое пятно на сгибе крыла в форме веера. Остальные P и все S однотонные черно-бурые. Белесые опахала средних кроющих S создают широкую светлую полосу, идущую вдоль всего крыла. Более тонкая пунктирная светлая полоса образована белыми основаниями S, но не всегда заметна, т.к. прикрывается большими кроющими перьями	Маховое оперение как у слетков. Первые P1-P5 имеют грязно-белое поле на внутреннем опахале: P1-P4-70-80%, P5-40%, P6-P10-15% площади пера. Соответствующие им большие кроющие перья тоже имеют беловатые основания, которые образуют хорошо заметное светлое пятно в форме веера. Размеры светлого пятна могут варьировать. Средние кроющие S грязно-белого цвета с темными вершинами, образуют размытую светлую широкую непрерывную полосу, которая тянется по всей длине крыла	Светлая порция у P1-P 4 сохраняется преимущественно в основании перьев и занимает около 25-30% площади внутреннего опахала. Светлое пятно становится вытянутым и меньше по площади, чем у годовалых птиц. Средние кроющие S грязно-белого цвета образуют размытую светлую непрерывную полосу по всей длине крыла
Плечо, крылышко	Черно-бурое без выраженных белых пестрин. У сидящей птицы заметная широкая светлая полоса на сгибе крыла и более тонкая пунктирная полоса ниже. Крылышко темно-бурое	Коричнево-бурое без выраженных белых пестрин. У сидящей птицы заметная широкая светлая полоса на сгибе крыла и более тонкая пунктирная полоса ниже. Крылышко темно-бурое	Коричнево-бурое без выраженных белых пестрин. У сидящей птицы заметная широкая светлая полоса на сгибе крыла и более тонкая пунктирная полоса ниже. Крылышко бурое
Подмышечные, нижние плечевые перья и их кроющие	Грязно-белые, испещренные буроватыми пятнами с темно-коричневой вершиной, образуют заметное на раскрытом крыле светлое пятно	Грязно-белые, испещренные буроватыми пятнами с темно-коричневой вершиной, образуют заметное на раскрытом крыле светлое пятно	Становятся более темными, так что белое пятно под мышкой становится менее заметным
Оперение голеней («штаны»)	Темно-бурое, иногда со светлой охристой каймой на перьях голени	Темно-бурое, светлые вершины кроющих голени образуют чешуйчатый рисунок	Темно-бурое, светлые вершины кроющих голени образуют чешуйчатый рисунок
Надхвостье	Бурое со светлым грязно-белым основанием перьев и серовато-палевым крапом на их опахалах	Бурое с грязно-белыми пятнами	Перья имеют грязно-белое основание и внутреннее опахало с бурыми поперечными пятнами на вершине и внешнем опахале

<p>Возраст 3 года; 4-й год жизни (3-й годовой наряд; 3-я линька)</p>	<p>Возраст 4 года; 5-й год жизни (4-й годовой наряд; 4-я линька)</p>	<p>Возраст 5 лет; 6-й год жизни (5-й годовой наряд; 5-я линька)</p>	<p>Возраст 6 лет; 7-й год жизни (6-й годовой наряд; 6-я линька)</p>
<p>Подростковый (Subadultus)</p>		<p>Взрослый (Adultus)</p>	
<p>Светлое пятно на сгибе крыла заметно редуцируется. P1-P4 линяют и становятся почти черными. Белое поле сохраняется на внутренних опахалах P5-P6, занимая примерно 1/3 их площади. Основание P8-P10 иногда с белым сужающимся полем. Основания больших кроющих P1-P4 остаются грязно-белыми. Светлое пятно на кисти небольшое, размытое, но все еще заметное. Светлая продольная полоса, образованная средними кроющими, становится нечеткой и распадается на серию белых пятен</p>	<p>Первостепенные маховые перья не имеют белых пятен, но в основании P4-P7 может быть белый крап, выглядящий как продолговатая «туманность» на раскрытом крыле. Беловатые основания средних кроющих P4-P8 и некоторых средних кроющих S образуют короткие прерывающиеся светлые продольные полосы</p>	<p>P1-P10 полностью окрашены в темный цвет, но может сохраняться легкая белая рябь в основании опахал некоторых перьев, которая не выглядит как единое белое пятно на раскрытом крыле. Продольные светлые полосы на исподе крыла исчезают, однако в основании больших кроющих могут оставаться белые крапины</p>	<p>Маховое оперение дымчато-черного цвета, без белых пятен. На некоторых внутренних P, а также на больших кроющих перьях может сохраняться белый крап. Нередко и у взрослых птиц можно видеть целиком белые одно или несколько внутренних P, или отдельные наружные и внутренние кроющие перья</p>
<p>На изгибе крыла появляются белые малые и крайние кроющие перья; плечо становится пестрым с отдельными белыми пятнами на темном фоне, образующими сгущение на кистевом суставе. Основание крылышка становится белым, остальная часть бурая</p>	<p>Формируется отчетливое белое пятно. На общем белом фоне разбросаны отдельные светло-бурые пятна. В районе кисти пятно становится чисто-белым. Крылышко бурое, но его основание и внутренняя часть белые</p>	<p>Пятно на плечах становится чисто-белым, либо с редкими бурыми пестринами. Большая часть крылышка белая, благодаря чему на сгибе сложенного крыла появляется вертикальная белая порция, которой в явном виде не было у орланов в возрасте 3-4 лет</p>	<p>Пятно на плечах становится полностью белым, практически без пестрин. Крылышко почти чисто-белое, благодаря чему вертикальная белая порция на сгибе крыла становится хорошо заметной</p>
<p>В основном темные, но некоторое количество белых перьев может сохраняться. Белое пятно в основании крыла плохо заметно</p>	<p>Черные (иногда основание может оставаться беловатым), поэтому белое пятно в основании крыла почти исчезает</p>	<p>Черные, подмышечных светлых пятен нет</p>	<p>Черные, подмышечных светлых пятен нет</p>
<p>Белое с крупными бурыми пятнами. Внутренняя поверхность и верхняя часть бедер темная, серо-бурая</p>	<p>Белое с отдельными бурыми пятнами. Оперение на внутренней поверхности бедер темное, серо-бурое</p>	<p>Белое с редкими бурыми пятнами на кроющих бедра и голени. Оперение на внутренней поверхности бедер коричнево-серое</p>	<p>Чисто-белое, с темными коричнево-серыми перьями на внутренней поверхности бедер</p>
<p>Чисто-белое с отдельными темными коричневыми перьями или пятнами</p>	<p>Чисто-белое с редкими темными коричневыми пестринами</p>	<p>Белое, ближе к поясице могут сохраняться отдельные бурые пятна</p>	<p>Белое, но могут сохраняться отдельные темные пестрины</p>

Приложение 1. (окончание)

Определительные признаки	Окраска и её изменения		
	Слетки (ювенильный наряд)	Возраст 1 год; 2-й год жизни (1-й годовой наряд; 1-я линька)	Возраст 2 года; 3-й год жизни (2-й годовой наряд; 2-я линька)
	Гнездовой (Juvenile)	Юношеский (Immature)	
Подхвостье	Бурое со светлым грязно-белым основанием перьев и серовато-палевым крапом на опахалах перьев	Бурое с грязно-белыми пятнами, или бурое с чешуйчатыми пестринами, образованными светлыми вершинами кроющих перьев	Светло-бурое с тонкими белыми каймами на вершинах кроющих перьев
Хвост	Возможны вариации окраски: 1) чисто-белый, только на 1-2 крайних рулевых темные бурые пятна у вершины пера; 2) на белом фоне размытая серо-бурая полоса шириной 3-5 см с ровной белой каймой по краю хвоста; 3) на белом фоне отчетливая темно-бурая полоса 3-5 см шириной с белой зубчатой каймой по краю хвоста; 4) на грязно-белом фоне черновато-бурая полоса 8-12 см шириной, практически без белого канта	Такой же, как у слетков: от чисто-белого (1) до грязно-белого (2) с широким темным полем по краю хвоста: 1) чисто-белый с размытой темной каймой, утолщающейся к крайним рулевым перьям; 2) грязно-белый, вершины рулевых перьев на 1/2-1/3 черно-бурые, образуют четкую темную полосу шириной 5-8 см. Темная полоса может иметь пилообразную форму. Белая кайма по краю хвоста может отсутствовать из-за изношенности перьев	Сходен с окраской хвоста годовалых птиц. Возможны вариации окраски от грязно-белого, с размытой тонкой темной каймой, до чисто-белого с контрастной широкой темной полосой по всему краю хвоста, либо только несколько крайних рулевых перьев имеют темные вершины
Надклювье	Желтовато-роговое в основании с плавным потемнением к концу клюва, серым кончиком (крючком) и коньком клюва. Восковица светлая, желтовато-серая	От желтовато-рогового до охристо-желтого. Конек клюва и кончик (крючок) темно-серого, почти черного цвета, образуют хорошо заметную темную полосу. Восковица телесно-желтого цвета	Бледно-желтого или охристо-желтого цвета. Кончик и конек клюва черные, образуют черную полосу, идущую до восковицы или только на 2/3 длины надклювья. Восковица более интенсивного телесно-желтого цвета, чем у однолетних птиц.
Подклювье	Конец подклювья (примерно 1/2 длины) светло-желтый, его основание и угол рта бледно-телесного цвета	Конец подклювья (примерно 1/2 длины) желтовато-охристый, его основание и угол рта светло-телесного цвета	Конец подклювья (примерно 1/2 длины) желтый, его основание и угол рта телесно-желтого цвета
Радужина глаз	Темно-коричневая	Темно-коричневая	Коричневая
Орбитальное кольцо	Желтовато-серое	Желтовато-телесное	Бледно-желтое
Лапы	Бледно-телесного цвета	От телесного до светло-желтого	Светло-желтые, несколько желтее, чем у годовалых

Возраст 3 года; 4-й год жизни (3-й годовой наряд; 3-я линька)	Возраст 4 года; 5-й год жизни (4-й годовой наряд; 4-я линька)	Возраст 5 лет; 6-й год жизни (5-й годовой наряд; 5-я линька)	Возраст 6 лет; 7-й год жизни (6-й годовой наряд; 6-я линька)
Подростковый (Subadultus)		Взрослый (Adultus)	
Чисто-белое с отдельными темно-коричневыми крапинами	Чисто-белое с редкими темными коричневыми пестринами	Белое с редкими темными коричневыми пестринами	Белое, но могут сохраняться отдельные темные пестрины
Чисто-белый, иногда с темными пестринами вдоль стержня и на концах нескольких крайних рулевых перьев	Чисто-белый, иногда с отдельными небольшими бурыми пятнами на вершинах 2-3 крайних рулевых перьев	Чисто-белый, изредка с единичными небольшими бурыми пестринами на опахалах 2-3 крайних рулевых перьев	Полностью белый
Ярко-желтое, равномерно окрашенное, без серого кончика и конька клюва, либо сохраняется едва заметная серая полоска на изгибе роговицы и черный кончик. Восковица ярко-желтая, такая же, как надклювье	Ярко-желтое, равномерно окрашенное, без серого кончика и конька клюва. Восковица ярко-желтая, такая же, как надклювье	Ярко-желтое, равномерно окрашенное, без серого кончика и конька клюва. Восковица яркая лимонно-желтая	Роговица яркого желто-оранжевого цвета. Восковица ярко желто-охристого насыщенного цвета, чуть темнее роговицы
Подклювье и угол рта ярко-желтые, такие же, как надклювье	Подклювье и угол рта ярко-желтые, такие же, как надклювье	Подклювье и угол рта ярко-желтые, такие же, как надклювье	Подклювье и угол яркого желто-оранжевого цвета, как надклювье
Серовато-желтая или тускло желтая, заметно светлее зрачка	Беловато-желтая, заметно светлее зрачка	Беловато-желтая, заметно светлее зрачка	Желтовато-белая, заметно светлее зрачка
Желтое, такое же, как бровь	Желтое, такое же, как бровь	Ярко-желтое, такое же, как бровь	Ярко-желтое, такое же, как бровь
Ярко-желтые	Ярко-желтые	Ярко-желтые	Ярко-желтые

Приложение 2. Диета белоплечих орланов в разных частях ареала¹

Северо-западное Приохотье (по I. Utekhina et al., 2000)

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Млекопитающие				
Падаль	—	11	32.4	2.00
Ондатра	<i>Ondatra zibethicus</i>	8	23.5	1.46
Полевки	<i>Clethrionomys</i> sp.	4	11.8	0.73
Лисица	<i>Vulpes vulpes</i>	4	11.8	0.73
Кольчатая нерпа (белек)	<i>Phoca hispida ochotensis</i>	4	11.8	0.73
Соболь	<i>Martes zibellina</i>	1	2.9	0.18
Собака (щенок)	<i>Canis familiaris</i>	1	2.9	0.18
Американская норка	<i>Mustela vison</i>	1	2.9	0.18
Птицы				
Кайра sp.	<i>Uria</i> sp.	114	30.1	20.77
Моевка (ad)	<i>Rissa tridactyla</i>	40	10.6	7.29
Тихоокеанская чайка (ad)	<i>Larus schistisagus</i>	28	7.4	5.10
Моевка (juv)	<i>Rissa tridactyla</i>	28	7.4	5.10
Большая конюга (ad)	<i>Aethia cristatella</i>	24	6.3	4.37
Топорок	<i>Lunda cirrhata</i>	23	6.1	4.19
Птицы (бно)	—	13	3.4	2.37
Тихоокеанская чайка (sad)	<i>Larus schistisagus</i>	12	3.2	2.19
Берингов баклан (juv)	<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	11	2.9	2.00
Тихоокеанская чайка (juv)	<i>Larus schistisagus</i>	9	2.4	1.64
Старик	<i>Synthliboramphus antiquus</i>	9	2.4	1.64
Очковый чистик	<i>Cepphus carbo</i>	8	2.1	1.46
Чистик (бно)	<i>Cepphus</i> sp.	7	1.8	1.28
Берингов баклан (ad)	<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	6	1.6	1.09
Чайки (бно)	<i>Larus</i> sp.	5	1.3	0.91
Утки (бно)	—	3	0.8	0.55
Глупыш	<i>Fulmarus glacialis</i>	3	0.8	0.55
Белобрюшка	<i>Aethia psittacula</i>	3	0.8	0.55
Длинноносый крохаль	<i>Mergus serrator</i>	2	0.5	0.36
Озерная чайка	<i>Larus ridibundus</i>	2	0.5	0.36
Ворон	<i>Corvus corax</i>	2	0.5	0.36
Черная ворона	<i>Corvus corone</i>	2	0.5	0.36

¹ Обозначения: «бно» — «ближе не определено», «sp.» — определено до рода, «juv» — птенец, «ad» — взрослая особь, «sad» — молодая особь.

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Лебедь (бно)	<i>Cygnus sp.</i>	1	0.3	0.18
Широконоска	<i>Anas clypeata</i>	1	0.3	0.18
Кряква (juv)	<i>Anas platyrhynchos</i>	1	0.3	0.18
Шилохвость	<i>Anas acuta</i>	1	0.3	0.18
Горбоносый турпан	<i>Melanitta deglandi</i>	1	0.3	0.18
Чернозобая гагара	<i>Gavia arctica</i>	1	0.3	0.18
Берингов баклан (sad)	<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	1	0.3	0.18
Моевка (птены)	<i>Rissa tridactyla</i>	1	0.3	0.18
Чайка, слеток (бно)	<i>Larus sp.</i>	1	0.3	0.18
Кайра (слеток)	<i>Uria sp.</i>	1	0.3	0.18
Ипатка	<i>Fratercula corniculata</i>	1	0.3	0.18
Большая конюга (juv)	<i>Aethia cristatella</i>	1	0.3	0.18
Длинноклювый пыжик	<i>Brachyramphus perdix</i>	1	0.3	0.18
Белая сова	<i>Nyctea scandiaca</i>	1	0.3	0.18
Болотная сова	<i>Asio flammeus</i>	1	0.3	0.18
Ворон (juv)	<i>Corvus corax</i>	1	0.3	0.18
Воробьиные (бно)	<i>Passeriformes</i>	1	0.3	0.18
Яйца	—	8	2.1	1.46

Рыбы

Горбуша	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	37	28.5	6.74
Трехиглая колюшка	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	19	14.6	3.46
Зубатка	<i>Anarchichas orientalis</i>	11	8.5	2.00
Кета	<i>Oncorhynchus keta</i>	10	7.7	1.82
Лососевые	сем. Salmonidae	10	7.7	1.82
Минтай	<i>Theragra chalcogramma</i>	9	6.9	1.64
Рыба (бно)	—	9	6.9	1.64
Лосось (сненка)	<i>Oncorhynchus sp.</i>	8	6.2	1.46
Рогатковые	Сем. Cottidae	4	3.1	0.73
Керчаки	<i>Myoxocephalus sp.</i>	3	2.3	0.55
Морская рыба (бно)	—	3	2.3	0.55
Тихоокеанская волосатка	<i>Hemitripterus villosus</i>	2	1.5	0.36
Мальма	<i>Salvelinus malma</i>	1	0.8	0.18
Хариус	<i>Thymallus sp.</i>	1	0.8	0.18
Треска	<i>Gadus macrocephalus</i>	1	0.8	0.18
Сельдь	<i>Clupea pallasii</i>	1	0.8	0.18
Лягушка-рыба	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	1	0.8	0.18

Беспозвоночные

Полихеты	кл. Polychaeta	4	66.7	0.73
Кальмары	отр. Teuthida	1	16.7	0.18
Хитоны	кл. Polyplacophora	1	16.7	0.18

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Всего		549		
в том числе:				
Млекопитающие		34		6.19
Птицы		379		69.03
Рыбы		130		23.68
Беспозвоночные		6		1.09

Нижнее Приамурье и Татарский пролив

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Млекопитающие				
Ондатра	<i>Ondatra zibethicus</i>	57	83.8	1.69
Заяц-беляк	<i>Lepus timidus</i>	5	7.4	0.15
Лось (падь)	<i>Alces alces</i>	1	1.5	0.03
Косуля (падь)	<i>Capreolus pygargus</i>	1	1.5	0.03
Американская норка	<i>Mustela vison</i>	1	1.5	0.03
Лисица (шенок)	<i>Vulpes vulpes</i>	1	1.5	0.03
Енотовидная собака (шенок)	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	1	1.5	0.03
Кабарга	<i>Moschus moschiferus</i>	1	1.5	0.03
Птицы				
Утки (бно)	<i>Anas sp.</i>	14	19.2	0.42
Озерная чайка	<i>Larus ridibundus</i>	14	19.2	0.42
Кряква	<i>Anas platyrhynchos</i>	5	6.8	0.15
Большеклювая ворона	<i>Corvus macrorhynchos</i>	5	6.8	0.15
Озерная чайка (слеток)	<i>Larus ridibundus</i>	4	5.5	0.12
Речная крачка	<i>Sterna hirundo</i>	4	5.5	0.12
Бледный дрозд	<i>Turdus pallidus</i>	4	5.5	0.12
Чирок-трескунок	<i>Anas querquedula</i>	3	4.1	0.09
Серая цапля	<i>Ardea cinerea</i>	3	4.1	0.09
Черная ворона	<i>Corvus corone</i>	3	4.1	0.09
Белая куропатка	<i>Lagopus lagopus</i>	2	2.7	0.06
Сухонос	<i>Cygnopsiscygnoides</i>	2	2.7	0.06
Касатка	<i>Anas falcata</i>	2	2.7	0.06
Морская чернеть	<i>Aythya marila</i>	2	2.7	0.06

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Обыкновенный канюк	<i>Buteo buteo</i>	1	1.4	0.03
Белоплечий орлан (птенец)	<i>Haliaeetus pelagicus</i>	1	1.4	0.03
Кайра (бно)	<i>Uria</i> sp.	1	1.4	0.03
Тупик-носорог	<i>Cerorhinca monocerata</i>	1	1.4	0.03
Топорок	<i>Lunda cirrhata</i>	1	1.4	0.03
Болотная сова	<i>Asio flammeus</i>	1	1.4	0.03

Рыбы

Китайский карась	<i>Carassius carassius</i>	1137	35.5	33.75
Амурская щука	<i>Esox reichertii</i>	788	24.6	23.39
Амурский сом	<i>Parasilurus asotus</i>	518	16.2	15.38
Косатка-скрипун	<i>Tachysurus fulvidraco</i>	509	15.9	15.11
Горбуша	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	40	1.2	1.19
Кета	<i>Oncorhynchus keta</i>	33	1.0	0.98
Пестрый конь	<i>Hemibarbus maculatus</i>	30	0.9	0.89
Сазан	<i>Cyprinus rubrofuscus</i>	22	0.7	0.65
Верхогляд	<i>Chanodichthys erythropterus</i>	20	0.6	0.59
Белый толстолобик	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	18	0.6	0.53
Чебак, или амурский язь	<i>Leuciscus waleckii</i>	14	0.4	0.42
Калуга	<i>Acipenser dauricus</i>	14	0.4	0.42
Крупночешуйчатый угай	<i>Tribolodon hakonensis</i>	11	0.3	0.33
Подуст-чернобрюшка	<i>Xenocypris argentea</i>	10	0.3	0.30
Ротан-головешка	<i>Percocottus glenii</i>	8	0.2	0.24
Амурский сиг	<i>Coregonus ussuriensis</i>	7	0.2	0.21
Уклей	<i>Culter alburnus</i>	5	0.2	0.15
Кефаль-лобан	<i>Mugil cephalus</i>	4	0.1	0.12
Сельдь	<i>Clupea pallasii</i>	4	0.1	0.12
Желтощек	<i>Elopichthys bambusa</i>	3	0.1	0.09
Дальневосточная зубатка	<i>Anarhichas orientalis</i>	3	0.1	0.09
Плоскоголовый жерех	<i>Pseudaspius leptocephalus</i>	2	0.1	0.06
Налим	<i>Lota lota</i>	1	0.0	0.03
Амурский осетр	<i>Acipenser schrenckii</i>	1	0.0	0.03

Беспозвоночные

Брюхоногие (прудовики)	<i>Lymnaea</i> sp.	17	65.4	0.50
Беззубки (гребенчатки)	<i>Cristaria</i> sp.	9	34.6	0.27

Всего **3369**

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
в том числе:				
Млекопитающие		68		2.02
Птицы		73		2.17
Рыбы		3202		95.04
Беспозвоночные		26		0.77

Сахалин

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Млекопитающие				
Кольчатая нерпа (белек)	<i>Phoca hispida ochotensis</i>	20	44.4	5.38
Ондатра	<i>Ondatra zibethicus</i>	8	17.8	2.15
Заяц-беляк	<i>Lepus timidus</i>	8	17.8	2.15
Ларга (падаль)	<i>Phoca largha</i>	3	6.7	0.81
Собака (щенок)	<i>Canis lupus familiaris</i>	2	4.4	0.54
Лисица	<i>Vulpes vulpes</i>	1	2.2	0.27
Сивуч (падаль)	<i>Eumetopias jubatus</i>	1	2.2	0.27
Северный олень	<i>Rangifer tarandus</i>	1	2.2	0.27
Падаль (бно)	<i>Mammalia</i>	1	2.2	0.27
Птицы				
Чайки (бно)	<i>Larus sp.</i>	25	18.2	6.72
Морская чернеть	<i>Aythya marila</i>	12	8.8	3.23
Черная ворона	<i>Corvus corone</i>	11	8.0	2.96
Каменушка	<i>Histrionicus histrionicus</i>	8	5.8	2.15
Утки (бно)	—	8	5.8	2.15
Черная ворона (слеток)	<i>Corvus corone</i>	7	5.1	1.88
Белая куропатка	<i>Lagopus lagopus</i>	6	4.4	1.61
Горбоносый турпан	<i>Melanitta deglandi</i>	6	4.4	1.61
Тихоокеанская чайка	<i>Larus schistisagus</i>	6	4.4	1.61
Лебедь-кликун	<i>Cygnus cygnus</i>	5	3.6	1.34
Сизая чайка	<i>Larus canus</i>	5	3.6	1.34
Белоплечий орлан	<i>Haliaeetus pelagicus</i>	4	2.9	1.08
Чернохвостая чайка	<i>Larus crassirostris</i>	4	2.9	1.08
Большеклювая ворона	<i>Corvus macrorhynchos</i>	4	2.9	1.08
Чирок-свистунок	<i>Anas crecca</i>	3	2.2	0.81
Кряква	<i>Anas platyrhynchos</i>	2	1.5	0.54

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Озерная чайка	<i>Larus ridibundus</i>	2	1.5	0.54
Малый лебедь	<i>Cygnus bewickii</i>	1	0.7	0.27
Хохлатая чернеть	<i>Aythya fuligula</i>	1	0.7	0.27
Средний крохаль	<i>Mergus serrator</i>	1	0.7	0.27
Чернозобая гагара	<i>Gavia arctica</i>	1	0.7	0.27
Глупыш	<i>Fulmarus glacialis</i>	1	0.7	0.27
Вилохвостая качурка	<i>Oceanodroma monorhis</i>	1	0.7	0.27
Красношейная поганка	<i>Podiceps auritus</i>	1	0.7	0.27
Средний кроншнеп	<i>Numenius phaeopus</i>	1	0.7	0.27
Бургомистр	<i>Larus hyperboreus</i>	1	0.7	0.27
Речная крачка	<i>Sterna hirundo</i>	1	0.7	0.27
Толстоклювая кайра	<i>Uria lomvia</i>	1	0.7	0.27
Старик	<i>Synthliboramphus antiquus</i>	1	0.7	0.27
Тупик-носорог	<i>Cerorhinca monocerata</i>	1	0.7	0.27
Топорок	<i>Lunda cirrhata</i>	1	0.7	0.27
Болотная сова	<i>Asio flammeus</i>	1	0.7	0.27
Пятнистый конёк	<i>Anthus hodgsoni</i>	1	0.7	0.27
Кукша	<i>Perisoreus infaustus</i>	1	0.7	0.27
Птица (бно)	—	1	0.7	0.27
Птица морская	—	1	0.7	0.27
Рыбы				
Горбуша	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	56	31.3	15.05
Звездчатая камбала	<i>Platichthys stellatus</i>	23	12.8	6.18
Крупночешуйчатый угай	<i>Tribolodon hakonensis</i>	19	10.6	5.11
Рыбы (бно)	—	15	8.4	4.03
Кунджа	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	13	7.3	3.49
Дальневосточная мойва	<i>Mallotus villosus catervarius</i>	12	6.7	3.23
Плоскоголовая широколобка	<i>Megalocottus platycephalus taeniopterus</i>	10	5.6	2.69
Лосось	<i>Oncorhynchus sp.</i>	9	5.0	2.42
Удлиненная бельдюга	<i>Zoarces elongatus</i>	6	3.4	1.61
Тихоокеанская сельдь	<i>Clupea pallasii</i>	6	3.4	1.61
Дальневосточный керчак	<i>Myoxocephalus stelleri</i>	4	2.2	1.08
Кета	<i>Oncorhynchus keta</i>	3	1.7	0.81
Сима	<i>Oncorhynchus masou</i>	2	1.1	0.54
Калуга	<i>Acipenser dauricus</i>	1	0.6	0.27
Беспозвоночные				
Моллюск двустворчатый	—	4	57.1	1.08

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Пятиугольный волосатый краб	<i>Telmessus cheiragonus</i>	2	28.6	0.54
Морская звезда	кл. Asteroidea	1	14.3	0.27
Прочее				
Водоросли	—	2	50.0	0.54
Морская капуста	<i>Laminaria japonica</i>	2	50.0	0.54
Всего		372		
в том числе:				
Млекопитающие		45		12.10
Птицы		137		36.83
Рыбы		179		48.12
Беспозвоночные		7		1.88
Прочее		4		1.08

Камчатка (по: Мозильнер, 1981; Ладыгин, 1987)

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Млекопитающие				
Ондатра	<i>Ondatra zibethicus</i>	3	50.0	1.57
Падаль (бно)	<i>Mammalia</i>	2	33.3	1.05
Кольчатая нерпа	<i>Phoca hispida ochotensis</i>	1	16.7	0.52
Птицы				
Глупыш	<i>Fulmarus glacialis</i>	7	9.7	3.66
Берингов баклан	<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	7	9.7	3.66
Тонкокловый буревестник	<i>Puffinus tenuirostris</i>	6	8.3	3.14
Тихоокеанская чайка	<i>Larus schistisagus</i>	6	8.3	3.14
Чайки (бно)	<i>Larus sp.</i>	6	8.3	3.14
Птицы (бно)	—	6	8.3	3.14
Утки (бно)	—	6	8.3	3.14
Каменушка	<i>Histrionicus histrionicus</i>	4	5.6	2.09
Моевка	<i>Rissa tridactyla</i>	4	5.6	2.09
Кряква	<i>Anas platyrhynchos</i>	2	2.8	1.05

Виды добычи	Латинское название	Число встреч	Доля в группе, %	Доля в кормовом спектре, %
Шилохвость	<i>Anas acuta</i>	2	2.8	1.05
Горбоносый турпан	<i>Melanitta deglandi</i>	2	2.8	1.05
Краснолицый баклан	<i>Phalacrocorax urile</i>	2	2.8	1.05
Зимняк	<i>Buteo lagopus</i>	2	2.8	1.05
Кайра (бно)	<i>Uria</i> sp.	2	2.8	1.05
Черная ворона	<i>Corvus corone</i>	2	2.8	1.05
Хохлатая чернеть	<i>Aythya fuligula</i>	1	1.4	0.52
Морянка	<i>Clangula hyemalis</i>	1	1.4	0.52
Краснозобая гагара	<i>Gavia stellata</i>	1	1.4	0.52
Серый буревестник	<i>Puffinus griseus</i>	1	1.4	0.52
Серокрылая чайка	<i>Larus glaucescens</i>	1	1.4	0.52
Сизая чайка	<i>Larus canus</i>	1	1.4	0.52

Рыбы

Лосось	<i>Oncorhynchus</i> sp.	66	68.0	34.55
Звездчатая камбала	<i>Platichthys stellatus</i>	14	14.4	7.33
Арктический голец	<i>Salvelinus alpinus</i>	5	5.2	2.62
Треска	<i>Gadus macrocephalus</i>	5	5.2	2.62
Кунджа	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	2	2.1	1.05
Дальневосточный керчак	<i>Myoxocephalus stelleri</i>	2	2.1	1.05
Трехиглая колюшка	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	1	1.0	0.52
Корюшка	<i>Osmerus mordax</i>	1	1.0	0.52
Минтай	<i>Theragra chalcogramma</i>	1	1.0	0.52

Беспозвоночные

Силиква острая	<i>Siliqua alta</i>	3	18.8	1.57
Колючий краб	<i>Paralithodes brevipes</i>	3	18.8	1.57
Морской еж	кл. Echinoidea	3	18.8	1.57
Дальневосточный кальмар	<i>Todarodes pacificus</i>	2	12.5	1.05
Краб-стригун	<i>Chionoecetes opilio</i>	2	12.5	1.05
Мия японская	<i>Mya japonica</i>	1	6.3	0.52
Морское блюдечко	<i>Patellogastropoda</i>	1	6.3	0.52
Осьминог	отр. Octopoda	1	6.3	0.52

Всего

191

в том числе:

Млекопитающие	6	3.14
Птицы	72	37.70
Рыбы	97	50.79
Беспозвоночные	16	8.38

Указатель видов

Млекопитающие

- Акиба — см. *Кольчатая нерпа*
- Американская норка *Mustela vison* 114, 121, 123, 344, 346
- Амурский тигр *Panthera tigris altaica* 118
- Бамбуковый олень *Cervus nippon* 116, 144, 364
- Берингийский суслик *Citellus parryi* 129, 131
- Бурый медведь *Ursus arctos* 115, 126, 131, 214, 215, 218, 226, 228–230, 238, 240–243, 247, 258, 260, 295, 296, 302, 330, 368, 371
- Выдра *Lutra lutra* 114
- Горностай *Mustela erminea* 114
- Домашняя собака *Canis lupus familiaris* 114, 121, 344, 348
- Дукер (сем. Cephalophinae) 28
- Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* 123, 346
- Заяц-беляк *Lepus timidus* 114, 120, 121, 125, 129, 131, 148, 346, 348
- Изюбрь *Cervus elaphus xanthopygus* 118
- Импала *Aepyceros melampus* 28
- Кабарга *Moschus moschiferus* 123, 346
- Кольчатая нерпа, акиба *Phoca hispida ochotensis* 112, 115, 119, 121, 126, 129, 133, 147, 243, 321, 344, 348, 350, 362 (см. тж. *Нерпа*)
- Косуля *Capreolus pygargus* 123, 346
- Красная полевка *Myodes rutilus* 121
- Ларга *Phoca largha* 120, 321, 348
- Лисица — см. *Обыкновенная лисица*
- Лось *Alces alces* 123, 346
- Морской заяц *Erignathus barbatus* 115
- Нерпа *Phoca* sp. 112, 119, 121, 126, 129, 131, 133, 162, 243, 321, 362
- Обыкновенная лисица *Vulpes vulpes* 114, 120, 121, 123, 131, 344, 346, 348
- Обыкновенная рысь *Lynx lynx* 238
- Обыкновенный песец *Alopex lagopus* 114
- Ондатра *Ondatra zibethicus* 123, 125, 128, 129, 131, 344, 346, 348, 350
- Песец — см. *Обыкновенный песец*
- Полевка *Clethrionomys* sp. 344
- Полевка-экономка *Microtus oeconomus* 121
- Росомаха *Gulo gulo* 180, 238
- Рысь — см. *Обыкновенная рысь*
- Сахалинская полевка *Microtus sachalinensis* 125
- Северный олень *Rangifer tarandus* 114, 126, 348
- Сивуч *Eumetopias jubatus* 348
- Снежный баран *Ovis nivicola* 114
- Соболь *Martes zibellina* 114, 121, 128, 238, 344
- Черный медведь *Ursus americanus* 238, 322, 330

Птицы

- Австралийский клинохвостый орел *Aquila audax* 248, 270
Алеутская крачка *Sterna aleutica* 305
Андский кондор *Vultur gryphus* 336
Африканская дрофа *Ardeotis kori* 50
Африканский боевой орел *Polemaetus bellicosus* 28
Африканский орлан-крикун *Haliaeetus vocifer* 20, 21, 25, 27, 55, 323, 359, 373
Баклан *Phalacrocorax* sp. 170
Белая куропатка *Lagopus lagopus* 114, 120, 129, 130, 148, 167, 346, 348
Белая сова *Nyctea scandiaca* 120, 128, 345
Белобрюхий орлан *Haliaeetus leucogaster* 21, 25, 26, 266, 333, 359, 373
Белобрюшка *Aethia psittacula* 127, 344
Белоголовый орлан *Haliaeetus leucoccephalus* 16, 21, 22, 25, 26, 28, 44, 47, 48, 51, 57, 59, 62, 63, 65, 76, 77, 80, 140, 153, 156, 159, 160, 186, 207, 209, 214, 236, 238, 241, 242, 248, 251–254, 265, 270, 272, 275–277, 280–285, 287, 292, 293, 297, 322–330, 332–335, 359, 361, 363, 364, 373
Белоголовый сип *Gyps fulvus* 43
Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* 1–384
Берингов баклан *Phalacrocorax pelagicus* 127, 129, 130, 344, 345, 350 (см. тж. Баклан)
Беркут *Aquila chrysaetos* 43, 62, 72, 148, 161, 238, 248, 275, 316, 326, 363
Бледный дрозд *Turdus pallidus* 123, 346
Болотная сова *Asio flammeus* 123, 125, 345, 347, 349
Большая конюга *Aethia cristatella* 68, 121, 122, 128, 344, 345
Большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos* 117, 125, 288, 346, 348 (см. тж. Ворона)
Большой крохаль *Mergus merganser* 71, 128 (см. тж. Крохаль)
Большой рыбный орел *Ichthyophaga ichthyaeus* 21
Бородач *Gypaetus barbatus* 43, 269, 322
Бургомистр *Larus hyperboreus* 117, 349
Вилохвостая качурка *Oceanodroma monorhis* 125, 349
Ворон *Corvus corax* 71, 344, 345
Ворона *Corvus* sp. 176 (см. тж. Черная ворона, Большеклювая ворона)
Галапагосский канюк *Buteo galapagoensis* 269
Гарпия *Harpia harpia* 27, 333
Глупыш *Fulmarus glacialis* 125, 131, 344, 349, 350
Горбоносый турпан *Melanitta deglandi* 125, 130, 345, 348, 351
Горный хохлатый орел *Nisaetus nipalensis* 161
Длинноклювый пыхлик *Brachyramphus perdix* 305, 345
Длинноносый крохаль *Mergus serrator* 71, 344 (см. тж. Крохаль)
Зимняк, мохноногий канюк *Buteo lagopus* 121, 128, 130, 351
Ипатка *Fratricula corniculata* 127, 345
Испанский могильник *Aquila adalberti* 43, 248, 269, 325
Кайра *Uria* sp. 68, 70, 121, 125, 128, 129, 130, 170, 344, 345, 347, 351
Калифорнийский кондор *Gymnogyps californianus* 248
Каменушка *Histrionicus histrionicus* 125, 130, 348, 350
Канюк *Buteo buteo* 48, 121, 123, 130, 347
Касатка *Anas falcata* 346

- Клинохвостый орел — см. *Австралийский клинохвостый орел*
Краснозобая гагара *Gavia stellata* 351
Краснолицый баклан *Phalacrocorax urile* 130, 351 (см. тж. *Баклан*)
Красношейная поганка *Podiceps auritus* 125, 349
Крохаль *Mergus* sp. 71, 113
Кряква *Anas platyrhynchos* 128, 130, 345, 346, 348, 350
Кукша *Perisoreus infaustus* 349
Лебедь-кликун *Sygnus cygnus* 113, 125, 348
Мадагаскарский орлан-крикун *Haliaeetus vociferoides* 21, 25, 27, 265, 266, 268, 334, 359, 369, 373, 382
Малый лебедь *Sygnus bewickii* 125, 349
Малый рыбный орел *Ichthyophaga nana* 21
Могильник *Aquila heliaca* 43, 248
Моевка *Rissa tridactyla* 68, 70, 128, 129, 130, 344, 345, 350
Морская чернеть *Aythya marila* 125, 130, 346, 348
Морянка *Clangula hyemalis* 130, 351
Мохноногий канюк — см. *Зимняк*
Озерная чайка *Larus ridibundus* 128, 344, 346, 348
Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* 13, 16, 17, 20–22, 24, 25, 28, 43, 49, 51, 54, 59, 61, 62, 65, 66, 71, 72, 117, 140, 145, 146, 153, 156, 159, 160, 211, 226, 232, 238, 248, 253, 254, 264, 266, 272, 275, 276, 281, 283, 284, 289, 293, 296, 297, 305, 315–318, 321, 325, 326, 328–330, 332, 333, 335, 359, 363–365, 373
Орлан-долгохвост *Haliaeetus leucoryphus* 21, 22, 25, 26, 63, 359, 373
Орлан Сэнфорда *Haliaeetus sanfordi* 21, 25, 26, 359, 373
Охотский улит *Tringa guttifer* 305
Очковый чистик *Cerpphus carbo* 127, 344
Пестрый пыжик — см. *Длинноклювый пыжик*
Пустельга *Falco tinnunculus* 48
Пустынный канюк *Parabuteo unicinctus* 268
Пятнистый конек *Anthus hodgsoni* 349
Речная крачка *Sterna hirundo* 346, 349
Сапсан *Falco peregrinus* 65, 71
Сахалинский чернозобик *Calidris alpina actites* 305
Светлый певчий ястреб *Melierax canorus* 268
Свиязь *Anas penelope* 130
Серая цапля *Ardea cinerea* 123, 346
Серебристая чайка *Larus argentatus* 117, 130
Серокрылая чайка *Larus glaucescens* 117, 130, 351
Серый буревестник *Puffinus griseus* 130, 351
Сизая чайка *Larus canus* 125, 348, 351
Скопа *Pandion haliaetus* 49, 51, 71, 154, 268, 283, 305, 315, 316, 318, 324
Сорока *Pica pica* 129, 130
Средний кроншнеп *Numenius phaeopus* 349
Средний крохаль *Mergus serrator* 349
Старик *Synthliboramphus antiquus* 127, 344, 349
Степная пустельга *Falco naumanni* 263
Степной орел *Aquila rapax* 248

- Стервятник *Neophron percnopterus* 263
Сухонос *Anser cygnoides* 123, 346
Тетеревятник *Accipiter gentilis* 121, 328
Тихоокеанская чайка *Larus schistisagus* 71, 117, 125, 128, 129, 170, 344, 348, 350
Толстоклювая кайра *Uria lomvia* 125, 349
Тонкоклювый буревестник *Puffinus tenuirostris* 130, 350
Топорок *Lunda cirrhata* 125, 127, 344, 347, 349
Тупик-носорог *Cerorhinca monocerata* 125, 347, 349
Филин *Bubo bubo* 121
Хохлатая чернеть *Aythya fuligula* 349, 351
Черная ворона *Corvus corone* 117, 123, 125, 344, 346, 348, 351
Чернозобая гагара *Gavia arctica* 125, 128, 345, 349
Чернохвостая чайка *Larus crassirostris* 125, 170, 348
Черный гриф *Aegypius monachus* 43, 248
Черный коршун *Milvus migrans* 19, 20, 51, 71, 117, 176, 315, 318
Черный орлан *Haliaeetus pelagicus niger* 22, 23, 336, 359, 373
Чирок-свистунок *Anas crecca* 130, 348
Чирок-трескунок *Anas querquedula* 346
Шилохвость *Anas acuta* 128, 130, 345, 351
Ширококрылый канюк *Buteo platypterus* 238, 322
Широконоска *Anas clypeata* 128, 345
Ястребиный орел *Hieraaetus fasciatus* 248

Рыбы

- Амурская девятииглая колюшка *Pungitius sinensis* 117, 127
Амурская щука *Esox reichertii* 122, 132, 134, 347
Амурский осетр *Acipenser schrenckii* 123, 347
Амурский сиг *Coregonus ussuriensis* 347
Амурский сом *Parasilurus asotus* 122, 134, 347
Амурский язь — см. Чебак
Арктический голец *Salvelinus alpinus* 129, 351
Безногий опистоцентр *Pholidapus dybowskii* 117
Белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* 347
Гонец — см. Арктический голец
Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* 70, 123, 124, 127, 130, 145, 153, 163, 172, 173, 236, 345, 347, 349
Дальневосточная зубатка *Anarhichas orientalis* 69, 127, 345, 347
Дальневосточный керчак *Myoxocephalus stelleri* 117, 120, 124, 129, 349, 351 (см. тж. Керчак)
Желтая диктиосома *Dictyosoma burgeri* 117
Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* 117, 124, 349, 351
Калуга *Acipenser dauricus* 123, 347, 349
Камбала *Limanda* sp. 124, 129, 180, 349, 351
Камчатская семга *Parasalmo* sp. 130
Карась *Carassius* sp. 122, 129, 132, 134, 347
Карп *Carassius gibelio* 117, 118

- Керчак *Muohoccephalus* sp. 127, 345
 Кета *Oncorhynchus keta* 113, 115, 118, 123, 124, 127, 130, 145, 244, 345, 347, 349, 365
 Кефаль-лобан — см. Лобан
 Кижуч *Oncorhynchus kisutch* 113, 124, 130
 Китайский карась *Carassius carassius* 122, 129, 132, 134, 347 (см. тж. Карась)
 Колюшка — см. Амурская девятииглая колюшка
 Коряшка *Osmerus* sp., *Hypomesus* sp. 117, 129, 351
 Косатка-скрипун *Tachysurus fulvidraco* 70, 122, 131, 134, 347
 Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* 118
 Крупночешуйчатый угай *Tribolodon hakonensis* 70, 117, 118, 124, 347, 349
 Кунджа *Salvelinus leucomaenis* 113, 115, 117, 124, 129, 130, 349, 351
 Лобан, кефаль-лобан *Mugil cephalus* 127, 347
 Мальма *Salvelinus malma* 113, 115, 127, 129, 345
 Микижа *Parasalmo mykiss* 129, 130
 Минтай *Theragra chalcogramma* 116, 118, 127, 129, 144, 289, 345, 351, 364
 Мойва, дальневосточная мойва *Mallotus villosus catervarius* 124, 127, 349
 Морской окунь *Sebastida* sp. 129
 Навага *Eleginus gracilis* 70, 117, 120, 127, 129
 Налим, обыкновенный налим *Lota lota* 127, 347
 Нерка *Oncorhynchus nerka* 64, 72, 113, 114, 130, 315, 320
 Обыкновенный верхогляд *Chanodichthys erythropterus* 347
 Палтус *Rheinhardtius hippoglossoides matsuurae*, *Hippoglossus stenolepis* 127
 Пестрый конь *Hemibarbus maculatus* 127, 347
 Плоскоголовая широколобка *Megalocottus platycephalus taeniopterus* 124, 349
 Плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptcephalus* 127, 347
 Подуст-чернобрюшка *Xenocypris argentea* 127, 347
 Полосатая камбала *Pleuronectes pinnifasciatus* 117
 Рогатковые сем. *Cottidae* 345
 Ротан-головешка *Percottus glenii* 127, 347
 Рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* 127, 129, 345
 Сазан *Cyprinus rubrofuscus* 127, 347
 Северный одноперый терпуг *Pteurogrammus monopterygius* 129
 Сима *Oncorhynchus masou* 124, 130, 349
 Тихоокеанская волосатка *Hemitripterus villosus* 127, 345
 Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* 124, 127, 129, 345, 347, 349
 Треска *Gadus macrocephalus* 118, 127, 129, 345, 351
 Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* 125, 127, 129, 345, 351
 Удлиненная бельдюга *Zoarces elongatus* 70, 120, 124, 349
 Уклей *Culter alburnus* 347, 351
 Хариус *Thymallus* sp. 127, 129, 345
 Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* 130
 Чебак, амурский язь *Leuciscus waleckii* 347, 351
 Чешуеголовый маслюк *Pholis nebulosus* 117

Беспозвоночные

- Беззубка, гребенчатка *Cristaria* sp. 70, 347 (см. тж. Двустворчатые моллюски)

- Брюхоногие моллюски (кл. Gastropoda) 69, 70, 129, 131 (см. тж. *Морское блюдечко, Прудовик*)
- Головоногие моллюски (кл. Cephalopoda) 114, 129 (см. тж. *Дальневосточный кальмар, Кальмары, осьминог*)
- Гребенчатка — см. *Беззубка*
- Гребешок (сем. Pectinidae) 114 (см. тж. *Двустворчатые моллюски*)
- Дальневосточный кальмар *Todarodes pacificus* 351 (см. тж. *Головоногие моллюски*)
- Двустворчатые моллюски (кл. Bivalvia) 69, 114, 125, 129, 131, 349 (см. тж. *Беззубка, Гребешок, Мия японская, Силиква острая*)
- Кальмары (отр. Teuthida) 345, 351 (см. тж. *Головоногие моллюски*)
- Колючий краб *Paralithodes brevipes* 351 (см. тж. *Крабы*)
- Краб-стригун *Chionoecetes opilio* 351 (см. тж. *Крабы*)
- Крабы (инфраотр. Brachyura) 69, 114, 125, 129, 131 (см. тж. *Колючий краб, Краб-стригун, Пятиугольный волосатый краб*)
- Мия японская *Mya japonica* 131, 351 (см. тж. *Двустворчатые моллюски*)
- Морская звезда (кл. Asteroidea) 69, 125, 350
- Морское блюдечко (сем. Patellidae) 131, 351 (см. тж. *Брюхоногие моллюски*)
- Морской еж (кл. Echinoidea) 69, 114, 129, 131, 351
- Осьминог (отр. Octopoda) 351 (см. тж. *Головоногие моллюски*)
- Полихеты *Nereis* sp. 345, 351
- Прудовик *Lymnaea* sp. 70, 347 (см. тж. *Брюхоногие моллюски*)
- Пятиугольный волосатый краб *Telmessus cheiragonus* 349, 351 (см. тж. *Крабы*)
- Силиква острая *Siliqua alta* 131, 351 (см. тж. *Двустворчатые моллюски*)
- Хитон (кл. Polyplacophora) 345, 351

Растения

- Береза *Betula* sp. 154, 169, 366
- Вейник *Calamagrostis* sp. 177
- Даурская лиственница *Larix gmelinii* 152, 153, 156, 162, 163, 166, 169, 176, 177, 211, 298, 299, 366
- Дуб монгольский *Quercus mongolica* 168
- Ель аянская *Picea jezoensis* 154, 156, 366
- Зостера *Zostera* sp. 177
- Каменная береза *Betula ermanii* 154, 163, 366 (см. тж. *Береза*)
- Колосняк *Leymus* sp. 177
- Лишайник-бородач *Bryoria trichodes*, *Bryocaulon pseudosatoanum* 177
- Морская капуста *Laminaria japonica* 350
- Осина *Populus tremula* 154, 169, 366
- Пихта белокорая *Abies nephrolepis* 154, 156, 366
- Тальник *Salix* sp. 154, 169, 366
- Тополь *Populus* sp. 154, 163, 366
- Чозения толокнянколистная *Chosenia arbutifolia* 154, 163, 366

Резюме

Эта книга посвящена одному из уникальнейших видов нашей фауны — белоплечему орлану, его биологии, экологии, эволюции и охране. Она представляет собой итог многолетних исследований авторов и основана на оригинальных данных, собранных в различных частях ареала, дополненных сведениями из литературных источников.

Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* — эндемик Дальнего Востока России. Гнездовой ареал белоплечего орлана охватывает побережье Охотского моря, Тихоокеанское побережье п-ова Камчатка, простираясь на север вдоль Олюторского залива и побережья Берингова моря до бухты Павла. Орланы населяют внутренние районы полуострова и юг Корякского нагорья к северу до рек Апука и Ачайваям. Южная граница гнездового ареала спускается вдоль материкового побережья Татарского пролива (северная часть Японского моря) до мыса Сюркум (120 км севернее г. Советская Гавань). Населяют орланы и крупные острова — Карагинский в Беринговом море, Ямские о-ва, о. Сахалин и Шантарский архипелаг в Охотском море.

Вдоль континентального побережья орланы гнездятся в узкой прибрежной полосе шириной до 5 км, проникая вглубь материка по долинам крупных и средних рек на несколько десятков километров. В низовьях Амура гнездование белоплечих орланов прослежено до устья р. Горин и удалено от морского побережья на 540 км, однако основная часть амурской популяции обитает на реках, озерах и протоках Удыль-Кизинской низменности. На Сахалине область гнездования орланов охватывает приморской полосой западное побережье от зал. Виахту на север до полуострова Шмидта и далее на юг вдоль восточного побережья до полуострова Терпения и озера Невского. На Курильской гряде орланы обитали только на острове Онекотан, но в последние два десятилетия достоверных фактов гнездования этого вида на Курилах неизвестно.

Общая численность вида оценивается в 6000–7500 особей. Согласно данным других авторов, популяция белоплечих орланов составляет приблизительно 2300 пар. В последней сводке BirdLife International (2014) численность популяции оценивается в 4600–5100 особей, включая 1830–1900 гнездящихся пар и 1000–1300 неполовозрелых особей. Следует отметить, что данные цифры являются весьма приблизительными.

Самая крупная группировка, населяющая полуостров Камчатка, оценивается в 1200 пар и около 1400 неполовозрелых особей. Вторая по численности группировка, обитающая в Нижнем Приамурье и на прилегающем южном побережье Охотского моря, насчитывает не менее 1200 особей, примерно четверть из которых составляют неполовозрелые птицы. На Шантарском архипелаге гнездятся 65–70 пар этих хищников. На севере Хабаровского края и в Магаданской области обитают около 850–880 птиц,

включая 130–140 молодых. На о. Сахалин численность вида насчитывает 1110 особей, включая около 400 территориальных пар, 140 нетерриториальных взрослых особей и около 170 неполовозрелых птиц.

* * *

Достоверные находки орланов современного рода *Haliaeetus* известны с конца миоцена (10–5 млн. лет назад) из нескольких местонахождений Азии и Северной Америки. Древнейшее указание на современный вид орланов (*H. albicilla*) относится к верхнему плиоцену Франции (около 2.5 млн. лет назад). Остатки *H. cf. pelagicus* (то есть, близкие, но не идентичные белоплечему орлану) известны из позднего плейстоцена Японии.

Род *Haliaeetus* разделяется на две филогенетические ветви. В первую входят виды с северным распространением — *H. albicilla*, *H. leuccephalus*, и *H. pelagicus*. Ко второй группе принадлежат виды с тропическими ареалами (*H. vocifer*, *H. vociferoides*, *H. leucogaster*, and *H. sanfordi*). *H. leucorhynchus* — вид, круглый год обитающий в тропиках, однако он также гнездится и в зоне умеренного климата Северного полушария. Согласно молекулярным данным орлан-долгохвост входит в один кластер с северными бореальными видами.

Больше ста лет ученые спорят о том, существуют ли подвиды у белоплечего орлана. Некоторые авторы выделяют два подвида — номинальный *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas, 1811), *распространенный* по всему ареалу и *H. pelagicus niger* (Heude, 1887) — так называемый черный орлан, обитавший на Корейском полуострове. Другие авторы рассматривают черного орлана как цветовую вариацию или морфу с *локальным распространением*. В 2008 г. в зоопарке Berlin Tierpark появился взрослый орлан с черным оперением, как у *H. pelagicus niger*. Это была самка, рожденная в неволе в 2001 г. от родителей, имевших номинальную окраску и отловленных птенцами в 1983 г. на Нижнем Амуре. Этот случай свидетельствует в пользу того, что черный орлан — всего лишь цветовая вариация орлана белоплечего.

* * *

Белоплечий орлан, безусловно, является одним из наиболее эффектных орлов в мире пернатых. Взрослые птицы имеют броскую окраску, которую приобретают на 6–7-й год жизни. Их темное графитно-бурое тело контрастирует с белым хвостом, надхвостьем, оперением лап, белыми пятнами на плечах и лбу, ярким очень крупным оранжево-желтым клювом и такими же желтыми лапами. До этого особи сменяют пять нарядов, постепенно приобретая черты взрослого оперения.

Контрастная окраска взрослых особей, вероятно, имеет сигнальную функцию, предупреждающую соседей о том, что территория занята и не стоит нарушать ее границы. Даже невооруженным глазом сидящую на

дереве птицу можно различить на расстоянии 800–900 м! С другой стороны, броская окраска свидетельствует о готовности птицы к размножению и может служить для привлечения потенциального партнера. Молодые неполовозрелые особи имеют неброскую окраску оперения, которая делает птиц малозаметными в природных ландшафтах. По всей видимости, отсутствие ярких контрастных пятен в оперении сигнализирует о неготовности птиц к размножению, поэтому не вызывает агрессии у взрослых птиц.

* * *

Белоплечий орлан — самый крупный представитель рода *Haliaeetus*: средний вес самцов колеблется в пределах 4.9–7.5 кг, самок — 6.8–8.9 кг. Длина тела самцов составляет 88 см, самок — 102 см, а средний размах крыльев — 200–245 см. Вес отдельных особей может достигать 9 кг при размахе крыльев 2.7 м или даже 2.87 м, что позволяет отнести белоплечего орлана к самым крупным орлам планеты.

Крупные размеры обеспечивают ряд преимуществ, которые позволяют орланам успешно существовать в суровых условиях побережий Охотского моря и северной части Тихого океана. К ним относится более низкая удельная потребность в пище и, как следствие, способность к продолжительному голоданию, а также снижение энергетической цены транспортировки груза, обеспечивающая возможность охотиться на крупную добычу. Сравнительно меньшее отношение площади поверхности к объему тела способствует уменьшению теплопроводности и расходованию энергии на терморегуляцию, что в свою очередь позволяет орланам легче переносить низкие температуры. В условиях сильных ветров, обычных на морском побережье, большая весовая нагрузка на крыло делает полет птиц более устойчивым.

Вместе с тем крупные размеры накладывают жесткие ограничения на активность этих хищников и возможность использования разнообразных ресурсов. Орланы не могут долго находиться в состоянии активности с большим расходом энергии, поэтому средняя продолжительность машущего полета занимает не более 26–28 минут в сутки.

С энергетической точки зрения большой вес хищнику выгоден именно при питании крупной добычей. Но крупные размеры ограничивают возможность разнообразить способы охоты, что в свою очередь делает хищника зависимым от «оптимальной» по размерам добычи и способствует сужению экологической ниши.

В результате перераспределения различных активностей, сезонной настройки базального метаболизма и изменения репродуктивного поведения величина суточных затрат энергии сохраняется вблизи некоторого среднего «нормального» значения, характерного для птиц определенной массы тела. Суточные бюджеты энергии у белоплечих орланов, гнездящихся на пресноводных водоемах Нижнего Приамурья и на морском побережье

о. Сахалин, достоверно не различаются и составляют, соответственно, 1.47 и 1.39–1.46 ВМ (ВМ—уровень базального метаболизма) без учета затрат на скрытые продуктивные процессы и терморегуляцию. Даже во время зимовки бюджет энергии близкого вида — белоголового орлана, оказался схожим по значению — 1.34 ВМ.

В зависимости от кормовых условий сезона бюджет энергии гнездящихся птиц может варьировать от 1.2 ВМ до 1.76 ВМ, т. е. становится более напряженным при недостатке корма. Сохранение энергетического баланса особей при ухудшении кормовых условий возможно путем снижения энергозатрат на виды активности, не связанные с добыванием корма, либо сокращения кормовых потребностей семьи, вплоть до отказа от размножения. На Камчатке в неблагоприятные годы до 40 % территориальных пар белоплечих орланов не размножаются. На нижнем Амуре в 2013 г., когда из-за аномально высокого паводка значительно снизилась доступность рыбы, гнездовая активность орланов упала практически до нуля.

Пищевая потребность взрослых особей составляет 840–860 г рыбы в сутки. Чтобы обеспечить потребности птенцов, родители должны приносить ежедневно в середине гнездового периода около 700 г. рыбы на гнездо с одним птенцом и около 1380 г. на гнездо с двумя птенцами. Общая потребность в корме семьи орланов с одним и двумя птенцами составляет 2401 г (2.6 шт.) и 3090 г (3.3 шт.) рыбы в сутки (в скобках указано число единиц добычи с учетом ее среднего веса на нижнем Амуре: 940 г.). За весь гнездовой период родители приносят около 98 кг рыбы каждому птенцу.

Существуют две основные кормовые стратегии орланов — активная (активный поиск и добыча корма) и пассивная (пассивное подкарауливание добычи). Успешность активной охоты в 48–50 раз выше, чем подкарауливания. Вместе с тем, энергетическая стоимость подкарауливания в 9–10 раз ниже, поэтому его эффективность приблизительно в 5 раз меньше, чем при активной охоте.

Чтобы добыть суточную порцию корма, одна взрослая птица затрачивает 21–28 минут активной охоты. Продолжительность подкарауливания с этой же целью составит 17–20 часов. Если продолжительность активной охоты ограничена располагаемой энергией, то продолжительность подкарауливания — только светлым временем суток. Сочетая обе эти стратегии, орланы поддерживают энергетический баланс на определенном уровне.

Собирательство сочетает признаки активной и пассивной стратегии. Значительную роль в кормовом поведении играет клептопаразитизм (пиратство). Сочетание различных охотничьих стратегий и приемов зависит от региона, сезона года, количества и пространственного распределения корма.

Охота на участках, расположенных на удалении от гнезда, сопровождается дополнительным расходом энергии на транспортные перелеты, поэтому орланы стремятся строить свои гнезда как можно ближе к кормовому водоему (средняя дистанция 64.8 м). Из 1047 гнезд белоплечих орланов 75 % располагались не далее 500 м от береговой линии, причем около 45 %

гнезд находились в пределах 100-метровой зоны. Около 12 % приходилось на гнезда, расположенные на расстоянии 500–1000 м от побережья и только 13 % на гнезда, удаленные свыше километра.

«Энергетический портрет» позволяет определить ряд условий, необходимых для успешного гнездования белоплечих орланов. Это 1) расположение гнезд по возможности ближе к кормовому водоему; 2) наличие обширных мелководных участков недалеко от гнезд с удобными для подкарауливания присадами на берегу; 3) наличие высоких обрывистых берегов, возле которых образуются устойчивые волны обтекания, а также прогреваемые участки, над которыми возникают восходящие потоки воздуха; 4) стабильные кормовые условия на протяжении гнездового периода (особенно первой его трети); 5) минимизация расхода энергии на активности, не связанные с охотой (территориальные конфликты и фактор беспокойства).

* * *

Основная диета белоплечих орланов состоит из рыбы, птиц, млекопитающих, беспозвоночных и падали в разном соотношении, которое зависит от сезона, зональных особенностей региона и биотопической приуроченности гнездовых и охотничьих участков.

Огромную роль в питании белоплечего орлана играют тихоокеанские лососи, особенно в периоды нереста. Лососевые рыбы соответствуют всем признакам оптимальной добычи, к которой эволюционно адаптирован этот хищник, поэтому его ареал связан с распространением крупных анадромных тихоокеанских лососей. Проникновение орланов вверх по рекам часто ограничено распределением нерестилищ. Остальные виды добычи, состав которой весьма разнообразен, играют подчиненную роль и становятся ощутимыми в рационе хищников лишь при дефиците оптимальных источников пищи.

В отсутствие лососей их роль в питании орланов могут замещать другие крупные виды рыб. В Нижнем Приамурье место лососей занимают некоторые виды пресноводных частичковых рыб. В рационе орланов, гнездящихся по соседству с птичьими базарами северного Приохотья, решающую роль играют колониальные морские птицы. В весенний период главными объектами охоты орланов на побережье Охотского моря являются новорожденные щенки кольчатой нерпы. В книге анализируются спектры питания белоплечих орланов в различные сезоны года и в различных частях ареала.

* * *

Даже при беглом взгляде на белоплечего орлана бросается в глаза его необычно большой вздутый клюв. Череп белоплечего орлана крупнее и массивнее, чем черепа других представителей рода *Haliaeetus* и всего семейства ястребиных, включая грифов (*Gyps sp.*).

Клюв белоплечего орлана необычно длинный и массивный, по сравнению с другими ястребиными птицами, и очень высокий, даже среди орланов. Сразу за прокинетической гибкой зоной над ноздрями образуется вздутие конька надклювья, отчего его форма становится выпуклой. Вздутие обеспечивает дополнительную прочность клюву, поскольку место сочленения с черепной коробкой испытывает наибольшие нагрузки при разрывании крупной добычи: нижний контур надклювья работает на растяжение, а верхний — на сжатие. Расширенная гибкая зона обеспечивает более прочное сочленение надклювья с затылочным сегментом черепа.

К другим особенностям строения челюстного аппарата белоплечих орланов относится упрочнение нижней челюсти, увеличение порции наружного аддуктора — мышцы, отвечающей за приведение нижней челюсти. Уменьшение угла наклона надклювья по отношению к лобным костям способствует снижению нагрузки на основание клюва.

Основная добыча белоплечих орланов — крупная рыба, которая иногда может весить до 5 кг и более. Анадромные виды лососей играют ведущую роль в питании этих хищников. Полевые наблюдения показывают, что белоплечий орлан может проглотить около 900 г рыбы за 3–4 минуты. При этом птицы расчленяют и заглатывают добычу большими кусками. Орлан-белохвост затрачивает на это 18 минут, а беркуту понадобится 28 минут.

По строению черепа к белоплечим орланам ближе всего находится белоголовый орлан, в питании которого лососи и морские выбросы также играют ведущую роль. У обоих видов уменьшаются относительные размеры носовой ямы, надклювье разрастается в вертикальной плоскости, что повышает его сопротивляемость нагрузкам. Сходные морфологические признаки связаны, по всей видимости, с общим направлением адаптаций к питанию крупной добычей, такой как тихоокеанские лососи.

* * *

Находясь на вершине трофических цепей, орланы способны накапливать в организме различные токсические вещества — тяжелые металлы, хлорорганические соединения, причем их содержание может намного превышать таковое в окружающей среде благодаря эффекту биомагнификации. Орланы лучше других подходят для мониторинга загрязнения окружающей среды. В настоящее время эти хищники признаны универсальными биоиндикаторами, способными указывать на наличие проблемы, даже когда она не может быть выявлена традиционными методами.

Орланы накапливают загрязняющие вещества в перьях, тканях тела и яйцах. Примечательно, что накопление токсических соединений в тканях птиц может происходить и за пределами районов их гнездования, например, во время зимовки. Известен факт питания зимующих в Приморье белоплечих орланов рыбой, отравленной производственными стоками. В тканях

белоплечих орланов, погибших зимой на о. Хоккайдо (Япония), были обнаружены сравнительно высокие концентрации DDT и РСВ, сопоставимые с концентрацией этих соединений в тканях белоголовых орланов из района Великих озер (США), а также в тканях орланов-белохвостов с Балтийского побережья Европы.

Склонность орланов питаться погибшими животными, а также избирательная охота на ослабленных или подраненных особей, нередко содержащих в тканях свинцовую дробь или осколки пуль, делает их заложниками загрязнения среды этим тяжелым металлом.

Помимо высокой чувствительности к химическому загрязнению среды, белоплечие орланы остро реагируют на изменения структуры гнездовых местообитаний. Техногенная трансформация прибрежных территорий способна привести к снижению занятости гнездовых участков, эффективности размножения, нарушению возрастной структуры и др. Поэтому благополучное состояние популяции орланов свидетельствует о здоровье экосистемы в целом.

* * *

Большая часть птиц, населяющих Нижнее Приамурье, Сахалин и северное Приохотье, проводит зиму на севере о. Хоккайдо. На Камчатке район зимовки орланов в известной степени перекрывается с районом гнездования. До 1990 г. 90 % зимующих на Хоккайдо орланов собирались на морском побережье в районе Раусу, где кормились отходами промысла минтая, подбирая выпадающую из сетей рыбу. Крупные скопления орланов были известны и на солоноватом озере Фурен. С падением добычи минтая орланы перераспределились по другим территориям. Примерно в этот же период в горных районах заметно возросла численность бамбукового оленя, добыча которого как в целях охоты, так и для регуляции численности популяции увеличилась с 15 тысяч в 1991 г. до 45 тысяч в 1996 г. Останки погибших животных стали играть существенную роль в питании орланов, поэтому часть зимующих птиц переместилась во внутренние районы острова.

Начало осенней миграции белоплечих орланов в разных частях ареала приходится примерно на одни и те же сроки — середину – конец сентября. К концу ноября – в декабре птицы обычно прибывают в район зимовки. Значимых различий в сроках миграции птиц из разных регионов не выявлено, хотя у орланов из северных районов она может быть более продолжительной. В Магаданской области осенняя миграция орланов проходит с 9.09 по 18.01, на Камчатке — с 11.09 по 27.12, в Нижнем Приамурье — с 10.09 по 10.12, на Сахалине — с 14.09 по 23.11. Хищникам требуется от 5 до 116 дней, чтобы достичь мест зимовки.

Птицы, населяющие побережье Охотского моря западнее залива Шелихова, Шантарские острова и Нижнее Приамурье, летят на юг вдоль западного побережья Охотского моря через низовья р. Амур и северный Сахалин на о. Хоккайдо и Южные Курилы. К ним присоединяются и орланы,

обитающие на Сахалине. Некоторая часть птиц летит зимовать в Приморье и далее на юг — на Корейский полуостров. Камчатские орланы обычно зимуют в южной части полуострова; лишь немногие летят вдоль островной гряды к Южным Курилам и, возможно, на о. Хоккайдо. Часть птиц зимует на островах северной (о. Уруп) и центральной части Курильской гряды.

Во время миграции орланы совершают остановки на 4–28 дней в местах скопления корма, что позволяет птицам восполнить энергозатраты. Наиболее крупные пункты остановки располагаются в районе Шантарских островов, в устье р. Амур, на северном Сахалине и в окрестности мыса Погиби (самое узкое место пролива Невельского между материком и о. Сахалин). Обычно птицы совершают одну–две длительные остановки, прежде чем достигнут района зимовки.

В начале зимы часть прилетевших на о. Хоккайдо птиц перемещается на острова Кунашир, Итуруп, Шикотан. Орланов привлекают многочисленные здесь лососи, нерест которых продолжается до середины–конца декабря. В это время на Южных Курилах собирается до 1480–1660 особей белоплечих и 160–280 белохвостых орланов. От 40 до 55 % зимующих на Курилах птиц собирается на крупных нерестилищах кеты, где можно насчитать до нескольких сотен птиц (р. Славная, оз. Куйбышевское на о. Итуруп). Другая часть популяции сравнительно равномерно распределена по кормовым рекам, озерам и морскому побережью. В январе–начале февраля орланы перемещаются на о. Хоккайдо, что, вероятно, связано с истощением кормовых ресурсов на Курилах.

Весенняя миграция начинается с середины февраля, и к концу марта большинство белоплечих орланов покидает о. Хоккайдо, однако отдельные особи, преимущественно неполовозрелые, могут задерживаться до мая–июня. Весенние миграционные маршруты в целом повторяют осенние. Взрослые орланы появляются в местах гнездования в марте–начале апреля, тогда как молодые возвращаются на 3–5 недель позже.

Белоплечим орланам свойственна филопатрия, т. е. верность местам гнездования. Взрослые особи, как правило, стремятся вернуться и занять свои гнездовые участки. Молодым особям в первые годы самостоятельной жизни это свойственно в меньшей степени. На северо-восточном Сахалине от 14 до 71 % (в среднем 41 %, $n = 173$) помеченных передатчиками в разные годы птенцов были отмечены позже в радиусе до 50 км от мест своего рождения. Одна из птиц, достигшая половой зрелости, загнездилась в 9.14 км от родного гнезда.

* * *

Образ жизни белоплечего орлана тесно связан с водой, поэтому основные места обитания этого вида располагаются вблизи рыбных водоемов — морского побережья, заливов, озер и рек.

На протяжении всего ареала орланы предпочитают строить гнезда на деревьях. На Сахалине, в бассейне Амура и на большей части побережья Охотского моря в качестве гнездового субстрата орланы преимущественно используют даурскую лиственницу, реже гнездятся на осинах, тополях, чозениях, березах, в том числе каменных, и очень редко на елях и пихтах. На островах амурской поймы нередко возводят гнезда на тальниках (кустообразных ивах). На Камчатке предпочитают каменную березу. Гнездование на скалах больше свойственно птицам, населяющим побережье Камчатки, север Охотского моря, Шантарские острова и полуостров Шмидта на севере о. Сахалин. Способны белоплечие орланы гнездиться и на искусственных сооружениях — старых триангуляционных вышках и опорах ЛЭП, но это происходит редко. Из 1200 известных на Сахалине гнезд белоплечих орланов лишь 11 расположены на опорах ЛЭП и 2 гнезда — на триангуляционных вышках.

Орланы обычно устраивают гнезда в верхней части кроны или на вершине дерева, чтобы иметь свободный подлет и хороший обзор территории. Одно гнездо они используют в течение нескольких лет, но при этом часто строят запасные гнезда. На Сахалине у одной пары может быть до 11 гнезд (в среднем 2.9), на Амуре — обычно не больше 2–3 (в среднем 1.5). Время от времени птицы «переезжают», занимая одно из запасных гнезд. На Сахалине и Амуре орланы предпочитают гнездиться на наиболее крупных и старых деревьях в сообществе, которые намного превосходят по диаметру ствола окружающий древостой (48.5 ± 14.77 и 33.5 ± 13.12 см, соответственно). Для обитания орланов также важно наличие достаточного количества присад на гнездовом участке и охотничьей территории.

В зависимости от сочетания гнездовых, кормовых и защитных качеств можно выделить несколько основных типов местообитаний белоплечих орланов в разных частях ареала, различающихся по своим экологическим характеристикам. На северо-восточном Сахалине это долины рек в их нижнем течении, побережье мелководных заливов лагунного типа, поросшие лесом небольшие острова и морские косы, а также открытое морское побережье. В Нижнем Приамурье основные местообитания орланов — берега крупных и средних по размеру мелководных озер, долины рек с островками леса посреди марей, коренной берег Амура и его пойма, испещренная протоками и заливами, а также обрывистое побережье Татарского пролива. На севере Охотского моря и Камчатке белоплечие орланы встречаются в трех основных типах местообитаний — в долинах рек, на морском побережье, островах и скалистых останцах-кекурах.

* * *

Орланы прилетают в места будущего гнездования в конце февраля — начале марта. Первые 1–2 недели птицы проводят на гнездовом участке сравнительно мало времени, часто и надолго улетаю в море на охоту. Со второй

половины марта брачное поведение (ухаживание, демонстрационные полеты и спаривание) приобретает выраженный характер. Непременным атрибутом является совместный ремонт и восстановление гнезда.

Период кладки растянут с конца марта по конец апреля. С интервалом в 3–4 дня орланы откладывают 1–2, реже 3 белых с фисташковым оттенком округлых и довольно крупных яйца весом 130–140 г. Подавляющее большинство яиц орланы откладывают с 8 по 23 апреля. Насиживание начинается с первого яйца и продолжается 38–40 дней. Кладку обогревают оба партнера, однако самка затрачивает на это вдвое больше времени — около 70% времени инкубации.

В первые дни появления на свет птенцы орланов большую часть времени проводят лежа. На третьи–четвертые сутки они уже способны сидеть и выпрашивать корм, издавая при этом своеобразный стрекочущий писк, вытянув шею и трепеща крылышками. В двухнедельном возрасте птенцы начинают активно ползать по гнезду на цевках, а первые попытки встать на лапы отмечаются в возрасте 30–35 дней.

Первые семь недель жизни птенцов — период интенсивного роста. За это время птенцы набирают 75% конечной массы тела и достигают 80–85% размеров слетка. Начиная с пятидесятого дня скорость роста снижается, причем снижение прироста у самцов происходит быстрее, чем у самок. Это определяет дальнейшее расхождение размерных характеристик, связанное с полом. Рост скелета в основном завершается к 60-му и 70-му дню у самцов и самок, соответственно. Окончательных размеров самцы достигают приблизительно на 7–10 дней раньше, и поэтому, как правило, первыми покидают гнездо.

Взаимоотношения птенцов нередко носят агонистический характер, особенно первые 3–4 недели постнатального развития. Именно в этот период чаще всего происходит регуляция размера выводка. Хотя на свет появляются 1–3 птенца, обычно до вылета из гнезда доживает только один или два слетка. Конфликты между птенцами продолжаются и в старшем возрасте, но их напряженность постепенно ослабевает и не носит фатальных последствий. Птенцы покидают гнездо во второй декаде августа в возрасте 90–100 дней, но иногда и раньше. После вылета птенцы держатся в 200–500 м от гнезда, периодически возвращаясь в него на ночь и для кормежки. Постепенно перемещения слетков становятся все шире, и площадь освоенного пространства увеличивается до 20–30 км². Молодые орланы продолжают держаться в окрестности гнездовых участков в течение 1.5–2 месяцев, но в начале–середине октября покидают район своего рождения.

* * *

Средний размер выводка на Сахалине составляет 1.37 ± 0.12 птенца, на нижнем Амуре — 1.45 ± 0.17 птенца. На продуктивность оказывают влияние

качество местообитаний, погодно-климатические факторы, гидрологический режим кормовых водоемов, кормовые условия сезона, состояние гнездового фонда, пресс хищничества медведей и антропогенное беспокойство. Продуктивность сахалинской популяции белоплечего орлана достоверно снижалась от 0.79 слетка на обитаемую территорию в 1990-е годы до 0.58 слетка в 2004–2012 гг. Похожие тенденции наблюдаются в некоторых других точках ареала — на нижнем Амуре, а также у части популяции в северном Приохотье.

Соотношение молодых (неполовозрелых) и взрослых особей в популяции отражает ее демографическую структуру: в растущей популяции доля молодых птиц обычно выше, чем в сокращающейся. На Сахалине и нижнем Амуре в последнее десятилетие наметилась тенденция к снижению доли неполовозрелых особей в популяции белоплечих орланов. В начале 1990-х гг. на Сахалине молодые особи составляли 30–38%, в 2004 г. на долю неполовозрелых птиц приходилось 25% популяции, а к 2012 г. она сократилась до 11%. На Амуре в 1990-е гг. доля молодых особей составляла в среднем 28%. Во второй половине 90-х она снизилась до 18–21%, а в конце 2000-х гг. — до 17%.

Уменьшение доли молодых особей может происходить в результате снижения эффективности воспроизводства популяции, повышения смертности молодых птиц во время зимовки и миграции, либо их пространственного перераспределения вслед за изменением кормовой ситуации.

Для оценки популяционных трендов на Сахалине и нижнем Амуре были построены матричные демографические модели, которые показали, что сахалинская популяция сокращается на 1.6% в год, амурская — на 1% в год. При сохранении подобных отрицательных темпов прироста сахалинская популяция орланов сократится вдвое за 44 года, тогда как амурская — за 70 лет.

* * *

Генетическая структура популяции белоплечего орлана до настоящего времени не исследована. Известно лишь, что птицы из разных регионов встречаются в местах зимних скоплений и на путях миграции.

Изучение белоплечих орланов на острове Сахалин выявило низкий уровень генетической изменчивости, т. е. высокий индекс внутривидового сходства (S) (0.58–0.84). Показатель гетерозиготности составил приблизительно 0.4 (гетерозиготность в близких к инбредному состоянию популяциях обычно не превышает 0.2–0.5).

Высокий уровень генетического сходства в островной популяции белоплечих орланов свидетельствует о широком распространении родственных связей, а низкое значение гетерозиготности — о возможном инбридинге. Это, однако, не обязательно говорит об инбредной депрессии.

Снижение генетического разнообразия может быть вызвано высокой степенью гнездового консерватизма взрослых особей и филопатрией не-

половозрелых птиц. Таким образом, «близкородственные» генотипы могут накапливаться в определенных зонах вокруг участка основателя. Похожая ситуация наблюдается в популяции мадагаскарского орлана-крикуна, где пары часто образуют ближайшие родственники: брат – сестра, родители – бывшие птенцы.

Считалось, что орланы сохраняют постоянство пар на протяжении всей жизни, однако результаты молекулярных генетических исследований показывают, что птенцы из одних и тех же гнезд могут быть не прямыми сибсами. Отмечены случаи, когда птенцы из одного гнезда характеризовались индексом генетического сходства на уровне «условных» сибсов (0.2–0.5), но имели относительно более высокое сходство с птенцами из других гнезд. Такое возможно, если предположить что самки могли спариваться с разными самцами.

Любопытно, что расстояние между гнездами разных пар, птенцы в которых демонстрировали высокий уровень генетического сходства (0.78–0.96), составляло всего 1.8–5.2 км. Возможно, что пары с близко расположенных участков могут обмениваться партнерами в брачный период. В наиболее продуктивных местообитаниях орланы могут образовывать групповые поселения, где расстояние между активными гнездами сокращается до нескольких сотен и даже десятков метров. Вероятно, такая стратегия гнездования способна служить причиной для полигамных отношений. Примеры полигамных отношений были обнаружены у другого представителя рода *Haliaeetus* — мадагаскарского орлана-крикуна. Этот вид орланов, как и белоплечий орлан, считался моногамным. Почти в половине случаев было замечено, что в гнездовой активности участвовало более двух взрослых птиц.

Индекс генетического сходства между птенцами разных поколений на одном и том же гнездовом участке в одних случаях соответствовал индексам сходства безусловных сибсов (среднее значение $S = 0.88$), т. е. птенцы имели одних и тех же родителей. В других случаях птенцы разных поколений из одного гнезда оказались генетически далекими ($S = 0.42 - 0.44$) или попадали в категорию «условные сибсы» ($S = 0.59 - 0.76$). Можно предложить несколько гипотез, объясняющих наблюдаемую картину: родители «условных сибсов» являлись близкими родственниками; у птенцов из одного гнезда могли быть разные отцы; в разные сезоны гнездовой участок занимался разными парами птиц.

* * *

Значительная часть ареала белоплечего орлана прежде находилась в отдаленных районах России, что обеспечивало этим хищникам защиту от вмешательства человека. Однако ситуация быстро меняется. Потребности в углеводородах обуславливают необходимость разведки и освоения богатых природных ресурсов даже в самых отдаленных уголках. На шельфе Охотского моря обнаружены крупные месторождения нефти и газа, часть

из которых уже разрабатывается. Гнездовой ареал белоплечего орлана в значительной степени перекрывается с существующими и перспективными нефтегазоносными площадями.

На Сахалине разведка и добыча нефти ведется с середины шестидесятых годов. За истекший период места обитания орланов на севере острова претерпели существенные изменения. Прибрежные территории покрыла сеть сейсмических профилей, подъездных дорог и буровых площадок. Заметно сократилась площадь пригодных для гнездования участков побережья. Строительство дорог способствовало проникновению населения в прежде труднодоступные районы, загрязнению среды, росту рекреационной нагрузки и фактора беспокойства. С начала 2000-х годов началось масштабное освоение шельфовых месторождений. В Нижнем Приамурье интенсивное природопользование в конце XX в. (в первую очередь, лесная и горнодобывающая промышленность) привело к деградации рек, значительному сокращению площади лесных насаждений, которое усугубилось катастрофическими лесными пожарами. Это существенно уменьшило экологическую емкость среды для орланов.

В середине 90-х годов прошлого столетия остро встала проблема свинцового отравления орланов, питающихся погибшими подранками оленей во время зимовки на о. Хоккайдо. В 2000 г. использование свинцовых боеприпасов на о. Хоккайдо было запрещено, и число погибших птиц в последние годы постепенно уменьшилось. В нефтедобывающих районах актуальность приобретает проблема загрязнения среды сырой нефтью. Неумеренный рыбный промысел в некоторых районах способен подорвать кормовую базу орланов, вынуждая их переключаться на замещающие источники пищи. Определенный урон популяции орланов все еще наносит браконьерство.

Изучение реакции орланов на беспокойство показало, что она зависит от сезона года, времени суток, типа источника беспокойства, количества птиц в группе, их возраста и некоторых других факторов. Гнездящиеся особи острее реагируют на присутствие человека в окрестности гнезда.

Одним из эффективных способов охраны птиц является создание охраняемых буферных зон или зон покоя вокруг гнезд, охотничьих участков и присад. Буферные зоны имеют двухуровневую пространственно-временную структуру. Внутренняя буферная зона, или зона абсолютного покоя, располагается вокруг активного гнезда в радиусе 350 м. Здесь в течение всего года полностью запрещаются любые виды хозяйственной и рекреационной деятельности, изменяющей облик местообитания, а также посещение ее людьми в гнездовой период. Наружная буферная зона, или зона условного покоя, окружает внутреннюю зону и включает в себя альтернативные гнезда, присады, места ночевки и кормовые участки, расположение которых и определяет форму и размеры буферной зоны. В этой зоне допускается ограниченная хозяйственная и рекреационная деятельность вне периодов уязвимости птиц, не меняющая структуру и качество местообитаний.

Массовое разорение гнезд белоплечих орланов бурыми медведями на о. Сахалин в первой декаде 2000-х гг. потребовало принятия мер по их защите. Простым и надежным решением оказалась установка металлических поясов, препятствующих залезанию зверей. Птицы успешно размножались на защищенных деревьях и выводили потомство.

В отдельных случаях для оптимизации и увеличения емкости местообитаний рекомендуется сооружение искусственных гнезд и присад. Использование этих инструментов позволяет направленно влиять на территориальное поведение птиц, изменять пространственную конфигурацию границ участков обитания, смещать центр их территориальной активности нужным образом. Это открывает возможность решения конфликтных ситуаций, возникающих при строительстве промышленных объектов в районах обитания орланов, а также позволяет привлекать птиц на новые территории. Успешный опыт подобных мероприятий доказывает их эффективность.

Тесная связь с побережьями и зависимость от «оптимальной добычи» делает белоплечих орланов особенно уязвимыми при изменении условий внешней среды. Обитание в районах с суровым климатом и подчас непредсказуемой кормовой ситуацией сформировали стратегию существования этих хищников, ориентированную, прежде всего, на сохранение взрослых особей, способных к размножению. Высокая смертность неполовозрелых птиц, позднее половое созревание и медленные темпы воспроизводства снижают шансы быстрого восстановления популяции в случае критического снижения численности. Поэтому поиск компромисса между задачами промышленного развития и сохранением уязвимых компонентов биологического разнообразия является основой создания благоприятных условий для устойчивого развития всего региона.

Хочется надеяться, что эта книга будет способствовать укреплению экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов и воспитанию осознанного отношения к проблеме сохранения редких видов животных и среды их обитания.

Summary

This book is dedicated to one of the most unique species of Russian fauna—Steller's sea eagle, its biology, ecology, evolution, and conservation. It is the result of many years of our research and is based on the original data collected in different parts of the range, supplemented with information from the literature.

Steller's sea eagle *H. pelagicus* is endemic to the Russian Far East. Steller's sea eagle breeding range covers the coast of the Sea of Okhotsk, Pacific coast of the Kamchatka Peninsula, extending northwards along Olyutorskii Bay and the Bering Sea coast to St. Paul Bay. Sea eagles inhabit the inland areas of the peninsula and the southern part of the Koryak Highland northwards to Apuka and Achaivayam rivers. The southern boundary of their breeding range descends along the mainland coast of the Tatar Strait (northern part of the Sea of Japan) to Syurkum Cape (120 km north of Soviet Bay). Sea eagles also inhabit large islands, such as Karaginskii Island in the Bering Sea as well as Yamskie Islands, Sakhalin Islands, and Shantar Archipelago in the Sea of Okhotsk.

Along the mainland coast, sea eagles nest on a narrow coastal strip at most 5 km wide, penetrating inland along the valleys of large and medium-size rivers for several dozens of kilometers. In the lower reaches of the Amur River, the Steller's sea eagle breeding was traced to the Gorin River estuary and areas located as far as 540 km from the sea coast; however, the major part of the Amur population inhabits the areas surrounding rivers, lakes, and streams of the Udyl–Kizi lowlands. On Sakhalin Island, the breeding area of sea eagles in the form of a coastal strip extends from the western coast of Viakhtu Bay northwards to the Schmidt Peninsula and further southwards along the eastern coast of the Terpeniya Peninsula and Lake Nevskoe. On the Kuril Islands, sea eagles inhabited only the Onkotan Island; however, reliable facts of nesting of this species on the Kuril Islands in the last two decades are missing.

The total abundance of this species is estimated at 6000–7500 individuals. According to other authors, the population of Steller's sea eagles numbers approximately 2300 pairs. In the latest report of BirdLife International (2014), the population size is estimated at 4600–5100 individuals, including 1830–1900 breeding pairs and 1000–1300 immatures. It should be noted that these numbers are very approximate.

The largest group inhabiting the Kamchatka Peninsula is estimated at 1200 pairs and approximately 1400 immatures. The second largest group inhabiting the Lower Amur area and adjacent southern coast of the Sea of Okhotsk comprises at least 1200 individuals, about a quarter of which are immature birds. Approximately 65–70 pairs of these birds of prey breed on the Shantar Archipelago. Approximately 850–880 birds, including 130–140 immatures, inhabit the northern part of Khabarovsk Krai and Magadan region. On Sakhalin Island, the abundance

of this species is 1110 birds, including approximately 400 territorial pairs, 140 nonterritorial mature birds, and 170 immatures.

* * *

Reliable findings of sea eagles of the modern genus *Haliaeetus* are known since the late Miocene (10–5 million years ago) from several locations in Asia and North America. The earliest reference to the modern sea eagle species (*H. albicilla*) refers to the upper Pliocene in France (about 2.5 million years ago). Remains of *H. cf. pelagicus* (i.e., similar but not identical to the Steller's sea eagle) are known for the Late Pleistocene in Japan.

The *Haliaeetus* genus is divided into two phylogenetic branches. The first group includes the species with the northern distribution *H. albicilla*, *H. leucocephalus*, and *H. pelagicus*. The second group includes the species with tropical ranges (*H. vocifer*, *H. vociferoides*, *H. leucogaster*, and *H. sanfordi*). The Pallas's sea eagle (*H. leucoryphus*) is a species inhabiting tropical regions all year round; however, it also breeds in the temperate zone of the Northern Hemisphere. According to molecular genetic data, the Pallas's sea eagle is included in the same cluster that the northern boreal species.

For more than one hundred years, scientists have debated whether the Steller's sea eagle has subspecies. Some authors distinguish two subspecies—the nominal *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas, 1811), distributed throughout the range, and *H. pelagicus niger* (Heude, 1887), the so-called black eagle inhabiting the Korean Peninsula. Other authors consider the black eagle as a color variation (or morph) with a local distribution. In 2008, an adult eagle with a black plumage, similar to *H. pelagicus niger*, appeared in the Berlin Tierpark zoo. It was a female born in captivity in 2001 from the parents that had the nominal color and were caught young in 1983 in the Lower Amur region. This case indicates that the black eagle is only a color variation of the Steller's sea eagle.

* * *

The Steller's sea eagle is certainly one of the most spectacular eagles in the world avifauna. Adult birds have a catchy color acquired on the 6th or 7th year of life. Their dark brown-graphite body contrasts with the white tail, uropygium, feathers on legs, white spots on shoulders and forehead, a very large bright orange-yellow beak and yellow paws. Before this, birds changes five types of plumage, gradually acquiring the features characteristic of the adult plumage.

The contrast coloration of adult birds apparently has an alarm function, warning neighbors that the territory is occupied and its borders should not be violated. Even with the naked eye, a bird sitting on a tree can be discerned at a distance of 800–900 m! On the other hand, the showy coloration shows that the birds is ready to breed and can serve to attract a potential partner. Young immatures

have no showy plumage, which makes them inconspicuous in natural landscapes. Apparently, the absence of contrasting bright spots in plumage indicates that the birds is not ready to breed and, thus, does not cause aggression in adult birds.

* * *

The Steller's sea eagle is the largest representative of the genus *Haliaeetus*: the average weight of males and females is 4.9–7.5 and 6.8–8.9 kg, respectively. The body length of males and females is 88 and 102 cm, respectively, and the average wingspan is 200–245 cm. The weight of some birds can reach 9 kg at a wingspan of 2.7 or 2.87 m, which allows the Steller's sea eagle to be regarded the largest sea eagle on the planet.

The large size provides a number of advantages that allow sea eagles to successfully exist in the harsh conditions of the coast of Sea of Okhotsk and the North Pacific. These advantages include the low specific food requirement, as a consequence, the ability for prolonged starvation, as well as a decrease in the energy cost of load transportation, providing an opportunity to hunt large prey. A comparatively smaller ratio of the surface area to the volume of the body allows sea eagles to reduce the thermal conductivity and energy expenditures for thermoregulation, which, in turn, allows them to easily tolerate low temperatures. Under conditions of strong winds common in the seaside, a large weight load on the wing makes the flight of these birds more stable.

However, the large size imposes severe restrictions on the activity of these birds of prey and their ability to use various resources. Sea eagles cannot perform long-term activities with high energy expenses, and the average duration of flapping flight takes them less than 26–28 min per day.

In terms of energetics, the large weight is beneficial for predators feeding on large prey. However, the large size imposes restrictions on the ability to diversify the ways of hunting, which, in turn, makes the predator dependent on the "optimal" (in term of size) prey and contributes to narrowing its ecological niche.

Due to redistribution of different activities, seasonal adjustment of basal metabolism, and changes in the reproductive behavior, the amount of daily energy expenses remains close to a certain average "normal" value typical for the birds with a certain body weight. Daily energy budgets of Steller's sea eagles nesting in the vicinity of freshwater bodies in the Lower Amur region and on the coast of Sakhalin Island do not differ significantly and constitute 1.47 and 1.39–1.46 BM (basal metabolic rate), respectively, excluding the costs of the productive processes and hidden thermoregulation. Even in winter the energy budget of a closely related species, bald sea eagle, was similar and amounted to 1.34 BM.

Depending on the foraging conditions of the season, the energy budget of nesting birds may vary from 1.2 to 1.76 BM, i.e., becomes more strained when the amount of food is insufficient. The energy balance of individuals in the case of deterioration of foraging conditions can be maintained by reducing the energy

spent to those types of activity that are not related to foraging or by reducing the foraging needs of a family, up to the failure of reproduction. In Kamchatka, up to 40% of the territorial pairs of Steller's sea eagles do not breed in unfavorable years. In the Lower Amur region in 2013, when the availability of fish significantly reduced due to an abnormally high flood, the breeding activity of sea eagles dropped to almost zero.

The nutritional requirements of adult birds are 840–860 g of fish per day. To meet the needs of juveniles, parents should bring every day in a middle of breeding season approximately 700 g of fish to a nest with one chick and approximately 1380 g of fish to a nest with two chicks. The total food demands of a family of sea eagles with one and two chicks are 2401 g (2.6 pcs.) and 3090 g (3.3 pcs.) of fish per day (the number of pieces of fish with regard to its average weight in the Lower Amur (940 g) is shown in parentheses). For the entire nesting season, parents bring approximately 98 kg of fish to each chick.

There are two main foraging strategies of sea eagles—active (active search and hunting of prey) and passive (passive waiting for prey). The active hunting is 48–50 times more successful than the passive waiting for prey. However, the energy cost of passive waiting is 9–10 times lower; as a result, its efficiency is about 5 times less active than when hunting.

To get the daily portion of food, one adult bird spends 21–28 min of active hunting. The duration of passive waiting for prey with the same purpose will be 17–20 h. The duration of active hunting is limited by the available energy, whereas the duration of passive waiting is limited only by the daylight time. The combination of both these strategies allows sea eagles to maintain their energy balance at a certain level.

Gathering combines the features of active and passive strategies. Cleptoparasitism (piracy) plays an important role in the feeding behavior. The combination of different hunting strategies and techniques depends on the region, season, abundance, and spatial distribution of food.

Since hunting in the areas located far away from the nest is accompanied by additional energy expenses for transport flights, sea eagles tend to build their nests as close as possible to foraging water bodies (average distance 64.8 m). Out of 1047 nests of Steller's sea eagles, 75% were located within 500 m from the shoreline, with approximately 45% nests being located within a 100-m zone. Approximately 12% nests were located at a distance of 500--1000 m from the coast, and only 13% nests were situated farther than 1 km from the shoreline.

The "energy portrait" made it possible to reveal the conditions required for successful breeding of Steller's sea eagles: (1) the location of nests as close as possible to the foraging water body; (2) the presence of vast shallow areas not far from nests with convenient perches for looking out for prey on the shore; (3) the presence of high steep shores and banks near which stable flow waves are formed as well as the presence of heated areas above which ascending airflows are formed; (4) stable feeding conditions during the breeding season (especially its first one

third); and (5) minimization of energy expenses for activities not related to hunting (territorial conflicts and disturbance).

* * *

The diet of Steller's sea eagles consists primarily of fish, birds, mammals, invertebrates, and carrion in different proportions, which depend on the season, regional characteristics, and biotopic confinement of breeding and hunting grounds.

The Pacific salmon plays the key role in the Steller's sea eagle's diet, especially during spawning. Salmonids meet all the traits of optimum prey to which this predator is evolutionarily adapted. For this reason, the range of Steller's sea eagles is associated with the distribution of large anadromous Pacific salmon. The penetration of sea eagles to the upper reaches of rivers is often limited by the distribution of spawning grounds. Other prey items, the composition of which is highly diverse, play a subordinate role and become more significant in the diet of the predators only in the case of shortage of optimal food sources.

In the absence of salmon, their place in the diet of sea eagles can be replaced by other large fish species. In the Lower Amur region, salmon in the diet of sea eagles is replaced by some freshwater species of ordinary fish. Colonial seabirds play a crucial role in the diet of sea eagles breeding in the northern areas of the Sea of Okhotsk in the vicinity of rookeries. In spring, the main hunting objects of sea eagles on the coast of the Sea of Okhotsk are the newborn pups of ringed seals. The book analyzes the composition of the Steller's sea eagle's diet in different seasons and different parts of the range.

* * *

Even at a cursory glance at the Steller's sea eagle, the eye catches its unusually large swollen beak. The skull of the Steller's sea eagle is larger and heavier than the skulls of other representatives of the genus *Haliaeetus* and the entire family Accipitridae, including vultures (*Gyps* sp.).

The Steller's sea eagle's beak is long and unusually massive compared to other accipitrides and very high even among sea eagles. The swollen ridge of the maxilla is formed immediately behind the prokinetic flexible zone above the nostrils, as a result of which its shape became convex. The swelling strengthens the beak, because the articulation with the braincase experiences the greatest pressure when the bird tears large prey: the lower and upper contours of the maxilla are in tension and compression, respectively. The extended flexible zone ensures a stronger articulation of the maxilla with the occipital segment of the skull.

Other characteristic structural features of the mandibular apparatus of Steller's sea eagles include a hardened mandible, an increased proportion of the outer adductor (muscle responsible for adducting the mandible). A decrease in the angle of the maxilla relative to the frontal bones reduces the pressure on the beak base.

The main prey of Steller's sea eagles is large fish, whose weight may reach 5 kg and more. Anadromous salmon species play the key role in the diet of these birds of prey. Field observations showed that Steller's sea eagles are able to eat approximately 900 g of fish within 3–4 min, because they tear and swallow large pieces of prey, whereas the white-tailed sea eagle and the golden eagle to the same job for 18 and 28 min, respectively.

The species that is most close to the Steller's sea eagle by the skull structure is the bald eagle, whose diet also consists primarily of salmon and beached stuff. In both species, the relative size of the nasal fossa is reduced and the maxilla is enlarged in the vertical plane, which increases its resistance to pressure. The similarity of morphological features is, apparently, associated with the general direction of adaptations to feeding on large prey such as Pacific salmon.

* * *

Since sea eagles occupy the top position in the trophic chain, they can accumulate various toxic compounds in their bodies, such as heavy metals and organochlorines, and the content of these compounds in them can be much greater than in the environment due to the effect of biomagnification. Sea eagles are a more suitable object for monitoring environmental pollution. Currently, these birds of prey have been recognized a universal biosentinel species that can indicate a problem even when it cannot be detected by the conventional methods.

Sea eagles accumulate pollutants in feathers, body tissues and eggs. It is noteworthy that the accumulation of toxic compounds in the tissues of birds can also occur outside of their nesting areas, for example, during wintering. A known fact is that the Steller's sea eagles wintering in Primorye fed on fish poisoned with industrial wastewaters. The tissues of Steller's sea eagles died in winter on Hokkaido Island (Japan) contained sufficiently high concentrations of DDT and PCB, comparable to the concentration of these compounds detected in the tissues of bald sea eagles inhabiting the Great Lakes (USA) as well as in the tissues of white-tailed sea eagles from the Baltic coast of Europe.

The propensity sea eagles to feeding on dead animals and selective hunting for weakened or wounded animals, whose tissues often contain lead shot or bullet fragments, make them prisoners of the situation—environmental pollution with this heavy metal.

In addition to the high sensitivity to chemical pollution of the environment, Steller's sea eagles are highly sensitive to changes in the structure of nesting habitats. Anthropogenic transformation of coastal areas can lead to a decrease in the occupation of nesting sites, breeding efficiency, disruption of the age structure of the population, etc. Therefore, the wellbeing of the population of sea eagles is indicative of the health of the ecosystem in general.

* * *

The majority of the birds that inhabit the Lower Amur region, Sakhalin Island, and the northern areas of the Sea of Okhotsk spend the winter in the northern part of Hokkaido Island. In Kamchatka, the wintering area of sea eagles partially overlaps with the breeding area. Until 1990, as much as 90% of the sea eagles wintering in Hokkaido concentrated on the sea coast near Rausu, where they fed on waste pollock, picking up fish fallen out of nets. Large concentrations of sea eagles were known on the brackish Lake Furen. With the decline of pollock harvest, sea eagles redistributed to other territories. Approximately in the same period, the abundance of Sika Deer in mountainous areas noticeably increased, whose harvest increased from 15000 in 1991 to 45000 in 1996 due to game shooting and regulation of population size. The remains of dead animals began to play an important role in the diet of sea eagles, and part of wintering birds moved into the inland areas of the island.

The autumn migration of Steller's sea eagles in different parts of the range begins in approximately the same time—mid- and late September. By the end of November–December, birds usually arrive to the wintering grounds. Significant differences in the timing of migration of birds from different regions have not been found; however, sea eagles from the northern areas it may be longer. In the Magadan region, the autumn migration of sea eagles takes place from September 9 to January 18; on the Kamchatka Peninsula, from September 11 to December 27; in the Lower Amur region, from September 10 to December 10; and on Sakhalin Island, from September 14 to November 23. Raptors need 5 to 116 days to reach the wintering grounds.

Birds that inhabit the coast of the Sea of Okhotsk westward of Shelikhof Bay, Shantar Islands, and the Lower Amur region fly to the south along the western coast of the Sea of Okhotsk through the lower reaches of the Amur River and the northern part of Sakhalin Island to Hokkaido Island and Southern Kuril Islands. This group is supplemented with the sea eagles inhabiting Sakhalin Island. Part of sea eagles flies to winter in Primorye and further to the south, to the Korean Peninsula. The sea eagles inhabiting Kamchatka usually spend winter in the southern part of the peninsula; only some of the birds fly along the island ridge to the Southern Kuril Islands and possibly to Hokkaido Island. Some of the birds spend winter on islands of the northern (Urup Island) and central part of the Kuril Ridge.

During migration, sea eagles make stopovers for 4–28 days in food concentration areas, which allows the birds to replenish energy expenses. The main stopovers are located on Shantar Islands, in the Amur River estuary, on northern Sakhalin, and in the vicinity of Cape Pogibi (the narrowest place of the Nevelsky Strait between the mainland and Sakhalin Island). Usually birds make one or two long stops before reaching the wintering grounds.

Early in winter, part of birds that arrived to Hokkaido move to Kunashir, Iturup, and Shikotan islands. Eagles are attracted to these areas by the numer-

ous salmon whose spawning lasts until mid-late December. At this time, up to 1480–1660 Steller's sea eagles and 160–280 white-tailed eagles gather on Southern Kuril Island. As much as 40–55 % of birds wintering on Kuril Islands gather on large spawning grounds of pink salmon (Slavnaya River and Lake Kuibyshevskoe on Iturup Island): up to several hundred birds can be encountered there. The other part of the population is relatively evenly distributed over the foraging rivers, lakes, and sea coast. In January and early February, sea eagles move to Hokkaido, apparently because of the depletion of food resources on Kuril Islands.

The spring migration begins in mid-February. At the end of March, the majority of Steller's sea eagles leave Hokkaido; however, some individuals, mostly immatures, may stay on Hokkaido until May and June. The spring migration routes generally repeat the autumn ones. Mature birds return to their breeding grounds in March and early April, whereas the immatures arrive 3–5 weeks later.

A characteristic feature of Steller's sea eagles is philopatry, i.e., the loyalty to their breeding grounds. Mature birds usually tend to return back and occupy their nesting sites. Immatures in the first years of independent life exhibit this trend to a lesser extent. On the northeastern Sakhalin, from 14 to 71 % (on average, 41 %; $n = 173$) sea eagles tagged with convention transmitters in different years when they were chicks were recorded later within a radius of 50 km from the places where they were born. One of the birds that reached maturity nested 9.14 km from the nest in which it was born.

* * *

Since the lifestyle of Steller's sea eagle is closely associated with water, the main habitats of this species are located near the fish-rich water bodies (sea coast, bays, lakes, and rivers).

Throughout the range, sea eagles prefer to build nests on trees. On Sakhalin Island, in the Amur River basin, and on the major part of the coast of the Sea of Okhotsk, sea eagles preferably use Daurian larch as a nesting substrate. More rarely they build nests on aspen, poplar, Chosenia, birches (including Erman's birch), and very rarely on spruce and fir. On the islands of the Amur floodplain, sea eagles often build nests on basket willows. In Kamchatka, they prefer Erman's birch. Nesting on rocks is more characteristic of the birds inhabiting the coast of Kamchatka, northern Sea of Okhotsk, Shantar Islands, and Schmidt Peninsula in the northern part of Sakhalin Island. Steller's sea eagles are also able to nest on artificial structures, such as old triangulation towers and power line poles; however, such cases are observed quite rarely. Out of 1200 nests of Steller's sea eagle known on Sakhalin Island, only 11 nests were located on power line poles and 2 nests on triangulation towers.

Sea eagles usually build their nests in the upper part of crowns or on treetops to have a free approach and good overview of the territory. They can use the

same nest for several years, but often build alternate nests. On Sakhalin, one pair may have up to 11 nests (on average, 2.9); in the Lower Amur region, usually not more than 2–3 (on average, 1.5). From time to time, birds “move” and occupy one of the alternate nests. On Sakhalin and in the Lower Amur region, sea eagles prefer to nest on the largest and oldest trees in the community whose diameter is much larger than the diameter of surrounding trees in the stand (48.5 ± 14.77 and 33.5 ± 13.12 cm, respectively). Sea eagles also need a sufficient number of perches on the nesting site and a hunting ground.

Depending on the combination of nesting, foraging, and protective qualities, several basic types of habitats of Steller’s sea eagles can be distinguished in different parts of the range, which differ in their environmental characteristics. On the northeastern Sakhalin, these are valleys in the lower reaches of rivers, shores of shallow lagoons, wooded small islands and sea spits, as well as open sea coast. In the Lower Amur region, the main habitats of sea eagles are represented by the shore of large and medium-sized shallow lakes, river valleys with forest islands in the midst of sparse larch peatmoss bog forests, the primary shore of the Amur River and its floodplain crisscrossed by canals and bays, as well as the precipitous coast of the Tatar Strait. In the north of the Sea of Okhotsk and Kamchatka, Steller’s sea eagles are found in three main types of habitats—in the river valleys, on the sea coast and islands, and on residual outcrops (stacks).

* * *

Sea eagles arrive to the breeding grounds in late February–early March. In the first one or two weeks, birds spend little time at the nesting site, often flying off into the sea for a long time to hunt. Starting from the second half of March, mating behavior (courtship, demonstration flights, and mating) becomes well expressed. An indispensable attribute of mating behavior is a joint repair and restoration of the nest.

The egg laying period lasts from late March to late April. At intervals of 3–4 days, sea eagles lay one or two (rarely 3) white-pistachio rounded and fairly large eggs weighing 130–140 g. The vast majority of sea eagles lay eggs in the period from April 8 to April 23. Incubation begins with laying the first egg and lasts 38–40 days. Although the clutch of eggs is incubated by both partners, the female spends in the nest twice as much time as the male (approximately 70% of the incubation time).

In the first days after hatching from eggs, sea eagle chicks spend most of the time lying down. On day 3–4, they can sit and beg for food, uttering a peculiar chirping squeak, craning the neck, and fluttering the wings. At an age of 2 weeks, chicks begin to actively crawl over the nest on their tarsi. The first attempts to stand on their feet are made at an age of 30–35 days.

The first 7 weeks of life are the period of intense growth. During this time, chicks gain 75% of the final body weight and reach 80–85% of the size of fledg-

lings. Starting from day 50, the growth rate decreases (more rapidly in males than in females). This determines further gender-related divergence of dimensional characteristics. The growth of the skeleton of males and females is mostly completed on day 60 and 70, respectively. Males reach the final size 7–10 days earlier than females and, hence, are usually the first to fledge from the nest.

The relationships between chicks are often agonistic especially in the first 3–4 weeks of postnatal development. It is in this period when the brood size is usually regulated. Although initially broods comprise 1–3 chicks, only one or two of them survive to fledging from the nest. Conflicts between chicks continue at an older age, but their severity decreases and has no fatal consequences. Chicks leave the nest in mid-August at an age of 90–100 days, sometimes earlier. After fledging, chicks for some time stay within 200–500 m from the nest, periodically returning to it for night roosting and feeding. Step by step, fledglings fly to larger distances and eventually cover an area of 20–30 km². Immature sea eagles continue to stay in the vicinity of their nesting sites for 1.5–2 months, but in early and mid-October leave the area of birth.

* * *

The average size of Steller's sea eagle's broods in Sakhalin and in the Lower Amur region is 1.37 ± 0.12 and 1.45 ± 0.17 chicks, respectively. The productivity depends on the quality of habitats, weather and climatic factors, hydrological regimen of forage reservoirs, feeding conditions of the season, the state of the nest pool, brown bear predation, and disturbance by humans. The productivity of the Steller's sea eagle population on Sakhalin significantly reduced from 0.79 fledglings per inhabited site in 1990s to 0.58 fledglings per inhabited site in 2004–2012. Similar trends are observed in some other parts of the range—in the Lower Amur region and in part of the population in the northern area of the Sea of Okhotsk.

The ratio of young (immature) and mature individuals in a population reflects its demographic structure: in a growing population, the proportion of immatures is usually higher than in a declining population. In the last decade, a downward trend in the proportion of immature individuals in the Steller's sea eagle population on Sakhalin and in the Lower Amur region is observed. At the beginning of the 1990s, immature birds on Sakhalin accounted for 30–38%, in 2004 the proportion of immature birds was 25%, and by 2012 it has reduced to 11%. In the Lower Amur region, the proportion of immatures in the 1990s was on average 28%, in the second half of the 1990s it decreased to 18–21%, and at the end of the 2000s it dropped to 17%.

The proportion of immature individuals may decrease as a result of reduced breeding efficiency of the population, increased death of young birds during migration and wintering, or their spatial redistribution due to change in the foraging situation.

To assess the population trends on Sakhalin and in the Lower Amur region, we constructed matrix demographic models, which showed that the Sakhalin and Amur populations are gradually reduced at a rate of 1.6 and 1.0% per year, respectively. If these negative growth rates remain, the Sakhalin population of Steller's sea eagles will reduce twice in 44 years, and the Amur population will halve in 70 years.

* * *

The genetic structure of the Steller's sea eagle population has not yet been investigated. It is only known that birds from different regions are encountered in winter aggregations and on migration routes.

The study of Steller's sea eagles on Sakhalin Island showed a low level of genetic variation, i.e., a high intrapopulation similarity index (S) (0.58–0.84). The heterozygosity index was approximately 0.4 (heterozygosity in apparently inbred populations usually is not greater than 0.2–0.5).

The high level of genetic similarity in the island population of Steller's sea eagles indicates a widespread relationship, and the low level of heterozygosity is indicative of possible inbreeding. This, however, does not necessarily indicate an inbreeding depression.

The reduced genetic diversity may be caused by a high degree of breeding conservatism of mature birds and philopatry of immatures. Thus, the "closely related" genotypes can accumulate in certain areas around the founder's site. A similar situation is observed in the population of Madagascar fish eagle, which often forms pairs consisting of the closest relatives (brothers–sisters and parents–former chicks).

It was believed that pairs of sea eagles remain constant throughout life; however, the results of molecular genetic studies show that chicks from the same nest may not be direct siblings. In some cases, chicks from the same nest had a genetic similarity index at the level of "conventional" siblings (0.2–0.5), but had a relatively high similarity with chicks from other nests. This is possible assuming that females can mate with different males.

Interestingly, the nests of different pairs in which chicks had a high level of genetic similarity (0.78–0.96) were located at a distance of only 1.8–5.2 km from one another. Probably, pairs from the closely situated nesting sites can exchange partners during the mating season. In the most productive habitats, sea eagles may form group settlements, where the distance between the active nests is reduced to a few hundred or even tens of meters. Probably, such a nesting strategy can lead to polygamous relationships. Examples of polygamous relationships were also found in another member of the genus *Haliaeetus*—Madagascar Fish Eagle. This sea eagle species, similarly to the Steller's sea eagle, was regarded monogamous. However, in almost half of the cases it was observed that the breeding activity involved more than two mature birds.

The index of genetic similarity between chicks of different generations at the same nesting site in some cases corresponded to the index of similarity of undoubted siblings (on average, $S = 0.88$), i.e., these chicks had the same parents. In other cases, chicks of different generations from the same nest were genetically distant ($S = 0.42\text{--}0.44$) or fell into the category of “conditional siblings” ($S = 0.59\text{--}0.76$). We can propose several hypotheses explaining this phenomenon: the parents of “conditional” siblings were close relatives, chicks from the same nest might have different fathers, and the given nesting site in different seasons was occupied by different pairs of birds.

* * *

Earlier, a significant part of the Steller's sea eagle's range was located in remote areas of Russia, which protected these birds of prey from human intervention. However, the situation is rapidly changing. The demands for hydrocarbons necessitate the exploration and development of rich natural resources even in the most remote areas. On the shelf of the Sea of Okhotsk, large oil and gas fields were discovered, some of which are already developed. The breeding range of the Steller's sea eagle largely overlaps with the existing and prospective oil and gas areas.

On Sakhalin Island, oil exploration and production has been performed since the mid-1960s. Over the past period, the habitats of sea eagles in the northern part of the island have undergone significant changes. The coastal areas are now covered with a network of seismic profiles, access roads, and well sites. The coastal area suitable for nesting sites has considerably reduced. The construction of roads facilitated the penetration of population in formerly remote areas and led to an increase in the recreational pressure, disturbance by humans, and environmental pollution. Since the early 2000s, a large-scale development of offshore fields has begun. In the Lower Amur region, intensive nature management at the end of the XX century (primarily forestry and mining industries) has led to the degradation of rivers and substantial deforestation of the area, aggravated by catastrophic forest fires. This greatly reduced the environmental capacity for sea eagles.

In the mid-1990s, there was a problem of lead poisoning of the sea eagles feeding on wounded dead deer during the wintering on Hokkaido Island. In 2000, the use of lead ammunition on Hokkaido was forbidden, and the number of dead birds has gradually decreased in recent years. In the oil-producing areas, the problem of pollution with crude oil is urgent. Unrestrained fishing in some areas can wreck the food reserves of sea eagles, forcing them to switch to substitute food sources. Certain damage to the sea eagle population is still caused by poaching.

The study of the response of sea eagles to disturbance showed that it depends on the season, time of day, type of the source of disturbance, number of birds in group, age of birds, and other factors. Nesting birds are particularly sensitive to the presence of humans in the vicinity of their nest.

An effective method to protect birds is to create protected buffer zones around nests, perches, and hunting grounds. Buffer zones have a two-level spatiotemporal structure. The inner buffer zone, or the zone of complete rest, is located within 350 m around the active nest. In this zone, all types of economic and recreational activities altering the appearance of the habitat are strongly prohibited throughout the year, and visits of humans are prohibited in the breeding season. The outer buffer zone, or the zone of conditional rest, surrounds the inner zone and includes the alternative nests, perches, roosting sites, and foraging sites, the location of which determines the shape and size of this buffer zone. In this zone, limited economic and recreational activities that do not alter the structure and quality of habitats are allowed beyond the periods of vulnerability of birds.

Mass-scale destruction of Steller's sea eagle's nests by brown bears on Sakhalin Island in the first decade of the 2000s required to take measures to protect them. A simple and reliable solution to this problem was to surround the trunks of nesting trees with metal belts, thereby preventing the predators from climbing the trees. On the protected trees, birds successfully bred and produced progeny.

In some cases, to optimize and increase the capacity of habitats, it is recommended to build artificial nests and perches. The use of these tools makes it possible to purposefully influence the territorial behavior of birds, change the spatial configuration of boundaries of nesting sites, and shift the center of territorial activity to the desired direction. This approach opens up the possibility of solving the conflicts arising during the construction of industrial facilities in the habitats of sea eagles and makes it possible to attract birds to new territories. Successful experience of such measures confirms their efficiency.

The tight confinement to the coast and dependence on the "optimal prey" makes Steller's sea eagles especially vulnerable when environmental conditions change. The habitation in areas with harsh climate and sometimes unpredictable situation with food determined the existence strategy of these birds of prey that focuses primarily on the survival of mature individuals capable of reproduction. The high mortality of immature birds, late onset of sexual maturity, and slow reproductive rates reduce the chances of a rapid recovery of the population in case of a critical decline in its abundance. Therefore, finding a compromise between the objectives of industrial development and conservation of vulnerable components of coastal ecosystems is the basis for creating favorable conditions of sustainable development of the region.

We hope that this book will promote an environmentally responsible approach to the exploitation of natural resources and formation of a conscious attitude to the problem of conservation of rare species of animals and their habitats.



Эта книга — итог многолетних исследований биологии и экологии белоплечего орлана. Она основана на оригинальных данных, собранных преимущественно на Сахалине, в юго-западном Приохотье и в Нижнем Приамурье и дополненных сведениями из литературных источников по всему ареалу. Обсуждаются эволюционные адаптации вида, направленные на получение конкурентных преимуществ в нестабильной, но высокопродуктивной среде. В современной все более стремительно меняющейся обстановке крупные размеры, лимитированность энергетического бюджета, тесная связь с побережьями, высокая чувствительность к беспокойству и низкие темпы воспроизводства делают белоплечего орлана чрезвычайно уязвимым. Перспективы выживания этого уникального вида зависят в первую очередь от экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов в местах его обитания.

