



ЗИМИН Владимир Борисович – доктор биологических наук, профессор зоологии, главный научный сотрудник Института биологии Карельского научного центра РАН. Заслуженный деятель наук Карельской АССР и Российской Федерации, заслуженный изобретатель Российской Федерации. После окончания Ленинградского государственного университета в 1959 г. был направлен на работу в ИБ КФ АН СССР, где продолжает трудиться в настоящее время.

Область научных интересов – орнитология, фауна и экология птиц таежной зоны. Автор более 200 научных публикаций по особенностям распространения и экологии птиц на северо-западе России, подвижности границ распространения, расширению областей обитания, строе-

нию ареалов, механизмам формирования границ ареалов, специфике биологии видов птиц, обитающих у границ ареала, и их годовых циклов. Особое внимание уделяет изучению миграций (постоянный член Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, 1960–1990 гг.), применению методов массового и индивидуального отлова, кольцевания и прижизненной обработки птиц.

Автор оригинальных разработок по управлению численностью и размещением птиц. Им разработаны и использованы при проведении работ около 100 оригинальных методов полевых исследований, а также внедрены различные способы устройства искусственных гнездовых укрытий для дуплогнездников, полудуплогнездников и открытогнездящихся птиц. При использовании подобных методов изучения зарянки удалось добиться того, что около 95 % этих птиц на пробных площадях Приладожья гнездились в искусственных гнездовых укрытиях.

ЗАРЯНКА НА СЕВЕРЕ АРЕАЛА

В. Б. Зимин

В. Б. Зимин

ЗАРЯНКА НА СЕВЕРЕ АРЕАЛА



Российская академия наук
Карельский научный центр
Институт биологии

В. Б. Зимин

Зарянка на севере ареала

Том 1

Распространение. Численность. Размножение

Петрозаводск
2009

УДК 598.288: 591.5 (470.22)

ББК 28.693.35

3-66

Издание подготовлено при поддержке программы фундаментальных исследований по проекту Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (подпрограмма «Биоразнообразие»).

Отпечатано на средства РФФИ 

Зимин В. Б.

Зарянка на севере ареала. Том 1. Распространение. Численность. Размножение. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 443 с.: ил. 96, табл. 117.

ISBN 978-5-9274-0401-8

3-66 Монография посвящена специфике биологии вида на пределе распространения.

Данный том включает анализ распространения зарянки по северу Европы, численности и особенностей размножения. Работа основана на многолетнем контроле маркированного населения зарянки в Республике Карелия.

Успеху работы (прослежена история 1300 гнезд) способствовало применение оригинальных методов устройства искусственных гнездовых укрытий, в которых гнездились до 95 % местных птиц. Благодаря практически сплошному мечению взрослых особей все данные по биологии этого вида с облигатной бициклией размножения впервые рассматриваются дифференцированно – по первому и второму выводкам.

УДК 598.288: 591.5 (470.22)

ББК 28.693.35

ISBN 978-5-9274-0401-8

© Зимин В. Б., 2009

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2009

ВВЕДЕНИЕ

Идеальным модельным видом птиц для популяционных исследований мог бы стать вид, который в массе можно было бы пометить на гнездах, а затем подробно проконтролировать в период от вылета птенцов из гнезд до отлета на зимовку и в последующие годы. Есть много видов, контроль гнездовой жизни которых не представляет сложности. Это колониально гнездящиеся птицы и небольшая группа вторичных дуплогнездников, хорошо заселяющих искусственные гнездовья.

Среди наших птиц это прежде всего мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), по которой во многих местах ее ареала получены массовые данные по мечению молодых и взрослых особей. Однако практически сразу после вылета птенцов родители уводят выводки с индивидуальных участков обитания в окрестные старые леса с преобладанием лиственных пород деревьев. Здесь выводки держатся высоко в кронах деревьев и почти недоступны для контроля отловом. Оригинальная конструкция наших паутинных сетей позволяет поднимать их в верхние пологи леса, но сама процедура подготовки места отлова и установки сетей очень сложна, трудоемка и сопряжена с потерей сетей после первого же ветреного дня.

Зарянка, в противоположность мухоловке-пеструшке, элементарно просто контролируется в послегнездовой период при установке стационарных линий паутинных сетей, но поиск ее гнезд затруднен и сопряжен с большими непроизводительными затратами труда.

Проблема поиска гнезд зарянки была успешно решена нами благодаря разработке и внедрению искусственных гнездовых укрытий (ИГУ). В последние годы более 95 % зарянок на пробной площади «Маячино» выводили птенцов в ИГУ. Остальные гнезда находили, используя приемы, облегчающие эту процедуру (Зимин, 1983).

Таким образом, зарянка стала идеальным модельным объектом для популяционных исследований. (Сейчас, правда, могут использоваться методы радиомечения и радиослежения, но для мелких Passeriformes эти методы не вполне надежны, да и оборудование и сами метки пока не дешевы.)

Особый интерес к подробному изучению биологии зарянки связан с тем, что она обитает у нас в непосредственной близости от северных пределов основного ареала, размещающихся в области Полярного круга. Это означает, что птицы живут здесь при коротком вегетационном периоде, в условиях дефицита времени в годовом цикле, сохраняя при этом способность к двукратному выведению потомства в течение одного сезона.

Вместе с тем, обитая в зоне белых ночей при достаточно комфортных температурных условиях (в отличие от Субарктики и Арктики), наши птицы имеют особый суточный баланс энергии, обеспечивающий возможность совмещения энергоемких этапов годового цикла и отдельных фаз внутри них (Зимин, 1988).

Изучение облигатной полициклии размножения интересно само по себе, но много важнее познать, как она осуществляется в условиях дефицита времени, при самых поздних сроках гнездования в ареале.

Обитание на периферии ареала неизбежно сопряжено с изучением структуры и строения пограничных областей, самой границы, механизма ее формирования и попыток расширения области распространения. Важно, что эта часть работы выполнялась на птицах с маркированным и ежегодно контролируемым населением. Созерцательные традиционные методы фаунистических исследований были объединены с методикой популяционных исследований, что позволило по-новому оценить многие изменения, происходящие на границе ареала.

Некоторые аспекты изучения зарянки связаны с расположением основного стационара на побережье Ладожского озера — крупного экологического барьера на пути сухопутных мигрантов, формирующих довольно мощный поток перемещающихся птиц (Зимин, 1965). Их отлов, мечение и прижизненное описание способствова-

ли выявлению и началу изучения таких явлений годового цикла зарядки, как миграции расселения молодняка и летние миграции взрослых птиц на линьку.

Многолетнее мечение птиц, гнездящихся на пробных площадях, и их контроль многократным отловом в течение всего времени пребывания на родине и с обязательным прижизненным описанием по методике Носкова и Гагинской (1972) позволяют выявить такие детали биологии и территориального поведения, которые абсолютно недоступны традиционным методам визуальных наблюдений.

В работе по зарядке мы старались максимально разнообразить методику полевых исследований, модернизировали устаревшие методы и разрабатывали свои. В сборе материалов, отловах и описаниях, кроме автора, принимали постоянное участие его коллеги — Н. В. Лапшин, А. В. Артемьев, Т. Ю. Хохлова, Е. С. Кузнецова; гумбарчане Г. А. Носков, С. П. Резвый, И. Б. Савинич, Т. А. Рымкевич, а также многочисленные студенты, аспиранты и стажеры из различных вузов СССР.

С. В. Сазонов, проводивший количественные учеты птиц в различных районах Карелии, М. В. Яковлева и А. В. Сухов, работавшие в заповеднике «Кивач», передали нам неопубликованные материалы по зарядке. Работа по зарядке выполнялась параллельно с основной тематикой лаборатории зоологии и разработкой проектов по «Биоразнообразию». Как и другие орнитологические исследования, изучение биологии зарядки сопровождалось постоянной поддержкой со стороны администрации — директоров Института леса В. И. Ермакова и Института биологии — С. Н. Дроздова и Н. Н. Немовой. Всем автор приносит глубочайшую благодарность за неоценимую помощь и поддержку.

Монография состоит из двух частей. В первой освещены общие вопросы и репродуктивная стратегия вида. Вторая часть посвящена линьке и миграциям. В ней же приведены заключение и общий список цитированных первоисточников.

Глава 1

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ

Такая характеристика Карелии, основанная на перечне всевозможных справочных сведений, неоднократно приводилась в монографиях по фауне республики, и повторять эти данные еще раз не имеет смысла. При желании и необходимости их можно найти в соответствующих справочниках.

Задачей данной главы мы считаем необходимость проанализировать лишь те физико-географические особенности региона, которые наиболее существенно влияют на распространение и все основные аспекты жизнедеятельности птиц вообще, и зарянки в частности.

Географическое положение. Особенности климата

С географическим положением Карелии (рис. 1), окруженной тремя морями — Балтийским, Белым и Баренцевым, связано ее размещение в зоне повышенной циклонической деятельности (Романов, 1961). В связи с этим ее территория отличается **крайней неустойчивостью погоды** во все сезоны года, оказывающей на гнездящихся и пролетных птиц (над Карелией пролегает Беломоро-балтийский пролетный путь) очень заметное влияние. При этом необходимо учитывать близость Полярного круга, пересекающего северные районы республики, и соответствующую силу воздействия низких температур воздуха при его высокой относительной влажности, а также большую, чем в средних широтах, продолжительность похолоданий.

Весенние возвраты холодов, как правило, сопровождаются снегопадами и сильными ветрами. При затяжных снегопадах образуется более или менее устойчивый снежный покров, который может сохраняться от 0,5 до 7 суток.

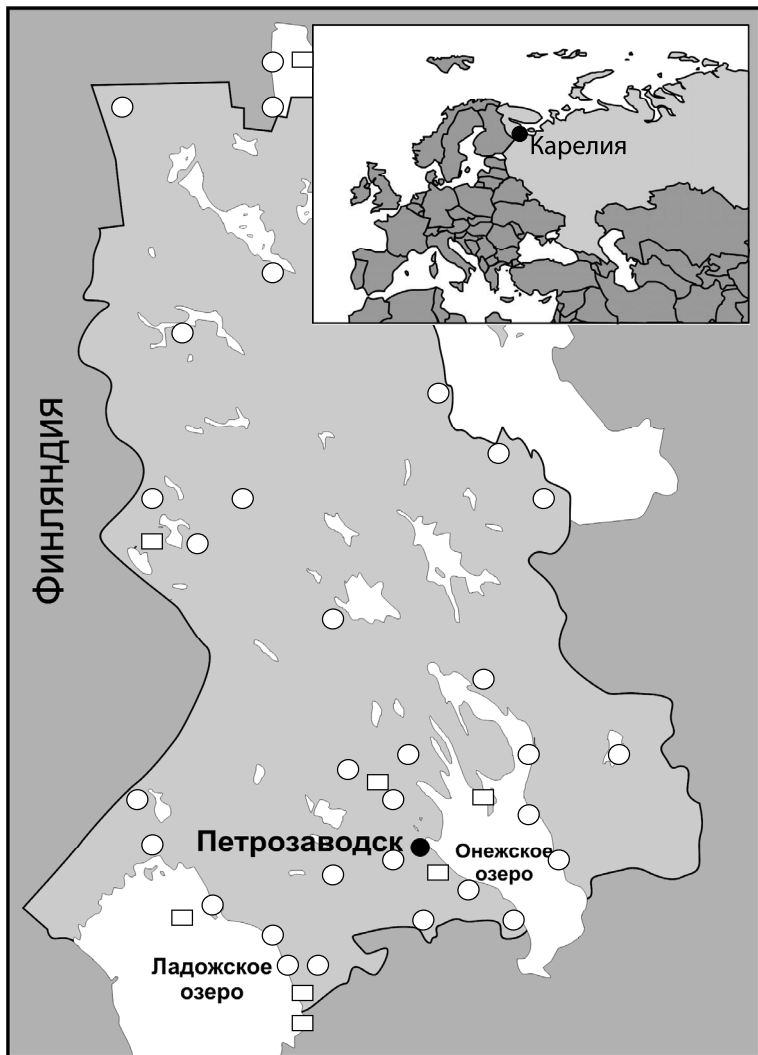


Рис. 1. Верхняя карта – местоположение исследуемой территории на карте Европы. На карте Карелии указаны места экспедиционных (кружки) и стационарных (прямоугольники) территорий изучения зарянки

Похолодания без выпадения снега обычно проходят для птиц без существенных потерь, но восстановление снежного покрова более чем на 1—1,5 суток всегда сопровождается гибелью птиц, вернувшихся с зимовок. Аналогичные возвраты холодов в гнездовой период приводят к потере гнезд, кладок и птенцов. В особо тяжелых случаях регистрировалась и гибель взрослых особей среди птиц, мигрирующих на средние и дальние дистанции.

Весной периоды необычно теплой погоды провоцируют преждевременное возвращение птиц с зимовок или неоправданно раннее начало размножения. Как правило, и то, и другое в северных широтах бывает чревато более или менее тяжелыми последствиями из-за неравномерности нарастания весенних температур воздуха и чередования периодов потеплений и похолоданий.

Весенняя смертность у перелетных птиц в северных широтах бывает достаточно высокой. При этом важно подчеркнуть, что гибнут не только местные птицы, возвратившиеся на места своего прошлогоднего обитания, но и пролетные, которых холода застигли на трассе миграции. Смертность в период между возвращением на родину и началом гнездования у зарянки отражается на уровне плотности гнездового населения.

В период нашей работы в Карелии особенно тяжелые последствия похолоданий мы наблюдали, например, в 1965 году. Снег выпал тогда 15 мая и растаял только к 22 мая. Все гнезда с кладками или находившиеся на разных стадиях постройки оказались брошенными. Во время похолодания и позднее находили большое число трупов воробьиных птиц, в том числе и пролетных. Примечательно, что одновременно в гнездах местных зимующих птиц никаких заметных отклонений от нормы в инкубации кладок и выкармливании птенцов (обыкновенная пищуха, сорока, ворона) не зарегистрировано.

В 1982 году снегопады начались в конце первой декады июня (юго-восточное Приладожье — самый юг Карелии!). Снежный покров образовывался, но периодически стаивал, и это продолжалось трое суток. В части гнезд зарянок было отмечено то, что «гибелью» птенцов, в прямом смысле этого слова, назвать нельзя. За время отсутствия самки, собирающей корм дольше обычного, птенцы, еще

не обладающие самостоятельной терморегуляцией, быстро переохладжались и впадали в **состояние гипотермии**. На прилетевших с кормом самца или самку такие птенцы не реагировали, и родители, воспринимая их как мертвых, выбрасывали из гнезд.

Вскрытие таких птенцов показало, что их желудки были заполнены пищей, а еще не погибшие птенцы, внешне не проявляющие признаков жизни, будучи отогретыми теплом рук, оживали, выходя из состояния гипотермии. Было замечено также, что птенцы погибали не во всех гнездах, а только в надземных. Птенцы такого же возраста и в те же дни были выкормлены без потерь, но только в гнездах, размещавшихся в земляных нишах, укрытых от воздействия сильных холодных ветров, сопровождавших данное похолодание. Нормально выкормлены были также птенцы зарянки в возрасте 8 дней и старше.

В 2001 г. после необычно теплого апреля часть зарянок в Приладожье приступила к гнездованию в последние дни этого месяца и в первой декаде мая. Похолодание со снегопадами и сильными ветрами наступило 19 мая и продолжалось до 28 мая. Всюду в Карелии севернее 61° с.ш. установился снежный покров глубиной более 10 см. Снег пролежал до 26—28 мая.

В гнездах зарянок, приступивших к откладке яиц до 9 мая, вылупление птенцов пришлось как раз на период похолодания. Абсолютно все они погибли. Погибла в этом году и часть взрослых птиц. Некоторые индивидуальные участки обитания оставались пустующими до конца репродуктивного периода, а на ряде других самцы так и не смогли повторно привлечь новых самок. Строящиеся гнезда и гнезда с неоконченными кладками, начатыми за несколько дней до похолодания, оказались брошенными. Успешно вывели птенцов только те зарянки, у которых похолодание совпало с периодом инкубации. Только эти пары зарянок и дали в 2001 году дополнительные, вторые, выводки. Все поспешившие с началом размножения ограничились только воспитанием птенцов в восстановленных (повторных) гнездах или вообще не оставили потомства.

Вероятность возврата холодов особенно высока на ранних этапах весны, затем постепенно снижается. Причем наиболее опасные для птиц возвраты холодов с установлением снежного покрова на

юге республики случаются до 10 июня, а в северных районах — до начала июля. Аналогичным образом изменяется и вероятность заморозков (табл. 1).

Таблица 1

Вероятность лет с заморозками в воздухе на севере и юге Карелии, %

t °C	IV			V			VI			VII			VIII		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Лоухи (Северная Карелия)															
2	100	100	100	100	100	100	83	50	30	23	43	43	43	43	69
0	100	100	100	100	100	100	70	17	7	7	13	15	15	17	35
—1	100	100	100	100	100	90	60	7	3	3		3	7	14	14
—3	97	97	90	83	57	40	13								
—5	97	97	74	67	33	7									
Олонец (Южная Карелия)															
2	100	100	100	97	96	82	74	30	22	4			4	14	23
0	100	100	100	86	86	54	45	8					4	4	7
—1	100	96	90	79	79	29	26	4							4
—3	100	86	52	46	7	4	11								
—5	96	86	35	11											

(По: Агроклиматический справочник..., 1959).

Годовые колебания сроков начала размножения у разных птиц зависят от их способности обеспечить себя пищей при любых колебаниях весенних температур воздуха и при наличии снежного покрова. Это птицы, адаптированные к зимним условиям наших широт или имеющие стабильные и доступные источники пищи (такие, например, как пищевые отбросы, отходы на животноводческих фермах, пищевых комбинатах, свалках и т. д.)

Сизые полудомашние голуби (*Columba livia*) при постоянной подкормке местными любителями птиц и доступности зерновых кормов на складах и хранилищах даже в северных карельских городах выводили птенцов круглогодично. Но так было только до 1990 года. Стоимость крупы многим из тех, кто раньше постоянно подкармливал голубей, стала не по карману. Менее доступными стали и хранилища зерна. Численность голубей повсеместно резко сократилась. Прекратилось и выведение птенцов в зимние месяцы.

Среди птиц, совершающих регулярные сезонные перелеты, сроки возвращения на родину определенно связаны с дальностью миграций, а амплитуда годовых колебаний дат начала размножения примерно соответствует вероятности возврата холодов в период развития у них репродуктивного состояния. У мигрантов на ближние и средние дистанции она выше, чем у дальних трансконтинентальных и трансэкваториальных мигрантов. У зарянки, мигрирующей на средние дистанции, даты начала наиболее ранних кладок в разные годы (1960—2006 гг.) варьировали с 28 апреля до 24 мая. У дубровника (*Emberiza aureola*), прилетающего к нам самым последним (зимовки на крайнем юго-востоке Азии), уже при относительно стабильных внешних условиях даты прилета и начала гнездования в разные годы сохраняются практически одни и те же (Рымкевич, 1976; 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983 б; наши данные).

На беспозвоночных животных, обитающих в водной среде и на суше, весенние возвраты холодов оказывают неодинаковое воздействие. Если водные обитатели сохраняют нормальную двигательную активность, то жители суходолов прячутся во всевозможные укрытия, цепенеют и становятся почти недоступными для большинства птиц. Не случайно в периоды весенних погодных аномалий большинство мелких лесных птиц концентрируются около луж, заполненных водой канав, у берегов ручьев и озер. Даже серая мухоловка (*Muscicapa striata*), в норме добывающая только летающих насекомых, при похолоданиях вылетает на берега водоемов. В НП «Паанаярви» при позднеиюньском похолодании мы наблюдали, как, летая низко над водой, они склевывали с ее поверхности водомерок (*Limnoperus* sp.) и жуков-вертячек (*Gyrinus* sp.).

Как выяснилось, у дроздовидных (*Acrocephalus arundinaceus*) и тростниковых (*A. scirpaceus*) камышовок, а также у барсучка (*A. schoenobaenus*), населяющих в Приладожье тростниковые прибрежные шлейфы и залитые водой ивняки, сроки начала размножения более стабильны, чем у обитателей суходолов — садовой (*A. dumetorum*) и болотной (*A. palustris*) камышовок (Попельнюх, 2002). Надо полагать, что три первых вида в холодные дни имеют гораздо менее ощутимый дефицит пищи из-за возможности

кормежки водными насекомыми и в итоге оказываются менее зависимыми от неустойчивости погоды, чем камышовки, населяющие суходолы.

Зарянки на пробной площади «Маячино» ежегодно заселяли все приручейные ассоциации, по большинству показателей относящиеся к территориям высокого качества (гл. 11). В периоды похолоданий хозяева приручейных индивидуальных участков обитания имели дополнительный источник пищи в виде водных насекомых. По некоторым данным, они способны ловить даже мальков рыбы (Read, King, Allsop, 1995).

При возврате холодов зарянки, уже владеющие индивидуальными территориями на суходолах, способны покидать их, вылетая к ручьям, удаленным, если судить по меченым особям, до 400—600 м от избранных ими участков.

Таким образом, неустойчивость весенней погоды оказывает негативное влияние:

- на выживаемость птиц, возвратившихся на родину, и плотность гнездового населения;
- успешность гнездования при необычно раннем его начале;
- участие птиц в бициклическом размножении;
- формирование гнездовых пар после потери ранних гнезд (прохолостание части самцов);
- общий уровень воспроизводства и общую продуктивность размножения.

Следует отметить также, что с неравномерностью развития весны в северных широтах связано и такое явление, как **«недолет птиц до мест прошлогоднего гнездования»**. Особенно характерно для птиц, гнездящихся в Заполярье (Шутов с соавт., 1984; Шутов, 1986; устн. сообщ. Н. В. Лапшина), но, как выясняется, нередко случается и в нашем регионе.

Недолет приводит к неравному соотношению полов на местах размножения и общему снижению его продуктивности, а обусловлен половыми различиями в сроках миграции. Хорошо известно, что у очень многих видов птиц самцы опережают самок по датам возвращения на родину. Миграция самок при этом может совпасть

с глубоким затяжным возвратом холодов на любых, особенно северных, участках пролетной трассы. Длительная задержка сопровождается окончанием миграционного и началом репродуктивного состояния. Происходит оседание самок на территориях, размещающихся южнее мест их предыдущего размножения. В итоге на этих территориях может сформироваться преобладание числа самок, а на местах их обычного гнездования – переизбыток и прохолодание самцов.

Неравное соотношение полов может возникнуть и в результате гибели рано прилетевших самцов, попавших на период затяжного глубокого похолодания. Подобное наблюдалось у нас с весничкой (*Phylloscopus trochilus* L.) в 2004 году (устное сообщение Н. В. Лапшина).

В наших широтах недолет самок, по данным Н. В. Лапшина и нашим наблюдениям, особенно часто случается у трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) и один раз отмечен для зеленой пеночки (*Ph. trochiloides*). В 2006 году определенная задержка пролета была характерна для самцов мухоловки-пеструшки (устн. сообщ. А. В. Артемьева). Отметим, что у зарянки за все годы наблюдений ничего подобного не происходило.

Частые возвраты холодов и заморозки сопровождаются более или менее резким снижением урожайности дикорастущих ягод, резко колеблющейся по годам. Соответственно варьирует и кормовая база всех потребителей ягод, в том числе и зарянки.

Скорость эмбрионального развития у птиц не зависит от колебания внешних температур воздуха, тогда как темпы развития беспозвоночных животных находятся под их воздействием и целиком ими определяются. Поэтому если на период массовой инкубации яиц приходится внезапное затяжное похолодание, то наступает десинхронизация сроков вылупления птенцов с периодом массового появления беспозвоночных животных, пригодных для выкармливания птенцов (Зимин, 1988).

В Карелии и урожайность ягод, и случаи десинхронизации в настоящее время стали происходить гораздо чаще в связи с тем, что таежные леса вырублены на огромных пространствах, а в молодняках

и на необлесившихся вырубках уровень инсоляции необычайно высок. Любая ночь с ясным безоблачным небом в мае – начале июня сопровождается утренним заморозком на почве или в воздухе. А огромные площади полуоткрытых и открытых (болота, сельскохозяйугодья) типов местообитаний с высоким уровнем инсоляции существенно снижают температуру и под пологом уцелевших от рубок куртин леса, и разреженных древостоев.

Неустойчивость погоды оказывает на птиц наших широт негативное влияние на всех этапах годового цикла и во все времена года. Неслучайно такой ответственный этап онтогенеза птиц, как становление самостоятельности, у абсолютного большинства видов приходится на период с погодой, наиболее стабильной в году (Зимин, 1988).

Молодые птицы, только что перешедшие к самостоятельности и еще не освоившие всего набора кормов, пригодных для питания, и способов их добывания, нередко после холодных ночей и невысоких утренних температур встречаются пухлыми, ослабевшими и потерявшими осторожность. И это происходит при температурах воздуха около 5 °С. Поэтому неудивительно, что во время похолоданий, подобных позднеиюльским заморозкам 1978 г., гибель молодых птиц становится массовой. Именно так произошло в 1978 г. в юго-восточном Приладожье, когда за 4 холодных дня погибло очень много молодых, уже перешедших к самостоятельности городских и деревенских ласточек, а в контролируемых гнездах воробьиных птиц отмечена повышенная смертность гнездовых птенцов. У зарянки, в частности, гибель птенцов была или полной, или частичной.

Также отрицательно отражается неустойчивость погоды на выживаемости птиц в другие сезоны года и на всех остальных этапах годового цикла. Линька с ее высокими энергозатратами при возросшей массе тела (обводнение тканей) и повышенных весовых нагрузках на крыло (часто «дырявое» при полной смене маховых перьев, а также при одновременном выпадении больших и нижних кроющих второстепенных маховых), требующая обильного потребления доступной пищи при ограниченной подвижности, при

неблагоприятных погодных условиях проходит у птиц далеко не безболезненно. Проблематично и осуществление гиперфагии, особенно у насекомоядных птиц. Похолодания во время миграционных остановок задерживали молодых зарянок на месте до двух недель.

Изменчивость погоды очень опасна для птиц и в зимний период, а условия зимовки в значительной мере определяют будущую плотность гнездового населения, которая у наших зарянок за годы исследований колебалась трехкратно — от 40 до 125 пар/км².

Выше уже упоминалось, что практически все похолодания в наших широтах сопровождаются усилением ветра. Ветер же как фактор, влияющий на выживаемость птиц, почти никем не рассматривается. Между тем выяснилось, что у меченых, свободно живущих чечеток (*Acanthis flammea*) масса тела снижалась до минимальных значений именно в дни с ветрами более 5 м/сек и слабыми морозами, а отнюдь не при $-20...-25$ °С и безветрии (Зимин, 1988).

В приведенном выше примере о похолодании 1982 года указано на высокую смертность (точнее переход в состояние гипотермии) у птенцов в гнездах, построенных на корневых подошвах ветровала, подверженных воздействию ветра с Ладожского озера, и нормальную выживаемость птенцов того же возраста в соседних гнездах, размещающихся в земляных нишах. В последнем случае птенцы, во-первых, не испытывали влияния ветра, а во-вторых, стенки земляных ниш не остывали так быстро, как в гнездах на корневых выворотах, окруженных тонкой, быстро остывающей прослойкой почвы.

И. А. Шилов (1968) показал связь конструкции гнезд, их проветриваемости (вентиляции содержимого гнезда) с высотой размещения гнезд. Показано было и соответствующее снижение скорости ветра от верхних пологов леса к нижним. Правда, автор не учел и противоположных примеров. Очень рыхлые, идеально вентилируемые гнезда вяхиря и снегиря размещаются преимущественно в верхних пологах леса, а гнезда щеглов и зеленушек с мощными боковыми стенками и выстилкой лотка, напротив, часто строятся в нижних пологах лесной растительности.

Можно привести также пример **уникального положительного влияния ветра** на выживаемость птенцов зарянки. Автор имеет более чем 50-летнюю практику работы с гнездами диких птиц в северных широтах, и за это время просмотрел не один десяток тысяч гнезд с птенцами, которые к тому же посещались неоднократно. Но только в июле 2003 года в период необычно высоких для Карелии температур воздуха, превышавших днем 33...— 35 °С, мы столкнулись с негативным влиянием жары и высокой влажности воздуха на выживаемость птенцов зарянки. В некоторых гнездах погибли все птенцы, для которых предварительно было отмечено очень необычное поведение. **Птенцы** в таких гнездах не лежали, как обычно, а **стояли на вытянутых ногах (!)** на максимально возможном удалении друг от друга. Рты их были постоянно раскрыты, и они учащенно дышали. Но повышенная смертность была характерна не для всех гнезд, а, как выяснилось при более тщательном рассмотрении, только для тех, которые размещались на склонах небольших понижений или за куртинами плотного елового подроста. Входные отверстия в гнездовые ниши в этих случаях были обращены в сторону от Ладожского озера. В те же дни в гнездах, вход в которые был направлен к Ладоге, роста смертности птенцов не отмечалось. Эти гнезда периодически вентилировались слабыми потоками воздуха, иногда шедшими от озера.

И. А. Шилов (1968) в экспериментах по выявлению естественных реакций птиц на температуры, не превышающие амплитуды их колебаний в естественных условиях, установил, что **t 33 °С** для большой синицы (*Parus major*), московки (*P. ater*), пухляка (*P. montanus*), поползня (*Sitta europaea*), певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и зарянки (!) **является критической**. При такой температуре часть птиц погибала от перегрева. Правда, полученные результаты относились только к периоду зимовки, но и проводились они на взрослых особях, а не на птенцах с еще несовершенной терморегуляцией (в Приладожье погибали птенцы в возрасте от 3 до 10 суток).

По расчетам В. Р. Дольника (1995), у птиц с рыхлым оперением ветер сильно влияет на расход энергии: «при его скорости 1 м/сек

теплоотдача возрастает на 22—30 %, при 4 м/сек — на 44—60 %, а при 25 м/сек — на 110—150 %». Для птиц с плотным оперением исходные данные для расчетов отсутствуют, но, судя по всему, теплоотдача у них не должна быть столь высокой.

Последствия одинакового снижения температуры воздуха бывают для птиц совершенно разными в разное календарное время года, на разных этапах годового цикла (соответственно, при разном физиологическом состоянии); зависят от возраста, индивидуальных способностей особи; характера самого похолодания (сопутствующих явлений — снег, ветер, образование снежного покрова), его длительности и т. д.

Величина потерь среди птиц от ухудшения погоды, прежде всего, связана с тем, как изменяется обилие пищи, а главное — ее доступность для птиц.

Понижение температуры воздуха до отрицательных значений весной проходит для птиц без заметных последствий, если оно не сопровождается выпадением снега и образованием снежного покрова. В это время многие воробьиные птицы еще сохраняют способность питаться кормами растительного происхождения — семенами травянистых растений, кустарников и деревьев или перезимовавшими под снегом ягодами брусники, клюквы, вороники и т. д.

В годы урожая семян ели и сосны ими кормятся практически все лесные птицы, в том числе и такие, как желтоголовый королек (*Regulus regulus*) и обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*). Поедает их и зарянка. Хохлатые синицы (*Parus cristatus*), пухляки (*P. montanus*), чижи (*Spinus spinus*), зяблики (*Fringilla coelebs*) и вьюрки (*Fr. montifringilla*) приспособились доставать семена ели из полураскрывшихся шишек, выдергивая их за летучку, торчащую между раздвинувшихся чешуй. Большинство птиц все же собирает семена ели и других растений на поверхности почвы или в лесной подстилке. Но этот источник пищи исчезает, а точнее становится недоступным для птиц при внезапном восстановлении снежного покрова.

В подобных ситуациях многое зависит от того, как долго сохраняется снежный покров. Чаще всего при положительных дневных

температурах он разрушается ко второй половине дня, и такое непродолжительное ухудшение условий кормежки проходит практически без последствий и для взрослых птиц, и для их птенцов. В тех случаях, когда установившийся снежный покров не разрушается в течение нескольких дней, ослабевшие, «пухлые» птицы мелких и средних (вплоть до дроздов) размеров появляются уже через сутки. Среди куликов — чибис (*Vanellus vanellus*), большой (*Numenius arquata*) и средний кроншнеп (*N. phaeopus*), явно ослабленные бескормицей особи появляются в конце вторых суток после установления снежного покрова. Гибель птенцов у воробьиных птиц, в том числе и у зарянки, отмечается уже утром или в середине следующего дня после выпадения снега.

Но при обеспеченности доступной пищей мелкие воробьиные птицы способны переносить и очень низкие температуры даже в репродуктивный период. Обыкновенные чечетки на Шокшинском стационаре успешно переносили утренние снижения температуры ниже —20 °С в период насиживания кладок в апреле 1974 года (Зимин, 1988). Но летом, когда они переходят на питание в основном беспозвоночными животными, их гнездование в основном ареале периодически становится абсолютно невозможным (Успенский, 1969). По-видимому, именно это послужило причиной необычного массового налета и гнездования чечеток преимущественно в восточных районах Карелии в июле — августе 1975 года (Хохлова, Морошенко, 1976, наши данные).

Очень чувствительны птицы к понижениям температуры в период гнездования. Ниже это будет показано для зарянки практически во всех главах.

Но особую опасность неустойчивость погоды представляет для молодых птиц, только недавно перешедших к самостоятельной жизни. За 2—2,5 недели пребывания в выводке молодые особи усваивают только наиболее массовые виды пищи и некоторые основные приемы их добычи. Наблюдения в уличных вольерах за поведением молодых птиц, выведшихся в неволе, показали, что они очень медленно осваивают и объекты питания, и способы их добычи. На новые источники корма молодежь не реагирует до тех

пор, пока не увидит, как их родители вскрывают, скажем, коробочки с семенами звездчатки (*Stellaria* sp), стручки морской чины (*Lathyrus marinus*) или поедают даже хорошо различимые семена одуванчика (*Anthoxantum oduratum*). Важно отметить также и индивидуальные различия между слетками в скорости освоения новых видов корма. Одни очень быстро научаются распознавать несъедобных насекомых (их «косили» сачком в луговых травах, слегка придавливали и высыпали содержимое сачка в вольтер), а другие ошибаются еще очень долго.

Не случайно массовый переход молодняка воробьиных птиц к самостоятельности приурочен к периоду наиболее стабильных внешних условий в году. У нас такой период приходится на июль — первую половину августа. Как будет показано ниже, масса тела у сеголеток зарянки после перехода к самостоятельности достоверно уменьшается по сравнению с периодом пребывания в выводке. До начала самостоятельной жизни все неблагоприятные внешние условия преодолевались родителями сеголеток, да и нетрудно заметить, что сам период гнездования приходится отнюдь не на лучшее в году календарное время. Однако в северных широтах и в июле — августе периодически случаются более или менее выраженные погодные аномалии, заканчивающиеся ростом смертности молодых самостоятельных особей. Но даже непродолжительные снижения температур не проходят для сеголеток, только что перешедших к самостоятельности, без последствий.

Сложные взаимоотношения со средой начинаются у птиц, приступивших к линьке. При замене оперения ткани организма обводняются, что сопровождается увеличением массы тела. При смене маховых перьев или их кроющих опорная поверхность крыла сокращается, а его проницаемость увеличивается. У ряда видов птиц в северных широтах смена маховых перьев идет настолько стремительно, что это приводит к потере способности к активному полету. Это характерно и для наших взрослых зарянок. Таким образом, во время линьки у большинства птиц подвижность бывает ограничена. Процесс линьки требует не меньших затрат энергии, чем гнездование или миграции (Дольник, 1975).

Это означает, что при ограниченной подвижности птицы, тем не менее, должны потреблять достаточно много пищи. Такое возможно только при концентрированном размещении легкодоступной пищи на ограниченном пространстве прежде всего, корма растительного происхождения. С этим и связана смена типов питания у очень многих видов птиц, переходящих от насекомоядности к потреблению смешанных кормов животного или растительного происхождения или полностью растительного.

Условия для этого птицы находят далеко не во всех типах местообитаний и вынуждены перед началом линьки совершать более или менее дальние перемещения (миграции на линьку или к местам линьки, *premoulted migrations*). Предшествующие линьке летние миграции характерны, как выясняется, и для взрослых особей зарянки (2-й том монографии). При ухудшении погоды линяющие насекомоядные птицы, по всей вероятности, становятся неспособными полностью покрывать расходы энергетических ресурсов, идущих на смену оперения и осуществление всех жизненно важных процессов. Это может приводить к истощению и гибели птиц. Напомним, что уже при температурах ниже +10 °С двигательная активность насекомых резко снижается, а многие из них уходят в укрытия (Воронцов, 1975), что явно снижает частоту кормежки птиц.

Стабильность погоды также важна для птиц и в период подготовки к отлету на зимовки. На этом этапе действует правило: чем раньше осуществляется период гиперфагии, тем больше вероятность ее беспрепятственного осуществления. Неустойчивость погоды с наступлением холодных периодов со снегопадами или без нарастает с августа и до окончания осени. В более выгодном положении, таким образом, оказываются особи с ранними сроками рождения и завершения линьки. Они к тому же преодолевают трассу осенних миграций при более благоприятных и стабильных условиях, чем птицы с поздними датами окончания размножения или рождения. Они раньше прилетают на места зимовки, получая более высокие шансы занять местообитания, оптимальные для жизни в зимний период.

Осенние миграции у зарянки в Приладожье чаще всего начинаются в последней декаде августа и продолжаются до конца октября — начала ноября. Местные особи с нормальными сроками размножения отлетают до 20 сентября, с поздними — в первой половине октября. По Агроклиматическому справочнику (1959), средняя дата установления снежного покрова высотой 10 см и более в Приладожье (районе наших основных исследований) — 31 XII, самая ранняя — 06 XI, а наиболее поздняя — 24 II (данные за 1930—50-е гг.). В годы нашей работы наиболее ранняя дата образования устойчивого снежного покрова пришлось на 08 X, а образование льда на малых реках и небольших ламбах отмечено уже 21 IX 1969 г. (в предшествующем году вода в прибрежной части Свирского залива Ладоги оставалась прогретой до +15...+18 °С и была вполне пригодной для купания до 21 IX).

Для птиц, еще не завершивших линьки или подготовки к миграциям (в том числе временно осевших у нас на период миграционной остановки), тяжелыми последствиями чаще всего оборачивается не окончательное установление снежного покрова (с 1959 и до 2006 гг. до окончания пролета зарянки это случилось только однажды), а его формирование даже на несколько дней.

Осенние похолодания наступают при продвижении над Карелией холодных атмосферных фронтов из арктической зоны. Временное образование снежного покрова на срок от одного до нескольких дней может происходить, по нашим данным, для Приладожья с последних дней сентября и более регулярно, в октябре — ноябре, то есть до окончания осеннего пролета зарянки в этом районе и отлета поздних местных птиц. Тяжелое положение птиц усугубляется в это время и быстро сокращающейся длиной дня, уже в середине октября приближающейся к десяти часам, а также сильными ветрами, всегда сопутствующими осенним похолоданиям.

Из-за неустойчивой осенней погоды определенные сложности возникают у птиц, останавливающихся у нас (на самом юге Карелии) для восстановления сил и энергетических резервов, необходимых для осуществления очередного миграционного броска. У меченых зарянок задержки с продолжением миграции достигали

иногда двух недель. При последних регистрациях большинства мигрантов, которых мы контролировали на миграционных остановках, количество накопленного жира было настолько небольшим, что его вряд ли хватило бы птицам для преодоления водных пространств Ладожского озера. В направлении зимовок от мест кольцевания им необходимо пролететь до юго-западного берега не менее 150 км.

Хотя единичные особи зарянок остаются на зимовку в Карелии раз в 10—15 лет, можно отметить, что неустойчивость зимней погоды становится здесь причиной более или менее массовой гибели зимующих птиц. Особенно тяжелыми последствиями для птиц оборачиваются зимы, во время которых затяжные оттепели с дождями и мокрым снегом сменяются сильными морозами, превышающими $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Образование прочного наста и ожеледи крайне усложняет доступность пищи для сов, синиц, ополовников, корольков и пищух. Тетеревиным птицам, ночующим под снегом, далеко не всегда удается выйти на поверхность из-под прочной корки наста. За время оттепелей сельхозугодья на юге Карелии нередко полностью освобождаются от снежного покрова. При наступлении сильных морозов обнаженная почва на полях промерзает на большую глубину, а мелиоративные каналы — до дна. Все это очень неблагоприятно отражается на мелких млекопитающих, населяющих поля, а позднее оборачивается низкой численностью местных и пролетных сов и дневных хищных птиц-мышеедов.

Продолжительность вегетационного периода

В общем продолжительность вегетационного периода можно рассматривать как продолжительность периода условий, благоприятных для жизни большинства видов птиц. В некоторой мере это отражают отдельные климатические показатели, приведенные в табл. 2 для северной (Лоухский район), средней (Кондопожский район) и южной Карелии (Сортавальский и Олонецкий районы). По этим данным можно судить о том, что на пространстве между

60,5—66° с.ш. продолжительность периода благоприятных условий сокращается примерно на один месяц. Это довольно существенное сокращение, если учесть, что продолжительность пребывания зарянок в указанных широтах составляет всего около 4,5 месяца и что за это время они должны дважды вывести птенцов, завершить смену оперения и подготовиться к осеннему перелету на зимовку.

Таблица 2

Некоторые климатические показатели в различных районах Карелии

Район	Продолжительность периода (дни)					Сумма $t > 10\text{ }^{\circ}\text{C}$
	со снежным покровом	безморозного	с температурой выше			
			0 °C	5 °C	10 °C	
Лоухский	75	187	180	125	75	1000
Кондопожский	125	169	205	155	110	1500
Сортавальский	125	141	210	160	105	1500
Олонецкий	115	157	205	160	110	1500

(По: Агроклиматический справочник..., 1959).

В южную Карелию зарянка прилетает обычно в середине — конце второй декады апреля. В зависимости от хода весенних температур продолжительность предгнездового периода составляет от двух недель до полутора месяцев. В среднем гнездование на юге республики начинается во второй декаде мая. На каждый гнездовой цикл — от даты начала постройки гнезда до распадаения выводка — требуется около 55 дней. Зарянка — вид с облигатной бициклией размножения, и если бы оба цикла были полностью разобщены, то один лишь репродуктивный период занял бы 110 дней. Тогда, с учетом продолжительности предгнездового периода, на линьку, продолжающуюся и у молодых, и у взрослых птиц около 2-х месяцев, времени бы уже не осталось: 4,5 месяца пребывания на родине — около 140 дней, а гнездование и линька занимают 170 дней. Таким образом, даже на юге Карелии зарянки живут в условиях острого дефицита времени, который они, как будет показано ниже, успешно преодолевают.

По данным В. В. Бианки с соавторами (1993), в Мурманскую область зарянки прилетают в среднем около 11 мая (08 IV—31 V), а к гнездованию приступают в последние дни мая — начале июня. Такие же сроки начала кладки для северной Финляндии приводит и Л. Хаартман (Haartman, 1969). Отлет из Мурманской области завершается 26 IX—22 X (Бианки с соавт., 1993). Таким образом, за Полярным кругом дефицит времени у зарянки еще острее. Сомнительно, чтобы в этих условиях зарянки были способны полностью реализовать программу бициклического размножения. Отсюда и нерегулярность встречаемости зарянки в этом регионе. На Айновых островах весенние залеты зарянок отмечали лишь 8 сезонов из 32, а в Лапландском заповеднике — 13 из 51. Даже на о. Великом — самой южной точке регистрации зарянок — они отмечались только раз в два года. Еще реже регистрировались даты последних встреч зарянок: в Лапландском заповеднике 5 сезонов из 51, но на о. Великом и в Кандалакшском заливе их отмечали 12—13 сезонов из 20-21 соответственно. В целом в таежных районах области зарянка гнездится от 1—3 раз до 8—10 раз за 10 сезонов, а в период миграций встречается почти ежегодно (Бианки с соавт., 1993).

Специфика биологии птиц, обитающих у границ ареала

Птиц, как и зарянка, обитающих на границах ареала, в Карелии более 44 % от числа видов с установленными фактами гнездования. Изучение специфики биологии этих видов на пределе распространения, а фактически жизни на пределе возможного было выполнено при объединении созерцательных методов фаунистики с более точной популяционно-экологической методикой, основанной на широком использовании ежегодного мечения местного населения и многолетнего контроля его состава. Это позволило по-новому оценить процессы и вскрыть механизм расширения ареалов, формирования их периферийных шлейфов и специфику образования периферийных поселений птиц. Попутно было выявлено много интересных деталей биологии птиц и их территориальных связей, а также решен ряд задач прикладного направления (Зимин, 1977; 1981; 1986; 1988; 2001а, б; Zimin, 2001; 2003).

Отдельные закономерности и гипотезы, основанные на полученных данных и изложенные в перечисленных публикациях автора, приводим пока без подробного обсуждения.

1. Ареал у птиц имеет сложную пространственно-временную структуру, в которой отражена история расселения вида и его закрепления (или попыток освоения) на новых территориях, размещающихся вне прежней области распространения.

2. Стремление к расширению области распространения — одно из основных свойств вида у всех живых организмов, населяющих Землю (Майр, 1968). В полной мере это присуще и птицам, а Карелия, изобилующая границами их ареалов, является прекрасным полигоном для изучения процессов расселения, реального и ложного расширения границ ареала и т. д.

3. Реальное расширение ареала происходит лишь тогда, когда вид закрепляется на новой территории, то есть способен стабильно существовать здесь за счет собственных внутрипопуляционных ресурсов, и ежегодная смертность не превышает уровня воспроизводства.

4. Расселение осуществляется птицами из основного ареала, адаптированными к условиям жизни внутри его границ. Затраты времени на осуществление гнездования, линьки, подготовки к миграциям и миграции к местам зимовки при выходе за пределы ареала остаются у них на видовом уровне.

5. При поселении за границами области распространения возрастает дальность миграций.

6. Сроки начала размножения смещаются на более поздние при смещении от центра ареала к его границам. Уже на границе ареала они предельно сближены с периодом начала линьки, которая внутри всего ареала начинается примерно в одни и те же сроки и у большинства Passeriformes в северном полушарии приурочена к середине года, а точнее — к началу сокращения продолжительности дня.

7. Уже на границе основного ареала затраты времени на весенне-осенние этапы годового цикла предельно соответствуют продолжительности периода благоприятных (для птиц данного вида) условий существования. При выходе за пределы основного ареала в зоны с более коротким вегетационным периодом такое соответствие становится невозможным.

8. Расширение области распространения вида может успешно осуществиться тремя разными путями:

— возникновение адаптаций к преодолению неблагоприятных условий существования;

— в результате одновременного потепления климата на всем пространстве от мест гнездования до зимовок;

— своевременное исчезновение из гнездовых областей до наступления неблагоприятных условий существования и перенос части летне-осенних этапов годового цикла (линька, подготовка к миграциям, преодоление части расстояния до зимовок — от мест гнездования до мест линьки) на территории со стабильно позитивными внешними условиями. Этот путь уже использован некоторыми дальними мигрантами (дубровник, чечевица и др.), и, вероятно, в настоящее время ему следуют виды, для которых известен, так называемый «промежуточный перелет» (скворец, чибис и многие другие кулики). Выясняется также, что, например, барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*), линька у которого, как полагали, осуществлялась на зимовках, на самом деле сначала мигрирует к местам линьки в Северной Африке, а на зимовки летит уже после завершения смены оперения (Pearson, 1973. Цит. по: Носков, Рымкевич, 1988).

9. Доказательством произошедшего расширения ареала в фаунистике и зоогеографии безоговорочно считается достоверно установленный факт гнездования птиц за пределами ранее известных границ ареала. Странно, но то, что после установленного факта успешного размножения представители данного вида могут не появляться на контролируемой территории в течение 1, 2, 3 ... N лет, никого не смущает. В то же время в любой солидной фаунистической сводке для видов, гнездящихся на исследуемой территории не каждый год, всегда указывается частота встречаемости. И совершенно ясно, что установленные факты гнездования не привели к закреплению вида на данной территории.

10. Гнездование — это только один этап годового цикла. Не всегда самый продолжительный. Его успешность мы можем оценивать только по числу слетков или по выводкам, прослеженным до распада. О дальнейшей судьбе этих (меченых) птиц нам ничего достоверно не известно. Но ведь, кроме гнездования, у птиц абсолютного большинства видов должны также успешно завершиться линька, этап гиперфагии; миграция к зимовкам должна закончиться до наступления критических погодных условий. Также благополучно должны завершиться и зимовка, и весенний перелет выживших взрослых и части молодых птиц к местам предыдущего гнездования (рождения).

11. То, что у ряда видов линька из гнездовой области перенесена на территории со стабильными позитивными внешними условиями, свидетельствует об особой важности стабильности условий для всего периода смены оперения.

12. В периферийных шлейфах ареала линька не всегда успевает завершиться до наступления холодных периодов, а осенние похолодания обычно бывают в наших широтах гораздо продолжительнее весенних и летних. Невозможна в таких условиях и гиперфагия, а критические погодные аномалии на трассах осенних миграций при поздних их сроках являются почти нормой. Даже если птицы из периферийных поселений все же добираются до мест зимовки, то прилетают они туда в то время, когда оптимальные для зимовки местообитания уже предельно насыщены. А субоптимальных условиях жизнь зимой вряд ли способствует высокой выживаемости птиц.

13. Для успешного осуществления линьки стабильность внешних позитивных условий необходима, потому что

- из-за обводнения тканей масса тела увеличивается;
- возрастают весовые нагрузки на крыло и энергозатраты на полет;
- при смене маховых (полная линька) и при одновременной замене больших верхних и нижних кроющих второстепенных маховых перьев увеличивается проницаемость крыла. При линьке маховых на средних стадиях линьки птицы ряда видов, включая зарянку, теряют способность к активному полету;

- линька — процесс энергоемкий (Дольник, 1975). Значит, пищи должно быть достаточно много, она должна быть легко и стабильно доступна, а ее поиски не должны быть связаны с высокой подвижностью. Таким условиям более всего соответствует питание кормами растительного происхождения. Отсюда и переход многих *Passeriformes* от насекомоядности к питанию плодами и семенами растений, осуществляемый одновременно с переходом от репродуктивного состояния к линному;

- смена кормов сопровождается, как правило, и сменой местообитаний. В наших широтах многие лесные птицы концентрируются на сельскохозяйственных;

- потеря способности к полету требует перемещения в местообитания с идеальными защитными условиями. Дефицит таких мест усугубляется у зарянки нетерпимостью к присутствию на участке их линьки посторонних взрослых птиц своего вида. Это и приводит к поиску таких мест и более или менее дальним перемещениям. Именно из таких птиц и формируются так называемые (Резвый, 1983) летние миграции, которые функционально являются миграциями на линьку. Увеличение дальности таких миграций в сторону зимовок может привести к существенному разобщению мест гнездования и линьки;

— потеря возможности обеспечить себя необходимым количеством пищи при наступлении холодов (насекомоядные птицы) может быть чревата тяжелыми последствиями.

14. Многолетний контроль маркированного населения птиц некоторых видов в периферийных поселениях показал, что оно ежегодно обновляется полностью. Это характерно в том числе и для птиц, которые в центре ареала нормально возвращаются на места прошлогоднего размножения (*Pyloscopus trochiloides*; Ковшарь, 1981).

15. Непостоянство состава периферийных поселений птиц, на наш взгляд, не следует считать номадизмом, который, по мнению А. А. Кищинского (1983), якобы возникает у птиц при выходе за пределы ареала. Такое внезапное изменение отношения к территории вряд ли может происходить, тем более что поселенцы периферийных шлейфов — это птицы из основного ареала с присущими их видам территориальными связями. Наиболее вероятно, что отсутствие возвратов в периферийные поселения связано с тем, что туда уже некому возвращаться. Абсолютное большинство птиц периферийных поселений, вероятнее всего, погибает.

16. Показана особая роль миграций расселения молодняка в осуществлении процессов расселения и расширения ареалов. Отсутствие строгой ориентированности миграций расселения приводит к тому, что из пограничных областей основного ареала часть молодых птиц ежегодно выселяется за пределы областей распространения. Здесь они оседают на все время линьки и отсюда же начинают осеннюю миграцию.

17. Среди известных случаев появления птиц за границами ареала, подробнее анализируемых ниже, отметим лишь случаи регулярного и ежегодного внедрения молодых птиц, которые после завершения миграций расселения молодняка (в дальнейшем МРМ) оседают на определенной территории на весь период постювенальной линьки. Очень важно отметить, что и миграция начинается с места линьки, которое и запечатлевается, как будет показано ниже, как цель весенней миграции.

18. Случаи таких выходов за границы ареала вполне закономерны. МРМ не имеют строгой направленности. От места рождения сеголетки разлетаются во всевозможных направлениях, не исключая и северное.

19. За северными пределами ареала эти птицы сталкиваются с более коротким, чем в местах их рождения, вегетационным периодом, к которому адаптирован «делегировавший» их вид.

20. Весьма примечательно, что на способность птиц выжить в новых условиях микроэволюцией первоначально «проверяется» не весь, а только часть годового цикла, а именно линька и миграции увеличенной дальности.

21. Очевидно, что нормально завершить линьку и миграции птицы с осваиваемых территорий могут только при благоприятном стечении обстоятельств. По наблюдениям в периферийных шлейфах ареала, подобные попытки освоения новых рубежей обычно растягиваются на десятилетия.

22. С появлением птиц, которым на новых территориях удастся успешно завершить линьку, а затем осеннюю и весеннюю миграции, начинается новый этап расширения ареала, на котором «испытывается» уже весь годовой цикл. Он осуществляется с не меньшими сложностями и потерями, чем предыдущий, и распадается на ряд последовательных стадий.

23. В самом начале, когда выживших до следующего сезона размножения только единицы, после прилета они оказываются рассеянными по большой территории. Встреча полов бывает при этом крайне затруднена и происходит исключительно редко.

24. С нарастанием числа птиц, возвращающихся на новые территории, возникают периферийные поселения с более или менее регулярным размножением. Однако на этом этапе периферийные поселения еще неспособны к самоподдержанию численности без содействия извне. Они остаются стабильными только за счет того, что их население ежегодно формируется из новых особей.

25. Окончательное закрепление на новых рубежах происходит лишь после того, как достигается нормальный баланс между уровнем воспроизводства и ежегодной смертностью.

В 25-ти пунктах, изложенных выше в тезисной форме, отражена суть проблемы расширения ареала у птиц, на основе данных многолетнего стационарного контроля состава местного, ежегодно маркируемого населения птиц в периферийных поселениях птиц, пытающихся освоить или освоивших новые рубежи на территории Карелии. Подробнее эта проблема обсуждается отдельно и частично также в последующих главах книги. Здесь она затронута лишь в связи с неустойчивостью внешних условий, быстро изменяющихся в исследуемой широтной зоне в направлении с юга на север.

Для дальнейшего обсуждения особенностей распространения зарянки и ряда аспектов ее биологии в связи с обитанием в северной части ареала из всего сказанного важно уяснить:

— Неустойчивость погоды возрастает в направлении с юга на север. Если на 60° с.ш. период с относительно стабильным темпе-

ратурным режимом ограничен одним месяцем в году (июлем), то в районах, примыкающих к Полярному кругу, более или менее стабильные положительные температуры сохраняются только во второй декаде июля. Но и это случается не каждый год (табл. 1, рис. 2).

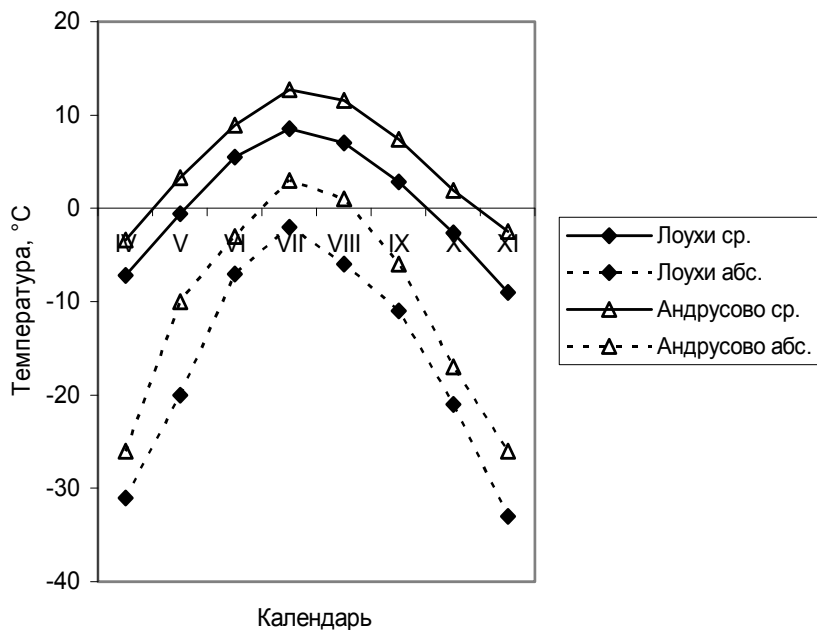


Рис. 2. Средний и абсолютный минимум температур воздуха на севере (Лоухи) и юге (Андрусово) Карелии (по: Агроклимат. справочник..., 1959)

— Во время возврата (наступления) холодов опасность для зарянок представляет не абсолютное значение пониженных температур (до -5°C и даже ниже) или наличие снега на поверхности земли, а длительность воздействия этих негативных факторов.

— У зарянки северная граница основного ареала расположена в широтной зоне, в которой устойчивость внешних факторов обеспечивает возможность полной реализации репродуктивной программы. Там, где выведение двух выводков за сезон становится невозможным, баланс воспроизводства и смертности нарушается.

Гнездовые поселения вида становятся здесь нестабильными и формируются в основном из птиц, расселяющихся из основного ареала.

Кратковременное снижение температуры до значений, близких к нулевой отметке (в т. ч. отрицательных), в отсутствии снега для взрослых особей проходит безболезненно, но плохо отражается на состоянии сеголеток в начале их самостоятельной жизни.

Похолодания со снегопадами и установлением снежного покрова также проходят без тяжелых последствий, если снег растаивает ко второй половине дня. Но если снег сохраняется в течение 1,5 суток и более, то это губительно для птенцов и взрослых птиц в период гнездования, линьки и миграций, то есть в периоды, когда энергетические резервы расходуются не только на самообеспечение.

Из других физико-географических особенностей исследуемой территории, оказывающих на обитающих здесь птиц существенное влияние, необходимо отметить специфику суточной освещенности. Но предварительно рассмотрим, каким образом птицам удастся преодолевать неустойчивость внешних факторов.

Преодоление неустойчивости средовых факторов

Многие внешние факторы, особенно погодные и зависящие от них, часто абсолютно непредсказуемы, а их воздействие на птиц нередко губительно. В предгнездовой и гнездовой периоды относительно легко преодолевают их негативное влияние только птицы, адаптированные к жизни в зимних условиях. Но многие птицы не стремятся приобрести адаптации к условиям зимы, а избегают жизни в суровых условиях. Это достигается их перемещением на территории с благоприятным климатом в зимнее календарное время. У них фактически отсутствуют адаптации к непредсказуемым резким ухудшениям внешних условий, при которых они попадают в критические ситуации и часто гибнут.

Но, не имея конкретных адаптаций к преодолению критических погодных условий, многие виды — мигранты на средние и ближние дистанции — нормально и даже прекрасно существуют (численность многократно выше, чем у видов, приспособленных к

жизни в суровых зимних условиях) даже на территориях с очень неустойчивой погодой. Это может означать только то, что в эволюции птиц возник путь, позволяющий противодействовать непредсказуемым колебаниям негативных воздействий среды обитания.

Этот путь — развитие широкой индивидуальной изменчивости. Она присуща всем живым организмам на Земле, проявляется повсеместно и характерна для всех основных аспектов биологии — от морфологических и физиологических признаков до различий экологического и этологического характера.

Известно, что особи более крупных размеров в одних условиях выживают лучше, в других хуже, чем их более мелкие сородичи. Большеклювые особи обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris*), очевидно, будут легче справляться с более крупными объектами питания, но особи с маленькими клювами будут успешнее добывать насекомых и их кладки из узких и глубоких трещин в коре.

Особи, еще не приступившие к смене оперения, при позднелетних наступлениях холодов легче перенесут их негативное воздействие, чем линяющие птицы того же вида, у которых значительная часть энергетических ресурсов будет расходоваться на линьку.

Ниже будет обсуждаться только индивидуальная изменчивость годовых циклов птиц. Поскольку именно благодаря ей в критические ситуации попадают не все члены местного населения (или пролетных потоков), а только часть особей, например, опередившая других по срокам прилета, датам начала размножения, линьки и т. д.

Индивидуальность годовых циклов, видимо, возникает уже на стадии фотостимуляции и далее сохраняется на протяжении всего года.

Из зимовочного ареала члены одной популяции отлетают не одновременно. Мы имели возможность проследить это на оляпках (*Cinclus cinclus*), зимующих на порогах р. Суны в заповеднике «Кивач». Судя по данным проводившихся здесь учетов, отлет оляпок бывает растянут на 3-4 недели.

В возвращении птиц на родину после зимовок и весеннем пролете мы наблюдаем четкие возрастные и половые различия, а в прилете местных зарянок (и других птиц) и в формировании местного гнездового населения проявляется, кроме того, и индивидуальность

годовых циклов. То же самое мы можем видеть и на всех последующих этапах годового цикла вплоть до отлета на зимовки. Причем если ранневесенние этапы бывают растянуты на 2—4 недели, то самые поздние из приходящихся на период пребывания зарянки на родине длятся уже 2,5—3 месяца.

В целом значение возникновения внутрипопуляционной индивидуальной изменчивости у птиц (и других живых организмов) прослеживается, как минимум, в трех основных направлениях.

1. Прежде всего, это путь к преодолению непредсказуемого непостоянства внешних факторов, позволяющий сократить внутрипопуляционные потери.

2. Неодновременность осуществления гнездования, линьки и миграций позволяет полнее использовать все разнообразие объектов питания, обилие каждого из которых подвержено более или менее существенной сезонной изменчивости.

3. Растянутасть явлений годового цикла птиц во времени позволяет избежать чрезмерной нагрузки на отдельные виды объектов питания птиц и способствует более равномерному распределению такого воздействия на кормовую базу.

Можно отметить также, что индивидуальная изменчивость позволяет птицам осваивать большее разнообразие типов местообитаний с их специфическими особенностями (другими словами, способствует развитию эврибионтности). Последнее особенно важно в современных условиях, когда природные ресурсы осваиваются очень высокими темпами и на больших площадях, а коренные типы местообитаний трансформируются настолько быстро, что далеко не все птицы (и прежде всего аборигены) успевают приспособиться к жизни в новых условиях.

Специфика суточной освещенности

Расположение Карелии вблизи от Полярного круга, пересекающего ее северные районы, обуславливает особый режим суточной освещенности. Она целиком размещена в зоне белых ночей. На самом севере республики в период с 10 по 30 VI солнце вообще не заходит за горизонт, а на юге продолжительность самого длинного дня приближается к 19 часам.

Если сравнить темпы весеннего увеличения продолжительности дня на разных широтах северного полушария (рис. 3), то выясняется, что по темпам прироста длины дня резко выделяется среди прочих широтных поясов зона $60\text{--}70^\circ$ с.ш., в которую целиком входит Карелия. Здесь день увеличивается со скоростью 80 минут за декаду, тогда как на юге ареала зарянки, в полосе $30\text{--}40^\circ$ с.ш. — только 13 мин./дек., в следующей десятиградусной полосе — 28 мин./дек., в полосе $50\text{--}60^\circ$ с.ш. — 47 мин./дек.

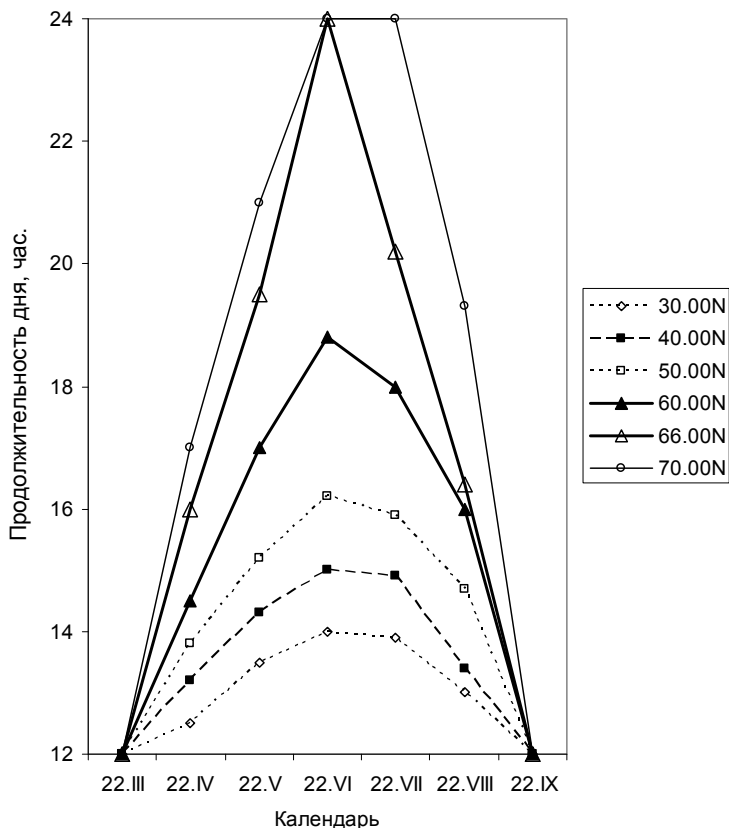


Рис. 3. Сезонная изменчивость продолжительности дня на разных широтах (жирные линии — для территории Карелии)

Среднедекадная температура воздуха нарастает с увеличением продолжительности дня, но ее пик смещен на месяц позднее наиболее длинного дня в году и приходится на начало сокращения продолжительности светлой части суток. На севере республики темпы этого процесса сначала идут медленнее, чем на юге, затем резко возрастают. На юге день сокращается более равномерно, но в августе — сентябре он становится уже более продолжительным, чем в северных районах (рис. 4).

Скорости изменения температур воздуха также непостоянны в течение весны — осени, но широтные различия выражены слабо. Темпы изменения температур заметно возрастают с июля по август, когда и на севере, и на юге начинается процесс их снижения.

На севере республики среднедекадные температуры достигают отрицательных значений уже в последней декаде октября, на юге это происходит на месяц позднее. Но и на севере, и на юге отлет зарянок завершается до наступления этих периодов.

На юге и юго-западе ареала размножение зарянки начинается на ФП (фотопериоде) 16,5 С : 7,5 Т, у северных границ гнездовой области — 20,5 С : 3,5 Т. В южных районах размножение (по датам откладки первого яйца) начинается на ФП 15 С : 9 Т, а завершается при ФП 18 С : 6 Т; в северных частях ареала, соответственно, 20,5 С : 3,3 Т и 22,5 С : 2,5 Т. Для сравнения можно указать, что на крайнем юго-западе ареала размножение зарянки начинается на ФП 12,5 С : 11, 5 Т; в Крыму и на Кавказе — примерно при 13—13,5 С : 11—10,5 Т.

Размножение зарянки в зоне белых ночей, в которой целиком расположен исследуемый регион, осуществляется, таким образом, при комфортном фотопериодическом режиме. Если в средних и южных широтах продолжительность ночного покоя строго регламентирована длительностью темного времени суток, то в означенной зоне даже в середине ночи освещенность остается достаточной, чтобы птицы (а тем более зарянка, активная даже в глубоких сумерках) могли проявлять любые виды активности. Ночное пение зарянки у нас вполне обычное явление. В номинально ночные часы отмечена и кормежка взрослых птиц, но кормления птенцов в

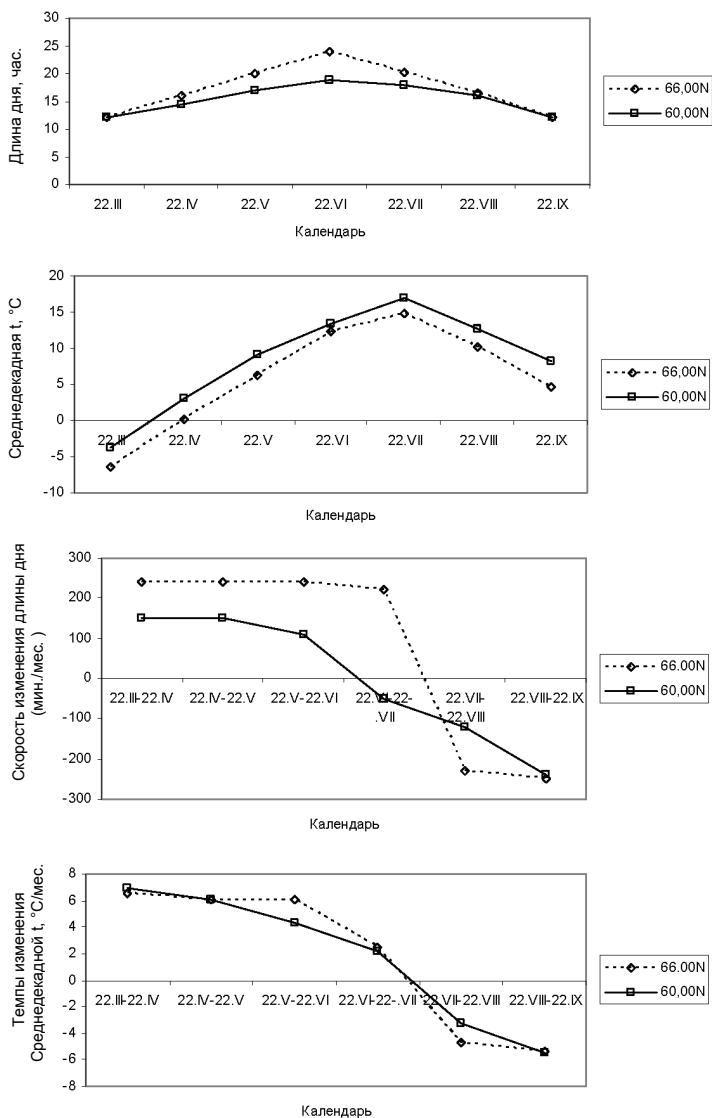


Рис. 4. Некоторые климатические показатели и их изменчивость на севере и юге Карелии

это время наблюдать не приходилось. При стационарных отловах зарянки регулярно попадают в ловушки в течение 1—1,5 часа после захода и перед восходом солнца. Перерыв в кормлении гнездовых птенцов составляет в июне — первой половине июля около 4-х часов (от 3—3,5 до 5,5 часа). У взрослых особей перерыв на ночной покой заметно меньше. Сон у них может прерываться на непродолжительное время для пения или кратковременной кормежки.

Период ночного покоя в норме — это время чистого расхода энергетических резервов птиц. Но в северных широтах этот период, во-первых, много короче, чем в южных и средних частях ареала зарянки, а во-вторых, сон может быть прерван для кратковременной кормежки. За короткий период сна накопленные к предыдущему вечеру резервы, очевидно, не успевают израсходоваться полностью, и их исходный утренний уровень может быть достаточно высоким. Формирующиеся излишки, как будет показано ниже, могут использоваться птицами наших широт на совмещение смежных этапов годового цикла или отдельных фаз внутри них. При благоприятной погоде у птенцов зарянки накапливаются значительные запасы подкожного жира. По визуальной оценке, количество птенцового жира иногда достигает баллов «< средне» — «> средне». Он концентрируется в тех же депо, которые позднее заполняются миграционным жиром у мигрантов. Птенцовый жир отличается от миграционного розовато-беловатым цветом и не очень хорошо различим под кожей. Этот жир вполне может использоваться при вынужденных утренних задержках с получением корма при обычных в наших широтах понижениях температуры (см. ниже), иногда приближающихся к нулевой отметке и даже к отрицательным значениям. Кстати, в это время и взрослые особи могут использовать излишки энергетических ресурсов, оставшиеся после ночного сна.

Одним из наиболее впечатляющих следствий жизни птиц в зоне белых ночей и специфики их суточного энергетического баланса является возможность совмещения смежных энергоемких этапов годового цикла и отдельных фаз внутри них. Хотя способность к такому совмещению присуща птицам и в средних и южных широ-

тах (Северцов, 1950; Зимин, Лапшин, 1974; Лапшин, 1976; Зимин, 1981, 1988; Ковшарь, 1981; Губин, Ковшарь, 1982; Губин, 1983; Резвый с соавт., 1986 и др.), в зоне 60—66° с.ш. случаи совмещения смежных этапов отмечаются особенно часто и у большого числа видов птиц, в том числе и у зарянки (Зимин, 1988; гл. 8). Здесь, кроме особого режима освещенности, совмещению не препятствует и достаточно комфортный температурный режим. Севернее низкие температуры воздуха и соответствующие затраты энергии на терморегуляцию могут стать более или менее существенным препятствием для совмещения.

Кроме того, следует помнить, что сроки размножения многих видов птиц (включая и зарянку), обитающих в наших широтах вблизи от северных границ своих ареалов, наиболее поздние и максимально сближены с началом следующего этапа годового цикла — линькой, а линька накладывается на период миграций. Это, разумеется, также увеличивает вероятность совмещения смежных этапов годового цикла.

Подробнее все эти вопросы обсуждаются в следующих главах книги, здесь мы ограничимся лишь указанием на то, что совмещение смежных этапов годового цикла позволяет птицам нашей зоны существенно сократить общие затраты времени на их реализацию и преодолеть его дефицит, нарастающий с каждым градусом северной широты.

Температура воздуха в репродуктивный период

Отчасти самое общее представление о температурах, при которых осуществляется размножение зарянки в Карелии, можно получить по данным рис. 5. Многие важные детали на данном рисунке, однако, не учтены.

Некоторое представление о нестабильности температуры воздуха в репродуктивный период зарянки в Приладожье дают рассчитанные нами коэффициенты вариабельности среднесуточных температур (рис. 6). Можно отметить, что нестабильность температур особенно заметна на начальных этапах размножения, но постепенно стабилизируется к его окончанию.

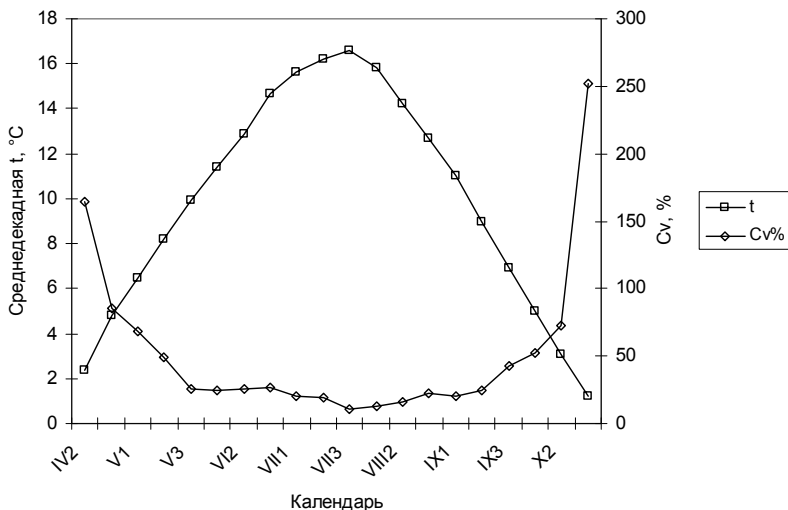


Рис. 6. Сезонная динамика хода среднесуточных температур воздуха и коэффициента их изменчивости (Cv, %) в период пребывания зарянок на родине

Преимущества в суточном балансе энергии, которые наши зарянки получают благодаря специфике суточной освещенности, позволяют им начать размножение в относительно ранние сроки. В северных широтах это происходит, прежде всего, на более ранних, чем в средних широтах и на юге ареала, фенофазах весны.

В Карелии зарянки появляются весной за полторы-две недели до полного распада снежного покрова в их гнездовых местобитаниях. В отличие от многих других наших воробьиных, они сразу же занимают индивидуальные участки обитания в гнездовых стациях, которые вынужденно покидают только на время затяжных похолоданий. В подобных ситуациях они концентрируются около лесных ручьев, по берегам рек и озер, на мелиоративных канавах, заполненных водой, у луж. Отдельные факты указывают, что меченые самцы в это время удалялись на 400—600 м от своих индивидуальных территорий. Питание птиц в предгнездовой период остается пока неизученным. Отмечено лишь питание зарянок в

это время перезимовавшими ягодами брусники и вороники, опавшими на снег семенами ели и сосны, пауками, мелкими лесными бабочками, водными беспозвоночными.

Размножение начинается при массовом цветении ив (*Salix* spp.) и за декаду до начала зеленения (раскрывания почек) березы (*Betula* spp). Листья на лиственных деревьях и кустарниках еще полностью отсутствуют, а цветут только наиболее ранние травянистые растения (главным образом в открытых и полуоткрытых типах местообитаний). Разнообразие и численность беспозвоночных животных пока еще крайне малы.

Если исходить из того, что на формирование одного яйца зарянкам требуется 4 суток (за это время полностью отстраивается гнездо), то можно допустить, что начало всего процесса может стимулироваться благоприятными условиями существования в предшествующие 5—10 дней. Обычно для характеристики условий используют сумму температур в 5 дней до начала кладки, но поскольку стимулироваться должно начало роста яйцевых фолликулов, то правильнее, на наш взгляд, брать еще 5 дней, предшествующих этому — для страховки можно взять сумму температур за 10 дней до появления первого яйца.

Поначалу мы проанализировали суммы температур за 5 и 10 дней до начала откладки первого яйца в наиболее раннем и до средней даты десяти самых первых гнезд в каждом сезоне (табл. 3, А).

Результаты, как можно убедиться по приведенным данным, оказались крайне противоречивыми и очень вариабельными. За 5 дней до начала самой ранней кладки в сезоне сумма температур колебалась от 17,5 °С (1997) до 67,9 °С (1989) при средней 40,9 °С. За 10 дней, соответственно, — от 46,1 до 120 °С. Не меньшие колебания отмечены и при расчете суммы температур от средней даты 10-ти самых ранних гнезд в сезоне.

Тогда ту же работу проделали для конкретных гнезд с известными датами начала кладки. Для этого сравнили данные по трем сезонам — с ранними (1992), средними (1995) и поздними (1997) сроками начала гнездования. Выяснилось, что при таком способе анализа искомый показатель варьировал еще больше, а разница между крайними значениями была более пятикратной (табл. 3 Б; рис. 7).

Таблица 3

Суммы среднесуточных температур, °С, за 5 и 10 дней до начала кладки («Маячино», 1986 —2002 гг.)

А

	За 5 дней до начала кладки		За 10 дней до начала кладки	
	Lim	М	Lim	М
Самой ранней в сезоне	17,5—67,9 1998 г. 1989 г	40,6	49,6—120 1995 г. 2002 г.	81,5
От средней даты 10-ти ранних	22,8—68 1997 г. 1987 г.	48,3	46,1—121 1997 г. 1993 г	86,1

Б

То же за 5 дней до начала кладки в конкретных гнездах в годы с ранними, средними и поздними сроками начала размножения и вторых кладок («Маячино»)

Годы	Lim	М	Даты начала	N гнезд
1992	32,2—45,5	36,5	8 V — 24 V	32
1995	27,1—92	59,9	17 V — 1 VI	31
1997	17,5—64,2	33,6	24 V — 6 VI	16
2-е кладки в 1992 г.	55,1—99	85,5	9 VI — 16 VII	22
2-е кладки в 1990 г.	45,6—97,9	58,6	11 VI — 12 VII	21

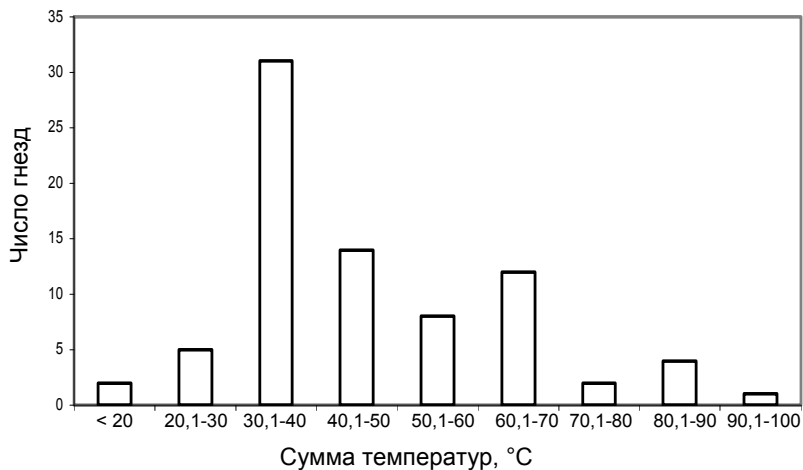


Рис. 7. Частота встречаемости сумм среднесуточных температур воздуха в пятидневку, предшествующую началу откладки яиц в разных гнездах (произвольная выборка для первых кладок в 1992, 1995 и 1997 гг.)

Существенно различались и среднегодовые показатели — 36,5 °С (1992), 59,9 °С (1995) и 33,6 °С (1997). Привлекло внимание также следующее: чем позднее начинаются кладки в данном сезоне, тем выше сумма температур в предшествующие периоды (табл. 4).

Таблица 4

Сезонная изменчивость суммы среднесуточных температур, °С, за 5 дней до начала кладки в конкретных гнездах и изменение средней температуры воздуха за соответствующий период времени

Год	Период начала кладки	Lim	M±m	Средняя t °С, за период
1992	8 V — 15 V	32,2 °С — 36,9 °С	33,67±0,3 °С	7,1
	16 V — 24 V	35,1 °С — 45,5 °С	41,1±0,8 °С	11,1
1995	17 V — 20 V	27,1 °С — 54 °С	40,3±3,5 °С	8,5
	21 V — 1 VI	52,2 °С — 92 °С	74,0±2,0 °С	17,4

Поражает также и способность некоторых самок зарянки синтезировать яйца в период с очень низкими температурами (менее 3—5 °С). В двух таких случаях сумма температур в пятидневный период была всего 17,5 °С, за декаду до начала кладки 49,6 °С. В одном таком гнезде самка была первогодком, самец ad₂. Гнездо размещалось на территории среднего качества в 140 м от лесного ручья, вдоль которого все участки были заняты другими парами зарянок. Во втором гнезде оба партнера были первогодками, занимавшими участок высокого качества, но также на суходоле. Обе пары, таким образом, вряд ли могли кормиться водными беспозвоночными при холодной погоде (по утрам температура воздуха опускалась в дни, предшествующие началу кладки, до —2,7 °С).

Начальные этапы репродуктивного периода можно охарактеризовать также динамикой минимальных и максимальных температур воздуха (табл. 5, 6).

Это также показано для конкретных гнезд 1992, 1995 и 1997 гг. и в целом для репродуктивного периода зарянки в Приладожье (см. табл. 4).

Таблица 5

Динамика минимальных температур воздуха в Приладожье в разные годы

	t < 0 °С												всего случаев	дней	%	частота встр-ги, %	
	t < 0 °С																
	1986	88	89	90	91	92	93	95	97	98	0	1					2002
1—10.V	3	5	4	3	4	3	2	8	2	1	4	1	1	41	130	31,5	100
11—20.V		3	4	4		3	2	2	4	3	6	3	5	39	130	30	85
21—31.V	1	1	1	2		1	4	3	3	3		3	3	19	143	13,3	69
	4	9	9	4	4	7	8	10	9	7	10	4	9	99	403	24,6	100
1—10.VI				1					1	1		1		5	130	3,8	38,5
11—30.VI														0			0
	t < 1 °С																
1—10.V	6	6	5	6	5	4	2	9	4	1	5	1	2	56	130	43,1	100
11—20.V	1	5	7	6	1	4	3	2	5	3	6	4	5	52	130	40	100
21—31.V	1	1	1	3	1	3	6	4	4	4	3	5	5	32	143	22,4	85
														140	403	34,7	
1—10.VI				3			1		1	1	1	1	1	8	130	6,1	46,1
11—20.VI												1		1	130	0,25	7,7
21—31.VI														0	130		0
	t < 5 °С																
1—10.V	6	6	5	6	5	4	2	9	4	1	5	1	2	56	130	43,1	100
11—20.V	1	5	7	6	1	4	3	2	5	3	6	4	5	52	130	40	100
21—31.V	1	1	1	3	1	3	6	4	4	4	3	5	5	32	143	22,4	85
														140	403	34,7	
1—10.VI	2	2	1	3	4	6	3	2	3	2	4	6	3	41	130	31,5	100
11—20.VI	2	1	1	1	1	2	5				6	3	3	25	130	19,2	76,9
21—31.VI	5	3	2	1	3	3	1	1	1		1	2	1	19	130	14,6	69,2
	9	3	2	6	6	11	11	3	4	2	10	10	8	85	390	21,8	
1—10.VII	2	1		1		4	4	2						14	130	10,8	46,1
11—20.VII						1		2	2					5	130	3,8	38,5
21—31.VII			1				1				1		1	3	143	2,1	23,1
														22	403	5,4	

Максимальные температуры воздуха в Приладожье в разные годы

t < 10 °C																		
	1986	88	89	90	91	92	93	95	97	98	0	1	2002	1999	всего случаев	дней	%	частота востр-ти, %
V ₁	3	2	1	3	3	3	2	7	5	3	3	3	3	9	38	140	27,1	71,4
V ₂	1	1	5	5	4	1	4	4	4	4	4	3	3	6	31	140	22,1	64,3
V ₃			1	3	4	4	4	4	4	4	5	5	2		15	154	9,7	35,7
VI ₁															84	434	19,3	92,9
VI ₂			1												1	140	0,7	7,1
VI ₃																140		
t < 15 °C																		
	1986	88	89	90	91	92	93	95	97	98	0	1	2002	1999	всего случаев	дней	%	Частота востр-ти, %
V ₁	7	8	6	7	8	9	10	6	6	4	9	3	2	10	89	140	63,6	92,8
V ₂	7	2	6	9	4	7	6	5	3	3	7	8	5	10	79	140	56,4	92,8
V ₃	4	1	4	10	8	2	9	8	9	1	11	6	4		77	154	50	92,8
VI ₁	2	2	4	4	2	1	6	2	2	2	2				245	434	56,4	100
VI ₂	3	3	1	6		1	3	1	1	2	2	2			21	140	15	53,3
VI ₃						1	1	5							18	140	12,9	50
VII ₁	1	2				2	4	2							7	140	4,4	21,4
VII ₂															46	420	10,9	71,4
VII ₃				1									1		11	140	7,9	35,7
				1											1	140	0,7	7,1
				1											2	154	1,4	14,3
															14	434	3,6	50

В 85 % случаев ($N = 81$) гнездование начиналось или ему предшествовали утренние заморозки до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ (12 V 1995 г.). Сумма минимумов за 5 дней до появления первого яйца варьировала от 0 до $59\text{ }^{\circ}\text{C}$, в среднем составила $16,9\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Температурные минимумы отмечаются в наших широтах не только при возврате холодов. Чаще они наблюдаются в утренние часы после ясных безоблачных ночей. Такие кратковременные «утренники» зарянки переносят сравнительно легко. После того как солнце поднимается над лесом, температура быстро нарастает. Кроме того, трудности с добыванием корма вполне могут компенсироваться энергетическими резервами, сохранившимися после короткой ночевки (и у взрослых птиц, и у птенцов). Но в мае — в период массового начала размножения — даже абсолютные максимумы суточных температур не поднимаются выше $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в среднем каждый 5-й день. В отдельные годы (1995, 1997, 1999) такая погода отмечалась в мае в течение 10—15 дней. В среднем 2/3 месяца абсолютные максимумы не превышали $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ (в июне — 10 %).

Вместе с тем известно, что двигательная активность большинства насекомых заметно снижается при температурах $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже (Воронцов, 1975).

В целом, однако, нашим зарянкам удается справиться с ростом энергетических потребностей на постройку гнезда и синтез яиц.

В весенних кладках содержится от 6 до 8 яиц. Плюс к тому от начала формирования первого яйца до его откладки необходимы еще 4 дня и еще какое-то время на активизацию яичника. Весь этот период самка должна иметь возможность потреблять повышенное количество корма, добывая его самостоятельно и дополнительно получая от самца. Но, как показано выше, температура воздуха в дни, предшествующие началу кладки, чрезвычайно изменчива. Коэффициент вариабельности среднесуточных температур в разные декады мая в 1986—1998 гг. колебался от 7,0 до 76,7 % (в среднем 48,2 %). Нередко началу кладки в отдельных гнездах предшествовали дни с очень низкими среднесуточными температурами, минимальные значения которых опускались до $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Сомнительно, чтобы в эволюции птиц начало такого важного этапа годового

цикла, каким является размножение, ставилось в зависимость от столь неустойчивого фактора среды. А тем более за такие короткие отрезки времени, как 5 или даже 10 дней. В конце концов вся энергетика предгнездового периода и стимуляция развития яичников должны, на наш взгляд, определяться обилием и доступностью пищи. Для зарянки это связано с обилием и разнообразием беспозвоночных животных, разные группы и виды которых появляются всегда в определенной последовательности, а их обилие определяется всем ходом развития весны, нередко зависит от условий завершившейся зимовки.

Очевидно, размножение зарянки начинается на пике численности беспозвоночных, обилие и доступность которых стимулируют быстрое развитие яичников и синтез яиц, но определяется это не конкретными температурами в данный момент, а всем предшествующим развитием весны. С этих позиций и была рассчитана сумма эффективных температур, каковыми в ботанике принято считать плюсовые температуры от 5 °С и выше (Laine, Henttonen, 1983, цит. по: Садыков, Бенненсон, 1992). Этот показатель был рассчитан нами для различных декад, приходящихся на весь предгнездовой и начало гнездового сезона (табл. 7, рис. 8).

Таблица 7

Суммы эффективных среднесуточных температур воздуха (5 °С и более) в предгнездовые периоды 1986—1998 гг., «Маячино»

Год	IV 2	IV 3	V1	Всего	Дата начала откладки яиц
1986	0	84,5	50,5	135	11 V
1987	0	5,4	57,8	63,2	13 V
1988	12,6	0	66,9	66,9	15 V
1989	50,4	91,9	86,3	142,3	2 V
1990	68,1	84,1	82,2	152,2	4 V
1991	13,1	6,4	55,5	75	16 V
1992	0	36,7	72	108,7	8 V
1993	0	57,4	127,4	184,8	9 V
1995	38,3	35,3	15,1	88,7	17 V
1997	5,2	5,2	18,6	29	24 V
1998	0	55,7	94,2	149,9	14 V

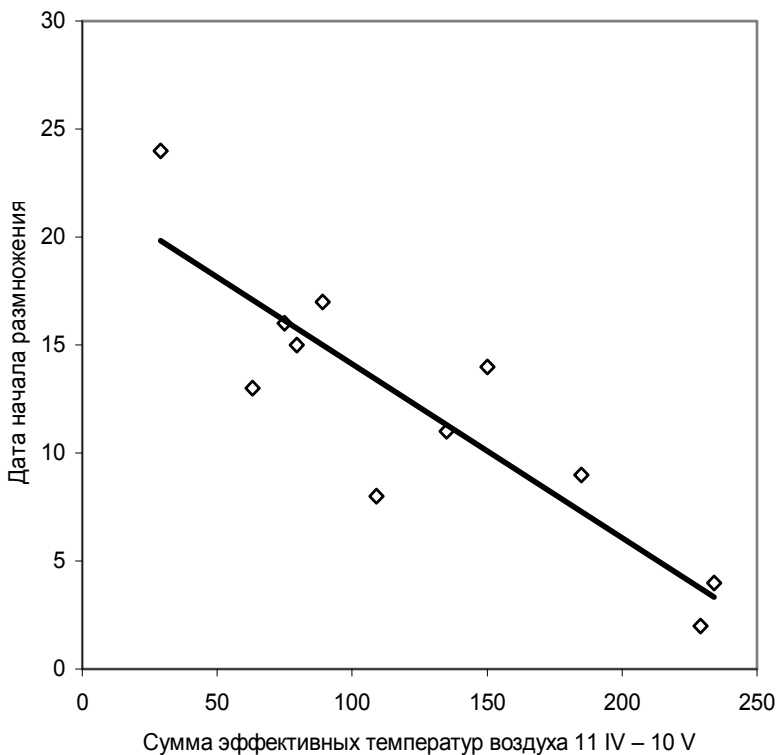
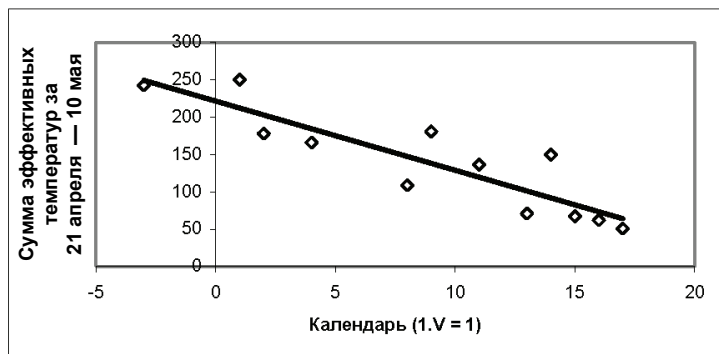


Рис. 8. Связь начала гнездования зарянки в Приладожье (1986—1998 гг.) с суммой эффективных среднесуточных температур за период 11 апреля — 10 мая ($r = -0,88 \pm 0,16$)

Как можно убедиться из данных рис. 9, суммы эффективных температур хорошо коррелировали с датами начала размножения зарянки. Причем коэффициент корреляции возрастал по мере увеличения периода, для которого выполнялись расчеты суммы температур. Максимальное значение ($r = -0,88 \pm 0,16$) получено для всего анализируемого периода, начиная со второй декады апреля (прилет на родину) до окончания второй декады мая (массовое начало гнездования).



$$r = -0,89 \pm 0,15$$

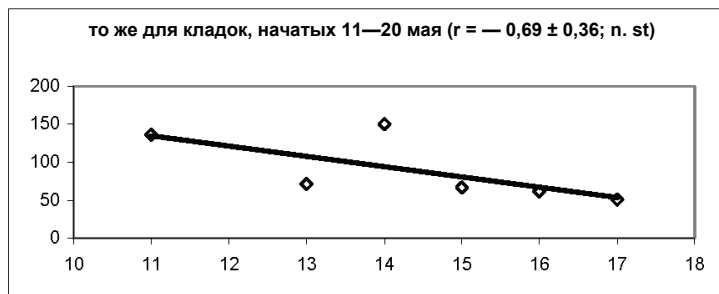
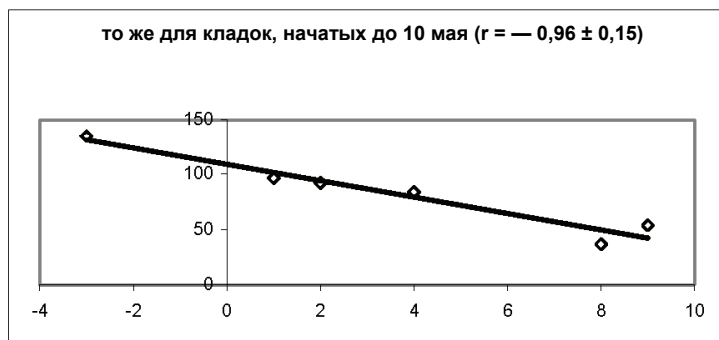


Рис. 9. Соотношение суммы эффективных среднесуточных температур воздуха за период 21 апреля — 10 мая с датами начала откладки яиц у зарянки в Приладожье (1986 — 2002 гг.; сезоны с началом кладки в конце апреля — середине мая), $r = -0,89 \pm 0,15$

На данных рис. 10 можно убедиться, насколько изменчива бывает динамика нарастания сумм эффективных температур в разные годы.

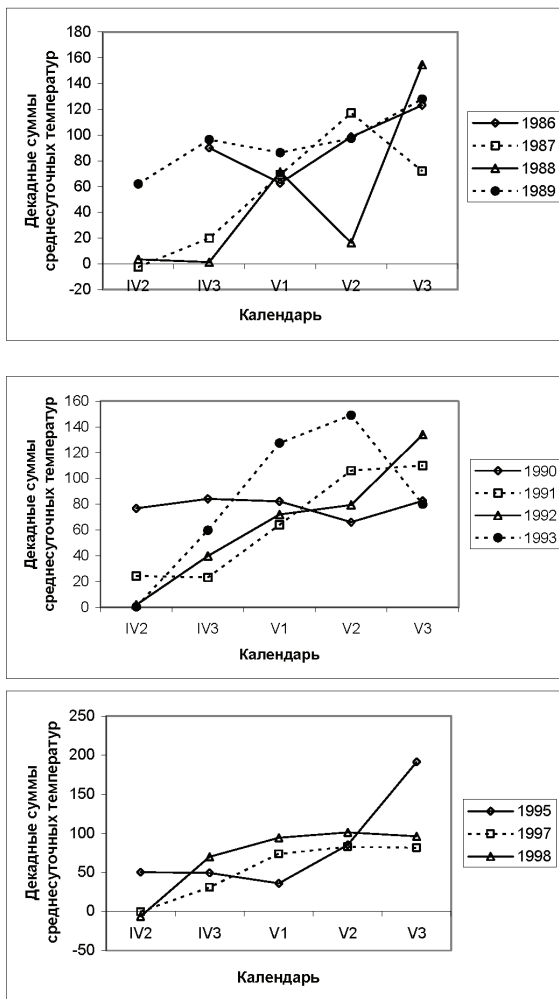


Рис. 10. Примеры непостоянства сумм среднесуточных температур в различные декады предгнездового периода и в начале гнездового сезона у зарянки в Приладожье

И даты начала размножения, и многие его параметры зависят от общего состояния организма самки в данный период. Это показано А. Ярвиненым (Järvinen, 1980) для мухоловки-пеструшки у северных пределов ареала. Оказалось, что и сроки начала кладки, и ее величина, и смертность птенцов и прочие показатели определяются массой тела самки в день откладки первого яйца. На зарянке это проверить пока не удастся по той простой причине, что самки на начальных этапах гнездования очень чувствительны к любому постороннему вмешательству, а к отлову на гнезде абсолютно нетерпимы и бросают не только начатые, но и уже насиженные кладки. Это же иногда происходит даже при незначительных нарушениях естественной обстановки в непосредственной близости от входа в гнездовую нишу.

Переход к самостоятельности сеголеток из первых и нормальных вторых выводков зарянки осуществляется в Приладожье в основном в период высокой стабильности внешних факторов. В более затруднительном положении находятся молодые особи из последних вторых и повторных выводков, распадение которых происходит позднее середины августа. К этому времени, правда, молодые зарянки осваивают питание ягодами черники, которой даже в неурожайные годы в наших широтах бывает вполне достаточно. Во всяком случае, даже если снижены активность и доступность насекомых для птиц при понижениях температуры, зарянки свободно могут прокормиться ягодами. И хотя, согласно В. Р. Дольнику (1995), ягоды относятся к числу низших классов пищевых объектов по удельной энергетической ценности (всего 7,5 КДж/г сухого веса против 15 КДж/г насекомых), надо иметь в виду, что у немалого числа видов птиц именно ягоды составляют основу осеннего и зимнего питания. Кстати, и бурые медведи нагуливают жир перед спячкой также в значительной мере за счет питания лесными ягодами. Поэтому в периоды кратковременных похолоданий зарянки из поздних выводков не испытывают дефицита кормов благодаря обилию ягод в наших лесах.

Надо иметь в виду, однако, что дополнительным негативным фактором для птиц, родившихся в поздние сроки, становится быстро сокращающийся фотопериод.

Состояние среды обитания в период размножения

Серьезным недостатком абсолютного большинства работ по экологии насекомоядных птиц является отсутствие сведений о кормовой базе, без которых поиски любых связей с параметрами репродуктивного периода, да и всех прочих этапов годового цикла представляются неполными. Не является исключением в этом плане и зарянка, для которой даже состав кормов изучен явно недостаточно — в основном фрагментарно и на небольшом фактическом материале. Между тем, как следует из работ энтомологов, состав фауны беспозвоночных животных имеет четко выраженную сезонную, биотопическую, географическую и годовую изменчивость. Ни одна из работ по питанию зарянки не отличается необходимой продолжительностью периода сбора материалов.

Питание птенцов изучено методом наложения шейных лигатур в трех точках ареала (табл. 8, 9). В целом, несмотря на значительную удаленность сравниваемых точек друг от друга, в составе кормов, которыми выкармливаются птенцы, много общего. Но просматриваются и определенные различия: в тайге, как северной, так и южной, существенное место в питании птенцов занимают личинки пилильщиков, а на Кавказе основу кормов составляют чешуекрылые. Из-за малого объема материала, однако, проведение сравнений представляется все же недостаточно корректным. Ни один из авторов не обнаружил случаев кормления птенцов растительной пищей, хотя в Карелии во второй половине репродуктивного периода лесные ягоды — обычная часть рациона гнездовых птенцов и слетков (на это сразу указывает окраска экскрементов).

Питание взрослых зарянок изучалось по содержимому желудков птиц, добытых во второй половине лета и осенью. Сомнительно, чтобы осенью целенаправленно отстреливались только взрослые птицы и значительная часть особей были полностью перелинявшими первогодками. Эти птицы впервые сталкиваются с осенним набором кормов, которые, видимо, осваиваются ими постепенно. И было бы интересно сравнить особенности питания *immaturus* и *ad*-особей. Данные по питанию взрослых зарянок содержатся во многих фаунистических сводках, но представлены

они чаще всего в самом общем виде без перечня всего разнообразия найденных беспозвоночных животных и без указания на соотношение встречаемости отдельных групп.

Таблица 8

Состав кормов птенцов зарянки в двух гнездах в Ленинградской области (по: Прокофьева, 1972)

Состав корма	№ экзempl.	Состав корма	№ экзempl.
Животный корм	383	Tenthredinidae (ближе не опред.)	95 лич.
Насекомые	339	Перепончатокрылые	1
Чешуекрылые	41	Двукрылые	72
Calymnia trahezina	2 гус.	Tipula sp.	2
Arctiidae	1 гус.	Empis tessellata F.	54
Lijcaena sp.	1 гус.	Larvivoridae (ближе не опред.)	1 и 4 кук.
Луcaeidae (ближе не опред.)	2 гус.	Rhagio scolopaceus	4
Чешуекрылые (ближе не опред.)	4 и 3 гус.	Rhaio sp.	1
Жуки	62	Nedes sp.	3
Datopius marginatus L.	1	Nabanus sp.	1
Dendicottis linearis L.	2	Chlorops sp.	1
Elateridae (ближе не опред.)	3	Muscidae	1
Cantharis nigricans Mull.	10	Прямokрылые	2
Cantharis sp.	8	Acrididae (ближе не определ.)	1 лич.
Rhagonicha testacea L.	1	Cettigoniidae (ближе не опред.)	1 лич.
Microcura lest cicea L.	6	Веснянки Nemura variegata	30
Agabus sp.	6 лич.	Равнокрылые	4
Лybius sp.	5 лич.	Auchenorhyncha (ближе не опр.)	3 лич.
Dytiscas latissitnus L.	1 лич.	Adelgidae	1
Curculioidae (ближе не опред.)	11	Ручейники	17
Ljcxhtnaeci capreue L.	1	Клопы	1
Chrysomelidae (ближе не опред.)	1 лич.	MoYdochidae	1 лич.
Mysterus curculionides Jll.	1	Chilopodaе	1
Byturus aestivus L.	1	Многоножки	3
Staphilinidae	1	Пауки	34
Alleculidae	1	Сенокосцы	2
Жуки (ближе не опред.)	2	Моллюски	3
Tenthredo sp.	2	Anisus sp.	1
		Helicidae и др.	2

Таблица 9

Состав кормов птенцов зарянки в разных частях ареала

	Московская обл.	Северный Кавказ
Пауки	40	27,3
Многоножки		
Мокрицы		4,5
Клопы	4	
Равнокрылые	2	
Жуки		6,8
Перепончатокрылые	15	
Чешуекрылые	20	52,3
Двукрылые	18	9,1
Моллюски		
Прочие	1	
N исслед-ных проб	59	31
Авторы	Птушенко, Иноземцев, 1968	Поливанов, Поливанова, 1968

Состав кормов взрослых зарянок демонстрируется в табл. 10, 11. Комментировать приведенные данные из-за фрагментарности также не имеет смысла. Можно указать лишь, что состав кормов всюду достаточно разнообразен, что у зарянок отсутствует сколько-нибудь выраженная избирательность в питании. Вероятнее всего, они предпочитают добывать наиболее многочисленных беспозвоночных и легко переходят с одних видов на другие.

Несколько странным представляется отсутствие указаний на питание зарянок дождевыми червями. При отлове лучками черви были лучшей живой приманкой для зарянок в Карелии. Определенную часть рациона взрослых особей во второй половине лета и осенью составляют растительные корма и, прежде всего, разнообразные лесные и садовые ягоды, семена бобовых (найжены в Московской области. Птушенко, Иноземцев, 1968) и других травянистых растений. У нас на зерновых прикормках зарянки поедали семена проса. Весной отмечено потребление семян ели и сосны, осыпавшихся на снег или лесную подстилку. Известно и потребление зарянкой плодов можжевельника. Способны зарянки поедать и головастиков на начальных стадиях развития, а из других позвоночных животных — даже мальков рыб (Read et al., 1995).

Таблица 10

Состав кормов 14-ти взрослых зарядок в Ленинградской области (по: Прокофьева, 1972)

Состав корма	N		Состав корма	N	
	экземпл.	встреч		экземпл.	встреч
Животный корм	144	14	Sarabidae	11	1
Насекомые	133	14	Жуки (ближе не опр.)	21	8
Перепончатокрылые	55	9	AuChenorhyncha	5	4
Formica sp.	2	1	Клопы	3	3
Formicidae	49	9	Elasmucha sp.	1	1
Tenihredinidae	1 и 2 лич.	2	Tingitidae	1	1
Ichneumonidae	1	1	Клопы (ближе не опр.)	1	1
Жуки	44	12	Многоножки	1	1
Strophosomus rufipes					
Steph.	2	2	Пауки	10	7
Sitona sp.	1	1	Растительный корм		2
Curculionidae	18	10	Плоды красной бузины		1
Selatosomus aeneus L.	1	1	Плоды клюквы		1

Таблица 11

Состав кормов взрослых зарядок во второй половине лета и осенью, %

	Ленобл.	Украина	Московская обл.	Горьковская обл.
Пауки	8,8	0,6	5	?
Многоножки	0,9	1,2		?
Уховертки		0,6		?
Клопы	2,6	5,2	3	?
Прямокрылые		1,9		много
Жуки	38,9	53,9	40	много
Перепончатокрылые	48,7	37,1	30	?
Чешуекрылые		1,9	10	обычно
Двукрылые			5	обычно
Моллюски				обычно
Растительные объекты	2	?	6	редко
N иссл-ных желудков	14	8	12	28
Авторы	Прокофьева, 1972	Таращук, 1953	Птушенко, Иноземцев, 1968	Воронцов, 1967

Зарянки, поселяющиеся около жилья человека, быстро осваивают в качестве дополнительных кормов всевозможные пищевые отходы (различные каши, вермишель, лапшу, размокший белый хлеб, кусочки яблока и т. д.). Их постоянно можно видеть на выгребных ямах, где, кроме отходов, они в избытке находят личинок мух.

Широкая экологическая пластичность зарянки в выборе кормов обеспечивает присущую ей эвритопность, распространение от тропиков до северной тайги, способность двукратного выведения потомства и зимовки в условиях, далеких от комфортных.

Однако широкая пластичность в выборе кормов оказывается явно недостаточной для обеспечения, например, быстрого роста гонад, требующего существенного увеличения энергозатрат, а соответственно, и потребления пищи. Недостаточной оказывается и помощь самцов зарянки в обеспечении самок необходимым количеством пищи. Поэтому мы наблюдаем ежегодные колебания в датах начала размножения, достигающие почти месяца (18,5 % производительного времени на родине). При дефиците времени в годовом цикле, возникающем у зарянок в северной части ареала, любые его потери чреваты невыполнением той части программы годового цикла, которая должна быть реализована от прилета до отлета с мест гнездования и линьки.

Примерно так же, как разброс дат начала размножения зарянки, варьируют и даты некоторых взятых нами для примера весенних фенологических явлений (табл. 12).

Таблица 12

Примеры годовой изменчивости наступления отдельных фенодат, заповедник «Кивач», 1965—2005 гг. (по: Скороходова, 2006)

	Средняя дата	Lim	Амплитуда (дней)
1-я встреча веснянок	27 III	12 III — 13 IV	33
Начало цветения серой ольхи	17 IV	25 III — 2 V	39
1-я встреча крапивницы	18 IV	29 III — 7 V	41
1-е роение комаров-толкунцов	20 IV	3 IV — 6 V	33
1-я встреча кровососущих комаров	28 IV	2 IV — 22 V	51
Начало цветения козьей ивы	1 V	17 IV — 12 V	26
Начало зеленения березы	13 V	26 IV — 1 VI	37
1-я песня зарянки	16 IV	1IV — 30 IV	30

В период начала размножения зарянки в средней и северной тайге разнообразие кормов крайне низкое. Цветущих растений, а соответственно, насекомых опылителей в мае еще очень мало (7,4 %). Примерно столько же видов ночных бабочек (7,8 %) отмечается в средней Карелии в апреле — двух первых декадах мая (Кутенкова, 2006). Еще меньше в этом периоде, по данным для Республики Коми (Татаринов, Долгин, 1999), активно летающих дневных бабочек (2 %).

В апреле — мае большинство представителей лесной энтомофауны еще не выходят из состояния, в котором проходила зимовка (Гусев с соавт., 1938), а гусеницы и личинки встречаются только у ограниченного числа видов.

Уже отмечалось выше, что зарянки начинают размножаться в Карелии еще до распускания листьев на деревьях и кустарниках и при ограниченном числе цветущих растений. Их общее число в мае, по данным М. Л. Раменской (1960), составляет лишь 7,4 % ($n = 1979$), но быстро нарастает, достигая максимума в июле (44,2 %). Для зарянки, однако, имеют значение лишь лесные цветковые растения, опыляемые насекомыми. В мае таких растений также немного — 9,6 % ($n = 334$), а в первой половине месяца, очевидно, вдвое меньше (Раменская, 1960).

Максимум разнообразия лесная растительность в фазе цветения также достигает в июле (39,8 %), рис. 14.

Надо полагать, примерно также должны изменяться разнообразие видов, обилие насекомых-опылителей, потребителей пыльцы и нектара.

Весеннее развитие растений в значительной мере определяется температурой воздуха и почвы. Причем сроки развития отдельных фаз у разных видов очень сильно различаются, и если одни начинают цвести в апреле, то другие — только в августе или даже сентябре. Весьма существенны и годовые различия во времени наступления фенофаз у растений одного вида. Цветение черники, например, в одни годы начинается уже 3 мая, в другие — только 9 июня; рябины — 24 мая — 26 июня, брусники — 23 мая — 28 июня (Агроклиматический справочник).

Видовые, как и годовые, различия в сроках фенофаз растений ботаники связывают с суммой эффективных (более 5 °С) температур воздуха за предшествующий весенний период (Laine, Henttonen, 1983. По: Садыков, Бененсон, 1992). Очевидно, для растений важны также и скорость оттаивания и прогрева почвы, а также ее влажность. В комплексе все эти факторы и будут определять годовые и сезонные различия в фенодатах.

Влияние внешних факторов на жизнедеятельность насекомых всегда привлекало энтомологов. Основные закономерности их воздействия, прежде всего на вредителей леса и сельскохозяйственных культур, были определены еще в начале прошлого века.

Лесными энтомологами (Гусев с соавт., 1938) показано:

— видоспецифическое влияние температуры на эвритермных и стенотермных насекомых. У некоторых жуков-златок холодное оцепенение наступает уже при 15 °С, а личинки мягкотелых жуков *Cantaridae*, являющихся хищниками, остаются активными даже при 0 °С;

— время появления насекомых на разных стадиях их развития зависит от суммы тепла, полученного ими за определенный промежуток времени. Для большинства вредителей определена сумма «деятельных» (эффективных) температур воздуха;

— установлено, что скорость эмбриогенеза четко связана с температурой воздуха (рис. 11) и зависима также от показателей относительной влажности воздуха (рис. 12), воздействующих на насекомых совместно;

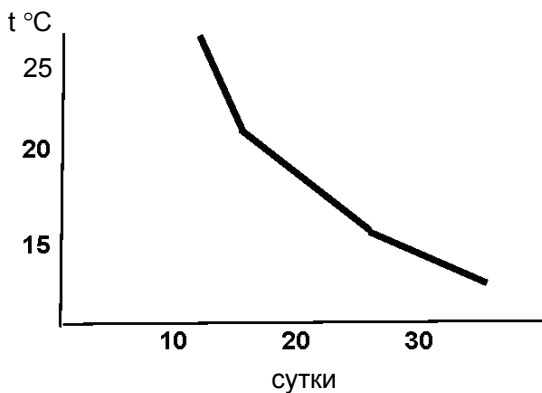


Рис. 11. Продолжительность стадии яйца сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.) в зависимости от температуры воздуха (по: Гусев с соавт., 1938)

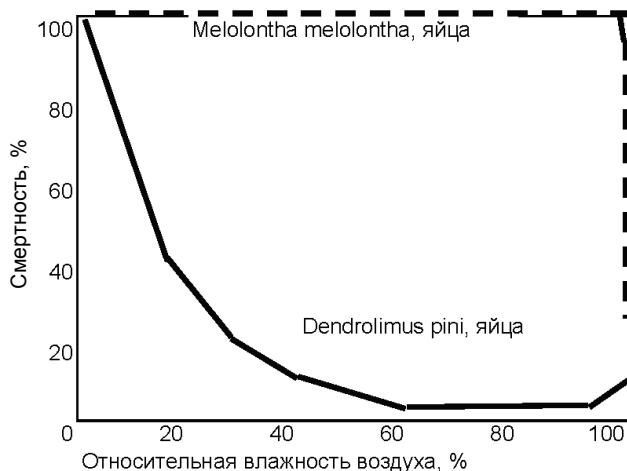


Рис. 12. Эмбриональная смертность у двух видов насекомых при изменении относительной влажности воздуха (по: Воронцов, 1975)

— показано также, что зимняя выживаемость насекомых более (сосновая и зимняя пяденицы) или менее (дубовая листовертка) зависима от резких снижений зимних температур воздуха;

— выявлено, что малоснежье и промерзание почвы губительны для одних видов и проходят без последствий для других;

— подчеркивается строгая календарная приуроченность периодов встречаемости насекомых на разных фазах их развития.

В Карелии неустойчивость зимней погоды и резкие перепады температур воздуха нередко становятся причиной более или менее глубокого промерзания почвы, которое зависит от большого числа факторов (Кучко, 1969). Промерзание почвы приводит к гибели зимующих насекомых и их личинок, что может существенно влиять на обилие насекомых.

Общий период встречаемости гусениц и личинок насекомых охватывает в таежной зоне все весенне-осенние месяцы, с апреля по октябрь (рис. 13).

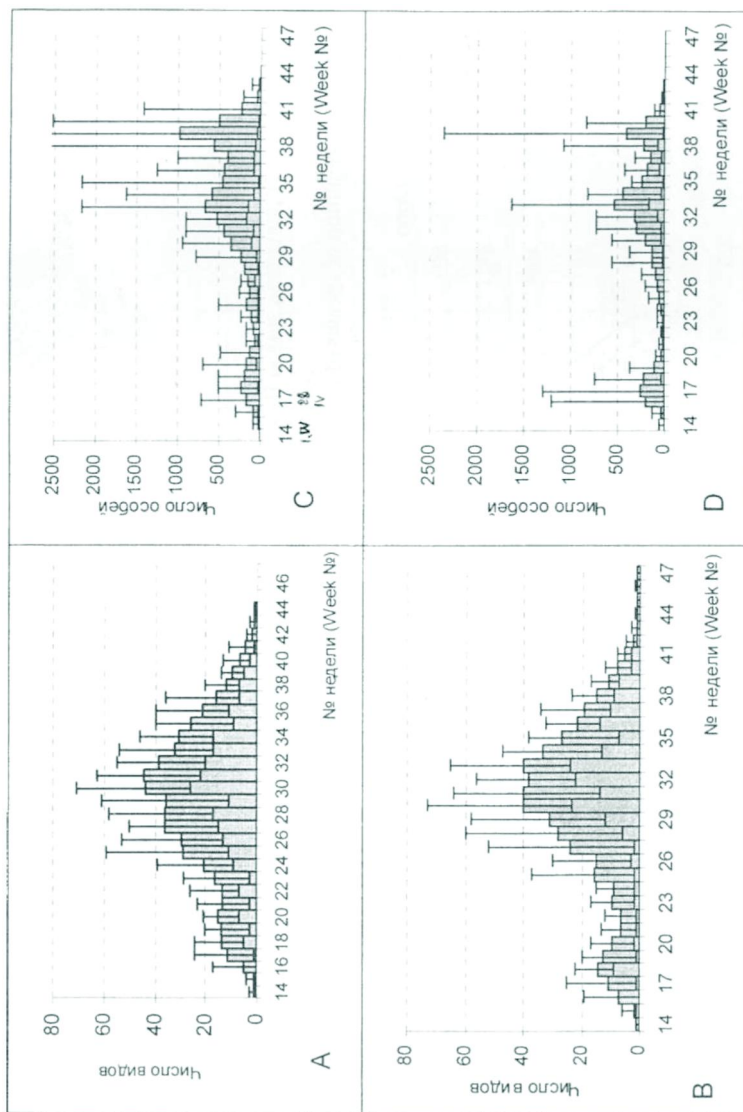


Рис. 13. Динамика видового разнообразия и обилия бабочек Нетесога в заповеднике «Кивач» в 1995—2005 гг. по данным световых ловушек:

А, С — в лесу; В, Д — на лугу. Номера недель начинаются от 1 января (По: Кутенкова, 2006)

Сезонная изменчивость условий обитания птиц в таежной зоне легко может быть охарактеризована физическими параметрами — различными температурными показателями, изменением продолжительности дня, количеством осадков, дней с сильными ветрами и т. д. Нас же интересует также и сезонная изменчивость кормовой базы птиц.

Мы попытались сделать это для «Маячино» путем определения общей биомассы беспозвоночных и соотношения крупных таксономических групп беспозвоночных животных.

Сезонное изменение обилия и разнообразия видов насекомых-опылителей мы попытались оценить по динамике числа цветущих растений, используя данные М. Л. Раменской (1960) по Карелии (рис. 14).

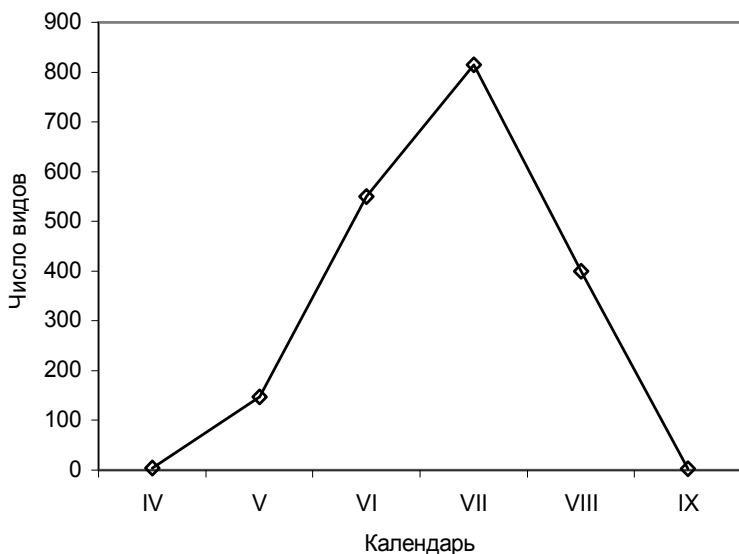


Рис. 14. Сезонная изменчивость видового разнообразия цветущих растений на территории Карелии (по: Раменская, 1960)

То же оказалось возможным сделать и по ночным бабочкам (Кутенкова, 2006; рис. 15, 16).

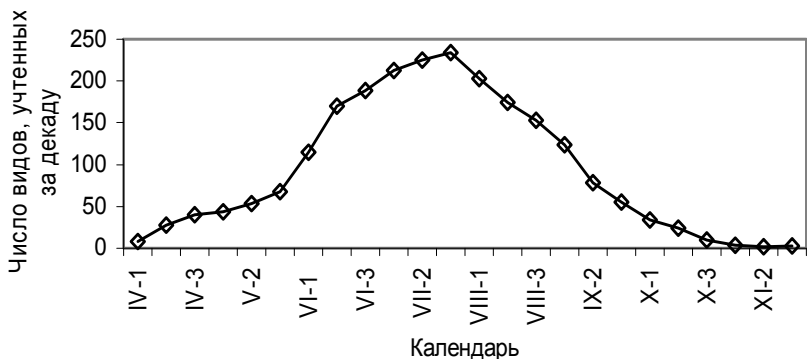


Рис. 15. Сезонная динамика видового разнообразия бабочек *Heterosera* в заповеднике «Кивач», 1995—2005 гг. (по: Кутенкова, 2006)

	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Шелкопряд-монашенка						
Сосновый шелкопряд						
Сосновая совка						
Сосновая пяденица						
Лиственничная моль						
Златогузка			
Зимняя пяденица						
Сосновый пилильщик						
Осиновый листоед						
Побеговьюн зим.						
Побеговьюн смолевщик						

Рис. 16. Примеры периодов встречаемости гусениц и личинок некоторых лесных насекомых (по: Гусев с соавт., 1938)

Изменчивость видового разнообразия дневных бабочек в течение весенне-осеннего периода показана на примере Республики Коми (Татаринов, Долгин, 1999), рис. 17.

Если сравнить данные по растениям и насекомым с ходом весенне-летних температур воздуха, то оказывается, что все они изменяются однозначно — нарастая в течение весны и лета, достигают

максимума к концу июля. Лишь коэффициент вариабельности среднесуточных температур изменяется в обратном направлении, то есть стабильность температур воздуха нарастает от весны до конца июля, и наиболее стабильными температуры становятся в июле.

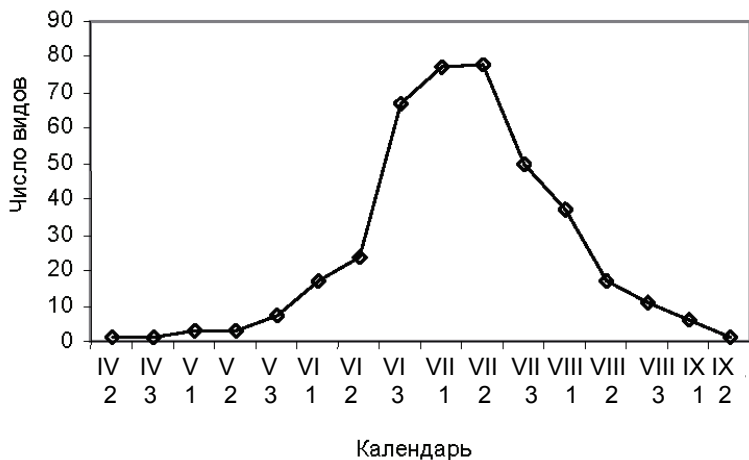


Рис. 17. Сезонная изменчивость видового разнообразия булавоусых чешуекрылых в Республике Коми (по: Татаринов, Долгин, 1999)

Сразу же обращает внимание то, что репродуктивный период завершается при максимуме благоприятных внешних условий и что в целом размножение осуществляется отнюдь не в самое лучшее время года (особенно его начало). Тенденции в сезонной изменчивости величины кладки и выводка и улучшение условий существования имеют противоположную направленность. В целом самые малочисленные выводки, как и вторые кладки вообще, выкармливаются при максимуме благоприятных условий.

Самое примечательное, однако, заключается в том, что на период наиболее стабильных позитивных условий приходится этап становления самостоятельности наибольшего числа первогодков, а также миграции расселения молодняка.

Понятно, что все отмеченное выше установлено лишь для очень небольшой группы насекомых, общее разнообразие видов которых огромно. И ясно также, что даже имея очень подробные сведения по питанию зарянок в предгнездовой и репродуктивный периоды, мы не смогли более точно сопоставить их, поскольку годовые и жизненные циклы у абсолютного большинства видов насекомых не исследованы. Думается, однако, что для сопоставления хода явлений годового цикла птиц и объектов их питания вполне достаточно и самых общих характеристик сезонности циклов развития насекомых и растений.

Именно такая попытка и предпринята нами для зарянки в период ее размножения на севере ареала (табл. 13).

Таблица 13

Некоторые параметры внешних условий на разных этапах репродуктивного цикла и в начале перехода молодых зарянок к самостоятельности

	Откладка яиц	Выкармливание pull	Вожделение выводков	Переход к самостоятельности
Продолжительность периода	28 IV—28 VII	17 V—19 VIII	2 VI—5 IX	17 VI—5.IX
То же для 85 % пар	28 IV—30 VI	17 V—25 VII	2 VI—10 VIII	17 VI—15.VIII
Средний C_v %	59 %	25 %	21,30 %	18,70 %
t °C Lim	3—13,4	7,2—16,3	10,5—16,9	11,9—16,9
Средняя	8,6	11,9	14	12,8
Средний min t °C	6	8,3	10,5	11,7
Длина дня Lim	14,5—18,8	16,7—18,8	17,6—18,8	17—18,8
Средняя	16,8	17,8	18,2	18
N цветущих растений, %	35	74	76,5	91
N видов Diurna, %	31	68	78	88
N видов Heterocera, %	32	60	61	63,5

Из приведенных данных следует, что разные фазы репродуктивного периода зарянки осуществляются при заметно различающихся внешних условиях — при разных температурах, фотопериоде, обилии цветущих растений, активных фазах развития насекомых, а также при разной стабильности внешней среды.

Сопоставление данных указывает на то, что наименее благоприятные периоды репродуктивного сезона приходятся на те фазы репродуктивного периода, ответственность за успешность которых целиком зависит от взрослых особей. Наиболее же благоприятный период года соответствует времени массового перехода молодых птиц к самостоятельности. Этот период характеризуется:

- наибольшей стабильностью температуры воздуха;
- близким к максимальному обилием и разнообразием видов цветущих растений вообще и лесных насекомоопыляемых растений в частности;
- близким к максимальному разнообразием (и, вероятно, обилием) насекомых (в качестве примера — бабочки в фазе лета);
- пока еще достаточно высокой продолжительностью дня;
- практически полным отсутствием (минимальным числом) заморозков.

Переход к самостоятельности — крайне ответственный этап онтогенеза. Выживаемость молодой особи, еще не обладающей всеми навыками добывания пищи, не имеющей представления обо всем наборе объектов питания, доступность которых к тому же может изменяться при колебаниях температуры и влажности воздуха, в зависимости от наличия ветра и осадков, не освоившей всего разнообразия укрытий от непогоды и хищников и т. д., в значительной мере определяется в первую очередь стабильностью внешних факторов. В это время молодые зарянки могут рассчитывать только на личный опыт, приобретенный в выводковый период и перенятый у взрослых особей. Молодые зарянки, покинув выводок, ведут одиночный образ жизни.

Совершенствование приемов добывания пищи и освоение новых ее видов целиком зависят от способностей особи. У стайных птиц все новое осваивается, вероятно, быстрее за счет взаимообучения. Наблюдения за молодыми чечетками, выведенными в уличных вольерах, показали, что на каждый новый вид корма, например, на семена широколистной звездчатки, молодые особи не реагируют до тех пор, пока не увидят, каким образом взрослые особи извлекают семена из коробочек.

Связь с растительностью

Зарянка — эвритопный вид лесных птиц. В гнездовое время она заселяет разнообразные типы лесных местообитаний, а также древесно-кустарниковые насаждения внутри населенных пунктов.

Резко специфическими требованиями к растительности становятся лишь у взрослых зарянок на период линьки, на средних стадиях которой птицы теряют способность к активному полету. Во все остальные периоды зарянки в полной мере проявляют свойственную им эвритопность.

Из основных требований к местообитаниям в гнездовое время можно отметить, что при относительном безразличии к составу основных лесообразующих пород обязательным условием является наличие на участке обитания более или менее плотных куртин подроста или подлеска, заменой которым могут служить участки, захлапленные ветровалом или ветроломом, а также куртины густого высокотравья. Надо отметить, что под пологом густых куртин подроста, подлеска или травостоя своих гнезд зарянки никогда не размещают, предпочитая только самую периферию куртин. Внутри участков с густым подростом или подлеском они селятся только при наличии редины. Но все названные загущенные или захлапленные участки растительности привлекают зарянок благодаря хорошим защитным свойствам, то есть как укрытия для выводков. По этим же причинам они используются в период линьки.

Небезразличны зарянки также к плотности древостоя. Они избегают лесов с разреженным ($< 0,4$) древостоем и чрезмерно густых жердняков ($> 0,8$).

Состав лесообразующих пород деревьев в Карелии довольно однообразен. Хвойные деревья представлены лишь елью и сосной, а лиственные — березой, осинкой, серой и черной ольхой и древесными формами ив. Но в формировании лиственных лесов в основном участвуют только береза и осина. Степень доминирования хвойных пород над лиственными быстро возрастает в северном направлении, в котором убывает общее видовое разнообразие растений (Яковлев, Воронова, 1959; Раменская, 1960).

Монокультурные сосновые леса, составляющие основу древостоев в северных и восточных районах Карелии, зарянки в репродуктивный период игнорируют, но селятся там, где под пологом сосняков развивается ель с сопутствующими ей березой, осиной и серой ольхой. Поэтому распределение гнездящихся зарянок в районах преобладания сосновых боров бывает очень неравномерным. В последние полвека в Карелии намечается тенденция к постепенной смене сосны елью (Ф. С. Яковлев, устн. сообщ.). Во всяком случае повсеместно под пологом сосняков возникают более или менее крупные участки елового подроста. Этот процесс хорошо выражен и в приладожских сосняках, где выполнена основная часть работы по зарянке. Наступление ели заметно также на периферии сфагновых сосняков, где с появлением елового подроста начинают гнездиться и зарянки, самих сосняков на сфагновых болотах избегающие.

В еловых лесах зарянки селятся, пожалуй, охотнее всего. Здесь они распределены по территории достаточно равномерно и игнорируют только беспокровные ельники с высокой сомкнутостью крон (как правило, это еловые жердняки).

Столь же привлекательны для этого вида и смешанные леса. Чаще всего это вторичные типы леса, возникшие на месте вырубленных (иногда — выгоревших) первичных древостоев. Соотношение лесообразующих пород в таких лесах очень разнообразно, а сами насаждения отличает мелкоконтурность выделов, на которую зарянки и другие лесные птицы реагируют позитивно благодаря стремлению гнездиться на границах всевозможных растительных ассоциаций.

Чисто лиственных лесов в Карелии немного, и они, как правило, занимают ограниченные площади. Всегда под пологом лиственных насаждений рано или поздно появляется ель, в старых осинниках или березняках выходящая в верхние пологи. Лиственные насаждения зарянка использует в гнездовое время так же охотно, как и ельники, избегая только разреженных участков с плотностью древостоя 0,4-0,5 и ниже. Индивидуальные участки обитания чаще всего приурочены к местам формирования густых куртин елового подроста или кустарников.

Вырубленные территории в зависимости от темпов лесовосстановления и состава формирующихся насаждений в норме зарянки начинают заселять, когда восстановившиеся деревья достигают 11-12 лет. Но при отсутствии содействия восстановлению леса со стороны человека вырубки могут оставаться необлесенными многие годы, заболачиваются или густо зарастают порослью березы и осины. Такие территории надолго выбывают из состава гнездовых местообитаний зарянки, а заселяются ею вновь только после прошедшего самоизреживания древостоя и появления подроста ели.

На месте вырубленных монокультур сосны смены пород не происходит. При самосеве эти территории вновь восстанавливаются как монокультуры сосны. Данные типы молодняков зарянку совершенно не привлекают.

Позитивная роль лиственных деревьев как фактора, привлекающего зарянку в молодняки с культурами сосны, была выявлена нами экспериментально. При изучении экологических последствий применения арборицидов в лесном хозяйстве в сосново-лиственных молодняках было заложено пять пробных площадей. Одна была оставлена для **контроля**, на другой лиственные деревья были полностью вырублены (**ручной уход**), на третьей осветление было выполнено базальным методом (**базальный уход**). На этом участке арборицидом обрабатывались только те деревья, которые реально затеняли культуры сосны. На четвертом участке предполагалось выполнить чересполосную обработку лиственных деревьев при распылении арборицида с самолета (**чересполосный уход**). Пятый участок был полностью обработан с самолета (**сплошная авиахимобработка**). К сожалению, из-за сноса препарата чересполосного осветления не получилось — вся лиственная растительность погибла полностью, за исключением отдельных небольших куртин (но препарата было внесено здесь вдвое меньше). Отдельные куртинки лиственной поросли сохранились и на участке сплошного авиахимухода. Результаты эксперимента представлены в табл. 14 и на рис. 18.

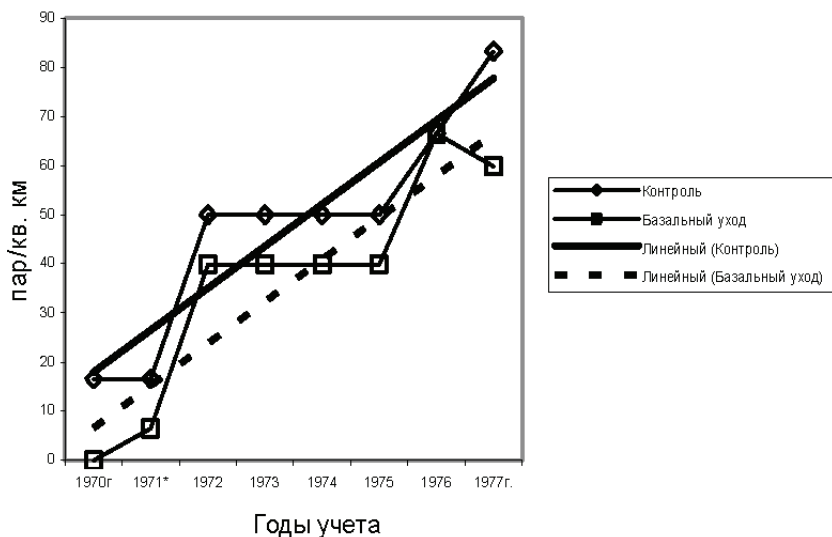
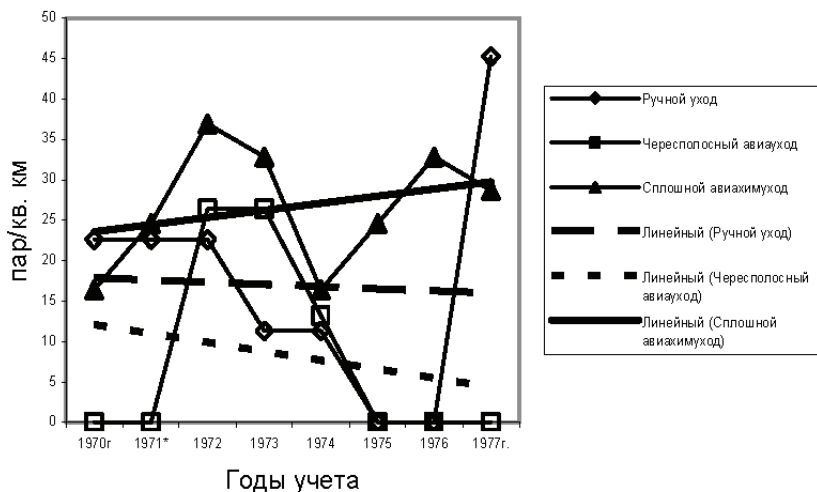


Рис. 18. Динамика вселения зарянки в сосново-лиственные молодняки с культурами сосны после осветления культур (в 1971 году) разными способами. Шокшинский стационар

Таблица 14

Динамика численности зарянки (пар/км²) в сосново-лиственных молодняках, подверженных разным способам осветления арборицидами 2,4-Д (Прионежский р-н, Шокшинский стационар)

Способ осветления // Год	1970 г.	1971*	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Контроль	16,6	16,6	50,0	50,0	50,0	50,0	66,6	83,3
Ручной уход	22,6	22,6	22,6	11,3	11,3	0,0	0,0	45,2
Базальный уход	0,0	6,5	39,9	39,9	39,9	39,9	66,5	59,8
Чересполосный авиауход	0,0	0,0	26,4	26,4	13,2	0,0	0,0	0,0
Сплошной авиахимуход	16,4	24,6	36,9	32,8	16,4	24,6	32,8	28,7

* Осветление культуры сосны выполнено осенью данного года.

Обращает внимание то, что наиболее существенно повлияло на зарянку полное устранение лиственных деревьев на участке ручного ухода, а в наименьшей мере — базальное осветление, при котором сохраняется значительная часть лиственных деревьев.

При общей тенденции к увеличению численности гнездового населения вида, начавшего осваивать молодняки как гнездовое местообитание (контроль), почти такую же тенденцию надо отметить для участка базального ухода за культурами сосны. На участке ручного и чересполосного авиахимухода численность имела тенденцию к снижению, несмотря на начавшееся восстановление лиственной поросли.

Оба этих участка отличались низкой плотностью древостоя — участок ручного осветления был после вырубki деревьев, а участок чересполосной обработки изначально имел разреженные участки без культур и лиственных деревьев. Вслед за восстановлением лиственной поросли слабее, чем на контроле и участке базального осветления, но все же стала расти численность при сплошном уничтожении лиственных деревьев арборицидом, распыляемым с самолета.

Зарянки, как уже указывалось, начинают размножаться у нас до распускания листьев на деревьях.

После засыхания все лиственные деревья после сплошной авиахимобработки оставались на корню и, очевидно, воспринимались

зарянками как нормальные деревья с нераскрывшимися почками (как и в «Маячино», на данном стационаре гнездовое население зарянок ежегодно обновлялось полностью). Поэтому они и вселялись на участки сплошного осветления 2,4-Д уже на следующий год после внесения препарата.

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В плане орнитологических исследований, проводящихся на территории Карелии, зарянка является одним из модельных видов птиц.

Подробное изучение ее биологии началось в 1974 году и продолжается в настоящее время. Отличительной особенностью работы является многолетний контроль состава местного маркированного населения пробных площадей. Кроме состава гнездового населения, изучается его постоянство в течение репродуктивного периода и на последующих этапах годового цикла вплоть до отлета птиц на зимовки. Контроль осуществляется путем отлова, мечения и прижизненного описания птиц, сначала на гнездах, а затем при перемещениях на всех остальных этапах годового цикла, проходящих на родине.

Изучение зарянки в Карелии имело популяционную направленность, что предопределило стремление к максимально возможной полноте контроля гнезд и числа гнездовых пар на пробных площадях. Мы также стремились к повышению информативности и достоверности исходных данных, чему в немалой мере способствовали разработка и применение различных типов искусственных гнездовых укрытий (в них гнездились более 90 % зарянок), оригинальных методов поиска гнезд, отлова, а также подробное описание птиц при первых и повторных отловах. Использование искусственных гнездовых укрытий оказалось очень полезным при изучении биологии размножения и решении проблемы поиска вторых гнезд меченых особей. Априорное представление о незначительном числе пар, воспитывающих дополнительные выводки, сменилось на прямо противоположное.

Пробные площади

Две основные пробные площади были заложены в Прионежье (Шокшинский стационар КФ АН СССР; 61 30 N; 34 53 E; 1968—1977 гг.; S = 41,7 га) и в юго-восточном Приладожье («Маячино» — опорный пункт Института биологии КНЦ РАН; 60 47 N; 32 49 E; 1978 г. — по настоящее время; S = 25 га, до 37 га в отдельные годы).

На Шокшинском стационаре работа выполнялась в сосново-лиственных молодняках 11—18-летнего возраста, осветленных различными способами и главным образом с использованием арборицида 2,4-Д (Зимин, Кузьмин, 1980). Разная степень устранения и восстановления лиственных деревьев и кустарников позволила определить их значение для зарянки при выборе гнездовых местобитаний. Кроме того, первые годы работы на этой территории совпали с самым началом заселения молодняков зарянкой и другими лесными птицами.

Пробная площадь в «Маячино» заложена в приозерной полосе лесов у восточного берега Ладожского озера. Этот водоем является крупным экологическим барьером на пути сухопутных мигрантов, формирующих здесь узкие пролетные потоки весной и осенью (Зимин, 1965; Носков с соавт., 1975). Интенсивность миграций в прибрежной зоне Ладоги поэтому в сотни раз выше, чем в любом другом районе Карелии и Ленинградской области.

В период расселения молодняка и летних миграций взрослых птиц на линьку в летнем потоке перемещаются и зарянки, что позволило впервые выявить и изучить эти явления годового цикла у птиц этого вида (Резвый, 1983; Резвый, Савинич, 1978; наши данные).

Одна часть пробной площади в «Маячино» представлена типичными для данного региона спелыми лесами разных типов, другая — после низового пожара и вырубки — сосново- и елово-лиственными молодняками в возрасте около 15 лет (1979 г.), к настоящему времени трансформировавшимися в жердняки.

Лесные угодья в «Маячино» отделены от озера узкой полосой (20—80 м) прибрежных лугов и песчаных или песчано-галечных пляжей с редкими куртинами ивняков. Пляжи местами расчленены завалуненными участками.

Озеро в данном районе полностью лишено каких бы то ни было островов вплоть до западного побережья.

Пробные площади прорубленными узкими пикетированными визирами были разбиты на квадраты 50 х 50 м. Благодаря этому мы имели возможность вполне точно картировать места размещения гнезд, гнездовых участков, ловушек, повторных встреч меченых птиц и т. д.

Количественные учеты

Плотность населения зарянки в Карелии определялась двумя основными методами. Один — традиционные учеты птиц на маршрутах с фиксированной учетной полосой. Этот метод использовался при экспедиционных обследованиях более или менее обширных территорий.

Второй метод заключался в подсчете абсолютного числа гнездовых пар, населяющих стационарные пробные площади. Плотность населения (D) ежегодно определялась здесь в течение всего периода пребывания птиц на родине. Показатели D в гнездовой период пересчитывались на единицу площади (пар/км^2), позднее — в числе особей/ км^2 .

Необходимо отметить существенную разницу в показателях D , полученных разными методами. Максимальная D гнездового населения зарянки в «Маячино» достигала 124 пар/км^2 ; по данным маршрутных учетов в Финляндии и Карелии она не превышала 67 пар/км^2 , обычно была много меньше.

D гнездового населения пробной площади, разумеется, сугубо узко локальный показатель. Но он получен для птиц с найденными гнездами, а их хозяева индивидуально помечены. И это гарантирует точность определения D , чего нельзя сказать о данных маршрутных учетов. Важно, что и все прочие репродуктивные параметры, связь с которыми мы пытаемся установить для D , также получены на гнездах птиц, обитающих на пробной площади. И пусть даже D маячинских зарянок будет отличаться от D этих птиц в Олонецком районе или в Карелии в целом. Ведь что означает бóльшая или меньшая D для конкретной пары птиц?

Очевидно, это разное число контактов с соседями, информацию об обилии которых гнездовая пара получает постоянно: демонстративные песни самцов, сигналы беспокойства, голоса птенцов, интимные звуки и т. д. Но это информация сугубо местного значения, и именно она важна для каждой пары, а не общая D в Карелии.

Реальное влияние D птицы могут получать только от своего ближайшего окружения, а отсюда следует, что именно локальные значения D наиболее важны для выявления связей с другими репродуктивными параметрами. Более того, в подобных ситуациях использование данных об общей численности птиц в регионе представляется не вполне приемлемым. Но их целесообразней использовать, например, при поисках связей с D таких показателей, как интенсивность миграций расселения или осеннего пролета, обилие осенних иммигрантов, частота миграционных остановок.

Для Шокшинского стационара, «Маячино» и отчасти для заповедника «Кивач» D гнездового населения определена по абсолютному числу пар, гнездившихся на пробных площадях. Характеристика D в остальных районах Карелии, рассчитанной по нашей просьбе С. В. Сазоновым, приведена по данным маршрутных учетов (Сазонов, 2005).

Данные таблиц 1—3 дают определенное представление об объеме материала, на основе которого написана книга.

Методика отыскания гнезд

Предварительно выявляется и картируется распределение по территории поющих самцов, встреч птиц с гнездовым материалом; особей, издающих крики тревоги или интимные сигналы. Затем каждый участок, на котором выявлено присутствие зарядок, обследуется более тщательно. Сначала проверяются все известные для данного участка гнездовые укрытия, заселявшиеся зарядками в предыдущие годы (если после вылета птенцов удалять старые гнезда, то нередко гнездовые ниши повторно заселяются зарядками в последующие годы). Затем просматриваются все возможные места размещения гнезд. При этом полезно иметь при себе маленький карманный фонарик. Это необходимо для освещения внутрен-

них полостей некоторых глубоких ниш. С этой же целью в солнечную погоду можно использовать небольшое зеркальце (мы всегда имели его при себе для осмотра высоких гнезд дендрофильных открытогнездящихся птиц).

Место поиска гнезда сужается до размеров круга радиусом 2—4 м, если удастся обнаружить пятно концентрированного размещения экскрементов. Их беловатые фрагменты хорошо различимы на нижних ветвях ветвей и на лесной подстилке. Такие пятна образуются под местами стационарных присад, часто разных у самца и самки, на которых они задерживаются, прилетая к гнезду с кормом для птенцов. Присадами служат обычно несколько ветвей одного дерева на высоте 0,5—2—3 м. В норме птицы затаиваются на присадах, вероятно для контроля окрестностей, на несколько секунд. Но при наличии опасности могут неподвижно просидеть и несколько минут. Остановка на присадах перед подлетом к гнезду у большинства пар является обязательным ритуалом (проявлением стереотипа поведения).

В основном, однако, при поисках гнезд зарянки приходилось ориентироваться на поведение птиц. На разных фазах гнездового цикла оно существенно различается.

Во время строительства гнезда, откладки яиц и в первые дни инкубации, находясь вне гнезда, самки издают особые позывы, очень напоминающие позывы слетков. Эти позывы стимулируют кормление самок самцами. Их регистрация является явным признаком наличия гнезда на данном индивидуальном участке обитания. По этим звукам, однако, определить местонахождение гнезда не удастся, так как самки начинают и заканчивают издавать их на значительном расстоянии от гнезд и ведут себя при этом очень скрытно. На человека в этот период зарянки не реагируют как на опасность и не издадут криков беспокойства.

Такая реакция на человека сохраняется и на протяжении всего периода инкубации и даже в первые дни после вылупления птенцов. Даже наблюдатель, находящийся в это время в непосредственной близости от гнезда, особого беспокойства у птиц обычно не вызывает.

Вообще реагируя на человека как на опасность, зарянки издают три типа сигналов.

Первый издается только самцами. Это интимный предупредительный сигнал, предназначенный для самки, находящейся в гнезде. Звучит он как короткое «ци» или «ци-и» и издается настолько тихо для человеческого уха, что его удастся услышать только в тихую безветренную погоду. Обычно самцы издают его 2-3 раза и умолкают. Функционально это сигнал-оповещение о приближении слабой опасности. Выявление подобных сигналов может определенно рассматриваться как признак наличия гнезда у данной пары птиц.

Второй сигнал — это обычные свистовые крики беспокойства около гнезда с птенцами. Он присущ и самцам, и самкам, а издается как предупреждение партнеру и птенцам о близкой опасности. Кормление при этом прекращается, а выпрашивающие корм птенцы затаиваются. При крайней опасности свистовые крики чередуются с трескучими трелями, но тревога у гнезд с птенцами всегда начинается со свистовых звуков.

Третий тип сигнала беспокойства — типичные для зарянки трескучие трели, такие же, как при крайней опасности у гнезд. Важно знать, что с таких криков начинается тревога у выводков, обычно очень активно выпрашивающих корм и обозначающих место своего пребывания.

Совсем иначе реагируют зарянки на хищников и других разорителей ее гнезд. На всех фазах гнездового цикла реакция на них выражается крайним беспокойством, сопровождающимся постоянным треском. Мы пытались использовать это обстоятельство при поисках гнезд на сомнительных участках и особенно при выявлении случаев второго размножения. Для этого демонстрировали аудиозаписи интенсивной тревоги зарянки, голосов разорителей гнезд, ястреба-перепелятника, обыкновенной кукушки. Надо признать, что данный метод не всегда давал возможность достоверного определения наличия или отсутствия гнезда на контролируемых участках. Никакой ответной реакции не вызывала, например, демонстрация тревожных криков зарянки.

Мы перестали использовать эту запись, когда поняли, почему хозяева участка на нее не реагируют. В период высокой подвижности выводков они постоянно залетают на территории других зарядок, еще не завершивших гнездовые дела. И хозяева участков относятся к вторжению выводков совершенно спокойно, а на нашей записи как раз и была записана тревога при выводке. Но позитивная реакция на голоса хищников и кукушки указывала на наличие гнезда, что чаще всего подтверждалось позднее. Следует, однако, учитывать, что при обнаружении хищников около них собираются не только хозяева данной территории (всех видов), но и зарянки, и другие птицы с соседних участков.

Очень четким признаком наличия гнезда и поводом к тщательному его поиску является обнаружение половинок скорлупок, вынесенных птицами из гнезд после вылупления птенцов. Зарянки обычно выбрасывают скорлупу не далее 20 м от гнезда.

В любых случаях очень важно знать, что зарянки в таежных местообитаниях чаще всего размещают гнезда на границе между различными выделами. Бессмысленно искать гнезда, например, под пологом густых куртин елового подростка. В подобных ситуациях лучше сразу тщательно проверить все подходящие ниши непосредственно на границе куртины и более разреженного пространства. При этом следует иметь в виду, что вход в гнездовое укрытие будет ориентирован на разреженное пространство, а не на густую куртину.

Поиски гнезд зарянки без ориентировки на поведение — занятие очень трудоемкое и малоэффективное. На поиски гнезд в естественных укрытиях затрачивалось обычно до 90 % полевого рабочего времени. Из 822 гнезд в естественных укрытиях 497 (60,5 %) было найдено все же на участках с активно тревожившимися парами.

При встрече с беспокоящимися птицами — а тревожатся они очень широко — иногда в 60—80 м от гнезд целесообразно использовать всевозможные укрытия. В лесу, особенно при наличии загущенной растительности, необходимо многократно сменять места наблюдения, каждый раз перемещая укрытие.

Мы испытывали разборные укрытия различных типов и размеров, каждый раз убеждаясь в неудобстве их использования, пока не сделали укрытие из обычного зонта с пришитой к нему полосой материи шириной 1,8—2 м (Зимин, 1983). Оно оказалось идеальным для работы в лесных угодьях. Важно, чтобы во время слежения за перемещениями птиц наблюдатель, находящийся под «зонтом», не делал резких движений. Тогда птицы довольно быстро успокаиваются и начинают кормить птенцов.

Не обязательно точно выявлять место размещения гнезда. Чаще всего достаточно локализовать участок, на котором тревожащиеся птицы с кормом в клюве замолкают. Обычно они делают так перед резким броском к гнезду. Найти же гнездо на участке радиусом 10—15 м уже много проще. В отдельных случаях приходилось все же ожидать, когда птицы покажут непосредственное место размещения гнезда. Неопытные орнитологи часто размещают укрытие слишком близко от гнезда и не обращают внимания на то, что тревога не прекращается очень долго. В подобных случаях следует отодвинуть укрытие на 10—15 м от прежнего места. Иногда бывает полезно на час-полтора покинуть укрытие и оставить его «на привыкание». В целом с использованием «зонта» нами было найдено около 400 гнезд зарянки с птенцами различного возраста.

Проблема поиска гнезд и повышения информативности и точности сведений по каждой гнездовой находке была решена нами с разработкой и применением искусственных гнездовых укрытий (ИГУ — здесь и в дальнейшем). К их разработке нас вынудили два обстоятельства.

Во-первых, зарянка прекрасно ловится в паутинные сети и является поэтому идеальным объектом для контроля послегнездовых явлений годового цикла. Но помимо этого важно как можно больше знать о предшествующей судьбе отлавливаемых птиц, а для этого необходимо увеличить объем кольцевания молодых и взрослых птиц на гнездах с прослеженной судьбой.

Во-вторых, нас не устраивали низкая информативность и неточность данных по гнездованию. Большинство гнезд в естественных укрытиях, как уже указывалось, найдены с большими птенцами.

Точные данные в подобных случаях мы имеем лишь по числу слетков, датам их вылета и вылупления (определяется по возрасту птенцов). Все остальные сведения могут быть получены только путем экстраполяции и точностью не отличаются. И при этом неизвестными остаются величина полной кладки, смертность птенцов в первые дни развития, точная дата начала кладки. Надо указать, что при экстраполяции данных мы использовали следующие средние показатели:

- постройка гнезда весной — 4 дня, летом — 3;
- средняя величина первой кладки — 6 яиц; второй — 5;
- средняя продолжительность инкубации — 12 дней (вылупление — на 13-й);
- начало плотного насиживания с предпоследнего яйца в кладках до 7 яиц; с 6-го яйца — в кладках из 8 яиц.

Ясно, что при значительной вариабельности каждого из репродуктивных параметров сведения, полученные путем экстраполяции, могут существенно различаться с реальными.

С использованием ИГУ информативность и точность данных существенно возросли (табл. 1). Они могли бы быть еще выше, но тему по зарянке мы выполняли попутно с работой по другим проектам, и поэтому многие сезоны контроль гнезд в ИГУ не был таким полным, как следовало бы. Тем не менее по 67,4 % гнезд мы получили максимально полную информацию по всем основным репродуктивным параметрам.

Всего в «Маячино» и окрестностях было сделано около 1000 ИГУ различных типов, и на самой пробной площади до 96 % гнездовых пар выводили птенцов в ИГУ. Была в значительной мере решена проблема отыскания вторых гнезд меченых пар, а полученные данные в корне изменили наше представление о частоте встречаемости бициклического размножения у зарянки. Впервые появилась возможность дифференцированной оценки первого и второго циклов размножения на довольно большом и достоверном материале. Правда, сравнивать эти данные, к сожалению, не с чем, так как на всей остальной части ареала все репродуктивные параметры и для первого, и для второго размножения рассматриваются в целом.

Таблица 1

Число исследованных гнезд и характеристика их информативности

	Искусственные укрытия	Естественные укрытия	Всего
Прослежено с момента:			
постройки	83	13	96
откладки яиц	84	33	117
полной кладки	201	169	370
птенцов 6 дней и <	63	178	241
птенцов 7 дней и >	41	319	360
Брошено:			
строящимися	36	9	45
с яйцами в период откладки	5	7	12
с полной кладкой	9	10	19
Разорено:			
с яйцами (n = ?)	25	15	40
с птенцами (n = ?)	12	7	19
Полная гибель выводка	19		19
Найдены без содержимого	17	63	80
Всего	595	823	1418

Методы отлова и объемы кольцевания

Отлов на гнездах. Отлов взрослых птиц на гнездах является у нас обязательным. Сведения, получаемые при отлове, дают немало необходимой информации — о возрасте партнеров, их размерах, величине клоакальных выступов, стадии наседного пятна у самок, массе тела, состоянии оперения (наличие восстановительной или нормальной линьки, утерянных перьев, степени обноса полетного оперения, числе несменившихся больших, средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых перьев), наличии болезней, ран и т. д.

При отлове на первых гнездах описание по такой схеме позволяет сразу же отличить птиц, готовых к началу второй кладки, в наших широтах нередко совмещенной с окончанием выкармливания гнездовых птенцов. На повторных и вторых гнездах следует особое внимание уделять началу постнатальной

линьки (у части птиц совмещается с окончанием выкармливания птенцов). При этом важно иметь в виду, что у некоторых особей линька начинается так же, как постювенальная, то есть с выпадения и роста пера на груди и спине, а не с маховых перьев, как обычно. Такая стадия линьки названа нами «предпервой» и обозначается как « < I».

Для отлова на гнездах использовали простейшую автоматическую ловушку для индивидуального отлова птиц – клетку-хлопушку, именуемую также многими птицеловами как «боек», «западня» или «западок». Устройство таких клеток многократно описывалось в различных изданиях по отлову и содержанию птиц в неволе. Есть определенные различия в разных типах этих ловушек, касающиеся в основном системы насторожки и спуска.

Нами использовался наиболее распространенный тип бойка, модернизированный для отлова открытогнездящихся дендрофильных или кустарниковых птиц. Дно и задняя стенка нашей ловушки делались из тонкой капроновой дели с ячейей 16—18 мм. Задняя стенка бойка была съемной. Иногда, особенно при повторных отловах птиц, помеченных на первых гнездах, отдельные особи отказывались заходить в ловушку, и тогда ее оставляли на гнезде в ненастороженном виде и без задней стенки («на привыкание»). Спустя два-три часа стенку ставили на место и настораживали боек как обычно. Практически всегда это давало положительный результат.

Боек ставится на гнездо задней стенкой вплотную к входу в гнездовую нишу. Возникающие при этом проходы закрывали мхом и опадом. Ими же слегка камуфлировали клетку и дверцу под окружающую обстановку.

Отлов пары занимал от 10 минут до 2-3 часов. В отдельных случаях отлов повторяли в последующие дни. Изредка при невозможности закрепить боек на гнезде птиц отлавливали паутинной сетью размером 4 x 1,5 м. Вообще же паутинные сети для отлова у гнезд мы старались использовать как можно реже. При их установке в лесу резко нарушается обстановка вокруг гнезда, что не остается без внимания разорителей гнезд. Кроме хозяев гнезда, в них

могут отлавливаться и зарянки с соседних территорий, появляющиеся на сильные крики тревоги.

Идеально производить отлов на гнездах с птенцами в возрасте 5—9 дней. При более ранних сроках многократно будут заходить в ловушку самки, стремящиеся греть птенцов, а самцы, на глазах у которых захлопывается дверца, начинают относиться к бойку чрезмерно настороженно. Когда птенцы большие, возникают проблемы с отловом самок, особенно таких, у которых уже началась откладка яиц в новое гнездо. Нередко они вообще не подходят к первому гнезду, целиком переключаясь на новые гнездовые заботы. Да и подвижность самок с увеличенными яичниками и яйцеводом, с заново обводненным наседным пятном из-за возросшей массы тела резко снижается.

На поздних вторых гнездах не всегда удается отловить самцов, совмещающих начало линьки с гнездованием. Если начинается 5-я стадия линьки, от участия в судьбе выводка они самоустраиваются, так как возникают проблемы с активным полетом из-за возрастающей проницаемости крыла.

Отлов у выводков. С этой целью мы применяли два метода. Для ряда видов воробьиных хорошо зарекомендовала себя невысокая клетка, на крыше которой укреплен автоматический лучок. Выводок или отдельных слетков помещали внутрь клетки, боковые стенки закрывали мхом, оставляя открытой только верхнюю часть. Однако все попытки использовать этот способ для отлова взрослых зарянок закончились полной неудачей. Родители подлетали к месту размещения ловушки, но на нее не опускались. В норме после вылета из гнезд слетки прячутся во всевозможные наземные полости. При появлении родителей с кормом они выскакивали из своих укрытий и, получив корм, быстро в них возвращались. То есть сесть на клетку с лучком и покормить слетков родителям-зарянкам не позволял присущий им стереотип поведения при кормежке слетков.

Все отловы взрослых птиц при выводках мы выполняли только используя паутинные сети. Их устанавливали в стороне от места размещения выводка, а затем постепенно подгоняли его к ловушкам. Такой отлов требует значительных усилий и времени, а

результат не всегда позитивен. Поэтому использовали мы такой отлов лишь в случаях особого интереса к тому или иному выводу.

Тем не менее данных по повторному отлову меченых выводков с родителями у нас довольно много, но они относятся в основном ко вторым выводкам, которые регулярно появлялись на площадке стационарного отлова птиц линиями паутинных сетей и другими ловушками. При таком варианте контроля судьба отдельных меченых выводков с гнезд прослежена до их распада и приобретения сеголетками самостоятельности.

Стационарный отлов. На Шокшинском стационаре стационарный отлов выполнялся на всех площадях, дважды за лето облавливаемых линиями паутинных сетей, равномерно размещавшихся по пикетированным визирам. В «Маячино» — в течение одного сезона птиц ловили линиями паутинных сетей, последовательно устанавливавшихся на всех визирах. Затем отлов производили попеременно на разных участках пробной площади между VII—XXII визирами.

Позднее контролируемая отловом территория размещалась в центре пробной площади между IX—XIV визирами с периодическим расширением КТ в ширину и глубину.

При отлове одновременно выставлялось по 27—56 паутинных сетей (табл. 2). В 1986—91 гг. в полосе прибрежных ивняков работала несколько модернизированная среднегабаритная ловушка рыбачинского типа. Она представляла собой три вшитых друг в друга конуса, то есть в отличие от обычной ловушки этого типа не имела ложных стенок. Отсутствие последних увеличивает уловистость. Кроме того, постоянно работали две ловушки (с 1986 г. — одна) с приземными входными конусами, устанавливаемыми на зерновых прикормках (Зимин, 1973).

Периодически для отлова птиц использовали автоматические лучки, клетки-хлопушки с живой приманкой из насекомых и дождевых червей. Лучки, в частности, мы пытались использовать для отлова взрослых линяющих зарянок, устанавливая их на известных индивидуальных участках линьки. Но во всех случаях первыми находили лучки с приманкой более многочисленные молодые зарядки.

Таблица 2

Число паутинных сетей, использованных при стационарном отлове птиц на КТ*

Год	Даты	VII			VIII			IX			X			Всего
		1—10	11—20	21—31	1—10	11—20	21—31	1—10	11—20	21—30	1—10	11—20	21—31	
1979	05.07—21.09	56	14	152	181	300	210	60	75					1048
1980	06.07—28.09	2	75	144	174	228	238	380	380	95				1716
1981	08.07—30.09	114	152	187	175	195	120	30	160	315				1448
1982	19.07—14.10		74	176	293	259	185	166	216	350	305	125		2149
1983	19.07—15.09		102	181	126	210	210	240	150					1219
1984	20.07—12.09		30	186	321	323	333	120	53					1366
1986	23.07—14.10			142	86	201	133	328	342	255	210	80		1777
1987	17.07—30.10			75	215	176	196	71	210	135	244	194	258	1774
1988	09.07—11.10	10	10	130	204	257	243	180	165	175		241		1615
1989	08.07—25.09	6	49	347	347	392	392,5	129	215	122				1999,5
1990	14.07—03.10			200	291,5	388,5	479	365	355	232	65			2376
1991	23.07—20.10			269	334	322	390	331	255	282		58		2241
1992	17.07—30.09		103	381	350,5	302,5	342	257,5	261	356				2353,5
1993	22.07—28.09			327	350	385	338	314	355	275				2344
1994	26.07—27.09			240	355	333	388	319	373	165				2173
1995	15.07—28.09		117	310	300	227	328	293	295	259				2099
1996	23.07—30.09			219	205	320	355	369	377	352				2197
1997	13.07—29.09		186	308	261	165	276	295	292	217				2000
1998	20.07—24.09			240	242	260	288	305	160	116				1611
1999	21.07—24.09			198	268	288	51	244	300	96				1445
2000	01.08—25.09			274	274	280	310	248	290	143				1545
2001	25.07—26.09			108	225	278	308	54	284	162				1419
2002	26.07—25.09			112	270	292	362	346	360	174				1916
2003	18.07—28.09		24	250	319	374	336	340	340	219				2202
		188	936	4882	6167	6756	6812	5785	6263	4465	824	698	258	44033

* Большая ловушка в «Маячно»: с 1986 по 1991 г. обработано 432 лов-сут.

В засушливое время птиц пытались привлечь искусственными микроводоемами с капающей в них водой. Их размещали в ловушках типа шведского трапа для отлова ворон (дель с ячейей 16 мм). Дополнительно по нижнему краю ловушки вшивали входные конусы. Интенсивность отлова такой ловушкой в наших условиях оказалась очень низкой, и от ее применения пришлось отказаться.

Результативность отлова птиц паутиными сетями зависит не только от обилия птиц, но и от того, что за сети при этом используются. То есть для получения корректных сравнимых данных остро необходима стандартизация метода и, прежде всего, стандартизация самих сетей и их основного показателя — уловистости. Понимая это, многие авторы указывают общую длину или суммарную площадь рабочей поверхности используемых ловушек данного типа. Этим обычно и ограничиваются. Между тем легко можно показать резкую разницу в отловах двумя сетями, совершенно одинаковыми по размерам. Размеры сети — это всего лишь один параметр, влияющий на уловистость сети, которая определяется:

1. Внешними размерами в рабочем состоянии (длина — ширина).
2. Числом продольных жил.
3. Расстоянием между жилами.
4. Величиной ловчих карманов, которая должна быть равной по всей длине сети.
5. Качеством дели, из которой шьется сеть, и, в первую очередь, толщиной нити. В идеале использование дели из ниток минимальной толщины. Сети из такой нити менее долговечны, но наиболее уловисты.
6. Правильностью посадки дели (соотношением длины полотна и ловушки). При правильной посадке ячей имеет форму ромба, вытянутого по высоте. Нить на всех сторонах ромба должна иметь одинаковое натяжение.
7. Размером ячеей. Это зависит от видового состава отлавливаемых птиц. В наших условиях идеальны сети с ячейей 16—18 мм.
8. Окраской дели. Наилучшие результаты дает отлов сетями интенсивно черного цвета.
9. Способом противовеетрового закрепления полотна на продольных жилах.

При самостоятельном изготовлении сетей необходимо учитывать свойство синтетических нитей (шпагата, фала) растягиваться в намоченном состоянии. В итоге при изготовлении сетей из материалов разной влажности окончательная длина ловушек может оказаться разной. Это создаст дополнительные трудности при установке сетей на стационарно закрепленные (при предыдущих отловах) стойки (столбы). Нарушится и стандартизация размеров. Поэтому все шпагаты и фалы, предназначенные для шитья сетей, надо предварительно обильно смочить и мокрыми натянуть до максимума и оставить до полного высыхания. Шпагат после такой процедуры приобретает еще одно полезное свойство: перестает скручиваться (при скрутках на шпагат наворачивается часть дели, что изменяет напряженность нитей в ячеях и сокращает активную «ловчую» поверхность сети).

Особенностью наших сетей является жесткое закрепление продольных жил на боковых фалах (диаметр 4-5 мм). Сети шьются на простейшем станке из столбиков с горизонтальными перекладинами, размеченными по местам вшивания продольных жил в боковые фалы.

Важным условием является одинаковое натяжение всех продольных жил.

Оригинальная конструкция наших паутинных сетей позволяет поднимать их на любую высоту (при наличии стоек соответствующих размеров). Максимальная высота ловушек, использовавшихся на Шокшинском стационаре и в «Маячино», достигала 15 м. Они предназначались в основном для отлова птиц, перемещающихся по кронам высоких деревьев. Но, как выяснилось, в них неплохо ловились и птицы нижних пологов леса, в частности зарянка. Число «высоких» и «средних» паутинных сетей на КТ достигало 8—12.

Интенсивность отлова мы выражали в числе птиц на 100 ловушко-суток. Всегда необходимо строго определять продолжительность отловов, обязательно отмечая вынужденные или плановые перерывы в работе.

Основная территория, контролируемая стационарным отловом (в дальнейшем — КТ), состояла из двух замкнутых линий паутиных сетей — Малого и Большого круга. Облавливаемая площадь Малого круга — 8,9 га, Большого — 12,6 га.

Ладожский орнитологический стационар был организован в 1968 г. усилиями Ленинградского государственного университета (Г. А. Носков), Зоологического института АН СССР (Т. И. Блюменталь) и Карельского филиала АН СССР (В. Б. Зимин). Основной задачей стационара было изучение миграций птиц в прибрежном миграционном потоке, формирующемся вдоль восточного побережья Ладожского озера (Зимин, 1965; Носков с соавт., 1975). В д. Гумбарицы (Лодейнопольский район Ленинградской области, 60 41 N; 32 56 E) в разные годы (до настоящего времени) с апреля по октябрь-ноябрь функционировали 2—5 крупногабаритных ловушек рыбачинского типа. Кроме того, в тростниковом прибрежном шлейфе ряд лет работала ловушка «Зигзаг» конструкции Л. Ю. Езерскаса (1983). Постоянно применяли здесь также и паутиные сети, а также разнообразные ловушки других типов (Носков, Резвый, 1995).

В 1977—1978 гг. для контроля за перемещениями птиц, окольцованных в Гумбарицах, вдоль побережья Свирского залива было создано несколько пунктов временного отлова птиц. Один размещался за пределами Свирской губы в урочище Маячино (Олонецкий р-н Карельской АССР). Впоследствии наших сил хватило для развития этой работы только в двух пунктах — в Гумбарицах и «Маячино», начавшем стационарно работать с 1979 года. За годы совместной работы этих пунктов (по прямой — 13 км) получено значительное число повторных встреч птиц разных видов, включая зарянку, окольцованных в обоих пунктах.

В «Маячино» тоже была предпринята попытка отлова и кольцевания птиц на временном пункте в местечке Вязкичи (в 20 км севернее по берегу озера), она оказалась неудачной.

Кольцевание на гнездах выполнялось на 8-километровом отрезке побережья при ширине контролируемой полосы от 150 м до 2 км на общей площади 3,15 км².

Общее число окольцованных в Карелии зарянок (без данных по заповеднику «Кивач») представлено в табл. 3.

Таблица 3

Общее число зарянок, окольцованных в Карелии

	mad	fad	0 ad	pull	yuv
1971—1977	109	80	4	141	257
1978	41	29	4	115	
1979	20	29		108	359
1980	29	38	14	172	687
1981	20	20	27	129	611
1982	37	34	30	201	788
1983	19	16	4	113	355
1984	24	27	4	186	143
1985	15	14	2	144	107
1986	30	30	11	218	387
1987	27	23	47	164	409
1988	15	14	18	72	526
1989	33	28	12	237	756
1990	41	39	68	226	604
1991	22	21	15	175	338
1992	25	31	14	213	415
1993	38	43	7	319	719
1994	24	37	15	125	420
1995	41	37	11	231	481
1996	25	28	12	122	756
1997	24	40	16	107	370
1998	14	12		122	147
1999	5	6	7	0	256
2000	19	21	6	126	258
2001	16	14	3	116	427
2002	21	21	14	150	355
2003	32	36	3	138	393
	766	768	368	4170	11324
		1902 ad			

В Ленинградской области за период 1955—1994 гг. окольцовано 9137 зарянок (Носков, Резвый, 1995). Часть материалов по Гумбарцам использовалась нами для сравнения (т. 2).

Описание отловленных особей. Отловленных птиц при первом и последующих отловах старались описывать как можно более подробно. При полном описании, когда отмечалась линька на каждой птерилии, число контролируемых показателей превышало 50. Такие описания выполнялись на специальных карточках (образец на рис. 1), о чем делалась особая запись в журналах кольцевания. В тех случаях, когда характеристика линьки ограничивалась указанием номера стадии, описание выполняли в журнале кольцевания.

Карточка описания линьки (образец)

Лицевая сторона

№ кольца		Вид, пол, возраст		Место отлова	
		Дата и время			
A	C	F	P	С/НП	К(ожа)
Л И Н Ь К А					
голова		ПВБ		спина	
глаз		БОК		крестец	
ухо		НКХ		бедро	
межчел		ВКХ		плечо	
челюст		Рулевые		пекторал.	
шея					
низ					
нога					
anus					

Оборотная сторона

БВКВМ	Маховые	В Марг
		Н Марг
СВКВМ		НК Пл
МВКВМ	БНКПМ	Бр.Апт
ВК Проп	БНКВМ	Бок.Апт
Карпал	БНКТМ	Сп. Апт
Кр Allula	СНКПМ	
Max. Allula	СНКВМ	
ВКК	НКК	
ВК Пл	НК Проп	

Расшифровка аббревиатур:

ПостВентральный Брюшной отдел	Маргинальные Кроющие (Нижние)
Нижние Кроющие Хвоста	Маргинальные Кроющие (Верхние)
Верхние Кроющие Хвоста	
ПЕКТОРАЛЬный отдел	
Большие Верхние Кроющие Второстепенных Маховых	
Средние Верхние Кроющие Второстепенных Маховых	
Малые Верхние Кроющие Второстепенных Маховых	
Верхние Кроющие Пропотагиума	
Нижние Кроющие Пропотагиума	Брюшная Аптерия
Кроющие Allula	Боковая Аптерия
Маховые Allulla	Спинная Аптерия
Верхние Кроющие Кисти	
Нижние Кроющие Кисти	
Верхние Кроющие Плеча	
Нижние Кроющие Плеча	
Большие Нижние Кроющие Первостепенных Маховых	
Средние Нижние Кроющие Первостепенных Маховых	
Большие Нижние Кроющие Третьестепенных Маховых	
Большие Нижние Кроющие Второстепенных Маховых	
Средние Нижние Кроющие Второстепенных Маховых	

Рис. 1. Карточка описания линьки (образец)

В журнале кольцевания были предусмотрены следующие графы:

№ кольца	И	Название	И	Пол	И	Возраст	И	Дата	И	Время	И	Место	И	Размеры	И
		вида								суток		отлова		крыла	И
														хвоста	
Масса	И	Балл	И	Мышеч-И	Размеры	И	Стадия	И	Кожа	И	Линька	И	Примечания		
тела		жир-		ный	клоакаль-		наседного								
		ности		индекс	ного выс-		пятна								
					тупа										

Пол. Внешние половые признаки у зарянки отсутствуют. В репродуктивный период самец и самка различаются, во-первых, формой клоакального выступа. У самца его форма приближается к шарообразной, а сам выступ слегка направлен вперед и вверх; у самки он имеет конусообразную форму и направлен назад. Во-вторых, наседное пятно развивается только у самки.

Кроме того, самцы определенно крупнее самок и в среднем имеют достоверно более длинные крылья и хвосты. Это хорошо прослеживается при измерении гнездовых пар. Но индивидуальная изменчивость размерных показателей очень велика и из-за боль-

шой зоны перекрытия, пол достоверно определяется только у 11,5 % птиц ($n = 557$) с крайними значениями размеров. По длине крыла самки — это особи с крылом менее 69 мм, самцы — птицы с крылом 75 мм и более. Подробнее размеры зарянок будут обсуждаться во втором томе монографии.

Возраст. Система записи возраста, принятая в Euring'e, представляется не соответствующей этапам онтогенеза и физиологии птиц, поэтому нами приняты следующие возрастные градации:

- pull — гнездовые птенцы;
- pull-juv — сеголетки в выводке;
- juv O₁ — самостоятельные сеголетки с неокончательно доросшими маховыми и рулевыми перьями;
- juv O₂ — то же, но с доросшими маховыми и рулевыми перьями, не приступившие к постювенальной линьке;
- juv I ...juv V — сеголетки с соответствующей стадией линьки;
- immaturus — полностью перелинявшие сеголетки;
- subad — первогодки от периода фотостимуляции до прилета на родину;
- ad₁ — первогодки, готовые к размножению, занявшие индивидуальные участки обитания;
- ad₂ — птицы в возрасте 2-х лет и старше, уже участвовавшие в размножении;
- senex — очень старые птицы (6-летние и старше).

Выделенные возрастные группы определяются довольно легко. Сложности возникают при различении imm и ad; ad₁ и ad₂. Imm и гнездящиеся первогодки отличаются от птиц старших возрастных групп по наличию невылинявших ювенальных БВКВМ, СВКВМ и МКВМ (большие, средние и малые верхние кроющие второстепенных маховых). Кроме того, у птиц старшей возрастной группы концы рулевых перьев округлые, а у молодых — заостренные, и в целом у первогодков рулевые часто более узкие. В сомнительных случаях осенью достоверным признаком сеголетов является не полностью завершённая пневматизация черепа (легче просматривается, если кожу на черепе увлажнить). Senex могут быть определены только при наличии кольца.

Место отлова. Все ловушки все годы стационарно размещались на местах, привязанных к соответствующим номерам визир и пикетов. Каждая имеет свое обозначение. Дополнительно указывалась только высота размещения — «средняя» (до высоты 4-5 м) и «высокая» (> 5 м).

Размеры брались с точностью до 0,5 мм. В отдельных случаях дополнительно измерялись клюв, цевка, средний палец. Промеры выполнялись в соответствии с рекомендациями Л. Свенссона (Svensson, 1984): крыло максимально уплощенное, вытянутое и выпрямленное; хвост измеряли от заднего края копчиковой железы до концов наиболее длинных рулевых перьев.

Взвешивание птиц производили на весовых квадрантах ВЛК-500, ВЛТК-500 с точностью до 100 мг.

Жирность птиц определяли визуально по методике Т. И. Блюменталю и В. Р. Дольника (1962) с выделением промежуточных баллов.

Мышечный индекс стали определять только с 2005 года (Bairlein et al., 1995).

Размеры клоакальных выступов оценивались визуально по 9-балльной шкале.

Стадию наседного пятна указывали в соответствии с рекомендациями Д. С. Люлеевой (1967).

Кожа. Замена верхних слоев эпидермиса осуществляется у зарянок одновременно со сменой оперения. До начала линьки пера и после ее окончания кожа бывает гладкой и имеет глянцевый отлив. Перед началом замены оперения кожа становится дымчатой, а чуть позднее начинает шелушиться. Эти изменения в состоянии кожи указывают на первые этапы начавшейся линьки оперения. В это время под кожей нижней и спинной птерилий становятся четко различимы подкожные трубочки. Выходя из-под кожи, трубочки выталкивают перья предшествующей генерации. Этот момент и является началом смены оперения. При шелушении старые слои эпидермиса отслаиваются мелкими фрагментами, размеры которых затем увеличиваются до хорошо различимых пластинок неправильной формы. Данный этап называется линькой кожи.

Затем процесс смены кожи идет в обратном направлении до вторичного появления дымчатости. Полностью обновленная кожа вновь становится гладкой и глянцевой. Несколько раньше полностью завершается и смена оперения.

Таким образом, оба процесса осуществляются одновременно. Потеря глянцевого и возникновение дымчатости кожи являются хорошим признаком близкого начала линьки оперения и позволяют «не прозевать» его при описании птиц. Вторичное появление дымчатости можно считать признаком практически завершенной смены оперения. Оценка состояния кожи полезна при детальном изучении линьки не только у зарянки, но и у других птиц отряда Passeriformes.

Стадию постювенальной линьки определяли по И. Б. Савинич (1984), познакомившей нас с определительными признаками стадий задолго до их опубликования.

Для молодых зарянок, завершивших или заканчивающих 3-ю стадию линьки, и с более поздними стадиями обязательно отмечали число ювенальных БВКВМ (СВКВМ И МКВМ также). В покровном оперении птиц, заканчивающих смену оперения, особо отмечали даже отдельные незамененные перья.

Молодых и взрослых зарянок с гнезд описывали по полной схеме.

При описании постнатальной линьки размеры каждого растущего махового и рулевого пера выражали дробью по отношению к номиналу. Особо отмечали наличие старых невылинявших перьев у птиц, завершающих линьку.

У взрослых особей с гнезд фиксировали степень обноса маховых и рулевых перьев, утеранные и невосстановившиеся перья или отдельные участки с выпавшим пером.

В примечаниях отмечали наличие эктопаразитов, ран, увечий, признаков заболеваний и т. п.

Использованы в нашей работе и другие методики исследований по ряду частных вопросов изучения зарянки, которые описаны в основных главах.

Глава 3

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕР
ВСТРЕЧАЕМОСТИ ЗАРЯНКИ
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

Распределение по территории региона

В Фенноскандии общая область встречаемости зарянки простирается до северного побережья и некоторых островов, расположенных под 70-й параллелью. На северо-западе России в период миграций зарянка долетает до Айновых островов Баренцева моря (Бианки и др., 1993).

Факты достоверного гнездования зарегистрированы много южнее — в Кандалакшском заливе (Благосклонов, 1960; Шутова, 1989; Бианки и др., 1993). Однако севернее 65-66° с.ш. зарянка и встречается и гнездится не каждый год (табл. 1).

В Финляндии, если судить по данным, опубликованным в последнем «Атласе гнездящихся птиц...», в гнездовое время зарянку учитывали до северных пределов страны, где D определена как 0,01 пары/км² (Väisänen, Lammi, Koskimies, 1998).

В северной Карелии зарянка распространена спорадично, причем здесь нередко пустуют даже типичные для вида местообитания. Вообще же неравномерность распределения по территории и нерегулярность встречаемости по годам характерна и для полосы 64-65° с.ш. Между этими параллелями и расположена в Карелии граница основного ареала вида. Севернее размещается периферийный шлейф ареала, в котором население нестабильно по годам, гнездование отмечается не каждый год. Уровень видовых адаптаций зарянки не позволяет ей закрепить себя в этой области, свидетельством чего и является нерегулярность ее гнездования.

Таблица 1

Характеристика встречаемости зарянки на северо-западе России, Финляндии и в Республике Коми

Место	Число встреч за 10 лет	Численность, ос./км ²	D пар/км ²	Авторы
68° с. ш.				
Лапландский зап-к	1—3	2—4		Бианки и др., 1993
66–67° с. ш.				
Северный берег Кандалакшского залива Oulanka, Kuusamo (Финляндия)	1—3	6—10	2,3—3,4	Те же, 1993 Helle, 1986
НП «Паанаярви»			0,3—0,9 (0,7)	Сазонов, 1995
Лоухский р-н Карелии				Ивантер, 1969
Лесные формации на берегу Белого моря			1,6	
Материковые сосняки			0,2	
Ельники			0,6	
Лиственные и смешанные леса			1,0	
Сфагновый сосняк			0,8	
65–66° с. ш.				
Simo (Финляндия)			0—0,8 (0,4)	Väisänen, Rauhala, 1983
Бассейн оз. Верхнее Куйто			0,2—0,9 (0,7)	Сазонов, 2004
Вост. берег Горла Белого моря	4—7	6—10		Бианки и др., 1993
Соловецкий архип.		0,12		Карташов, 1963
Там же	8—10	2—4/10 км ²		Бианки и др., 1993
65–65,5° с. ш. х 52,5–54° в. д.				
Ельники трав. бас. р. Ижмы		0,8 ос./км ²		Естафьев, 1981
Ельники трав. среднего течения р. Печоры		7,2 ос./ км ²		Он же
Ельники-долгомошники, там же		5,2 ос./км ²		Он же
Сосняки, лиственничники, березняки, древовидные ивняки		0,0		Он же

Окончание табл. 1

64–65° с. ш.			
Костомукшский зап-к Междуречье Двины — Онеги	8—10	10—100	1,0—7,5 (3,3) Сазонов, 2004 Бианки и др., 1993
62–63° с. ш.			
Финляндия. Националь- ный парк <i>Patvinsuo</i>			2,6 Miettinen, 1995
Национальный парк <i>Petkeljärvi</i>			1,9 Он же
Гимолы			0,4 Сазонов, 2004
Куолиσμα			0,5 Он же
Толвоярви			4,1 Он же
Зап-к «Кивач», 1960—67 гг.			2,7—15,6 Наши данные (10,2)
То же, ельники, 1971—87 гг.			20 Захарова, Яков- лева, 1988
То же, в целом			14 Те же
То же, 1977—1983 гг.			10,7—28,6 Сазонов, 1985 (22,0)
Красная речка			26,3 Волков и др., 1990
Пудожский р-н			23,5 Те же
Янгозеро			22,6 Те же
61–62° с.ш.			
Пийтсийоки			14,8 Те же
Лоймола			15,0 Те же
Крошнозеро			42,3 Те же
Окрестн. Петрозаводска			29,6—68,4 Сазонов, 1995
Там же			14,5 Волков и др., 1990
Шокшинский стационар			11,3—83,3* Наши данные
60–61° с.ш.			
Олонецкий р-н, сосняки			7,5 Волков и др., 1990
ельники			44,7 Те же
Аландский архипелаг (Финляндия)			0—27,4 Haila et al., 1980
О. Суурсаари (Хогланд), Финский залив			1,5—3 v. Välikangas, 1937
«Маячино»			40—124* Наши данные

* Данные абсолютных количественных учетов.

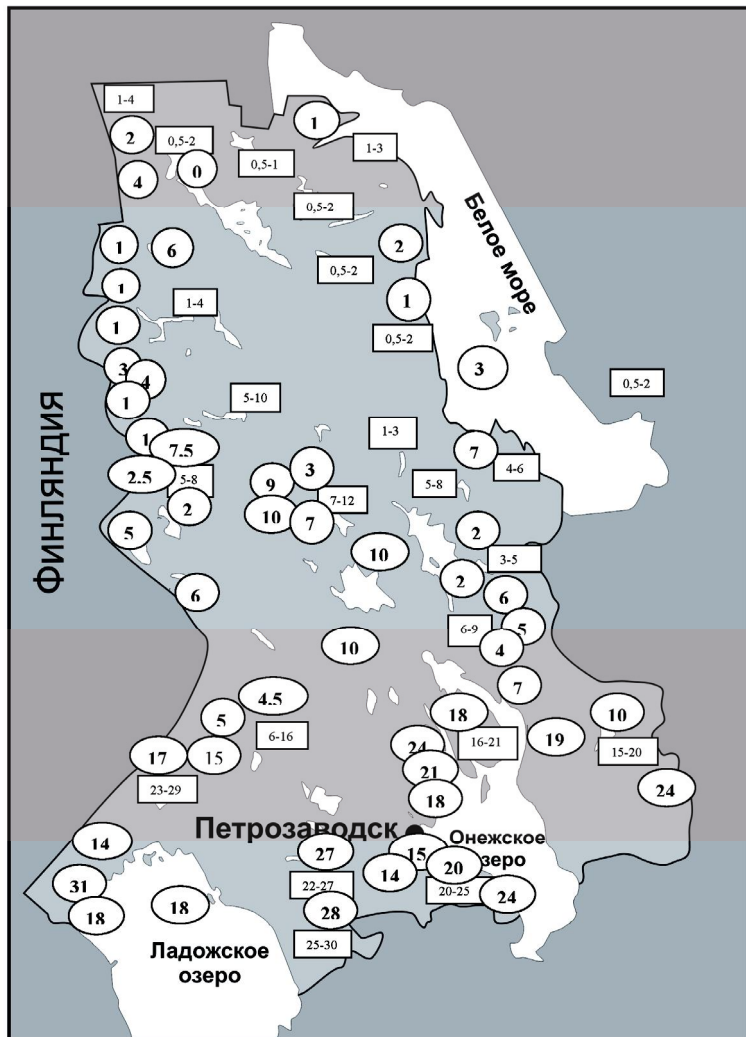


Рис. 1. Широтное изменение плотности гнездового населения зарянки (пар/км²) по данным учетов С. В. Сазонова на трансектах и ландшафтных профилях. Результаты многократных учетов — в кружках, однократных — в прямоугольниках

Одной из главных причин нерегулярной встречаемости в этой области является несоответствие затрат времени на реализацию весенне-осенних этапов годового цикла. В частности, здесь зарянки, птицы с облигатной бициклией гнездования, вынуждены ограничиваться воспитанием только одного выводка за сезон, что явно недостаточно для соответствия продуктивности размножения уровню ежегодной смертности. Сами же факты достоверного успешного гнездования в периферийном шлейфе еще ничего не значат. Гнездование — только один этап годового цикла, после завершения которого птицы должны докормить выводок до самостоятельности; молодые и взрослые особи должны перелинять и подготовиться к осенней миграции до наступления неблагоприятных условий, негативное влияние которых в данной зоне начинает проявляться раньше, чем в основном ареале.

Плотность гнездового населения зарянки с увеличением географической широты быстро убывает (см. табл. 1). Ее крайние значения лежат в пределах 0—153,5 пары/км². По данным маршрутных учетов, относительная численность зарянки варьирует от 0 до 68,4 пары/км² (см. табл. 1).

Изменчивость D зарянки в Карелии по данным учетов относительной численности

Необходимо отметить, что учеты абсолютной и относительной численности птиц дают весьма значительные расхождения в ее оценке. Абсолютная D была определена на двух стационарах — Шокшинском (1970—1977 гг.) и в «Маячино» (с 1979 г. по наст. вр.), где птиц отлавливали на гнездах и гнездовых участках и метили. Интенсивность контроля гнездового населения зарянки на стационарах в среднем составляла около 85 %. Если в «Маячино» средняя D в 1993 г. достигла 124 пары/км², то по маршрутным учетам, выполненным в этом же административном районе, — 7,5—47,4 пары/км² (Волков и др., 1990). Максимальный показатель D для еловых лесов за последние 40 лет, установленный традиционными методами, в зеленой зоне Петрозаводска составил 68,4 пары/км² (Сазонов, 1985). Для спелых ельников в «Маячино» он определен как 153,5 пары/км².

Даже D сосново-лиственных молодняков Шокшинского стационара, установленная в начальный период их освоения зарянкой, достигала гораздо более высоких значений (83,3), чем при маршрутных учетах: 3,9—17,4 (Haila, Jarvinen, Väisänen, 1980): 2,3 (Helle, 1986); 22,6 пары/км² (Волков и др., 1990).

Кроме того, приведенные в табл. 1 показатели получены в разные годы, а по многолетним данным учетов в «Маячино», D зарянки в 1979—2003 гг. колебалась трехкратно. Поэтому данные, приведенные в табл. 1, сравнивать между собой не вполне корректно, и это обстоятельство надо иметь в виду при оценке материалов.

Как будет показано ниже, кроме общих тенденций в динамике численности вида, большое влияние на нее могут оказывать и локальные особенности каждой территории (например, сукцессия растительности, погодные аномалии, возраст насаждений, антропогенные воздействия и т. д.).

Распределение по типам местообитаний

Зарянка — типичный эвритопный вид, осваивающий многие типы лесных таежных местообитаний и негативно относящийся только к некоторым из них. Известна она и как птица, населяющая городские насаждения — сады и парки.

Преобладающей лесообразующей породой в Карелии является сосна (рис. 2), с которой у зарянки формируются, пожалуй, наиболее сложные «отношения».

Монокультур сосны зарянка избегает и заселяет сосняки лишь при наличии куртин елового подроста или подлеска. Монокультурные самосевные сосновые молодняки также полностью игнорируются как гнездовые местообитания. Но сосна с примесью других лесообразующих пород в молодняках оказывается достаточно привлекательной для зарянки уже на первых этапах их формирования. В средней и южной Карелии D в насаждениях с преобладанием сосны, по данным традиционных учетов, варьирует от 7,5 до 26,3 пары/км². Абсолютная D в смешанных молодняках с культурами сосны на Шокшинском стационаре составила 83,3 пары/км². В северной тайге, где сосняки менее разнообразны по набору лесообразующих пород, D не превышает 0,9 пары/км².

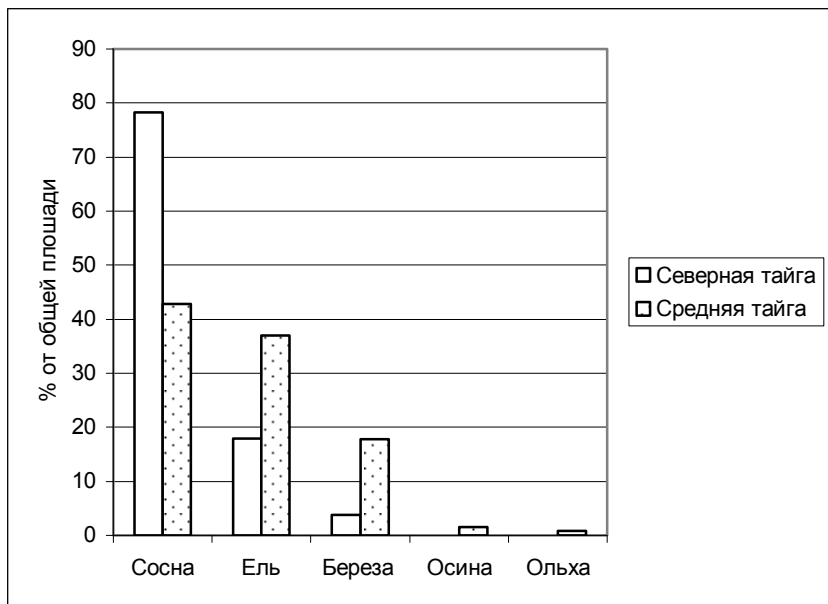


Рис. 2. Распределение лесов Карелии по преобладающим породам (По: Саковец, Иванчиков, 2003). В северной подзоне осина преобладает только на 1,3 тыс. га, ольха – на 100 га лесных сообществ (на графике не указаны)

Еловые древостой, богаче представленные в средней подзоне тайги (южнее линии Медвежьегорск — Поросозеро), пожалуй, являются для зарянки наиболее привлекательными лесными формациями. Карельские ельники крайне редко образуют чистые монокультуры, на большей части территории ель всегда произрастает с примесью березы, осины, сосны, черной или серой ольхи. В южной Карелии под пологом ельников иногда вырастают клен, липа, реже вяз. Избегает зарянка гнездиться в плотносомкнутых беспокровных еловых жердняках и кисличниках (даже при их размещении в приручейных ассоциациях).

Куртины густого елового подроста, привлекающее значение которых мы подчеркиваем для любых типов леса, между тем для

гнездования зарянками не используются. Их гнезда всегда размещаются лишь по периферии куртин, внутрь которых они идут только при наличии редины, окруженных плотным подростом ели. Плотные куртины подростка, подлеска или густого высокотравья (таволга, папоротниковые заросли) начинают играть важную роль в жизни зарянки с появлением выводков и в период линьки, когда взрослые особи на средних стадиях смены оперения теряют способность к активному полету.

Аналогичную функцию выполняют ветровал и ветролом. Ниши между корнями свежих корневых подошв ветровала зарянки используют для размещения гнезд, а сплетения ветвей ветровала — как укрытия для птенцов и во время линьки.

Игнорируют в качестве пригодных для гнездования зарянки также ельники с плотностью древостоя менее 0,5. К этому показателю они вообще очень чувствительны в любых типах местообитаний и не гнездятся в насаждениях с плотностью древостоя 0,9 и более и 0,4 и менее.

В целом для ельников в Карелии зарегистрированы наиболее высокие значения D . При традиционных методах количественных учетов в плакорных ельниках зеленой зоны Петрозаводска (леса с обильным подлеском из аборигенных и интродуцированных кустарников) D достигала 68,4 пары/км² (Сазонов, 1985), а при абсолютном подсчете и мечении всех пар зарянок, гнездившихся в спелых ельниках на пробной площади в «Маячино», — 153,5 пары/км².

Необходимо отметить, что под пологом ельников зарянки также предпочитают гнездиться вблизи от куртин елового подростка или на участках леса, захламленных ветровалом и ветроломом. Позитивно реагируют они и на увеличение разнообразия лесообразующих пород и растений нижних пологов леса.

Леса с преобладанием лиственных пород деревьев в целом занимают в Карелии лишь 11 %, а в северной тайге — всего 3,8 % лесопокрытой площади (Саковец, Иванчиков, 2003). Чистые монокультуры лиственных деревьев если и присутствовали на исследованных нами территориях, то только в виде отдельных выделов, очень небольших по площади, окруженных другими типами

местообитаний. Вообще надо отметить, что мелкоконтурность выделов очень характерна для современных вторичных насаждений карельской тайги. И это существенно затрудняет определение реального значения березняков, осинников или ольшаников для зарянки в гнездовой период.

В 1960—1966 гг. мы провели несколько учетов на небольших площадках осинников и березняков в заповеднике «Кивач» и его окрестностях. В березняках D составила 15,6, в осинниках 14,6 пары/км². В принципе же в лиственных древостоях карельской тайги даже при явном преобладании березы или осины в верхних пологих леса всегда отмечается более или менее выраженное обилие и других лесообразующих пород. Поэтому по чисто внешнему впечатлению все они воспринимаются как смешанные леса. В определенной мере это справедливо и для многих еловых лесов с обильной примесью березы и осины в верхних пологих. Самосевные вторичные ельники в темнохвойной тайге всегда формируются под пологом лиственных деревьев, которые неизменно первыми осваивают вырубку и гари.

Смешанные древостои отличаются очень большим разнообразием состава лесообразующих пород деревьев и их соотношением. Во многих смешанных насаждениях развивается ярусность. Как правило, широко представлены деревья и кустарники нижних пологов леса, богатым набором видов отличаются и растения наземного покрова. Тем не менее D зарянки в них уступает еловым древостоям.

Плотность гнездового населения

Наиболее длинный ряд учетных данных по D зарянки в разных типах местообитаний получен в заповеднике «Кивач». В 1958—1959 гг. их провел здесь Э. И. Ивантер, в 1960—1966 гг. — автор. С 1970 г. и по настоящее время учеты выполняли Л. Н. Захарова, А. В. Сухов, С. В. Сазонов и последние 25 лет — М. В. Яковлева. Учеты выполнялись в основном традиционными маршрутными учетами (в полосе 50 м) и на пробных площадках. Полученные результаты сведены в табл. 2.

Таблица 2

Плотность гнездового населения зарянки (пар/км²) в разных типах местообитаний в заповеднике «Кивач»

Годы	Сос- няки	Ель-ники	Берез- няки	Осин- ники	Смешан. леса	В целом	Авторы
1958—59	0,0	8,9	3,8	3,8	0,5	4	Ивантер, 1962
1960—66	2,7	15,5	15,6	14,6	10,2	10,2	Зимин
1970—85	2,3— 15,7	5,5—31,4			6,8—26,7	10,6—19	Захарова, Сухов
1986—06	8,6±1,4	20,5±1,1			14,9±1,8	14,7±0,7	Сазонов, Яковлева
	1,9—	3,6—	5,9—				Неопублик.
	12,3	23,3	21,8			3,8—15,6	данные
	5,4±0,6	15,9±1,1	12,5±1,0			11,2±0,8	М.В. Яковлевой

Также достаточно длинный ряд данных по динамике D зарянки получен в «Маячино», где учеты проводятся с 1979 года.

При анализе распределения зарянки по типам местообитаний мы ограничились лишь их разделением по крупным лесным формациям, выделяемым по основной лесообразующей породе деревьев. Дробить их на отдельные типы леса мы посчитали не имеющим смысла. Это ничуть не уточнило бы характер связей зарянки с растительностью, но во многих случаях привело бы к существенным искажениям реального распределения по территории. При уже отмеченной выше мелкоконтурности выделов в современных насаждениях тайги негативное влияние на результаты учетов давал бы эффект малых площадей и значения D оказывались бы резко завышенными.

Это можно показать на примере D зарянки в ельниках приручейных. На одном из маршрутов приручейные ельники пересекались дважды, и при каждом проходе в полосе учета отмечалось по одному поющему самцу зарянки. Пересчет дал D, равную 400 парам/км². На том же ручье на участке протяженностью 700 м в 50-метровой полосе приручейного ельника были выявлены три гнездовые пары зарянок, что соответствовало D, равной 87,5 пары/км², то есть в 4,6 раза меньше маршрутного показателя.

На Шокшинском стационаре D определяли по числу индивидуально меченных гнездовых пар на каждом участке. Отлов птиц производился на гнездах и линиях паутинных сетей, попеременно выставляемых на пробных площадях в течение мая — июля (августа).

Из данных по распределению зарянки по типам местообитаний можно сделать следующие заключения:

— Максимальные значения D характерны для еловых лесов, средние — для смешанных и минимальные — для сосновых.

— D в выделенных типах местообитаний в 1986—2006 гг. изменялась в основном синхронно, что подтверждается коэффициентами корреляции — r сосн./ельн. = $0,72 \pm 0,16$; r ельн./смеш. = $0,59 \pm 0,18$. R сосн./смеш. = $0,35 \pm 0,21$ (n.st).

— Известно, что при увеличении численности прежде всего возрастает заселенность местообитаний, имеющих второстепенное значение для гнездования вида. В Карелии этого, однако, не происходит. В «Киваче» в годы повышенной численности D пропорционально возрастала во всех типах местообитаний и в предпочитаемых — даже в большей степени (рис. 3).

В «Маячино», как будет показано ниже, в годы увеличения D зарянки более охотно вселялись на территории высокого и хорошего качества. Это означает, что в северной части ареала D зарянки далека от предельного насыщения.

— При сопоставлении данных по «Кивачу» и «Маячино» оказалось, что общая D и в 1986—2003 гг. изменялась асинхронно ($r = 0,03$). Динамика D в ельниках отличалась слабым сходством, но коэффициент r оказался незначимым статистически ($r = 0,33 \pm 0,25$).

При сопоставлении D разных территорий даже в пределах одного региона вряд ли следует ожидать большого сходства в движении численности. В «Маячино», например, D существенно зависела от сукцессии растительности, влияющей не только на D . Здесь сказывалось и влияние Ладожского озера — крупного экологического барьера на пути перемещающихся птиц, в том числе участвующих в дисперсии.

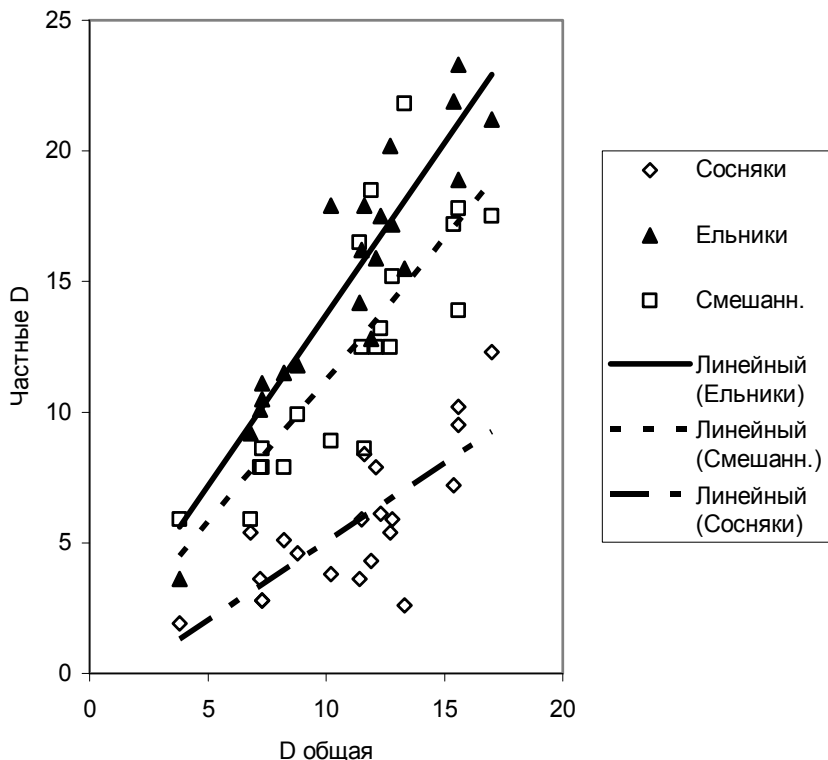


Рис. 3. Соотношение общей D (пар/кв.км) с D в разных типах местообитаний. Заповедник «Кивач», 1986—2006 гг. По данным, предоставленным М. В. Яковлевой

Молодняки — начальные этапы формирования леса на вырубках и гарях — занимают в современной карельской тайге 68 % лесопокрытой площади (Саковец, Иванчиков, 2003), и этот показатель в последние десятилетия быстро увеличивается, особенно в северной тайге и пограничной с Финляндией зоне.

Орнитофауна молодняков изучалась нами с особой тщательностью в связи с проблемой применения гербицидов в лесном хозяйстве (Зимин, Кузьмин, 1980). Работа по выявлению экологических

последствий химического осветления культур хвойных деревьев выполнялась нами в хвойно-лиственных молодняках с 11-12-летними культурами сосны. На Шокшинском стационаре было заложено 5 пробных площадей:

1. Контроль.
2. Ручной уход (все лиственные деревья и кустарники вырубались вручную).
3. Базальное осветление (арборицидами воздействовали только на лиственные деревья, непосредственно притеняющие культуры сосны).
4. Чересполосная авиахимическая обработка (предполагалось чередование обработанных и необработанных полос шириной в 50 м, но из-за сноса препарата лиственная растительность погибла на всем участке).
5. Сплошной авиахимуход (такой же, как на производственных участках). Здесь также из-за сноса препарата уцелели отдельные небольшие куртины с неповрежденной или частично пораженной растительностью.

Результаты абсолютных учетов представлены в табл. 3.

Таблица 3

Динамика вселения зарянки в молодняки при разных способах устранения лиственной растительности для осветления сосновых культур

Способы осветления	До		После проведения осветления					
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Контроль I	16,6	16,6	50	50	50	50	66,6	83,3
Ручной уход	22,6	22,6	22,6	11,3	11,3		11,3	45,2
Базальный	0,0	6,51	39,9	39,9	39,9	39,9	66,5	59,8
Авиахимический	16,4	24,6	36,9	32,8	16,4	24,6	32,8	28,7

Пробные площади различались количеством внесенного арборицида (максимум — на участке базального и авиахимического ухода, минимум — при чересполосном осветлении). На контроле и участке ручного ухода химические агенты не применялись.

Таблица 4

Плотность гнездового населения зарянки в центральных и южных областях восточно-европейской части ареала

Тип местообитания	D	Тип местообитания	D
Азербайджан 30—42 N (по: Дроздов, 1965; инд./км ²)			
Низовой лес и зарастающие вырубки	4	Скальный сосняк	0
Разреженный дубовый лес	0	Буково-грабовый лес с подлес.	252
Широколиственный лес	0	То же без подлеска	51
То же с густым подлеском	0	Буковый лес (верхний пояс)	69
Дубово-железняковый лес	0	Кленово-буковый парковый	85
Буково-грабовый лес (Талыш)	347	Леса в долине р. Катех-чай	42
То же (оз.Гек-кель, хр. Муровдаг Тамбовская обл., 52—53 N (Щеголев, 1978)	187		
Осинник и березняк	26	Старый сосновый бор	2
Широколиственный лес Белоруссия, Березинский заповедник, 53 N; (Кожевникова, 1965; 1967)	13	Ольховый лес	< 1
Сосновый молодняк	0	Ельник мохово-мертвопокров.	46
Сосновый молодняк лишайниковый	12	Ельник мохово-черничный	0
Сосновый молодняк зеленомошный	38	Ельник чернично-разнотравный	0
Приспевающий сосняк-зеленомошник	0	Сосново-еловый разрежен. лес	0
Приспевающий сосняк вересковый Белоруссия, Беловежская пуща (Голодушко, Данилюк, 1961)	0		
Смешанный лес	0-30	Молодняки	0-30
Сосняк Там же (по: Ветохин, Тарлецкая, 1966)	0-30	В среднем	38
Осинники (в целом по республике) Латвия, 54—56,5 N (Priedniecs et al., 1989)	330*		
Сосновые леса	4,2		
Смешанные леса	8,3-45 (до63,1)		
Еловые леса	21,1-89		21,7
Островные леса	1,9-29,4		24,9
Снытевые лиственные леса с богатым подростом и подлеском (12 га – абс. учет Э. Петерсхофса) по: Приедниекс, 1987	100– 133*		

Продолжение табл. 4

Сосново-еловый лес	13,8	Сосняк с подростом ели	
Еловый лес	19,4	Сырой елово-лиственный лес	
Мордовия, Чувашия, бас. р. Суры. 55 N (Луговой и др., 1978)			
Островные лиственные леса	1,1		
Литва, 55 N (по: Aleknonis, 1984)			
Лесные угодья в целом	27-45(33)	Хвойно-лиственные островные	113- 165*
По: Kurlavičius, 1995)			
Островные леса в целом	51*		
Московская область (Рогачева, 1958; по: Птушенко, Иноземцев, 1968)			
Ельник	21	Сосняк	29
Сосново-еловый лес	22-25	Смешанный лес	13
По: Бабенко, Константинов, 1989			
Леса в слабо измененном ландшафте	47,5	Леса в сильно измененном л.	27,2
Городские парки	2,2	То же в пригородах Москвы	15,8
Дачные поселки	7,5	Жилые кварталы	0
То же в 30-40 км от города	13,3	Дачн. пос. в 20—30 км от города	2,7
Истринско-Москворецкий водораздел (по: Бутьев, Орлов, 1964)			
Хвойный лес	26,5	Смешанный лес	19,8
Лиственный лес	28,3		
Горьковская обл., 56 N (по: Воронцов, 1967)			
Орешник под пологом дуба	48	Осинник	15
Дубняк с подлеском из орешника	22-23	Осинник с густым подлеском	24
Дубняк с липой и орешником	18	Молодняки	0
Липовый лес	7	Заболоченные леса	0
Елово-пихтовый лес	25	Липово-осиновый лес	7
Лиственный лес с сосной	0	Сосняк лишайниковый	0
Ивановская область, 57 N.			
Смешанный лес	8,1-11,8	Пойменные леса	0-1,9
Смешанный лес	до 30	Зарастающие торф. карьеры	0,3-1,5
Сосняки	0,3-0,9		
Себежское поозерье, Псковская обл. 57 N. (по: Фетисов и др., 2002)			

Распространение и характер встречаемости зарянки на северо-западе России

Окончание табл. 4

Сосновый бор	0	Черноольшанник	18,8
Заболоченный сосняк	0	Лиственный лес	22,4
Ельник	29,3	Смешанный лес	18
		Хвойно-лиственные молодняки	
Березняк	18,4		12,8
Сероольшанник	19,2		
Эстония, Матсаульский заповедник, 58—59 N. По: Вильбасте, 1967.			
Осинник	17	Березняк	18
Молодняк дубовый	20	Зарастающий луг	22
Сырая дубрава	22-45		
Хаанский заказник. По: Лейто			
	44		
Старый ельник			
Вологодская область, 60— 61 N. По: Второв, Дроздов, 1960			
Инд./км ²			
(Учеты выполнялись в VII— VIII, в период обилия молодых зарянок)	37,2	Леса в поймах рек	488
Ельники	0	Березняки	0
Сосняки			

Таблица 5

Плотность гнездового населения зарянки (пар/км²) в разных широтных поясах Восточной Европы (без данных абс. учетов)

Градусы северной широты	Ельники	Сосняки	Лиственн. леса	Смешанн. леса	Молодняки
< 55	0-46	0-30	<1-26	0-30	0-38
55-60	19,4-90	0-29	0-48	8-63,1	0-29,4
60-63	3,6-68,4	0,4-26,3	5,9-21,8	6,8-26,7	0-15
> 63	0-3,4	0,2-0,9	1		0

Абсолютно полное уничтожение лиственных деревьев выполнено на участке ручного ухода, где, правда, уже на следующий год начала развиваться и в дальнейшем прогрессировала пневая и корневая поросль березы и осины. Практически полное усыхание лиственных деревьев (за исключением отдельных небольших куртин) произошло на участках авиахимухода. Минимальные изменения в обилии лиственных деревьев произошли на участке базального ухода.

Из данных табл. 3 и по теоретическим линиям регрессии (рис. 4) можно заключить, что количество внесенного препарата оказалось никак не связанным с D зарянки.

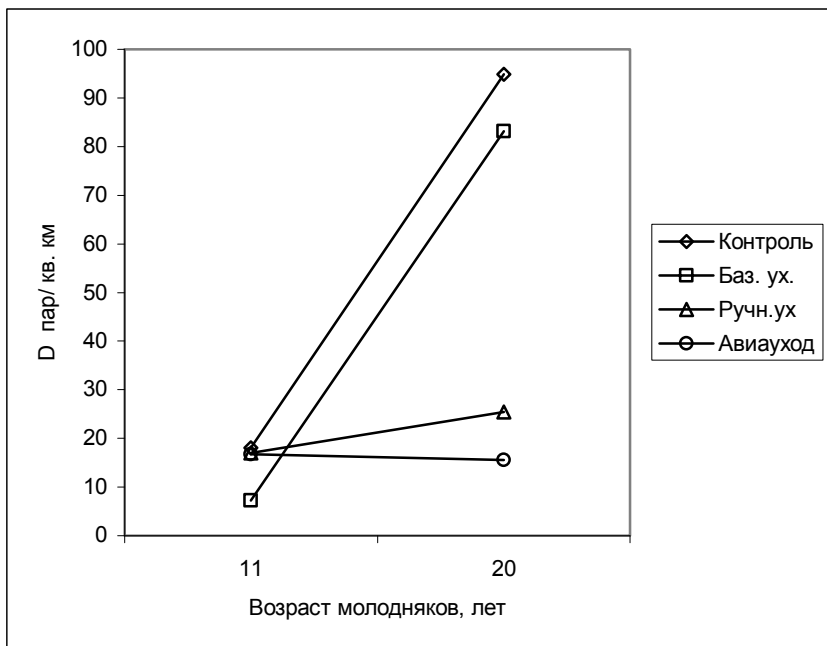


Рис. 4. Теоретические линии регрессии для динамики D зарянки в молодняках, подверженных разным способам осветления и в контроле. Шокшинский стационар, 1970—1977 гг.

Но на изменения в экологической обстановке и обилие лиственных деревьев зарянки реагировали достаточно чутко. Отсутствие или усыхание лиственных деревьев фактически означало перевод молодняков в монокультуры сосны, к которым представители этого вида относятся негативно. Самосевные монокультуры молодых сосняков не входят в число гнездовых местообитаний зарянки. Напротив, сохранение разнообразия пород деревьев в составе молодняков способствовало более быстрым темпам их заселения этим лесным видом и увеличению D . На рис. 4 об этом можно судить по наклону линий регрессии — одинаково крутых для контроля и базального ухода — и значительно более пологих для участков ручного и авиацимического ухода, оставшихся практически без лиственных деревьев.

Среди молодых насаждений экологическая ситуация изменяется достаточно высокими темпами в связи с сукцессией растительного покрова. За первые 15—20 лет состав орнитофауны изменяется практически полностью. Не остается в стороне от происходящих изменений и зарянка. Заселяя молодые 10-12-летние леса, зарянка быстро увеличивает плотность гнездового населения, но при переходе молодняков в стадию жердняков плотность ее гнездового населения начинает изменяться в обратном направлении. Эти процессы прослежены нами в молодых лесах пробной площади «Маячино» (рис. 5).

Влияние сукцессии растительности на птиц не ограничивается только воздействием на плотность населения. Ниже на примере зарянки будет показано, что ее влияние очень многообразно.

В спелых лесах сукцессионные процессы замедляются. Но относится это только к деревьям верхних пологов леса. Зарянка, положительно реагирующая на наличие куртин елового подроста в любых типах леса, чутко воспринимает сукцессионные процессы, происходящие с подростом или подлеском. А это может приводить к ее перераспределению по территории спелых насаждений и изменению D (рис. 6).

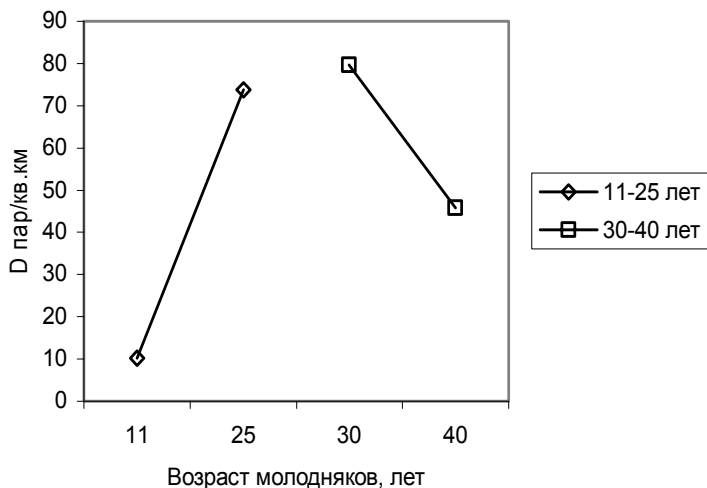


Рис. 5. Теоретические линии регрессии для динамики численности зарянки в молодняках Приладожья. «Маячино», 1979—2003 гг.

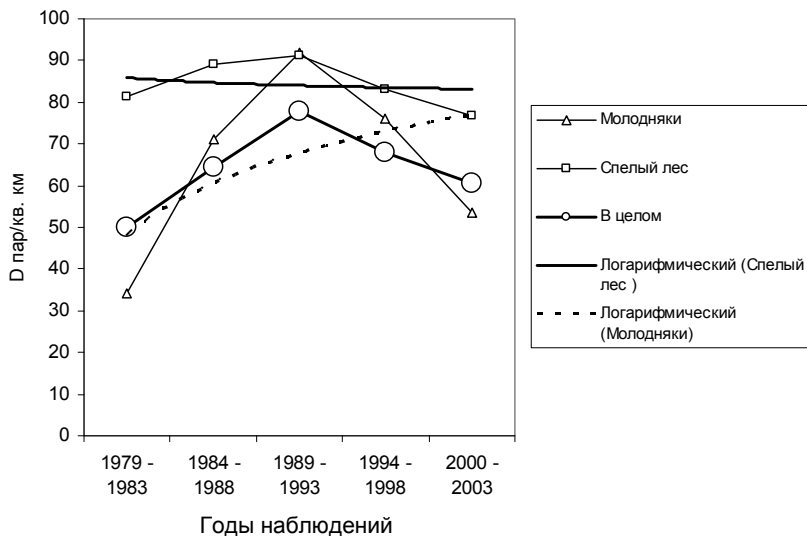


Рис. 6. Динамика D в молодняках и спелых лесах «Маячино»

Биотопическое распределение и плотность гнездового населения зарянки в более южных широтных зонах ареала в Восточной Европе

Определенный интерес представляет сравнение данных по биотопическому размещению и плотности гнездового населения зарянки в средней и северной тайге, в центре и на юге ареала.

Для табл. 3 отобраны данные, полученные для различных широтных зон Восточной Европы методами традиционных маршрутных учетов и пересчитанными в числе гнездовых пар на единицу площади (1 га, 10 га, 1 км²).

Большое разнообразие типов гнездовых местообитаний, заселяемых зарянками в разных широтно-долготных зонах, не позволяет свести их в единую таблицу, поэтому для каждой территории они представлены отдельно, с сохранением названий местообитаний, приведенных в публикациях. В табл. 4, 5 мы попытались объединить разные биотопы по крупным лесным формациям и указать предельные показатели D для каждой из условно выделенных широтных зон. Рассчитывать среднюю D посчитали не имеющим смысла, так как одни авторы приводят данные по местообитаниям, не заселенным зарянкой, другие их не указывают (число биотопов с нулевой D более или менее существенно сказывается на средней D).

В приведенных данных прежде всего обращает внимание большое разнообразие типов местообитаний, используемых зарянкой в гнездовой период. Ее эвритопность стабильно проявляется во всех широтных зонах. Целиком сохранили ее зарянки и при освоении таежной зоны.

Повсеместно при наличии еловых лесов зарянка отдает им более или менее явное предпочтение. Именно в ельниках всюду регистрируются максимальные или близкие к ним показатели D. Разнообразные по составу и структуре лиственные леса относятся к практически постоянно заселяемым всюду, кроме самых северных пределов области стабильного размножения, где площадь таких лесов ограничена, а на большей части лесом покрытых территорий они отсутствуют вовсе.

Вполне привлекательными для зарянки являются всюду и смешанные насаждения, а также молодняки на месте сведенных древостоев. Заселение молодняков, правда, повсеместно зависит от состава и разнообразия пород, их плотности, возраста и т. д. Отношение к молоднякам поэтому всюду неоднозначно, и многие игнорируются зарянками как гнездовые местообитания.

На всем рассмотренном пространстве меньше всего привлекают зарянку сосняки. Всяду игнорируются сосновые монокультуры и боры без подлеска или подроста.

В целом привязанность зарянки к насаждениям различного состава, плотности древостоя, обилию и разнообразию подроста, подлеска и наземного покрова всюду в очерченной зоне примерно одинакова. Принципы выбора гнездовых местообитаний у этого вида птиц при освоении таежных насаждений не претерпели серьезных изменений.

Согласно Г. А. Новикову (1960), плотность гнездового населения лесных птиц достаточно быстро убывает в направлении с юга на север. Однако это правило относится к общей плотности населения птиц, населяющих лесные уголья. Мы же попытались оценить широтные различия в плотности гнездового населения одного вида птиц — зарянки.

Выяснилось, что на большей части анализируемой территории, а именно между 50—63 N, у зарянки D не имеет четко выраженной тенденции к снижению в северном направлении и всюду примерно одинакова. Это относится как к общим оценкам D отдельных регионов, так и к D отдельных типов местообитаний.

Снижение численности, и сразу довольно резкое, в Карелии намечается выше 63 N, то есть перед северной границей области стабильного размножения вида. В Финляндии, по данным учетов, выполненных для составления Атласа гнездящихся птиц, плотность гнездового населения, рассчитанная на всю площадь выделенных регионов, убывает от южных границ до Лапландии (Väisänen et al., 1998).

Мы уже указывали на большую разницу в показателях D, полученных в результате традиционных методов учета на маршрутах и

при абсолютном подсчете числа птиц, гнездящихся на контролируемой площади. Поэтому приводятся лишь результаты анализа данных традиционных учетов, хотя в табл. 4, 5 приведены и абсолютные показатели.

Примечательно, что и сравнение абсолютной численности также не дает широтных различий. Так, в сосново-елово-лиственных островных лесах Литвы максимальная плотность гнездового населения зарянки определена как 165 пар/км² (Kurlavičius, 1995), а в приладожских лесах (сплошной массив, без островного эффекта) такого же состава — как 153,5 пары/км².

Сведения о плотности гнездового населения зарянки в западной части ареала варьируют в очень широких пределах — от 1,5 пары/км² в деградирующих лесах Марокко (Thevenot, 1982; цит. по Cramp (Ed., 1988) до 338 пар/км² (Parsons, 1976; цит. по: Glutz v. Blotzheim, Bauer, 1988).

В оценке средних D для отдельных стран нет единства. Д. Лэк (Lack, 1943) для Англии определяет ее как 14—80 (60) пар/км²; Mead (1984) — 30 пар/км², а по «Атласу гнездящихся птиц Англии и Ирландии» (Sharrock, 1984, цит. по: Read et al., 1995) — как 6 пар/км² с указанием на то, что в особо благоприятных условиях D возрастает до 204—256 пар/км².

В Германии средняя D оценена как 70 пар/км² (Pätzold, 1979; цит. по: Glutz v. Blotzheim, Bauer, 1988), но также известны очень высокие локальные концентрации, достигающие 338 пар/км² (Parsons, 1976; цит. по: Glutz v. Blotzheim, Bauer, 1988).

По немецкой сводке по птицам Средней Европы, D зарянки колеблется от 7,6 до 284 пар/км² при средней в 70 пар/км² (Glutz v. Blotzheim, Bauer, 1988).

Подробное биотопическое распределение зарянки приводится для польской части заповедника «Беловежская пуца». В разных типах леса D зарянки варьирует от 15 до 84 при средней 47 пар/км² (Piotrowska, Wolk, 1983; Tomialoic, Weslowski, Walankiewicz, 1984; цит. по: Glutz v. Blotzheim, Bauer, 1988).

Надо подчеркнуть, что в западной части ареала преобладали многократные учеты птиц на пробных площадках известных

размеров, то есть фактически здесь определяли абсолютную численность зарянки. В восточной Европе D определена преимущественно в относительных показателях, а разница в тех и других способах учета показана выше.

Можно заключить, что D зарянки на большей части ее ареала примерно одинакова. В Западной Европе иногда отмечаются очень высокие концентрации зарянок на гнездовье, тогда как на востоке это отмечено как единственное исключение – в осинниках Белоруссии D была определена как 3,3 пары/га, то есть 330 пар/км² (Ветохин, Тарлецкая, 1966).

Резкое снижение плотности гнездового населения характерно только для крайней северной периферии гнездового ареала.

На северо-западе России это происходит на рубеже 63 N.

Глава 4

**СОСТАВ ГНЕЗДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ ЗАРЯНКИ
В КАРЕЛИИ**

Состав гнездового населения зарянки в Карелии изучен достаточно полно и прослежен на протяжении более чем 30-летнего периода. Особенно тщательно его изучали в Приладожье, где работа велась с ежегодным отловом, мечением и определением возраста абсолютного большинства взрослых птиц, гнездящихся на контролируемой территории, и мечением гнездовых птенцов.

Кроме того, стационарный отлов и мечение птиц в послегнездовой период и выявление состава осеннего населения позволили установить, что, по крайней мере, часть местного гнездового населения зарянок формируется уже с осени (возвраты на место линьки ряда осенних *juv*- и *ad*-иммигрантов). Не будь контроля состава осеннего населения, весной эти птицы были бы отнесены к обычным весенним иммигрантам в составе гнездового населения.

Данные за 1979—2004 гг. представлены в табл. 1, составленной по результатам отлова взрослых птиц **только непосредственно на гнездах**.

Даже поверхностное рассмотрение представленных данных поражает **крайне низким уровнем возвращаемости** местных взрослых зарянок на прежние места гнездования и **полным отсутствием возвратов** местных *pull* на место рождения.

Вместе с тем можно отметить относительное обилие посторонних взрослых *ad*₂, ежегодно присутствующих в составе контролируемого гнездового населения.

Таблица 1

Состав гнездового населения зарянки в Приладожье*

Year	Местные птицы									Весенние иммигранты						In total		loc. ad, ad ₂
	Pull	Ос имм		Males			Females			Males			Females			Loc	lmm	
		juv	ad	ad ₁	ad ₂	ad ₃	ad ₁	ad ₂	ad ₃	ad ₀	ad ₁	ad ₂	ad ₀	ad ₁	ad ₂			
1980	not	1m			1m					6	12	3	7	15	3	2	46	4,2
1981	not		1m			1m				1	12	5	1	10	6	2	35	5,7
1982	not				1m					1	20	5	4	18	4	1	52	1,9
1983	not					1m				2	5	3	5	2	4	1	21	4,8
1984	not	1m								1	12	7	5	12	8	1	45	2,2
1985	not										5	11	5	8		0	29	0
1986	not				1m					17	10	1	18	9	1	55	1,8	
1987	not					1m				17	8		11	9	1	45	2,2	
1988	not	1f								1	2	8	1	4	5	1	21	4,8
1989	not	2m			2m	1				1	17	7		20	6	5	51	8,9
1990	not	1m			5m	2m		2f		27	1	1	21	9	10	59	15	
1991	not				2m	2m				15	2		12	8	2	37	5,1	
1992	not				2m					15	4		19	5	2	43	4,4	
1993	not					1m				26	7		30	5	1	68	1,4	
1994	not				1m			1f		17	1		10	7	2	35	5,4	
1995	not				2m			1f		1	20	9		24	3	3	57	5
1996	not							2f			7	8		8	7	2	30	6,2
1997	not									13	6	1	12	6	0	38	0	
1998	not									6	6		5	7	0	24	0	
1999	not							1f								1		
2000	not								1f	14	4		17	2	1	37	2,6	
2001	not									11	2		9	4	0	26	0	
2002	not				1m					14	5		15	5	1	39	2,5	
2003	not									10	5		10	7	0	32	0	
2004	not									1	11	2	1	13	4	0	32	0
In total	not	6	1		16	9		7	1	15	325	129	32	323	133	40	997	4

* Анализируются только особи, отловленные непосредственно на гнездах. Выделено число ad₂ иммигрантов.

Обращают внимание также и существенные ежегодные колебания представительства местных птиц среди гнездящихся в Приладожье: в течение 6 сезонов (из 25) население зарянок стационара

обновлялось полностью (табл. 1), а в отдельные годы их участие в размножении приближалось к 9 (1989) — 15 % (1990). По усредненным данным ($n = 25$ лет), местные зарянки среди гнездящихся птиц составляют в Приладожье только около 4 %.

В целом гнездовое население зарянки в Приладожье состоит из:

Местные особи		
Осенние juv-иммигранты	6 самцов	0,58 %
Осенние ad-иммигранты	1 самец	0,096 %
Самцы ad ₁ с гнезд	16	1,5 %
Самцы ad ₂ с гнезд	9	0,87 %
Самки ad ₁ с гнезд	7	0,67 %
Самки ad ₂ с гнезд	1	0,096 %
Всего местных	40	3,86 %
Весенние иммигранты		
Самцы ad ₀	16	1,5 %
Самцы ad ₁	325	31,3 %
Самцы ad ₂	129	11,6 %
Самки ad ₀	32	3,1 %
Самки ad ₁	323	31,1 %
Самки ad ₂	133	12,9 %
Всего весенних иммигрантов	997	96,14 %
Всего отловлено ad на гнездах	1037 особей	

Важно подчеркнуть относительное обилие ad₂ зарянок среди весенних иммигрантов, из которых формируется гнездовое население. Все они в предыдущем году гнездились явно вне территории, ежегодно контролируемой нами, то есть все по каким-то причинам **не образовали прочной связи с прошлогодними индивидуальными участками обитания.**

Общее относительное число ad₂ (% от суммы ad₁+ad₂) варьировало в разные годы от 16,2 (2000) до 68,4 % (1988) и в среднем оказалось равным $28,7 \pm 1,5$ %.

Примечательно, что в годы с низкой плотностью гнездового населения доля птиц старшей возрастной группы среди гнездившихся зарянок возрастала (рис. 1).

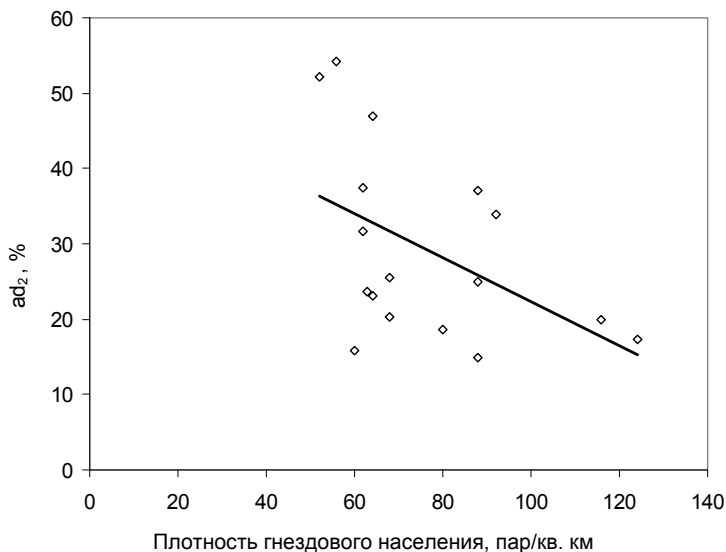


Рис. 1. Доля ad_2 при разных уровнях плотности гнездового населения зарянок в «Маячино». Избранные годы: 1986—2002 гг. ($r = -0,59 \pm 0,28$)

Очевидно, при повышенной ежегодной смертности из-за неблагоприятных условий на местах зимовки, трассах пролета или весной после возвращения на родину птицы старших возрастных групп выживают лучше первогодков, что и способствует увеличению доли ad_2 в гнездовом населении.

Вполне вероятно, что подобное изменение возрастного состава гнездового населения позитивно отражается на общем уровне воспроизводства, поскольку на многих видах птиц показано, что более опытных птиц отличают и повышенные репродуктивные показатели.

Справедливо ли это для зарянки на севере ее ареала?

Прежде всего, по средним многолетним данным, впервые размножающиеся ad_1 доминируют среди гнездящихся птиц — 69 % против 31 % ad_2 . В анализируемом материале 657 первогодков выкормили 1145 pull, то есть 1,74 pull на 1 взрослую особь. А 296 ad_2 зарянок воспитали 997 pull, или 3,37 pull на 1 взрослую особь, то есть едва ли не вдвое больше, чем ad_1 . И хотя суммарный вклад в

воспроизводство у ad_1 все же выше (1145 против 997 pull), меньшее число ad_2 выкармливает относительно большее число птенцов (если бы эффективность их размножения была такой же, как у первогодков, то все они воспитали бы только 515 птенцов, а не 997, то есть почти вдвое меньше). Это иллюстрируют данные табл. 2, 3.

Таблица 2

Величина первого и второго выводков у впервые гнездящихся зарянок (ad_1) и птиц старшей возрастной группы (ad_2)

Величина выводка	Самцы		Самки	
	ad_1	ad_2	ad_1	ad_2
Первый выводок				
0	14	1	18	9
1			1	
2	4	2	2	2
3	1	3	3	1
4	14		11	2
5	50	18	41	18
6	95	43	86	34
7	53	27	67	17
8	9	2	7	4
N	240	96	236	87
М общ.	$5,37 \pm 0,10$	$5,90 \pm 0,13$	$5,26 \pm 0,11$	$5,75 \pm 0,11$
М усп.	$5,71 \pm 0,06$	$5,96 \pm 0,11$	$5,98 \pm 0,08$	$5,90 \pm 0,12$
Второй выводок				
0	26	10	23	13
1	1		1	
2	4	3	7	2
3	16	6	15	10
4	24	15	23	21
5	59	29	61	32
6	50	28	61	15
7	23	11	22	9
8	1	2	2	1
N	204	104	215	103
М общ.	$4,50 \pm 0,15$	$4,71 \pm 0,13$	$4,62, \pm 0,14$	$4,26 \pm 0,20$
М усп.	$5,15 \pm 0,09$	$5,21 \pm 0,13$	$5,17 \pm 0,09$	$4,88 \pm 0,13$

Окончание табл. 2

Суммарный выводок за сезон на 1 ad особь*

	mad ₁	mad ₂	fad ₁	fad ₂
N	179	75	161	79
Lim	0—15 pull	2—15 pull	0—15 pull	2—15 pull
M±m	8,64 ± 0,21	8,87 ± 0,37	8,75 ± 0,25	9,05 ± 0,33
	Все ad ₁		Все ad ₂	
N	340		154	
Lim	0—15 pull		2—15 pull	
M±m	8,68 ± 0,17		8,90 ± 0,25	

* По данным за 1986—2003 гг. только для пробной площади.

Таблица 3

Вклад в воспроизводство птиц разных возрастных групп

Год	Число слетков у:			Вклад	Продуктивность размножения pull/1 км ² /сезон	
	ad ₁	ad ₂	в целом		ad ₁	ad ₂
					ad ₂ , %	
1986	116	67	183	36,6	464	268
1987	62	90	152	59,2	248	360
1988	4	69	73	94,5*	16	276
1989	106	86	192	44,8	424	344
1990	58	58	116	50	232	232
1991	88	69	157	43,9	352	276
1992	79	36	115	31,3	316	144
1993	159	88	247	35,6	636	352
1995	132	73	205	35,6	528	292
1996	33	98	131	74,8	132	392
1997	69	52	121	43	276	208
1998	28	80	108	74,1	112	320
2000	83	34	117	29,1	332	136
2001	46	58	104	55,8	184	232
2002	82	39	121	32,2	328	156
В целом	1145	997	2142	46,5	4580	3988

* Выделены max и минимальные значения.

При существенной годовой вариабельности интересующих нас показателей следует отметить, что их средние значения у ad_2 оказываются относительно более высокими.

Продуктивность размножения и вклад в воспроизводство популяции — это интегрированные показатели, значения которых зависят от многих частных параметров гнездования, которые в дальнейшем будут отдельно рассмотрены в гл. 9. Здесь же мы лишь кратко перечислим результаты выявленных возрастных различий:

— по величине кладки и выводка половозрастные различия оказались слабыми и статистически незначимыми, но чуть более высокие показатели стабильно проявлялись у ad_2 (см. табл. 2, 3);

— пары, состоящие из ad_2 , достоверно чаще воспитывали по два выводка за сезон, чем пары, смешанные по возрасту и состоящие из первогодков (табл. 4).

Таблица 4

Бициклия у гнездовых пар разного возрастного состава

	2 выводка	1 выводок	Всего	бициклических пар (особей), %
Оба ad_2	24	3	27	88,9 ± 6,0*
Смешанные по возрасту	80	29	109	73,4 ± 4,2
Оба ad_1	127	32	159	79,9 ± 3,2
Самцы ad_2	53	22	75	76,2 ± 4,2
Самки ad_2	72	19	91	79,1 ± 4,3
Всего ad_2	125	41	166	<u>75,3 ± 3,3</u>
Самцы ad_1	114	62	239	69,4 ± 3,0
Самки ad_1	166	63	229	72,5 ± 2,9
Всего ad_1	280	125	468	<u>59,8 ± 2,3</u>

* Статистически значимые различия выделены или подчеркнуты.

Величина вклада в воспроизводство популяции и общая продуктивность размножения за сезон — наиболее интегрированные показатели, которые складываются из целого ряда более частных репродуктивных параметров, возрастные и половые различия которых имеет смысл рассмотреть отдельно.

Возрастные различия в сроках размножения

Возрастные различия в сроках размножения известны для птиц различных систематических и экологических групп. Выявлены они и у птиц с коротким жизненным циклом.

Однако птицы, населяющие северные широты, испытывают быстро нарастающий с каждой широтой дефицит времени, требуемого на завершение активных фаз годового цикла (размножение, линька, подготовка к началу осенней миграции) до наступления неблагоприятных условий существования. На места гнездования наши птицы прилетают с высоким уровнем репродуктивного потенциала. Самцы занимают индивидуальные участки обитания практически готовые к размножению (Лапшин, 1976, 1978; Зимин, 1988). Самки достигают мест размножения со слегка увеличенными размерами яичников, но готовы к откладке яиц через 4—6 дней после образования пары.

Соотношение дат прилета на родину и начала откладки яиц изменчиво. У мигрантов на ближние и средние дистанции разница между этими датами может превышать месяц (обыкновенный скворец), тогда как дальние мигранты начинают строить гнезда практически уже на следующий день после прилета (дубровник).

Весенняя погода в исследуемом регионе, расположенном в зоне активной циклонической деятельности (Романов, 1961), крайне изменчива и очень вариабельна в разные годы. Затяжные похолодания могут существенно сдерживать начало размножения. У зарянки поэтому начальные даты откладки первого яйца в 1960—2004 гг. различались в южной Карелии почти на месяц (28 IV 1989 г. — 24 V 1997 г.). Чуть меньше изменчивы и даты начала вторых кладок — 2 VI 1986—25 VI 1997 г.

Как уже указывалось (Зимин, 1988), «старые» особи, даже имея потенциально более развитое репродуктивное состояние, реализовать этого преимущества не могут из-за сдерживающего влияния холодной погоды. Первогодки же, напротив, даже отставая в развитии репродуктивного состояния, «догоняют» птиц старших возрастных групп. Поэтому к моменту наступления благоприятных возможностей для

начала гнездования птицы обеих возрастных групп приходят с практически одинаковым уровнем готовности к откладке яиц. Это можно проиллюстрировать нашими данными по размножению зарянки.

Кроме изменчивости наиболее ранних дат начала кладки, не менее вариabельными оказываются и такие показатели, как общая продолжительность периода формирования первых кладок, которая изменялась от 13 дней в позднем, 1997 году, до 39 дней в 1982 году, и периода, в течение которого к откладке яиц приступало большинство (80 %) контролируемых гнездовых пар (от 7 дней в 1997 и 1993 гг. до 20 дней в 1990 г.). То есть в отдельные годы зарянки приступали к размножению довольно дружно, тогда как в другие годы из-за резких похолоданий начало размножения растягивалось на три недели. При этом нередко стремление части птиц к необычно раннему размножению оборачивалось катастрофой.

Так произошло, например, в 2001 году, когда при очень теплой погоде зарянки приступили к размножению в последние дни апреля — первой декаде мая. В последней декаде мая началось затяжное похолодание, сопровождавшееся выпадением снега и установлением снежного покрова на территории Карелии, расположенной севернее 61° с.ш. У всех зарядок, приступивших к откладке яиц до 9 мая, вылупление птенцов пришлось как раз на период похолодания. Гибель птенцов в таких гнездах была в 2001 году стопроцентной. Погибли и некоторые взрослые особи. Восстановленные кладки слишком рано гнездившихся зарядок стали появляться только после окончания похолодания — в первой декаде июня и даже позднее. Все эти птицы ограничились только воспитанием выводков из восстановленных кладок.

Зарянки, начало размножения которых в 2001 году задержалось до второй декады мая, до окончания похолодания насиживали кладки, а начало выкармливания гнездовых птенцов осуществляли уже при нормальной погоде, и оно было вполне успешным.

У отдельных пар, задержавшихся с началом размножения, откладка яиц совпала с началом похолодания. Кладки в таких гнездах остались незавершенными и брошенными.

Чтобы как-то нивелировать наблюдающееся разнообразие в начале размножения разных пар в годы наблюдений, в качестве единичных показателей начала размножения мы использовали:

— отклонение даты начала размножения конкретной гнездовой пары от даты наиболее ранней кладки в сезоне;

— отклонение от средней даты 10-ти наиболее ранних кладок в сезоне.

Данные представлены в табл. 5. Результаты выполненного сравнения оказались неоднозначными. В большинстве вариантов уже размножавшиеся ранее ad_2 демонстрировали меньшее отклонение от дат наиболее раннего начала размножения и средней даты 10-ти ранних кладок. Исключение составили лишь самцы-первогодки, начало кладки в гнездах которых чуть меньше отличалось от даты начала наиболее раннего начала гнездования. Почти все результаты сравнения оказались малозначимыми статистически, только старые самки достоверно меньше отклонялись от средней даты 10-ти ранних кладок, чем самки-первогодки.

Таблица 5

Возрастные различия в сроках начала размножения

Возраст	N	Lim (сут.)	$M \pm m$ (сут.)
Самки			
Отклонение от даты наиболее ранней кладки в сезоне			
ad_1	183	0—24	$6,9 \pm 0,4$
ad_2	66	0—22	$6,8 \pm 0,6$
Отклонение от средней даты 10-ти наиболее ранних кладок в сезоне			
ad_1	183	от (—6) до 21	$5,9 \pm 0,3^*$
ad_2	66	от (—7) до 19	$3,4 \pm 0,7$
Самцы			
Отклонение от даты наиболее ранней кладки в сезоне			
ad_1	194	0—24	$7,1 \pm 0,4$
ad_2	86	0—22	$7,5 \pm 0,6$
Отклонение от средней даты 10-ти наиболее ранних кладок в сезоне			
ad_1	194	от (—6) до 19	$3,6 \pm 0,3$
ad_2	86	от (—4) до 20	$3,2 \pm 0,5$

* Выделены статистически значимые различия.

В целом надо отметить, что ad_2 зарянки в Приладожье при первом цикле размножения практически не отличаются от ad_1 по срокам начала размножения.

По датам начала второго размножения результаты сравнения показали, что более опытные самки старшей возрастной группы достоверно меньше отклоняются от средней даты начала 10-ти наиболее ранних вторых кладок, чем самки-первогодки (табл. 6). Чуть меньше ad_2 самки отклоняются и от даты наиболее ранней второй кладки (n.st.), что может, кроме всего прочего, быть связано с более быстрым переходом самок этой группы от первого ко второму циклу гнездования.

Таблица 6

Возрастные различия в сроках начала второго гнездования у самок зарянки

Возрастная группа	N	Lim	M ± m
Отклонения от наиболее ранней даты начала 2-й кладки в сезоне			
ad_1	190	0—38 сут.	$10,7 \pm 0,5$
ad_2	91	0—37 сут.	$9,99 \pm 0,8$
Отклонения от 10-ти ранних вторых кладок в сезоне			
ad_1	190	от —13 до 32 сут.	$5,8 \pm 0,5^*$
ad_2	91	от —9 до 36 сут.	$2,8 \pm 0,7$

* Выделены статистически значимые различия.

Величина кладки

Величина кладки — один из основных видовых и популяционных показателей плодовитости.

Для многих видов птиц установлено более или менее четкое преобладание кладок большей величины у птиц старших возрастных групп (Лихачев, 1955; Лэк, 1957; Snow, 1958, 1960; Leinonen, 1973; Mills, 1974; Ruitter, 1974; Crawford, 1977; Perrins, 1979; Harvey et al., 1979; Cramp, 1988; Хохлова, 1988 и др.). Для мухоловки-пеструшки, кроме того, показано, что по достижении 4-5 лет величина кладки, до этого возрастававшая, начинает снижаться (Анорова, 1976).

Для зарянки в Приладожье сколько-нибудь четких возрастных и половых различий в величине первой и второй кладок не выявлено (табл. 7). Все полученные значения различаются незначительно и *n.st.*, хотя в целом величина 1-й и 2-й кладок ad_2 самцов и самок слабо больше, чем у ad_1 .

Таблица 7

Возрастная и половая вариабельность величины кладки

	Первая кладка			Вторая кладка		
	N	Lim	M ± m	N	Lim	M ± m
M ad_2 F ad_2	9	5—8	6,33 ± 0,41	16	3—7	5,50 ± 0,30
M ad_1 F ad_1	86	5—8	6,44 ± 0,07	63	3—7	5,54 ± 0,13
M ad_2 F ad_1	29	5—8	6,52 ± 0,14	28	4—8	6,03 ± 0,18
M ad_1 F ad_2	26	5—8	6,54 ± 0,13	27	3—7	5,93 ± 0,16
M ad_2	39	5—8	6,36 ± 0,13	47	3—8	5,85 ± 0,16
F ad_2	35	5—8	6,48 ± 0,13	52	3—7	5,69 ± 0,13
M ad_1	119	5—8	6,43 ± 0,06	102	3—7	5,68 ± 0,09
F ad_1	103	5—8	6,45 ± 0,07	97	3—8	5,64 ± 0,10
ad_2	74	5—8	6,46 ± 0,08	99	3—8	5,77 ± 0,10
ad_1	223	5—8	6,45 ± 0,04	199	3—8	5,66 ± 0,07
Males	158	5—8	6,44 ± 0,05	149	3—8	5,73 ± 0,08
Females	138	5—8	6,46 ± 0,06	149	3—8	5,66 ± 0,08

Величина выводка

Можно было бы ожидать, что ad_2 , уже имеющие некоторый опыт воспитания птенцов, будут выкармливать больше птенцов, чем впервые гнездящиеся зарянки. Однако имеющийся в нашем распоряжении материал (табл. 8—10) не позволяет сделать столь однозначной оценки, хотя большинство сравниваемых средних значений величины первого и второго выводка у птиц разного пола и возраста указывает на то, что птицы старшей возрастной группы в целом воспитывают чуть больше птенцов. Есть, тем не менее, и исключения. В парах, состоящих из обеих ad_2 , средняя величина выводка оказалась меньше, чем в гнездах годовиков и у пар, где партнеры разного возраста. Величина общего (рассчитанного с учетом гнездовых потерь от разорения) выводка у самок годовиков и при первом, и при втором размножении оказалась выше, чем у ad_2 .

Вместе с тем все различия оказались несущественными и статистически незначимыми.

Таблица 8

Возрастные и половые различия в величине 1-го и 2-го выводков

	Первый выводок (успешный)			Второй выводок (успешный)		
	N	Lim	M ± m	N	Lim	M ± m
Самцы ad ₁	226	2—8 pull	5,89 ± 0,07	178	1—8 pull	5,15 ± 0,09
Самцы ad ₂	96	2—8 pull	5,96 ± 0,11	94	2—8 pull	5,22 ± 0,13
Самки ad ₁	218	1—8 pull	5,98 ± 0,07	192	1—8 pull	5,17 ± 0,09
Самки ad ₂	78	2—8 pull	5,90 ± 0,13	90	2—8 pull	4,88 ± 0,13
Первый выводок (общий)				Второй выводок (общий)		
	N	Lim	M ± m	N	Lim	M ± m
Самцы ad ₁	240	0—8 pull	5,54 ± 0,11	201	0—8 pull	4,60 ± 0,14
Самцы ad ₂	96	0—8 pull	5,90 ± 0,13	104	0—8 pull	4,71 ± 0,19
Самки ad ₁	236	0—8 pull	5,53 ± 0,12	215	0—8 pull	4,60 ± 0,14
Самки ad ₂	87	0—8 pull	5,29 ± 0,20	90	0—8 pull	4,26 ± 0,20
	Первый выводок			Второй выводок		
Оба ad ₁	85	2—8 pull	5,91 ± 0,12	75 усп	2—7 pull	4,99 ± 0,15
				85 общ	0—7 pull	4,40 ± 0,25
Смешан.	56	3—8 pull	5,86 ± 0,14	49 усп	2—7 pull	5,18 ± 0,16
				57 общ	0—7 pull	4,46 ± 0,28
Оба ad ₂	25	2—8 pull	5,96 ± 0,12	32 усп	3—7 pull	4,97 ± 0,21
				37 общ	0—8 pull	4,27 ± 0,3

Таблица 9

Суммарное число птенцов, воспитанных за сезон зарянками разного возраста и пола (учтены только случаи, когда достоверно прослежена судьба первого и второго размножения)

	N	Lim	M ± m
самцы ad ₁	174	0—15 pull	8,06 ± 0,26
самки ad ₁	174	0—15 pull	8,52 ± 0,25
ad ₁ в целом	348	0—15 pull	8,39 ± 0,18
самцы ad ₂	72	2—15 pull	8,89 ± 0,36
самки ad ₂	59	0—15 pull	8,95 ± 0,48
ad ₂ в целом	131	0—15 pull	8,56 ± 0,30

Таблица 10

Средняя величина суммарного выводка у ad_2 и ad_1 зарянок

	N	Lim	$M \pm m$
самец ad_2 самка ad_2	36	2—15 pull	$10,05 \pm 0,45$
самец ad_1 самка ad_1	129	0—15 pull	$8,53 \pm 0,28$
самец ad_1	249	0—15 pull	$8,56 \pm 0,216$
самка ad_1	244	0—15 pull	$8,81 \pm 0,21$
ad_1	493	0—15 pull	$8,66 \pm 0,15^*$
самец ad_2	103	0—15 pull	$9,03 \pm 0,30$
самка ad_2	94	0—15 pull	$8,96 \pm 0,33$
ad_2	197	0—15 pull	$10,53 \pm 0,21$

* Выделены достоверные различия.

Существенно и статистически значимо различались только средние величины суммарных выводков в парах из двух ad_2 в сравнении с парами из двух первогодков (табл. 10).

Такая же тенденция проявляется и при более дифференцированном сравнении самцов и самок разного возраста (см. табл. 10). В парах, где хотя бы один из партнеров относится к птицам старшей возрастной группы, средняя величина суммарного выводка оказывается чуть большей, а при разделении всех птиц на две возрастные группы (независимо от пола) различия проявляются как высоко статистически значимые ($t > 7$).

Разумеется, и величина кладки, и величина выводка, как будет показано ниже, подвержены воздействию многих факторов, а не только зависят от возраста. При выполненных выше способах анализа влияние таких факторов не учитывается, но на значениях средних показателей они все же сказываются. К примеру, число яиц в кладке и величина выводка у зарянки быстро сокращаются в течение репродуктивного периода, поэтому была предпринята попытка оценить влияние возраста отдельно для каждого этапа периода гнездования (рис. 2).

Результаты сравнения оказались, однако, противоречивыми, а различия статистически незначимыми. Это означает, что и влияние других факторов (кроме взятых для анализа) тоже может нивелировать величину выводка. Или, действительно, влияние возраста зарянки на число выкармливаемых птенцов в нашем регионе не проявляется.

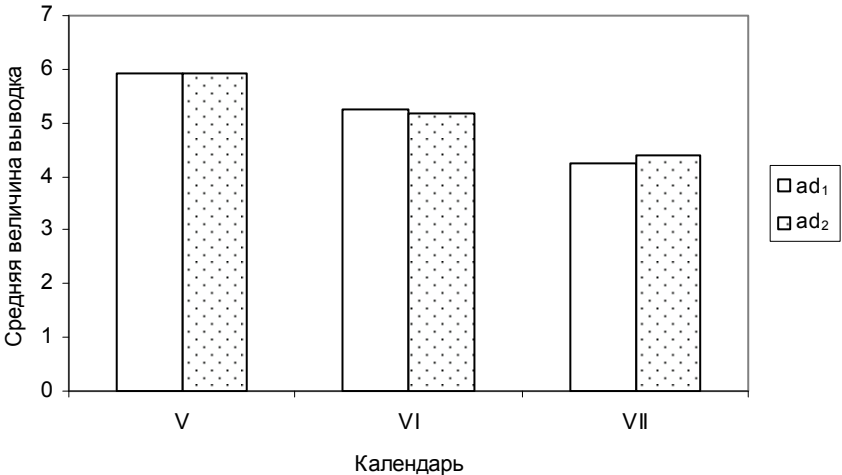


Рис. 2. Сезонная изменчивость средней величины выводка у птиц разного возраста

Участие птиц разного возраста в воспитании дополнительных выводков

Поскольку зарянка птица с облигатной бициклией размножения, а у многих исследованных видов ad_2 участвуют в нем чаще впервые гнездящихся особей, то целесообразно проверить, насколько наши материалы подтверждают эту закономерность.

При любых вариантах анализа (табл. 4) гнездовые пары, состоящие из двух ad_2 или пары с ad_2 , самцом или самкой, чаще участвовали в бициклическом размножении. Однако различия были невелики и n.st. Только пары из двух ad_2 достоверно чаще гнездились дважды за сезон, чем пары, смешанные по возрастному составу ($t = 2,1$).

В целом зарянки старшей возрастной группы также достоверно чаще воспитывали по два выводка за сезон, чем ad_1 .

Следует указать, что, как и во всех предыдущих случаях, участие птиц в бициклическом размножении зависит от большого

числа факторов, существенно нивелирующих влияние возраста партнеров по размножению на этот показатель (гл. 7).

Промежуток между двумя последовательными попытками гнездования

Можно предположить, что ad_2 легче справляются с выкармливанием гнездовых птенцов и слетков и что у самок при этом хватает энергетических резервов для совмещения первого и второго циклов размножения и поэтому они быстрее переходят от первого размножения ко второму, чем впервые гнездящиеся особи.

О промежутке между двумя попытками гнездования можно точнее всего судить по возрасту птенцов первого выводка в день начала второй кладки. Имеющиеся у нас данные по этому показателю сведены в табл. 11.

Таблица 11

Возраст pull первого выводка в день начала второй кладки у зарянок разного пола и возраста

Пол Возраст	N	Lim (сут.)	M ± m
самки ad_1	125	7—43	16,35 ± 0,6
самки ad_2	51	8—31	15,47 ± 0,7
самцы ad_1	121	7—32	15,5 ± 0,5
самцы ad_2	62	7—34	15,9 ± 0,7
пары из ad_1	90	7—32	16,3 ± 0,8
пары из ad_2	22	9—22	15,3 ± 0,8

0-гипотеза слабо и статистически незначимо подтвердилась для самок и пар из птиц старшей возрастной группы, но в гнездах с самцами ad_1 вторая кладка начиналась чуть раньше, чем у самцов ad_2 . Все различия, однако, n.st.

И в данном случае возраст партнеров по гнездованию является только одним из множества других факторов, влияющих на величину промежутка между первым и вторым гнездованием (см. гл. 7).

Успешность размножения птиц разного возраста

Различные параметры успешности размножения могут наиболее полно отражать усилия отдельных особей по выкармливанию гнездовых птенцов. Целесообразно в этой связи оценить и роль возраста партнеров по размножению.

Данные по успешности гнездования представлены в табл. 12.

Таблица 12

Успешность размножения ad_2 и ad_1 зарянок*

Показатель	ad_2	ad_1
Отложено яиц	1892	4602
Вylупилось pull	1731	4287
Вylетело из гнезд	1603	3702
Успешность инкубации, %	$91,5 \pm 0,64$	$93,15 \pm 0,37$
Успешность выкармливания, %	$92,6 \pm 0,63$	$86,35 \pm 0,52$
Общая успешность размножения, %	$84,7 \pm 0,83$	$80,4 \pm 0,59$
Смертность гнездовых pull	(57 из 1655)	(199 из 4061)
	$3,4 \pm 0,44$	$4,9 \pm 0,34$
Неоплодотворенные яйца и яйца с погибшими эмбрионами	(131 из 1869)	(188 из 4524)
	$7,0 \pm 0,6$	$4,15 \pm 0,3$
Число яиц, погибших от разорения в гнездах самок	(6 из 885)	(38 из 2302)
	$0,68 \pm 0,28$	$1,65 \pm 0,26$
Число pull, погибших при разорении гнезд	66 из 1731	207 из 4287
	$1,4 \pm 0,28$	$4,8 \pm 0,33$

* Все различия статистически значимы.

Из приведенных данных следует, что по всем параметрам, кроме одного, в гнездах с хотя бы одним ad_2 показатели значимо выше, чем у ad_1 . Только в одном случае число неоплодотворенных яиц («болтуны») и яиц с погибшими эмбрионами («задохлики») статистически значимо выше в гнездах ad_1 .

И «болтуны», и «задохлики» рассматриваются нами вместе в связи с невозможностью отличить по внешним признакам яйца, в которых развитие эмбриона прервалось на самых ранних этапах развития, от яиц, которые остались неоплодотворенными. Зарянки на разных этапах годового цикла, особенно на зимовках, обитают в

местах, которые подвержены обработке различными пестицидами (инсектициды, гербициды, акарициды и т. п.), некоторые (или продукты их распада) вполне могут аккумулироваться организмами птиц. И у птиц старшей возрастной группы вероятность накопления большого количества токсических агентов должна быть, очевидно, выше, чем у первогодков. Не исключено, что некоторые из пестицидов, как, например, арборициды 2,4-Д (Зимин, Кузьмин, 1980) обладают эмбриоцидными свойствами. Во всяком случае другого объяснения выявленным различиям мы пока не имеем.

Опыт предыдущего размножения

Обычно любые возрастные различия в репродуктивных показателях связывают с опытом предыдущих случаев размножения. Хотя отдельные особи зарянок в западной части ареала доживают до 10 лет (Паевский, 1985), мы располагаем данными, относящимися только к первогодкам, птицам в возрасте 2-3 лет, а также $n+1$ и $n+2$. Истинный возраст абсолютного большинства ad_2 нам неизвестен. Тем не менее по средней продолжительности жизни (1,1 года. По: Паевский, 1985) зарянка относится к птицам с коротким жизненным циклом.

У большинства особей, таким образом, опыт предыдущего размножения исчерпывается одним-двумя сезонами или одной — четырьмя (при бициклиии) попытками выведения потомства.

В среднем меченые зарянки за сезон размножения предпринимали по 1,77 попытки размножения (1,75 — первогодки и 1,82 — ad_2). Далеко не все попытки выведения потомства были успешными (табл. 13).

Если учесть успешность гнездования пар, где партнеры неизвестного возраста, то выясняется, что у $8,7 \pm 0,7$ % птиц, или в среднем у каждой 11-й особи местных птиц, все предшествующие попытки размножения были неудачными. То есть они обладают лишь негативным опытом. У $41 \pm 2,2$ % первогодков и $35,25 \pm 3,1$ % ad_2 неудачной была половина попыток размножения.

Таким образом, опыт размножения у зарянок, как и у других птиц с коротким жизненным циклом, вряд ли серьезно помогает им при новых попытках выведения потомства.

Таблица 13

Различия в числе успешных и неуспешных попыток гнездования у зарянок разного пола и возраста

1-й выводок	2-й или повторный выводок	самцы ad ₁	самцы ad ₂	самки ad ₁	самки ad ₂	все ad ₁	все ad ₂
усп.	усп.	147	69	147	85	294	154
усп.	нет	82	30	72	26	154	56
нет	усп.	17	4	16	6	33	20
нет	нет	7		10	4	17	4
		253	103	245	121	498	224
то же, в %							
усп.	усп.	58,1 ± 3,1	67 ± 4,6	60 ± 3,1	70,2 ± 4,1	59,0 ± 2,2*	68,8 ± 3,1
усп.	нет	32,4 ± 2,9	29,1 ± 4,5	29,4 ± 2,9	21,5 ± 4,0	30,9 ± 2,1	25,0 ± 2,9m
нет	усп.	6,7 ± 1,6	3,9 ± 1,9	6,5 ± 1,6	6,0 ± 2,0	6,6 ± 1,1	8,9 ± 1,9
нет	нет	2,8 ± 1,0		4,1 ± 1,3	4,0 ± 1,8	3,4 ± 0,8	1,8 ± 0,9

* Достоверные различия выделены ($t = 2,6$) в целом с учетом успешности гнездования пар неизвестного возраста; полностью остаются без потомства 8,7 % зарянок ($N = 834$).

Что касается возрастных различий, они проявляются с достоверностью только при суммарной оценке доли первогодков и птиц старшей возрастной группы, воспитавших по два успешных выводка за сезон размножения. У ad₂ этот показатель выше (см. табл. 13).

Глава 5

СРОКИ ПРИЛЕТА И РАЗМНОЖЕНИЯ**Сроки прилета на родину**

Европейские и североафриканские зимовки зарянки покидают с конца февраля до конца апреля — начала мая (Стумп, 1988). На северо-западе России весенний пролет продолжается с первых чисел апреля до последних дней мая (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Бианки и др., 1993). Но если учесть, что в Приладожье пролетные зарянки встречаются до 30-31 мая (Носков и др., 1981), то севернее, надо полагать, они должны встречаться еще в начале июня.

Сроки возвращения зарянки с зимовок на места размножения на северо-западе России в целом охватывают период с 31 марта в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский, 1983б) до 31 мая при залетах на Айновы острова Баренцева моря (Бианки и др., 1993). Как выяснилось, начальные даты появления зарянок на северо-западе и в южных областях Восточной Европы очень слабо отличаются друг от друга. С учетом этого мы попытались проследить за ходом продвижения зарянки по территории Восточной Европы, ограниченной 43—70° с.ш. и 20—33° в.д. (табл. 1 и рис. 1).

Таблица 1

Сроки весеннего возвращения зарянок на родину в некоторых областях Восточной Европы

Широта	Географич. название	Даты прилета (число лет наблюдений)	Авторы
43 N	Северная Осетия	18 III — (20 III) — 26 III (5)	Комаров, Гришаев, 1990
	Тебердинский зап-к	11 III — (18III) — 2 IV (12)	Поливанов, Поливанова, 1986
50 N	Окрестности г. Львова	14 III — (25 III) — 8 IV(12)	Страутман, 1963

Окончание табл. 1

50 °N	Харьковская обл.	22 III (31 III) — 11 IV (12)	Сомов, 1897
50,3 N	Окрестности г. Киева	(23 III)	Новиков, 1959
53 N	Курская обл.	22 III — 19 IV	Gengler Kawelin, 1909. Цит. по: Птушенко, Иноземцев, 1968
54 N	Калужская обл.	23 III — (6 IV) — 22 IV	Те же
55 N	Южная Мещера	26 III — (7 IV) — 25 IV (12)	Птушенко, Иноземцев, 1968
	Юго-западная Литва	19 III — (3 IV) — 12 IV (15)	Алекнонис, 1976
56 N	Подмосковье	25 III — (6 IV) 24 IV (16)	Птушенко, Иноземцев, 1976
56,5 N	Псковская обл. (Себеж)	кон. III — сер. IV	Фетисов и др. 2002
56,5 N	Латвия (Рига)	1 IV — (11 IV) — 24 IV (20)	Столбов, 1975
57,5— 59,5 N	Эстония	30 III — (14 IV) — 29 IV (20)	Родионов, 1976
58—60 N	Ленинградская обл.	31 III — (8—12 IV)— 22 IV	Мальчевский, Пукинский, 1983
60,30 N	Гумбарицы	нач. IV — 22 IV	Носков и др., 1981; наши данные
62—63 N	Прионежье	13 IV — (19 IV) — 28 IV (16)	Сазонов С. В., наши данные
63—64 N	Зап-к «Кивач»	12 IV — (20 IV) — 30 IV (12)	Те же
66,30 N	о. Великий, Белое море	14 IV — (6 V) — 19 V (17)	Бианки и др., 1993
67 N	Порья губа, Белое море	17 V — 18 V (2)	Те же
67,10 N	Кандалакшский залив	8 IV — (12 V) — 16 V (7)	Те же
67,20 N	г. Кандалакша	23 IV — (2-3 V) — 10 V (4)	Те же
69 N	Лапландский зап-к	29 IV — (13 V) — 24 V (13)	Те же
70 N	Айновы острова. Море Баренцева	23 IV — (9-10 V) — 30 V (8)	Те же

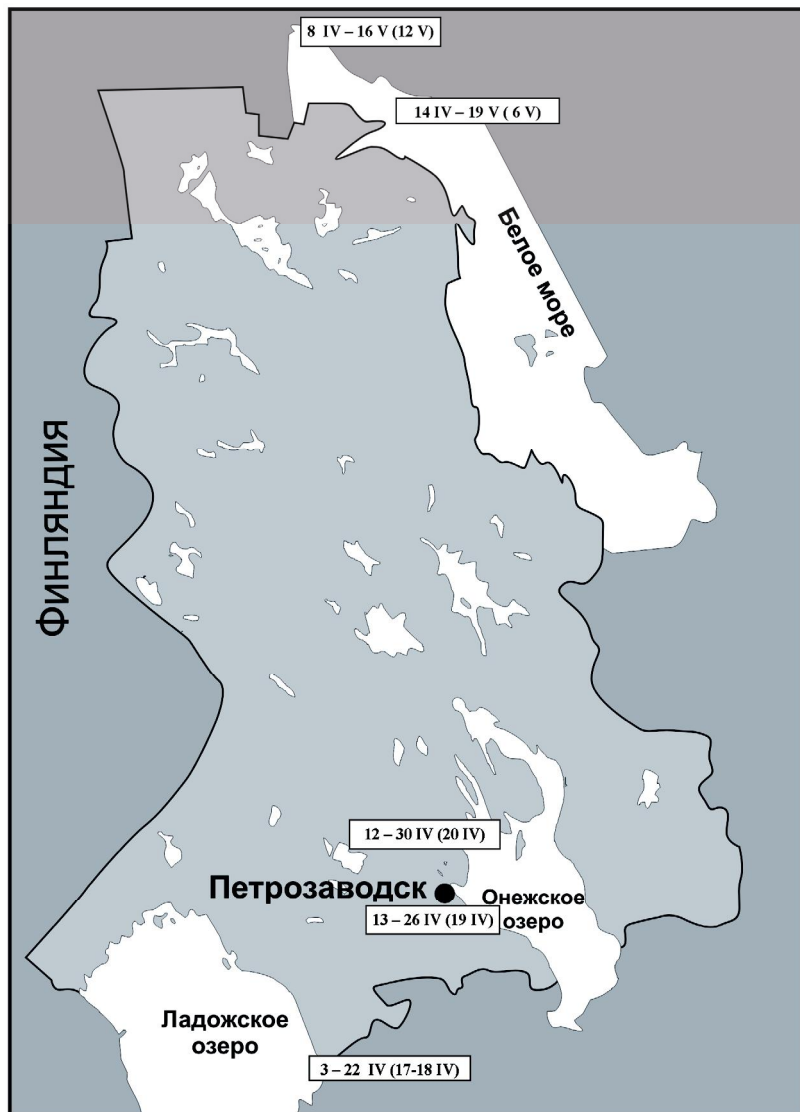


Рис. 1. Сроки весеннего прилета зарянки в районы Карелии и сопредельные области

Как оказалось, южные районы выделенной области в широтном поясе 43—60° с.ш. зарянки проходят довольно быстро. Судя по датам прилета, темпы продвижения в среднем составляют здесь 0,6 градуса/день. В норме птицы прилетают в эту зону во второй половине марта — первой декаде апреля.

Севернее 60-61° с.ш. темпы продвижения к северу довольно резко снижаются и в среднем составляют только 0,17 град./день. Если бы в северной зоне темпы продвижения сохранялись такими же, как в южной, то самых северных точек области встречаемости птицы достигли бы уже 22-23 апреля, то есть почти на 20 дней раньше реальных дат. Время прилета в северную широтную зону смещается на вторую-третью декады апреля, а на крайнем севере — на первую половину мая. В отдельные годы передовые особи достигают наиболее северных точек только 30-31 мая.

Интересно, что зона перелома темпов продвижения зарянок к северу соответствует такой же зоне, отмеченной нами ранее для других весенних фенологических явлений (Зимин, 1988). Примечательно, что размещается она на границе между южной и средней подзонами темнохвойной тайги, то есть замедление темпов смещения дат прилета на родину после 60° с.ш. вполне закономерно и происходит там же, где изменяются многие природно-климатические показатели.

В район наших основных исследований зарянки прилетают обычно во второй декаде апреля, в отдельные годы появление передовых птиц в юго-восточном Приладжье (Гумбарицы) задерживалось до 22 апреля.

Точные даты прилета зарянки в «Маячино» у нас отсутствуют, но если судить по учетам в Гумбарицах (13 км южнее) и ближайших окрестностях Олонца (25 км северо-восточнее), то даты прилета и начала откладки яиц изменяются полностью асинхронно. Этого, однако, и следовало ожидать в связи с крайней неустойчивостью весенней погоды в наших широтах.

Поражает стремление птиц (не только зарянки) возвращаться на родину намного раньше необходимых сроков. С момента появления «передовых» зарянок до начала размножения проходит от 3 до 4 недель, а в отдельные годы и более. При отмеченной нами выше

неустойчивости погоды и большой вероятности возврата холодов со снегопадами и образованием снежного покрова, иногда сохраняющегося почти неделю, прилет на родину, значительно опережающий начало размножения, представляется абсолютно неоправданным (для северных широт, по крайней мере). В период с середины апреля до конца мая — первой декады июня вероятность глубоких и затяжных похолоданий в Карелии еще очень велика.

Зарянки, в отличие от многих других наших лесных воробьиных, с первых дней появления сразу же распределяются по гнездовым местообитаниям, несмотря на то что те еще не успели освободиться от снега. В эти дни даже при нормальной погоде зарянки имеют, очевидно, определенные проблемы с питанием. С возвратом холодов дефицит кормов усугубляется настолько, что птицы с суходолов вынуждены покидать занятые территории и смещаться до ближайших ручьев, побережий рек и озер или временных водоемов, где питаются личинками и куколками комаров и другими водными беспозвоночными животными (если вода не покрывается льдом).

В Карелии за последние 45 лет ни одна весна не проходила без возврата холодов. Кратковременные похолодания и даже непродолжительное (до 1,5 суток) образование снежного покрова проходит для зарянки без заметных последствий, но затяжные похолодания сопровождаются гибелью части птиц (прямые наблюдения).

Прямых данных по смертности птиц в периоды похолоданий у нас, конечно же, нет. Но в связи с возможностью негативного влияния повышенной весенней смертности на численность гнездового населения была предпринята попытка выявить наличие связи D зарянки в «Маячино» с суммами среднесуточных и абсолютных суточных минимумов температур в период с 11 IV до 10 V.

Кроме абсолютных суточных минимумов температур воздуха, были учтены и минимальные температуры на поверхности почвы в 1986—2002 гг.

Среднесуточные температуры в указанный период колебались от $-7,8$ °C до $18,1$ °C, при средней, равной $5,5$ °C. Абсолютные минимумы температуры воздуха варьировали от $11,7$ °C до $-18,5$ °C (средняя $-0,07$ °C); на почве, соответственно, от 8 °C до -22 °C (-1 °C).

Искомая связь D с суммами среднесуточных температур воздуха в 20-дневный период, предшествующий началу кладки, оказалась слабой — $r = -0,37 \pm 0,33$, n.st.; с абсолютными минимумами температур на почве — очень слабой ($r = -0,21$); с суммой суточных минимумов — также ($-0,27 \pm 0,26$). Само значение всех рассчитанных r недостоверно, поскольку $2 \times 0,33 > 0,37$ и $2 \times 0,26 > 0,27$.

Однако, по нашему мнению, и такие низкие коэффициенты корреляции все же свидетельствуют о наличии определенного влияния погоды на величину D , подверженную влиянию очень большого числа факторов на протяжении периода от вылета птенцов из гнезда до начала размножения. D будет зависеть прежде всего от продуктивности размножения в предыдущем году, которая, как будет показано ниже, колеблется в очень широких пределах. Ее в определенной мере будут определять также успешность следующих факторов:

- перехода молодняка к самостоятельности;
- завершения линьки и подготовки к миграциям;
- перелета к местам зимовки;
- зимовки;
- прохождения трассы весенней миграции;
- выживаемости — от прилета до начала размножения.

К сожалению, никаких количественных характеристик для перечисленных этапов годового цикла при современных методах исследования получить не удастся.

Неизвестны нам и масштабы дисперсии (гнездовое население зарянки в «Маячино» на 90—100 % состоит из весенних иммигрантов). Не выяснено также, какое число птиц прилетело до и после губительного похолодания.

Вполне допустимо, кроме того, что при затяжных похолоданиях часть пролетных особей может осесть там, где их остановили холода. Это явление, названное недолетом, в общем-то, как постепенно выясняется для ряда видов *Passeriformes*, вполне может иметь место и у зарянок в северной части ареала. И, возможно, именно с этим связана прямая и значимая ($r = 0,915 \pm 0,18$) связь D с суммой абсолютных суточных минимумов температуры воздуха в период 11 IV—10 V в годы низкой ($40—60$ пар/км²) плотности гнездового населения зарянки в «Маячино» (рис. 2).

Следует учитывать также, что птицы, ослабшие от недостатка кормов, теряют осторожность и становятся легкой добычей хищников.

Кроме прямого подтверждения гибели зарянок в периоды затяжных похолоданий, есть и косвенные свидетельства. В подобных ситуациях некоторые из первоначально занятых зарянками индивидуальных территорий после похолоданий остаются пустующими и не заселяются другими самцами.

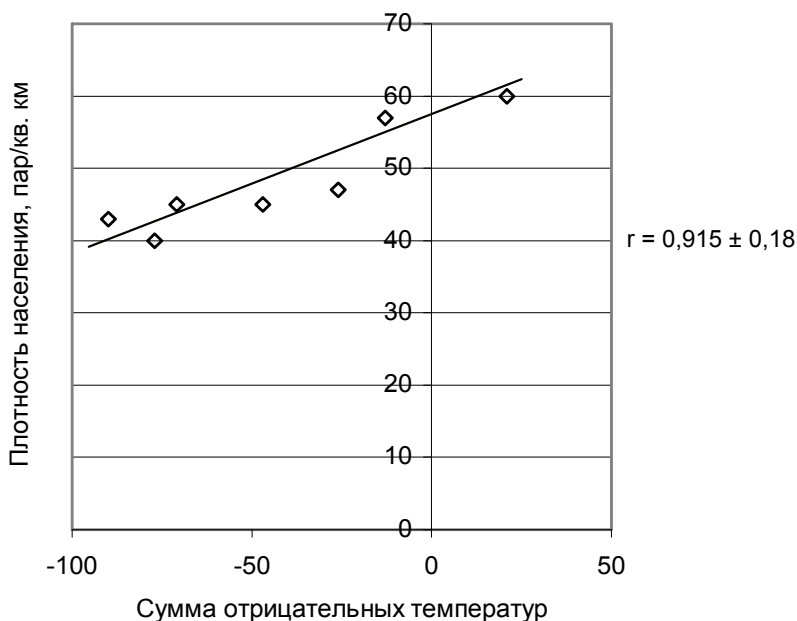


Рис. 2. Связь низкой плотности гнездового населения зарянки ($D \leq 0,62$ пары/кв. км) с суммой абсолютных минимумов температуры воздуха в период 11 апреля — 10 мая

Таким образом, весенние похолодания — это всего лишь один из множества факторов, влияющих на выживаемость зарянок и плотность их гнездового населения. Современные методы исследования не позволяют выделить и оценить это воздействие отдельно.

Стремление птиц к чрезмерно раннему возвращению на места размножения требует объяснения, тем более что для северных широт это совершенно неоправданно. И ранний прилет, и необычно раннее начало размножения здесь часто приводят к существенным потерям, примеры которых для зарянки в Карелии приводились выше. Неустойчивость весенней погоды, частота, интенсивность и продолжительность возвратов холодов возрастают по направлению к северу. В приполярных широтах и Арктике холодная погода со снегопадами не является редкостью даже в летние месяцы. На юге Карелии серьезные погодные аномалии весной отмечаются до 10—12 июня, а в 6 градусах севернее — до первых чисел июля.

Вполне вероятно, что стремление к более раннему возвращению на родину было присуще птицам в центральных и южных частях ареала, где такое поведение действительно оказывается полезным. По всей вероятности, при расширении области распространения к северу и освоении более северных широт этот стереотип поведения у птиц сохраняется.

Для самцов зарянки важно возвратиться на родину как можно раньше, чтобы беспрепятственно занять лучшие территории. В условиях высокой плотности населения это, очевидно, может иметь важное значение. Но в северных широтах, где плотность гнездового населения зарянки очень далека от критических значений, даже при повышенной численности птицы, как показано выше, легко внедряются на территории высокого качества и в лучшие гнездовые местообитания. Здесь мы не отмечаем для зарянки ни случаев ярко выраженного агрессивного отношения друг к другу среди соседей, ни борьбы за обладание высококачественной территорией. Местообитания у нас далеки от предельного насыщения, а емкость угодий вполне достаточна для вселения новых гнездовых пар. Следовательно, для занятия территории высокого качества чрезмерно ранний прилет на родину совсем необязателен и высокий риск раннего прилета здесь в целом нельзя считать оправданным.

Таблица 1

Сроки весеннего возвращения зарянок на родину в некоторых областях Восточной Европы

Широта	Географическое название	Даты прилета (число лет наблюдений)	Авторы
43 N	Северная Осетия	18 III — (20 III) — 26 III (5)	Комаров, Гришаев, 1990
	Тебердинский заповедник	11 III — (18 III) — 2 IV(12)	Поливанов, Поливанова, 1986
50 N	Окрестности г. Львова	14 III — (25 III) — 8 IV(12)	Страутман, 1963
50 N	Харьковская обл.	22 III — (31 III) — 11 IV(12)	Сомов, 1897
50,3 N	Окрестности Киева	(23 III)	Новиков, 1959
53 N	Курская обл.	22 III — 19 IV	Gengler Kawelin, 1909. Цит-но по: Птушенко, Иноземцев, 1968
54 N	Калужская обл.	23 III — (6 IV) — 22 IV	Те же
55 N	Южная Мещера	26 III — (7 IV) — 25 IV(12)	Птушенко, Иноземцев, 1968
	Юго-западная Литва	19 III — (3 IV) — 12 IV(15)	Алекнис, 1976
56 N	Подмосковье	25 III — (6 IV) — 24 IV(16)	Птушенко, Иноземцев, 1976
56,5 N	Псковская обл. (Себеж)	кон. III — сер. IV	Фетисов и др., 2002.
56,5 N	Латвия (Рига)	1 IV — (11 IV) — 24 IV(20)	Столбов, 1975
57,5— 59,5 N	Эстония	30 III — (14 IV) — 29 IV (20)	Родионов, 1976
58—60 N	Ленинградская обл	31 III — (8—12 IV) — 22 IV	Мальчевский, Пукинский, 1983
60,30 N	Гумбаритцы	нач. IV — 22 IV	Носков и др., 1981; наши данные
62—63 N	Прионежье	13 IV — (19 IV) — 28 IV(16)	Сазонов, наши данные
63—64 N	Зап-к «Кивач»	12 IV — (20 IV) — 30 IV (12)	Те же
66,30 N	о. Великий, Белое море	14 IV — (6 V) — 19 V(17)	Бианки и др., 1993
67 N	Порья губа, Белое море	17 V—18 V (2)	Те же
67,10 N	Кандалакшский залив	8 IV — (12 V) — 16 V (7)	Те же
67,20 N	г. Кандалакша	23 IV — (2-3 V) — 10 V (4)	Те же
69 N	Лапландский зап-к	29 IV — (13 V) — 24 V (13)	Те же
70 N	Айновы острова, море Баренцева	23 IV — (9-10 V) — 30 V (8)	Те же

Таким образом, и здесь просматривается изначальное возникновение описанного выше поведения в центре и на юге ареала и его сохранение как видового стереотипа при освоении северных широт.

Сроки размножения

Сроки гнездования — один из важнейших параметров размножения. Даты начала откладки яиц вполне точно определяются даже при экстраполяциях пересчетах. С одной стороны, на эти даты оказывает влияние множество разнообразных факторов; с другой — от начала гнездования, в свою очередь, зависят величина кладки, результативность размножения, возможность участия в дополнительном гнездовании и вклад в воспроизводство популяции, а также пределы распространения вида.

Даты появления первого яйца в каждом известном гнезде определялись или прямыми наблюдениями или путем экстраполяции, то есть исходя из дат вылупления, возраста птенцов, продолжительности инкубации и величины полной кладки или числа птенцов в гнезде. Обычно фактических данных было достаточно для корректного определения самой даты откладки первого яйца, пятидневки или (в отдельных случаях) декады, в которую оно было отложено.

Всего даты начала кладки у зарянки были определены нами для 1187 гнезд, найденных в южной части Республики Карелия до $62^{\circ} 30' \text{ с.ш.}$, из которых 1106 контролировались в юго-восточном Приладожье, в основном на стационаре ИБ КНЦ РАН «Маячино», а остальные в Прионежье (Шокшинский стационар КНЦ), островном Заонежье и заповеднике «Кивач». Эта территория и методика полевых исследований описаны нами в предыдущих публикациях, поэтому здесь не стали дублировать эти данные, а отдельные нюансы методики обсуждаются попутно с изложением материала в каждой главе.

Хотя зарянка принадлежит к птицам с облигатной бициклической гнездования, в табл. 2 и на рис. 3 данные по срокам ее гнездования в Карелии представлены в традиционной форме, то есть так же, как это сделано ранее большинством авторов, без дифференциации на первый и второй выводки.

Таблица 2

Сроки размножения зарянки в Припядожье в разные годы

Год	IV		V		VI		VII		VIII		Lim								
	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3		4	5	6	1	2			
1979				1	3	4	5	6	1	6						11 V — 11 VII			
1980					3	3	4	4	1	4						24 V — 15 VII			
1981						4	6	6	2	4						22 V — 8 VII			
1982						4	8	4	2	4						11 V — 3 VII			
1983			1	7	6	10	11	2	2	2						9 V — 11 VII			
1984				6	3	1	2	2	1	2						14 V — 6 VII			
1985				6	4	3	3	1	1	6						17 V — 5 VII			
1986			9	9	14	2	2	3	2	3						11 V — 30 VI			
1987				10	9	1	1	1	2	4						16 V — 12 VII			
1988				1	1	6	2	1	1	4						15 V — 2 VII			
1989		2	9	7	1	2	4	2	4	9						2 V — 25 VI			
1990		1	9	6	11	5	6	2	3	4						28 IV — 12 VII			
1991			2	1	15	19	10	10	11	13						13 V — 10 VII			
1992			2	8	11	2	1	1	3	5			2			8 V — 18 VII			
1993			13	18	7	3	3	2	2	12						9 V — 13 VII			
1994		2		1	7	3	7	4	2	2						15 V — 8 VII			
1995					11	16	4	1	1	3						17 V — 1 VII			
1996					4	1	1	1	2	4						19 V — 16 VII			
1997					1	14	1	14	3	2						17 V — 9 VII			
1998					2	3	5	4	2	1						14 V — 14 VII			
2000					5	7	1	4	2	4						14 V — 6 VII			
2001		4	6	4	5	3	3	1	3	1						28 IV — 7 VII			
2002				4	4	10	4	1	3	3						11 V — 8 VII			
2003				5	4	10	1	3	2	4						17 V — 9 VII			
2004			2	5	2	2	3	2	2	2						10 V — 6 VII			
2005				2	4	2	2	2	1	1						15 V — 14 VII			
2006				2	4	7	1	2	2	1						16 V — 6 VII			
Всего		6	3	40	94	145	149	93	34	54	88	107	104	84	41	31	10	3	28 IV — 18 VII
«Маячно»																			
Прочие районы Карелии*	165	9	9	9	19	36	21	18	5	8	10	8	9	7	4	1	1	1	2 V — 3 VIII
Всего	1251	6	12	40	103	164	182	114	52	59	96	117	112	93	48	35	11	5	28 IV — 3 VIII

* Данные по Гумбарцам, заповеднику «Кивач», Прионежью и Заонежью.

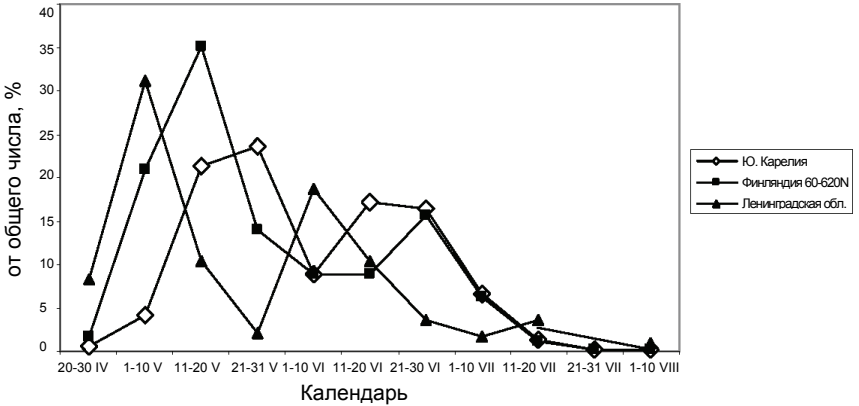


Рис. 3. Динамика откладки яиц у зарянки на севере Восточной Европы

В главе, посвященной бициклии размножения, сроки первого и второго гнездования, основанные на данных по индивидуально меченым птицам, рассмотрены отдельно. Здесь они приведены на рис. 4.

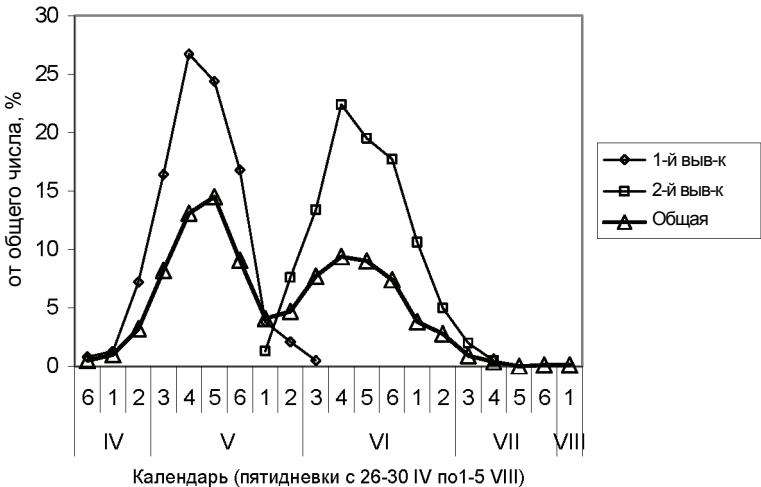


Рис. 4. Динамика откладки яиц при первом ($N = 529$ гнезд) и втором ($N = 446$) размножении в «Маячино» и в целом ($N = 1251$) по южной Карелии и Приладожью

Общая продолжительность репродуктивного периода для южной Карелии и Приладожья исчисляется 95 днями (28 IV — 1 VIII), но в отдельные годы этот показатель варьировал в пределах 46 (1994) — 75 (1990) дней, составив в среднем около 57 дней.

Даты начала размножения в разные годы расходятся почти на месяц — от 28 IV (1990; 2001) до 24 V (1983) при средней многолетней равной 13 V.

Пик первой кладки приходится на 16—25 V, второй — на 16—25 VI. Продолжительность периода начала первых кладок составляет 46 дней (28 IV—12 VI), вторых — 61 день (2 VI — 1 VIII). То есть второй цикл размножения в целом на полмесяца длиннее. Правда, птицы, приступавшие к размножению в эти последние полмесяца, во-первых, встречаются далеко не каждый год, а во-вторых, их общее число ничтожно мало — всего около 0,5 %.

Начало размножения зарянок в Карелии сдерживается холодной погодой. Самцы весной возвращаются к нам с развитыми гонадами и в принципе способны начать размножение уже через несколько дней после прилета. У только что прилетевших самок яичники бывают лишь слегка увеличенными, но готовность к откладке яиц развивается у них очень быстро — кладки иногда начинались примерно через неделю после образования пары. При повторном размножении в одном известном нам случае самка отложила яйцо уже на четвертый день после разорения первого гнезда (гнездо было построено в той же нише, из которой мы удалили разоренное гнездо). Это означает, что она приступила к постройке гнезда уже в день образования пары и за 4 дня полностью отстроила гнездо и сформировала яйцо.

Следовательно, потенциально готовыми к размножению наши зарянки становятся уже в конце второй декады апреля. Но, по крайней мере за последние 40 лет, только дважды — в 1990 и 2001 гг. — отдельные пары (всего 4 из 1106) смогли начать кладку в самые последние дни месяца (28 IV).

Несмотря на то что размножение потенциально готовых к нему зарянок сдерживается погодой, его начало у абсолютного большинства (85 %) местных птиц растягивается на 3—5 пятидневок. О значении этого явления мы уже писали ранее (Зимин, 1988).

Неодновременность явлений годового цикла является частным случаем разнокачественности популяции по самым разным признакам.

Роль неодновременности начала размножения особенно ярко проявляется при неустойчивости погоды, изменяющейся к тому же абсолютно непредсказуемо.

Карелия расположена в зоне активной циклонической деятельности (Романов, 1961). Каждую весну бывают возвраты холодов. При этом похолодания нередко сопровождаются более или менее затяжными снегопадами, завершающимися формированием снежного покрова, в отдельных случаях даже в конце мая снег лежит почти неделю. Вероятность похолоданий особенно высока на начальных этапах весны, но в определенной мере сохраняется до наступления фенологического лета (гл. 1).

За годы наших исследований похолодания со снегопадами отмечались в районе стационара до 8—10 июня, а на севере Карелии такое случается до конца месяца.

Птицам, тем более в зонах дефицита времени в годовом цикле, свойственно стремление к началу размножения в возможно наиболее ранние сроки. Гнездование в тайге начинается на гораздо более ранних фенологических этапах весны, чем в средних широтах. Но раннее гнездование уже на юге и в средней полосе темнохвойной тайги чревато тяжелыми потерями. И чем раньше начинается размножение, тем больше вероятность этих потерь (рис. 5).

Есть две фазы гнездования, особо чувствительные к воздействию холодной погоды. Это периоды формирования кладки и выкармливания птенцов, неспособных к самостоятельной терморегуляции и потому нуждающихся в постоянном обогреве. В первом случае из-за недостатка пищи (точнее, из-за ее недоступности) формирование яиц просто-напросто прекращается, а развитые яйцевые фолликулы рассасываются. Самки резко теряют в массе тела. Кладка прекращается, а позднее восстанавливается уже в новом гнезде. Гораздо реже прерванные кладки пополняются в том же гнезде.

В тех случаях, когда затяжное похолодание совпадает с периодом массового вылупления птенцов, как правило, большинство или все они «погибают». Кавычки здесь поставлены не случайно. Фактически отсутствие должного обогрева самкой, занятой поисками пищи (один самец с этим не справляется), приводит к быст-

рому переохлаждению птенцов. Птенцов, находящихся в состоянии гипотермии, полностью обездвиженных и никак не реагирующих на появление родителей с кормом, самец и самка обычно сразу же выбрасывают из гнезда. Такие птенцы в конце концов действительно со временем погибают, но изначально они еще остаются вполне жизнеспособными после их отогревания. Тепла человеческих рук обычно бывает вполне достаточно для того, чтобы вернуть птенцов в активное состояние. Вскрытие погибших птенцов, выброшенных родителями и найденных нами под гнездами, показало, что в большинстве случаев их желудки бывают нормально заполнены пищей. Однако она не переваривается и не усваивается переохлажденными птенцами. Следовательно, гибель фактически наступает не от недокорма, а от переохлаждения.

Негативные последствия раннего гнездования не ограничиваются только прямыми потерями от гибели птенцов и части самок. Во-первых, не все пары восстанавливаются. В 2001 г. из-за гибели самок во время позднемайского тяжелого похолодания 4 из 17 самцов на нашей пробной площади остались холостыми. Во-вторых, восстановленные кладки оказались меньше первых. И, в-третьих, ни одна из вновь сформированных пар не стала воспитывать вторых выводков.

Можно представить, насколько тяжелыми оказались бы последствия похолодания 2001 г., если бы все зарянки приступили к гнездованию одновременно и у всех вылупление птенцов пришлось бы на холодную погоду.

Но похолодания не на все фазы гнездового цикла действуют одинаково губительно. Так, в 2001 г. без потерь прошло размножение у тех пар, которые приступили к гнездованию позднее 9 мая. Холода совпали с насиживанием кладок, завершившимся вполне успешно. В другие годы, когда возвраты холодов приходились на время выкармливания птенцов, уже способных к терморегуляции, не нуждающихся в дополнительном обогреве, существенных потерь мы не наблюдали. Лишь в отдельных гнездах отмечалась гибель наименее развитых птенцов, но сплошной гибели выводков не было. В основном зарянки оказались способны к выкармливанию больших птенцов даже при наличии снежного покрова, правда, не сплошного, а сформировавшегося только на участках леса с разреженным древостоем.

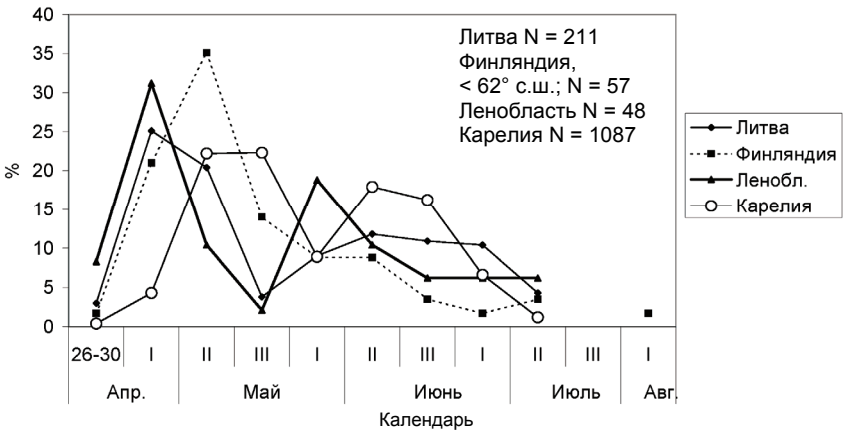
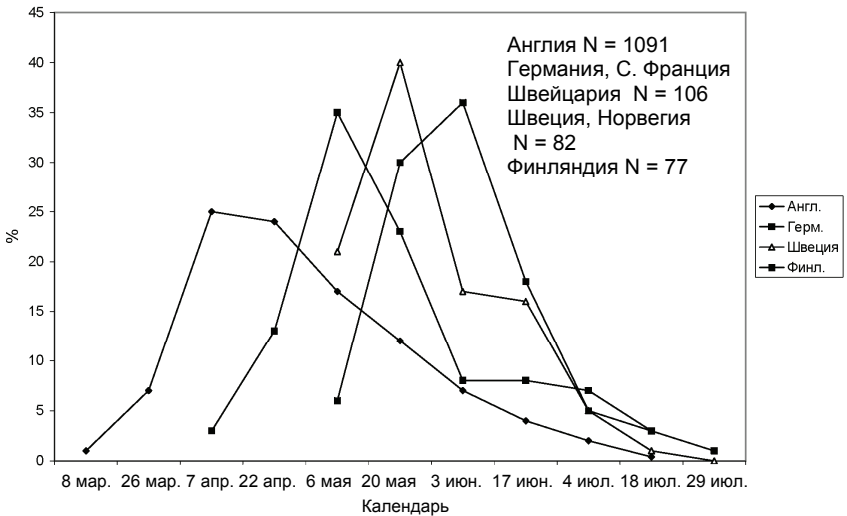


Рис. 5. Географическая изменчивость сроков размножения зарянки (По: Naartman, 1969; Aleknonis, 1984; Lack, 1946; Мальчевский, Пукинский, 1983; наши данные)

Разнокачественность популяции в большинстве случаев оказывается полезным эволюционным приобретением, позволяющим с гораздо меньшими потерями преодолеть непредсказуемо изменяю-

щиеся факторы среды. Одним из проявлений разнокачественности популяции является индивидуальность годовых циклов. Гнездовое население у большинства видов птиц формируется лишь на очень непродолжительный период года — на время размножения. Даже линька особей, родившихся в одной точке, после миграций расселения молодняка осуществляется на гораздо более обширном пространстве с неодинаковыми внешними условиями и воздействиями. На путях пролета и местах зимовки наши птицы рассредотачиваются еще сильнее. Их фотостимуляция весной может проходить не вполне одновременно, откуда проистекают и различия во времени всех последующих этапов годового цикла: неодновременность начала весенней миграции, различия в скорости прохождения трассы из-за погодных особенностей, разновременность прилета на места размножения и т. д.

Индивидуальность годовых циклов, в свою очередь, также способствует формированию разнокачественности. В зависимости от дат рождения, например, находится объем линьки, отражающийся на некоторых морфологических особенностях, от состояния погоды — размеры тех или иных генераций. У некоторых особей по завершении линьки сменившееся перо бывает или больше или меньше ювенального, что иногда заметно, например, на новых и старых (ювенальных) больших верхних кроющих второстепенных маховых перьях.

В целом же разнокачественность особенно ценна тем, что способствует поддержанию некоего стабильного среднепопуляционного уровня, не позволяя далеко отклоняться от него в ту или иную сторону.

Прежде чем рассматривать факторы, влияющие на сроки размножения зарянок, необходимо убедиться в том, что имеющиеся у нас материалы по отдельным сезонам вполне репрезентативны, то есть выявленные нами даты начала и окончания репродуктивного периода не отличаются от реально существующих. Вообще мы старались с максимальной точностью определить как начало, так (особенно) и даты самых последних кладок. Рис. 6 показывает, что колебания продолжительности сезона гнездования крайне слабо связаны с числом гнезд, исследованных в разные годы.

Даты начала и окончания репродуктивного сезона связаны между собой слабо и незначимо статистически (рис. 7), но общая продолжительность сезона размножения определенно сокращается при ранних датах его начала (рис. 8). В противоположность началу репродуктивного сезона его окончание связано с продолжительностью позитивно (рис. 9).

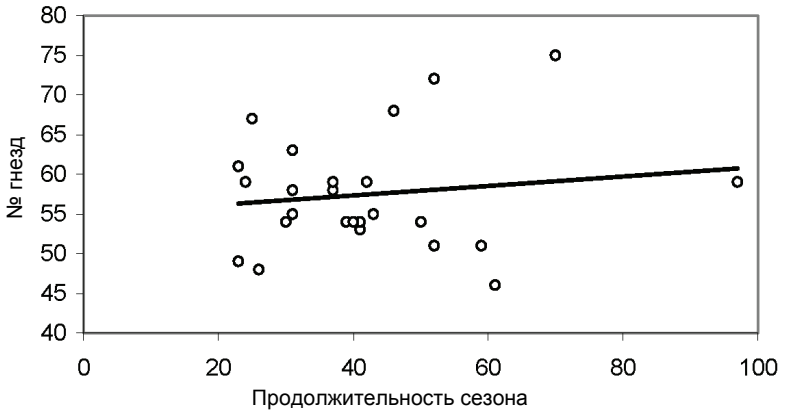


Рис. 6. Связь числа найденных гнезд с продолжительностью сезона откладки яиц, $r = 0,14$

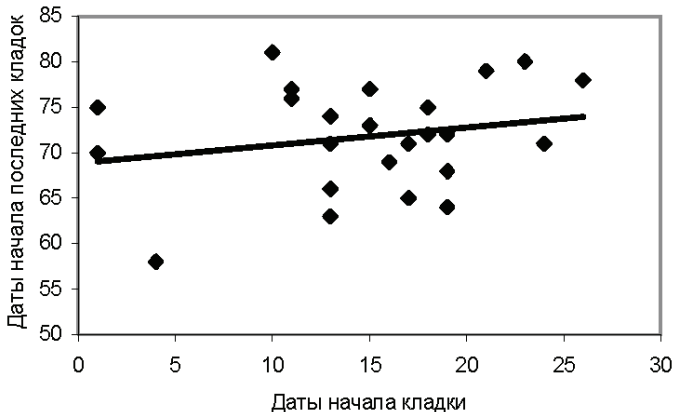


Рис. 7. Соотношение дат начала и окончания размножения, $r = 0,53$

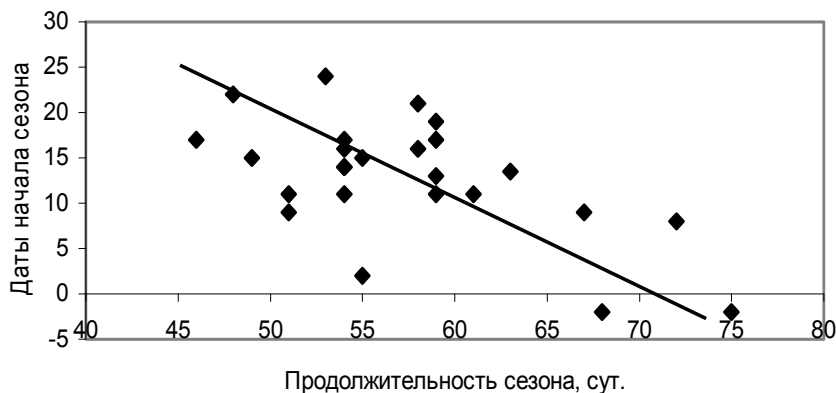


Рис. 8. Соотношение дат начала откладки яиц с общей продолжительностью сезона размножения, $r = -0,60$

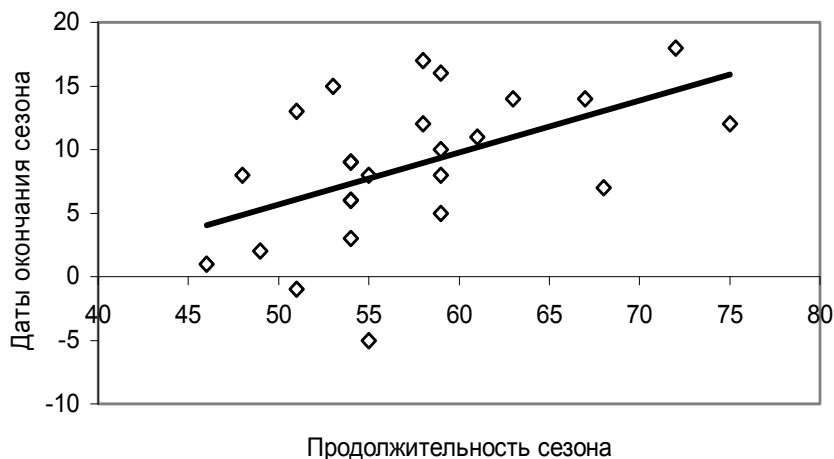


Рис. 9. Связь наиболее поздних дат начала кладки с общей продолжительностью сезона размножения, $r = 0,51$

Вполне естественно предположить, что при частом разорении первых и повторных гнезд общая продолжительность сезона размножения должна увеличиваться. Такая связь действительно проявляется, но довольно слабо и n.s.t.

Возрастные различия в сроках размножения

В орнитологической литературе различные аспекты биологии многих видов птиц подвергались анализу на влияние возраста. Значительное число работ посвящено и выяснению роли возраста в сроках размножения. Большинство исследователей сходятся во мнении о более раннем начале размножения птиц старших возрастных групп по сравнению с первогодками.

Рядом авторов это показано для большой синицы (*Parus major*) в разных частях ареала (Kluijver, 1951; Perrins, Moss, 1974; Harvey et al., 1975 и др.). Вместе с тем А. Б. Керимов (2001) для Подмосковья показал, что начало размножения у этого вида в большей мере определяется иерархическим статусом особи, нежели возрастом. Более раннее начало размножения ad_2 установлено для трупиялов (Crawford, 1979); садовой горихвостки (Ruiter, 1974); обыкновенного скворца (Поливанов, 1957); черного дрозда (Snow, 1958; 1969; Хохлова, 1988); крачек (Mills, Shaw, 1874; Hays, 1978); белой куропатки на Ямале (Тарасов, 1997). Для мухоловки-пеструшки показано, что трехлетние особи начинают кладку в среднем 29 мая, двухлетние — 31 мая, а первогодки — только 2 июня (Berndt, Winkel, 1967).

Возрастная изменчивость сроков размножения, однако, не у всех видов птиц и не везде проявляется однозначно. Не обнаружено различий в датах начала гнездования у первогодков и птиц старшей возрастной группы у белой трясогузки в Финляндии (Leinonen, 1973), у большой синицы и лазоревки в некоторых районах Германии (Winkel, 1970), у ряда видов в северных широтах (Зимин, 1988). На таежном северо-западе России птицы старших возрастных групп бывают, возможно, также потенциально раньше готовы к началу гнездования, но реализация готовности сдерживается состоянием погоды, и в итоге «старые» особи начинают откладку яиц одновременно с молодыми.

Основанием для существования возрастных различий в сроках размножения обычно считают больший жизненный опыт птиц старших возрастных групп и в этой связи их способность легче первогодков преодолевать критические ситуации. В какой-то мере это подтверждается и данными по изменчивости возрастного состава в гнездовом населении зарянок в Приладожье при разных уровнях плотности населения. При снижении численности, то есть после не вполне благополучных зимовок относительное число ad_2

бывает больше (r между долей старых птиц и $D = -0,59 \pm 0,28$; рис. 1, гл. 4). Здесь, однако, обращает внимание то, что общее число ad_1 среди гнездящихся птиц все же всегда преобладало. А кроме того, коль скоро возвратившиеся на родину годовики выжили нормально, то, очевидно, они не хуже старых птиц справились с трудностями зимовки и миграций, то есть обладают достаточными навыками и в кормодобывании, и в степени освоения всего разнообразия кормов.

В табл. 3—5 сведены данные по датам начала первого и второго гнездования самцов и самок разного возраста.

Таблица 3

Изменчивость дат начала первого и второго гнездовых циклов у самцов и самок зарянки разного возраста. Юго-восточное Приладожье, 1978—2003 гг.

Даты откладки первого яйца	Число исследованных случаев			
	Самцы ad_1	Самцы ad_2	Самки ad_1	Самки ad_2
Первая кладка				
1—5 мая	1		1	
6—10 мая	18	8	18	7
11—15 мая	34	16	43	10
16—20 мая	59	28	56	26
21—25 мая	65	21	62	20
26—31 мая	39	21	41	14
1—5 июня	9	4	7	3
6—10 июня	9	4	7	2
11—15 июня	4	1	5	
N	238	103	240	82
M±m	21,2 V ± 0,5	21,11 V ± 0,75	21,08 V ± 0,5	20,5 V ± 0,75
Вторая кладка				
1—5 июня	6		6	
6—10 июня	18	6	16	5
11—15 июня	24	14	27	18
16—20 июня	56	18	48	21
21—26 июня	35	24	35	19
26—30 июня	30	17	34	16
1—5 июля	15	9	19	9
6—10 июля	11	7	14	5
11—15 июля	3	1	2	3
16—20 июля	2	1	2	
N	200	97	203	96
M±m	21,33 VI ± 0,65	22,95 VI ± 0,87	21,97 VI ± 0,65	22,43 VI ± 0,87

Таблица 4

Даты начала первой и второй кладок в парах разного возрастного состава. Юго-восточное Приладожье, 1978—2003 гг.

Даты откладки первого яйца	Число исследованных случаев			Даты откладки первого яйца	Число исследованных случаев		
	Самцы ad ₁	Самцы ad ₂	Смешан.		Самки ad ₁	Самки ad ₂	Смешан.
Первая кладка				Вторая кладка			
1—5 мая	1			1—5 июня	4		
6—10 мая	10	3	9	6—10 июня	11	1	9
11—15 мая	24	2	20	11—15 июня	16	7	20
16—20 мая	44	14	22	16—20 июня	31	6	23
21—25 мая	44	2	30	21—25 июня	22	10	21
26—31 мая	25	6	22	26—30 июня	26	8	12
1—5 июня	6	2	4	1—5 июля	8	3	6
6—10 июня	7	1	2	6—10 июля	7	2	2
11—15 июня	3		3	11—15 июля	2	1	2
				16—20 июля		1	1
N	164	30	112	N	128	38	101
M±m	21,9 V ±0,59	20,67 V ±1,35	21,17 V ±0,74	M±m	21,59 V ±0,81	23,13 V ±0,44	21,37 V ±0,89

Полученные нами данные указывают на отсутствие какой бы то ни было связи возраста и сроков начала размножения. Только у пар, состоящих из старых птиц, первая кладка начиналась достоверно раньше, чем у пар смешанного состава и пар из двух годовков. Но уже при втором размножении эти различия почему-то не проявляются.

Возрастные различия в сроках размножения попытались оценить также по величине отклонения от наиболее ранней даты начала кладки в каждый сезон (см. табл. 5). Полагали, что более опытные ad₂ должны избегать чрезмерно ранних сроков размножения, которые в наших широтах обычно приводят к большим гнездовым потерям. Но и у самцов, и у самок разного возраста среднее отклонение от начальной даты откладки первого яйца оказалось примерно равным, то есть 0-гипотеза не подтвердилась.

Таблица 5

**Величина отклонений от наиболее ранней в сезоне даты начала кладки у самцов и самок из разных возрастных групп.
Юго-восточное Приладожье 1978—2003 гг.**

Запаздывание начала кладки (суток)		Число известных случаев для:			
всех ad_1	всех ad_2	самцов ad_1	самцов ad_2	самок ad_1	самок ad_2
0 – 2 28	23	14	26	14	49
3 – 5 109	33	51	19	58	14
6 – 8 92	43	45	24	47	19
9 – 11 66	23	36	12	30	11
12 – 14 38	21	21	10	17	11
15 – 17 30	7	16	3	14	4
18 – 20 22	8	13	5	9	3
21 – 23 14	6	8	2	6	4
24 – 26 2	1	2	2	—	3
27 – 29 5	4	3	5	2	9
30 – 32 1	1	1	2		3
33 – 35 1	3	1	3		6
36 – 39 1	—	1	1		1
N 442	179	222	97	220	82
M 9,43	9,22	9,57	9,60	9,21	8,79
$\pm m$ 0,35	0,54	0,43	0,80	0,45	0,71

Ранее (Зимин, 1988) мы уже отмечали, что в наших широтах при длительном сохранении холодной весенней погоды возрастные различия, даже если они реально существуют, не могут проявиться в полной мере. Птицы старшей возрастной группы, потенциально готовые начать гнездиться раньше, не могут реализовать эту готовность из-за холодной погоды. Поэтому к моменту потепления и старые, и молодые особи, догнавшие старых по уровню готовности к гнездованию, приступают к откладке яиц в одинаковые сроки.

К группе ad_2 мы вынужденно относим всех птиц в возрасте двух лет и старше. Данные по возврату меченых местных взрослых особей на место прежнего гнездования у нас крайне малочисленны. За все годы на месте прежнего гнездования обнаружены только 21 самец и 6 самок. Из них 19 птиц были помечены как первогодки и вторично гнездились как двухлетние особи, 6 птиц в год кольцевания были определены как ad_2 и на следующий год могли быть как трехлетними особями (как 2 прослеженных с возраста 1 года), так и старше. Больше трех сезонов, однако, пока не встречалась ни одна возвратная особь.

Следовательно, основу ad_2 составляют у нас двухлетние (примерно 2/3) и трехлетние (1/3) особи. Поэтому даже если возрастные различия в сроках размножения у зарянок реально существуют, то при объединении всех взрослых птиц старше двух лет в одну общую группу они не смогут проявиться из-за преобладания второгодков. Последние вряд ли обладают достаточным опытом гнездования. До этого они гнездились лишь один сезон в жизни, и не всегда успешно.

В табл. 5 предпринята попытка обнаружить возрастные различия в отклонениях дат начала кладки у птиц разного возраста от наиболее ранней даты начала гнездования в каждый из исследованных сезонов. Представленные материалы таких различий не выявляют, и самцы и самки из выделенных возрастных групп в среднем отклоняются от начальных дат примерно одинаково, а полученные значения различий статистически незначимы.

Дополнительно на рис. 10 показана динамика вступления в размножение местных ad_1 и ad_2 зарядок (суммарно для самцов и самок). Здесь также можно убедиться в отсутствии каких бы то ни было возрастных различий.

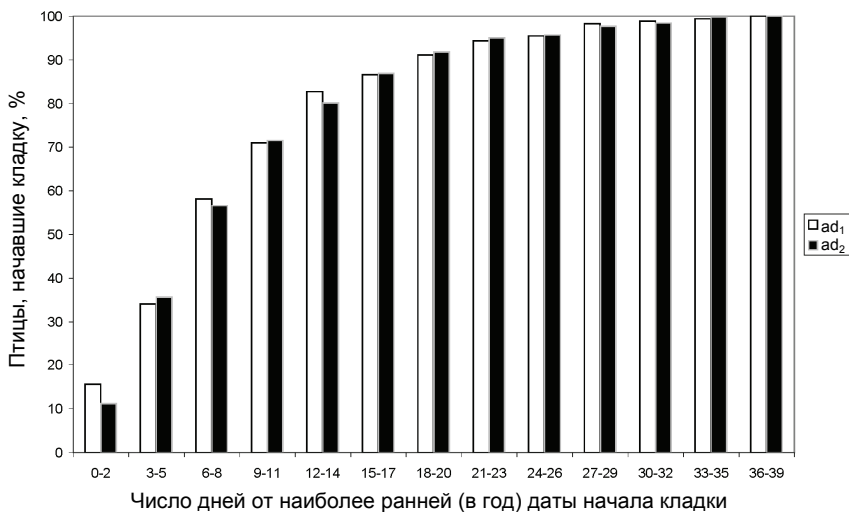


Рис. 10. Динамика вступления в размножение зарядок в возрасте ad_1 и ad_2

У птиц с коротким жизненным циклом, таких, как зарядка, в гнездовом населении всегда будут преобладать первогодки и двухлетки. У первых опыт размножения, естественно, отсутствует совсем, а у вторых исчисляется всего одним сезоном, который у разных птиц и в разные годы осуществлялся в разные сроки, на разных фенологических фазах весны, при разном состоянии погоды, кормовой базы и т. д. Далеко не у всех двухлеток предшествующее размножение завершилось успешно.

И говорить в данном случае о каком-то опыте предшествующего размножения представляется весьма странным. Птиц же в возрасте трех лет и старше среди местных гнездящихся зарядок (и других птиц с коротким жизненным циклом) единицы. Поэтому

эти птицы, даже при наличии четких отклонений от остальных по срокам начала гнездования, не оказывают существенного влияния на средний показатель, рассчитанный для всех ad_2 суммарно, найти возрастные различия в данной ситуации не удастся, даже если они реально существуют.

В идеале исследовать влияние возраста на различные параметры размножения можно на меченых птицах, окольцованных птенцах или как ad_1 (если они достоверно различимы). По зарянке, к сожалению, мы такими данными, достаточными для анализа, пока не располагаем.

Годовая изменчивость сроков размножения

Уже из предыдущих глав ясно, что сроки размножения зарянки в Карелии варьируют очень сильно и даже в северных широтах, вблизи от границы ареала, растянуты почти на месяц. Правда, выясняется это при достаточно большой продолжительности периода исследований. При кратковременных исследованиях вполне можно было бы прийти и к противоположному заключению. Так, если бы наши работы пришлись на 1984—1988 гг., то мы бы пришли к выводу об удивительном единстве сроков начала размножения зарянки в нашем регионе, колебавшихся в указанные годы лишь от 14 до 17 мая (см. табл. 2).

Не менее непостоянны и даты окончания размножения. За весь период они варьировали от 25 VI до 1—5 VIII, а в 1998—2003 гг. — всего лишь от 6 до 9 VII (см. табл. 2).

Следовательно, выводам относительно неодновременности начала или окончания размножения можно доверять лишь при достаточно продолжительном периоде работы в одной местности.

Основной причиной различий в датах начала размножения в разные годы являются состояние погоды и общая динамика развития весенних фенологических явлений на исследуемой территории. В целом для воробьиных птиц Карелии это обсуждалось нами ранее (Зимин, 1988).

Биотопические различия в сроках начала размножения

Более или менее равноценный сравнимый материал — только по трем четко различимым типам гнездовых местообитаний зарянки, имеющих на пробной площади «Маячино» и в окрестностях. Полученные данные сведены в табл. 6.

Выделенные типы местообитаний хорошо различимы по условиям существования для зарянки.

Ельники. В районе исследований они представлены старовозрастными лесами, местами, размещающимися на переувлажненных почвах. Поэтому на большей части из них прокопаны широкие (до 4 м) канавы двухметровой глубины. Древостой в основном плотносомкнутый. На более разреженных участках появляются сосна, береза, черная ольха и осина, развиты куртины елового подраста. Встречаются беспокровные, кисличные, черничные, сфагново-черничные ассоциации.

Прибрежные ельники, как и другие типы леса, на Ладоге подвержены периодическому воздействию сильных штормовых ветров и в связи с этим отличаются высокой степенью фаутности древостоя, обилием ветровала и ветролома. Ель с ее поверхностной корневой системой сильные ветра часто выворачивают вместе с корневой подошвой. В этих подошвах формируется множество ниш, вполне удобных для гнездования зарянки и других видов птиц. То, что образовалось в результате ветровала и ветролома ели, является прекрасным укрытием для выводков и линяющих птиц. Оба вида фаутности оказывают существенное влияние на распределение зарянок по территории как во время гнездования, так и позднее — при вождении выводков и во время смены оперения.

На влажных участках, как правило, появляется большое количество погибшей березы. После «обработки» дятлами и синицами в березовых пнях (и на их торцах) появляется множество полудупел, отдельные вполне пригодны для гнездования зарянки. Полно-

стью или частично сгнившие пни старых деревьев, обросшие мхами и кустарничками, образуют в ельниках многочисленные более или менее высокие кочки, стенки которых от основания до верхней части постоянно становятся местами размещения гнезд зарянок.

Приручейные ассоциации представлены еловыми, лиственными и смешанными насаждениями. Они обычно сильно разрежены. Поймы ручьев, как правило, заболочены и на редицах и в окнах обильно зарастают таволгой. Местами здесь развит подрост ели и черной ольхи. По опушкам леса вдоль поймы всегда в изобилии встречаются ветровал с корневыми подошвами и множество пней, различающихся высотой и степенью загнивания древесины. Поймы ручьев на стационаре захламлины также продуктами жизнедеятельности бобров, не образующих здесь, однако, стационарных поселений. Весной ручьи обычно бывают полноводными, но к середине лета чаще всего пересыхают, а вода сохраняется лишь в наиболее пониженных участках.

Птицы, поселяющиеся в пойме ручьев, имеют дополнительный источник питания — водных беспозвоночных животных, которых зарянки и другие лесные птицы могут добывать даже в период похолоданий и при установлении сплошного снежного покрова. В подобных ситуациях на берегах лесных ручьев мы всегда наблюдали высокие концентрации кормящихся лесных птиц. Заметно бóльшая стабильность и доступность водных беспозвоночных, их меньшая зависимость от внешних температур воздуха хотя бы частично снимают энергетическую напряженность, которая неизбежно возникает у птиц в критических погодных условиях. Это отражается и на сроках гнездования зарянок. В приручейных ассоциациях они приступают к откладке яиц достоверно раньше, чем в других типах местообитаний на суходолах (см. табл. 6). В какой-то мере здесь повторяется то же, что мы наблюдаем у местных камышовок. Начало гнездования видов, экологически более гидрофильных, менее зависимо от хода температур воздуха, чем камышовок, предпочитающих селиться на суходолах (Попельнюх, 2002).

Таблица 6

Биотопические различия в сроках размножения

Даты начала кладки	Число известных случаев		
	Ельники	Молодняки	Приручейные ассоциации
26—30 апреля			2
1—5 мая		3	4
6—10 мая	6	9	11
11—15 мая	18	14	11
16—20 мая	25	35	12
21—25 мая	33	20	18
26—31 мая	25	13	3
1—5 июня	4		3
6—10 июня	4	2	
N	115	96	64
M	21,52	18,68	16,44
± m	0,64	0,7	1,03
	E-M и E-Па $p < 0,001$ M-Па n.st.		

Молодняки. Почти половину пробной площади в «Маячино» занимают молодые хвойно-лиственные насаждения. В начале периода исследований это были примерно 16-летние молодняки, перешедшие затем в стадию жердняков. С ходом сукцессии растительности орнитофауна участка изменялась. Зарянка начинает осваивать хвойно-лиственные молодняки, достигшие 11-12-летнего возраста (Зимин, Кузьмин, 1980), и начальные периоды нашей работы характеризовались постепенным нарастанием плотности гнездового населения. Сейчас разреженные участки жердняков перешли в разряд предпочитаемых гнездовых местообитаний зарянки, а загущенные еловые жердняки она полностью покинула. Распределение вида по территории стационара стало менее равномерным и во многом определяется плотностью гнездового населения. При низких значениях D зарянки заселяют лишь наиболее предпочитаемые участки, при высоких — начинают осваивать и второстепенные типы местообитаний, поселяясь даже на территориях, гнездование на которых регистрировалось лишь раз в несколько лет.

Молодые насаждения представлены на стационаре в основном разреженными березово-еловыми насаждениями или участками с хорошо сохранившимися культурами сосны с примесью березы. Ель повсеместно в молодняках представлена довольно густыми куртинами подроста, разными по площади. Местами культуры сосны не прижились, не появилось и самосевного подроста ели, и сформировались загущенные монокультуры березы.

По сравнению со спелыми приладожскими лесами молодняки весной прогреваются гораздо быстрее. Снежный покров разрушается здесь и исчезает уже к первой декаде мая, тогда как в ельниках отдельные островки снега могут сохраняться почти до середины июня. После многоснежных зим, когда в ельниках пробной площади снег сохраняется еще после начала размножения, многие зарянки переходят в молодняки, уже давно освободившиеся от снежного покрова. То есть отмеченное в табл. 6 опережение дат начала размножения в молодняках по сравнению со спелыми ельниками не случайно.

К сожалению, мы не располагаем материалами по гнездованию зарянки в культурном ландшафте — в городских садах и парках, около населенных пунктов сельского типа и в куртинах лесонасаждений среди сельхозугодий. В этих типах местообитаний все фазы весны наступают гораздо раньше, чем в типично таежных лесах. Не исключено, что здесь размножение зарянки осуществляется в целом в более ранние сроки. Во всяком случае, на соседних территориях Финляндии пики откладки яиц смещены на более ранние, чем у нас, сроки. А в южной Финляндии многие лесные уголья представлены узкими перелесками между обширными сельхозугодьями.

Географические различия в сроках размножения

В пределах ареала гнездовой сезон зарянки, судя по опубликованным данным, в целом растянут со 2 марта до 1—5 августа. При этом самые ранние даты начала откладки яиц характерны отнюдь не для наиболее южных точек ареала, а для Англии (Lack, 1956). В самых южных точках ареала, у 30—40° с.ш., известные даты

наиболее раннего размножения относятся к середине — концу марта (Канарские острова, Vanneman, 1963; цит. по: Stump, 1988). На Азорских островах и в Северо-Западной Африке зарянки приступают к размножению с середины апреля (Lack, 1956; Stump, 1988); в южной Европе — в начале апреля, в центральной — с конца этого месяца (Makatch, 1976). В начале апреля появляются первые яйца в кладках зарянки в горах Северного Кавказа (Поливанов, Поливанова, 1986), в начале — середине апреля — в Крыму (Костин, 1983). В Литве, Южной Финляндии и Ленинградской области самые ранние даты начала кладки зарегистрированы 26—30 апреля (Aleknonis, 1984; Naartman, 1969; Мальчевский, Пукинский, 1983 б). В южной Карелии самые ранние кладки начинаются в эти же сроки — 28 апреля, но за последние 40 лет столь раннее начало гнездования отмечено лишь дважды. Средняя дата начала первых кладок приходится здесь только на 23 мая, а пики первых кладок в Литве — на первую; в Ю. Финляндии и Ленобласти — на вторую, в Карелии — на третью декаду мая (см. рис. 3).

Хотя зарянка — вид с облигатной бициклией размножения, все цитируемые авторы представляют динамику откладки яиц единой кривой, без дифференциации на первую и вторую кладки. При рассмотрении данных (см. рис. 5) обращает внимание прежде всего отсутствие пика второго цикла размножения в ряде точек ареала. Более или менее четко выраженная двухпиковость кривой, кроме Карелии, заметна только на кривых, характеризующих ход размножения в Ленинградской области и Литве. Вместе с тем все авторы уверенно пишут о выкармливании зарянками двух выводков за сезон. Предполагается (строгих доказательств мне пока неизвестно), что в южных и западных частях ареала отдельные пары могут воспитать и по три выводка за сезон. В принципе это возможно даже в Карелии, где дефицит времени в годовом цикле ощущается острее всего.

Вторые пики на кривых динамики откладки яиц отсутствуют даже там, где они основаны на большом фактическом материале, например, в Англии (Lack, 1956). Нет даже намека на второй пик на территории Финляндии, смежной с Карелией, где оба пика

выражены совершенно четко. Причины этого, на наш взгляд, заключаются в разных методах получения фактических данных.

Там, где данные о гнездах поступают в картотеки от разных людей, всегда будет слишком велико влияние субъективного фактора, а именно инертности мышления большинства наблюдателей. Вторые выводки зарянок воспитываются на фоне прекращения гнездования большинством птиц, и коль в природе нет или крайне мало гнезд птиц с моноциклическим размножением, то наблюдатели прекращают искать гнезда и бициклических видов. В этом плане интересно сравнить данные по двум смежным территориям в Приладожье (рис. 11). Одна из них — это «Маячино», где гнездовая биология зарянки изучалась систематически и целенаправленно, другая — Гумбарицы, где гнезда зарянок находили в основном случайно при выполнении других работ эколого-фаунистического плана. В «Маячино» два пика на общей кривой выражены абсолютно четко, в Гумбарицах наличие второго выводка характером кривой не подтверждается вовсе, хотя бициклиция зарянки доказана абсолютно строго и встречается не реже, чем в «Маячино».

Приведенные данные означают, что близкую к реальной схему динамики гнездования можно получить только при целенаправленном и систематическом сборе материалов по гнездованию вида. В остальных случаях мы получаем существенно искаженную картину динамики размножения.

Динамика откладки яиц зарядкой в Карелии показана дифференцированно для каждого выводка (см. рис. 4). В выборке для составления этого рисунка использованы достоверные случаи бициклии для меченых пар зарянок.

При рассмотрении данных по продолжительности гнездового сезона в разных точках ареала (см. рис. 3, 5) обращает внимание одновременность окончания размножения при резко различных датах его начала. Всюду в ареале зарянки завершают сезон примерно во второй декаде июля. Уже после 10 июля в Карелии в размножении принимают участие только 1,3 %, а в Англии — менее 0,4 % (Lack, 1946) гнездовых пар.

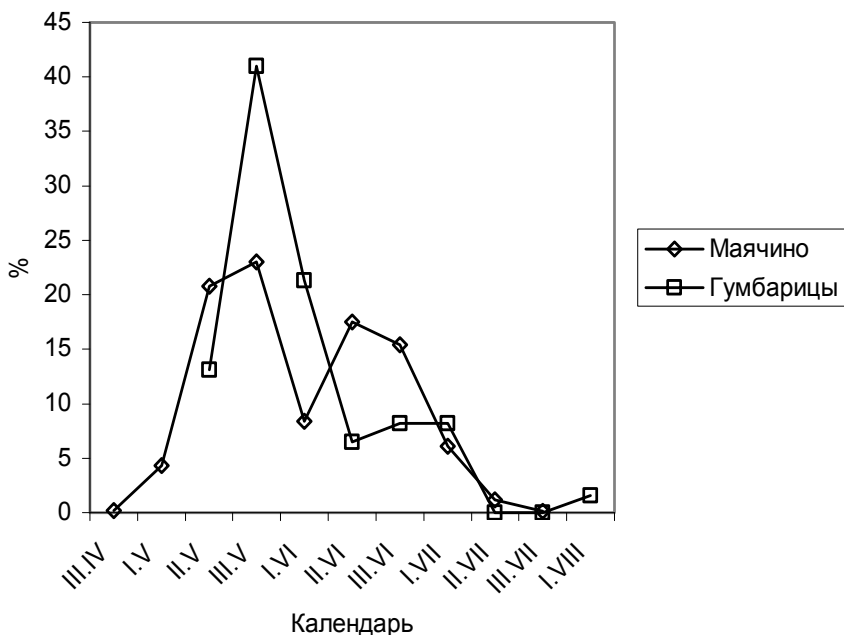


Рис. 11. Динамика откладки яиц в «Маячино» и Гумбарницах

У 85 % приладожских зарядок начало первых и части вторых кладок осуществляется на увеличивающейся и максимальной продолжительности дня в году. Первое гнездование зарядки начинают у нас на фотопериоде $15^{30-18} \text{ C} : 8^{30-6} \text{ T}$; второе начинается на $18^{15} \text{ C} : 5^{45} \text{ T}$, а заканчивается на $16^{40} \text{ C} : 7^{20} \text{ T}$. Для сравнения можно указать, что в Англии зарядки начинают гнездиться иногда уже в первых числах марта, то есть за три недели до дня весеннего равноденствия при преобладании темновой фазы. На сравнительно коротких фотопериодах размножаются зарядки на самом юге ареала — на Азорских (30° с.ш.) и Канарских (40° с.ш.) островах.

Важно подчеркнуть, что абсолютное большинство зарядок повсюду в ареале начинают и первое и второе размножения на возрастающем фотопериоде.

Еще что мы считаем необходимым подчеркнуть особо — это то, что способность иметь большие кладки из 7-8 яиц наши зарянки сохраняли только на нарастающем и максимально длинном в году фотопериоде.

С началом сокращения длины дня способность к началу второго размножения сохраняют только 15 % птиц, а после уменьшения длины дня всего на 0,5 часа — уже только 1,3 %. Примерно столько же птиц прекращают размножение на увеличивающемся фотопериоде.

В противоположность размножению абсолютное большинство видов *Passeriformes* (и особей) в наших широтах начинают смену оперения только на сокращающейся длине дня. Их общее число особенно возрастает после сокращения дня на 0,5—1 час. Единицы и очень немногие виды приступают к линьке на еще увеличивающейся длине дня — в первые две декады июня. Максимально ранние сроки начала постювенальной и послебрачной линек у зарянки в Приладожье относятся к последним числам июня — первой пятнадцатке июля, то есть примерно через неделю после дня летнего солнцестояния.

Забегая вперед, отметим также, что вторые кладки у зарянок в Карелии нередко бывают более крупными или такими же, как первые, но характерно это лишь для птиц, приступающих ко второму размножению до 22—24 июня, то есть на возрастающей длине дня. У пар, начинающих вторую кладку в июле, она в 72 % случаев была меньше первой на 1—3 яйца. На увеличивающейся длине дня разница между первой и второй кладками сокращалась от +0,33 до —0,44 яйца; в среднем на $0,27 \pm 0,10$ яйца. В пятидневку с максимальной продолжительностью светлой части суток этот показатель составлял — 0,56 яйца, а вторые кладки, начатые на сокращающейся длине дня, были в среднем на $1,26 \pm 0,11$ яйца меньше первых (разница высокодостоверна). Только в одном случае (1,6 %) вторая кладка, начатая 27 июня, оказалась на 1 яйцо больше первой. До 20 июня у 25,3 % гнездовых пар вторая кладка превышала первую на 1-2 яйца. Примечательно, что, как отмечает Д. Лэк (Lack, 1946), у английских зарянок величина кладки начинает резко сокращаться также в июне.

Общие затраты времени на размножение

Размножение — важнейший этап годового цикла, осуществляемый на родине. Необходимо знать поэтому, какую часть общего периода пребывания птиц на местах гнездования и линьки он занимает и как это соотносится с затратами времени на другие этапы годового цикла.

Так как мы работали с маркированным местным гнездовым населением, то имеем возможность точно рассчитать, сколько времени контролируемые особи затратили на каждый из этапов годового цикла при участии в моно- и бициклическом гнездовании.

Время, необходимое на полный гнездовой цикл, складывается из затрат на следующие фазы:

	1-е гнездование	2-е гнездование
— постройка гнезда	4 дня	3—4 дня
— откладка яиц 1-й кладки	5—8 дней	3—8 дней
— инкубация яиц	12 дней	12 дней
— выкармливание гнездовых птенцов	12 дней	12 дней
— вождение выводка	16—20 дней	16—22 дня
— Всего	49—56 дней	46—58 дней

В целом, таким образом, на воспитание двух выводков за сезон зарянкам необходимо 95—114 дней, а при наличии перерыва на отдых между первым и вторым гнездованием — более 120 дней.

В среднем наши зарянки проводят на местах размножения и линьки 154 дня, а от начала размножения до отлета — 129 дней.

На время пребывания на родине приходится также линька, длящаяся и у сеголеток, и у старых птиц около 60 дней, а также период гиперфагии и накопления энергетических резервов. Сопоставление суммарных затрат времени на все весенне-осенние этапы с расчетными данными дает полное несовпадение. Общая сумма теоретических затрат времени намного превышает весь период пребывания зарянок в Карелии. Получается, что времени едва хватает только на размножение.

Реально же большинство наших зарянок нормально воспитывают и по два выводка, и успевают сменить оперение, и подготовиться к миграции за 129 дней от начала размножения. А достигается это благодаря совмещению смежных этапов годового цикла и фаз внутри них.

На индивидуально маркированных особях мы имеем возможность проследить за реальными затратами времени 138 пар зарянок, размножавшихся дважды за сезон, и 106 пар, успешно воспитавших только один выводок. При расчете индивидуальных затрат времени на размножение мы сделали только одно допущение: распадение вторых выводков усредненно происходит в 30-дневном возрасте.

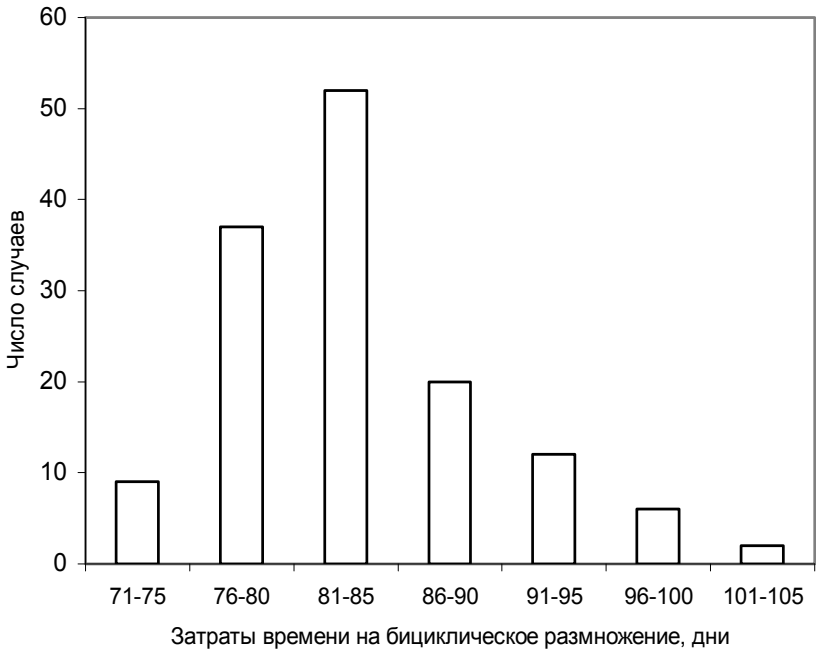


Рис. 12. Изменчивость затрат времени на воспитание двух выводков за сезон у 138 гнездовых пар зарянок за сезоны 1986—2004 гг. в «Маячино»

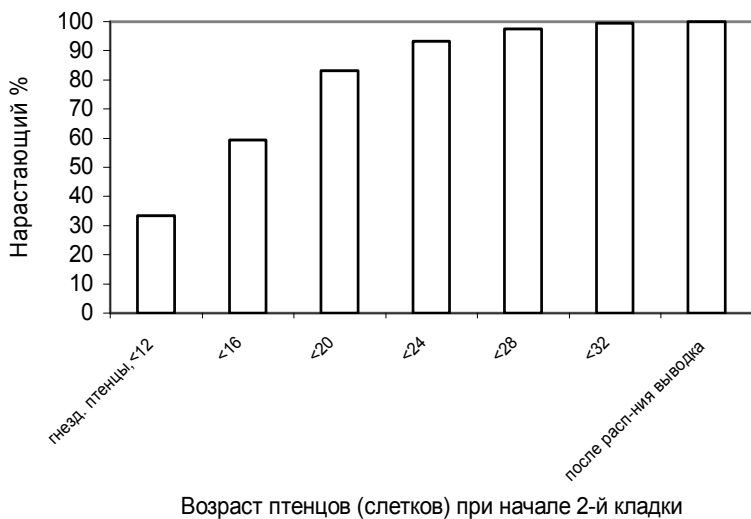


Рис. 13. Особенности совмещения первого и второго гнездования у зарянки в Приладожье

Индивидуальные затраты времени на оба цикла размножения варьировали от 72 до 101 дня при среднем показателе — 83,4 дня. На рис. 12 показана индивидуальная изменчивость затрат времени на воспитание двух выводков. Из рис. 13 следует, что 33,5 % пар совмещают начало второй кладки с выкармливанием гнездовых птенцов, 66 % — с вождением выводка, и только в двух случаях (0,5 %) первый и второй циклы размножения оказались полностью разобщенными. Большинство зарянок (83,2 %) приступают ко второй кладке или при гнездовых птенцах, или в первые 8 дней после их вылета из гнезд. Совмещение двух циклов размножения в нашей широтно-долготной зоне бывает, таким образом, очень полным и у 4/5 птиц осуществляется при возрасте птенцов первого выводка в 7—20 дней. Лишь 16,3 % приступают ко второму размножению, когда слетки достигают возраста 21—32 дня.

Кроме общих затрат времени на размножение, целесообразно рассмотреть и сроки начала и окончания гнездовых забот при моноциклии и полициклии.

При бициклии даты начала размножения варьировали между 4 V и 6 VI при средней дате 18,7 V, а распадение вторых выводков укладывалось в период 22 VII—02 IX со средней датой 9,6 VIII (83 дня между средними датами).

Как выяснилось, средние затраты времени на весь период размножения не зависели от дат его начала: парам, приступившим к размножению 1—15 V, на него требовалось 83 дня; 16—25 V—83,16, а после 26 V — 83,14 дня (рис. 14).

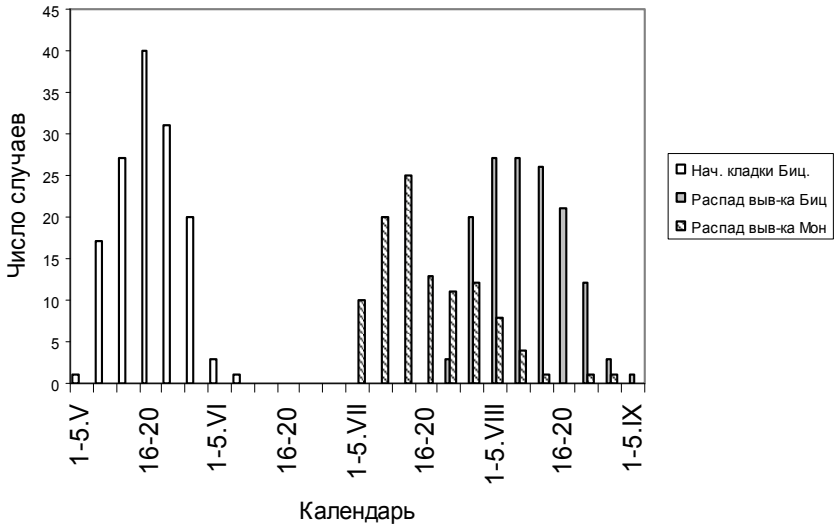


Рис. 14. Периоды начала первой кладки и распадаения вторых выводков при бициклии и период распадаения выводков при успешной моноциклии гнездования зарянки. «Маячино», 1986—2004 гг.

На послебрачную линьку зарянкам требуется около 60 дней (столько же и на постювенальную). Как будет показано в т. 2, смена оперения начинается или при выкармливании гнездовых птенцов (отдельные самцы), или при вождении выводка (большинство птиц обоего пола), и только некоторые самки приступают к линьке после окончания забот о выводке.

За счет указанного совмещения взрослые зарянки экономят 2—4 недели. А так как окончание смены пера всегда совпадает у местных зарянок с периодом гиперфагии и накоплением миграционного жира, а отлет происходит до окончания линьки, то это обеспечивает дополнительный выигрыш во времени в 10—15 дней. В целом благодаря названным совмещениям последовательных фаз и этапов годового цикла зарянки в Карелии успевают завершить их все до конца августа — середины сентября. Это означает, что и линька, и подготовка к миграции, и сам перелет к местам зимовки осуществляются у большинства взрослых зарянок Приладожья при вполне комфортных условиях и при длине дня, превышающей 12—16 часов.

Лишь около 11 % взрослых зарянок, завершающих вождение выводков после 20 VIII, приступают к смене оперения лишь в первой-второй декадах августа и завершают ее в первой половине октября (уже на трассе пролета). Окончание линьки у них нередко происходит при неблагоприятной погоде с температурами воздуха, близкими к отрицательным, или при заморозках, при периодическом образовании временного снежного покрова (за последние 40 лет снежный покров окончательно сформировался к 8 октября только однажды) и при ФП 10 С : 14 Т. Конечно, зарянки адаптированы к жизни в подобных условиях и часто сталкиваются с ними на зимовках. Но следует учитывать, что зимой их организм не испытывает тех дополнительных энергетических нагрузок, которые характерны для птиц, не завершивших линьки и мигрирующих поздней осенью.

Резко неблагоприятные условия обитания в октябре возникают в северных частях ареала не каждый год, и, как уже отмечалось выше, сталкиваются с ними только около 11 % успешно (!) гнездившихся взрослых особей. Если учесть и число птиц, потерявших гнезда и не приступивших к повторному размножению, то доля поздно линяющих и мигрирующих зарянок окажется менее 8—10 %. Даже если допустить, что большинство таких птиц погибнет, не долетев до зимовок, то общепопуляционная ежегодная смертность увеличится не очень существенно (это, в общем-то, «запла-

нированная» смертность). Нечто подобное происходит и с сеголетками, родившимися в поздние сроки. Подробнее это предполагается обсудить во втором томе монографии.

Представляет интерес сравнение приведенных выше данных с затратами времени на размножение у птиц, ограничившихся выкармливанием только одного выводка за сезон. На рис. 14 видно, насколько раньше эти птицы завершают родительские заботы. В среднем выводки, выкормленные при моноциклическом размножении, распадаются 18 VII, то есть на три недели раньше, чем вторые выводки при бициклики гнездования. Почти у 2/3 моноциклических пар (64 %) родительские заботы завершаются до 20 VII (22 VII — самая ранняя аналогичная дата у бициклических зарянок), а у 86 % это происходит до 31 VII. Таким образом, зарядки, ограничивающиеся низким вкладом в воспроизводство популяции, получают за счет этого не только значительный выигрыш во времени, но и возможность завершения всех послегнездовых этапов годового цикла при комфортных условиях. Кроме того, и на зимовки они прибывают, очевидно, раньше остальных, что позволяет им занять оптимальные местообитания.

Есть еще одна группа взрослых птиц, которые после потери гнезда не возобновляли кладку. Здесь мы можем, правда, говорить лишь о самцах, остающихся на своих индивидуальных территориях и контролируемых нами. Гнездовые потери в подобных случаях могут иметь место в течение всего мая — июня. После неуспешной попытки размножения не всем самцам удается привлечь новых самок. Как правило, они продолжают активно петь на своих участках до конца июня — начала июля. И затем приступают к линьке. Очевидно, именно таких самцов мы отлавливаем уже мигрирующими во второй половине августа на 11-й стадии послебрачной линьки. Размножение у птиц этой группы остается вообще нереализованным, зато они имеют самые лучшие предпосылки для успешной выживаемости, по крайней мере, до зимовки.

Было бы крайне интересно сравнить возвращаемость на прежние места гнездования птиц в зависимости от репродуктивных

усилий в предыдущем году. К сожалению, материала такого рода у нас очень мало, поскольку наши зарянки на удивление редко и далеко не каждый год возвращаются на места предыдущего размножения. Сразу же отметим: вообще никаких данных у нас нет по птицам третьей группы — это, возможно, связано с тем, что отложить их на гнездах до момента разорения удавалось в исключительно редких случаях.

По результатам сравнения двух первых групп материал также ограничен, но рассмотреть полученные результаты имеет смысл, тем более что для большинства оказалась известной история их размножения в предыдущем году (табл. 7).

Таблица 7

Возвращение зарянок на прежние места гнездования в зависимости от участия в бициклическом или моноциклическом размножении в предыдущем году

	Самцы	Самки
Возврат после бициклического размножения	15	4
Возврат после моноциклического размножения	4	1
Возврат после участия в полигинии	—	1
История гнездования не прослежена	4	1

Имеет смысл оценить также периоды окончания репродуктивных забот в годы, предшествующие возврату на прежнее место размножения (табл. 8).

Таблица 8

Даты окончания репродуктивных забот у зарянок в год, предшествующий их возврату на прежнее место гнездования

	n	11— 15	16— 20	21— 25	26— 31	1—5	6— 10	11— 15	16— 20	21— 25	26— 31	В среднем
Самцы	19		2	1	4	3	2	3	3		1	5 VIII
Самки	16	1		2	1	1	1					27 VII

На основании данных, приведенных в двух предыдущих таблицах, вряд ли можно делать сколько-нибудь определенные заключения. Материала для этого явно недостаточно. Можно лишь констатировать, что бициклия размножения в нашей широтно-долготной зоне не является препятствием для нормальной выживаемости участвовавших в ней птиц. Преобладание самцов и самок, гнездившихся дважды за сезон, над птицами, ограничившимися воспитанием одного выводка, может быть связано с большим общим числом особей, окольцованных нами при бициклии. Возврат самцов после бициклического размножения оказался даже больше — $7,5 \pm 1,8 \%$, чем после моноциклии — $4,44 \pm 2,15 \%$, но различия незначимы статистически. Показатели возврата самок различались менее значительно, но само расчетное значение ρ для моноциклического размножения получилось недостоверным ($< 2 \rho$) — $1,35 \pm 1,34 \%$, хотя и было меньше, чем при полициклии, — $1,9 \pm 0,9 \%$.

Можно отметить также, что средние сроки окончания размножения у птиц, давших возвраты, были более ранними, чем общие средние многолетние. Но более привлекательным представляется факт успешной выживаемости и возвращения на родину самца зарянки, который в предыдущем году закончил водить выводок только 30-31 VIII 1992 г. Уместно напомнить, что самая поздняя известная нам такая дата для Приладожья — 2 IX. Этот самец впервые был отловлен в 1991 году, когда тоже воспитал 2 выводка за сезон. В 1992 г. его первое гнездо было разорено (1-е яйцо отложено 12 V) с маленькими птенцами 2-3 VI.

Повторное гнездование было начато 9 VI. Выводок из 8 слетков самец водил до конца июля, а самка 17 VII приступила к формированию новой кладки из 5 яиц. Пара успешно выкормила 4-х птенцов, вылетевших из гнезда 16 VIII. Примечательно, что оба партнера начали линьку в начале периода выкармливания гнездовых птенцов. Самец 2-3 VIII при птенцах в возрасте 2-3 дней имел только-только выпавшие 10-е первостепенные маховые перья на обоих крыльях, у самки та же стадия была отмечена тремя днями позднее — 9 VIII. Выводок из этого гнезда распался 30-31 VIII. У членов пары линька, таким образом, осуществлялась при вполне благоприятных условиях и завершилась, видимо, в последних числах сентября.

Представляет интерес проверка некоторых 0-гипотез, предполагающих наличие связи общих затрат времени на размножение с некоторыми другими параметрами.

0-гипотеза: при более раннем начале размножения общие затраты на него снижаются. Средние затраты времени у птиц, начавших размножение до и после 15 мая, оказались практически одинаковыми. 0-гипотеза не подтвердилась. Попытались сравнить также среднегодовые величины затрат времени на размножение со среднегодовыми датами начала первой кладки и датами распадаения вторых выводков (табл. 9). Для начальных дат связь не подтвердилась ($r = -0,09$), а окончание репродуктивных забот оказалось слабо, но все же связано с длительностью репродуктивного периода ($r = 0,36$). Более существенно среднегодовые затраты времени на размножение оказались связанными со среднегодовой величиной промежутка между 1-м и 2-м гнездованием ($r = 0,645$).

Таблица 9

Среднегодовые затраты времени на размножение

Год набл.-ний	Среднегодовые затраты времени на размножение	Среднегодовые даты		Среднегодовой промежуток между 1 и 2-м гнездованием*
		начала 1-й кладки	распадаения 2-х выводков	
1986	82,5	15,1 V	5,2 VIII	15,2
1988	81,6	24,3 V	30,8 VII	16,2
1989	81,5	9,4 V	28,8 VII	15,1
1990	91	14,4 V	12,4 VIII	21
1991	80,5	22,1 V	9,7 VIII	13,7
1992	85,1	15,1 V	7,1 VIII	15
1993	85,1	11,6 V	3,7 VIII	14,5
1995	80,7	19,8 V	9,3 VIII	12,7
1997	84,8	29,1 V	20,8 VIII	16,8
1998	79,6	21,6 V	12,1 VIII	12,8
2001	79,8	13,4 V	0,7 VIII	13,4
2002	91,8	20 V	15,4 VIII	17,75
2003	78,8	21 V	14,1 VIII	18,3
2004	84,5	21,7 V	13,2 VIII	

* По возрасту pull 1-го выводка в день откладки яйца во второе гнездо.

По другой 0-гипотезе, оценивается влияние возраста партнеров. Предполагается, что более опытные ad₂ будут быстрее завершать родительские заботы, чем птицы, гнездящиеся впервые. Сравнение выполнено отдельно для самцов и самок (табл. 10). 0-гипотеза подтверждается крайне слабо и недостоверно. В целом у старых птиц затраты на гнездование меньше, чем у впервые гнездящихся, всего на 1 день — $83,1 \pm 0,7$ против $84,1 \pm 1,3$ дня (n.st.).

Таблица 10

Затраты времени на размножение у птиц разного возраста

Затраты, дней	Самцы		Самки	
	ad ₂	ad ₁	ad ₂	ad ₁
72—74		5	2	2
75—77	5	6	2	6
78—80	10	20	11	17
81—83	11	25	8	25
84—86	7	15	5	16
87—89	3	6	1	8
90—92	2	6	2	6
93—95		5	1	4
96—98	1	3	3	3
99—101	2			2
105—107				
108—110		1		1
111—113				
114—116		1		1
N	41	92	35	91
M±m	83,1±0,9	83,7±0,8	82,94±1,04	84,24±0,75

По еще одной 0-гипотезе предполагалось, что общие затраты времени на размножение будут ниже у птиц, заселивших территории более высокого качества (табл. 11). Однако результаты сравнения оказались полностью противоположными 0-гипотезе. Больше всего времени расходовали на выведение двух выводков птицы, гнездившиеся на территориях лучшего качества. Полученные различия, правда, статистически незначимы.

Выкармливание гнездовых птенцов первых выводков при ранних сроках начала кладки в отдельные годы сопровождалось стопроцентной гибелью гнездовых птенцов, если их вылупление совпадало с началом затяжного похолодания.

Таблица 11

Затраты времени на размножение на территориях разного качества

Затраты, дни	Качество территории, баллы				
	5	4	3	2	1
72—74		2	2	1	1
75—77	1	2	1		
78—80	10	4	4	1	
81—83	14	8	5	1	1
84—86	7	8	2		
87—89		2	1	1	1
90—92	5	1			
93—95	4				
96—98		3			
99—101	1		1		
105—107					
108—110		1			
111—113					
114—116	1				
N	43	31	16	4	3
M	85	84,3		81,8	

Вероятность похолоданий наиболее высока на ранних этапах весны и снижается постепенно (гл. 1). В принципе при любых датах начала первых кладок стопроцентной гарантии благоприятного исхода размножения карельская погода не дает. Но особенно губительным часто становится неоправданно раннее начало откладки яиц (гл. 9).

Вожделение первых выводков и весь второй цикл размножения осуществляются в более комфортных температурных условиях. Они приходятся на июнь — август, когда среднедекадные температуры воздуха становятся максимальными в году и достигают 11—16 °С. Июль, август — самые теплые месяцы года в Карелии с относительно стабильной температурой.

Примечательно, что именно на этот период приходится уязвимое время в онтогенезе молодых птиц — становление их самостоятельности. Стабильность внешних условий для молодых птиц, еще не освоивших всего набора кормов и приемов добывания пищи, крайне важна для их успешного выживания.

Глава 6

ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ

В этой главе анализируются только данные по числу яиц в кладках тех гнездовых пар зарянки, которые можно было более или менее точно дифференцировать по участию в двукратном или однократном размножении. Вместе с тем мы располагаем данными по полной величине кладки большого числа гнезд, предшествующая или последующая судьба которых не прослежена, и разделить гнезда на первые или повторные, повторные или вторые было невозможно.

Включение подобных данных в анализ может исказить реальную картину изменчивости величины кладки, поэтому мы предпочли ограничиться данными по размножению зарянок, определенных как птиц с би- или моноциклическим гнездованием. Случаи, где дополнительно используются данные по всем известным гнездам, оговорены особо.

Кладки из 8 и 9 яиц. Крупные кладки из 8 и 9 яиц у зарянок в Карелии встречаются намного реже, чем вполне обычные кладки из 7 яиц (3,5 и 43,3 %, соответственно). С 9-ю яйцами известно всего 2 гнезда, с 8-ю — 26. Резкие различия во встречаемости кладок из 7 и 8-ми яиц, при разнице по номиналу всего в 1 яйцо, не вполне обычное и явно не случайное явление.

Кладки из 8 яиц в среднем встречаются раз в 3-4. За последние 19 лет мы находили их только в течение 7 сезонов, причем в 4-х было найдено всего по 1 гнезду.

Кроме того, в данных по крупным кладкам привлекают внимание и другие моменты. Например, их встречаемость в большей мере приурочена к сезонам с повышенной D (82,1 пары/км² против 71,8 пары/км²).

Необычно воспринимается также и появление кладок из 8 яиц во второй половине июня (вплоть до 23 VI) и даже при втором размножении у бициклических пар. Это никак не вписывается в схему закономерного сезонного снижения величины кладки у зарянок Карелии.

Вполне естественно было бы ожидать появления кладок из 8 яиц прежде всего на территориях высокого качества, но из 13 случаев в 6-ти гнезда размещались на участках удовлетворительного качества, в 3-х — хорошего и только в 4-х — высокого качества.

Допустимо также то, что крупные кладки являются прерогативой птиц, уже гнездившихся ранее. Но и это не подтвердилось — из 19 самок, имевших гнезда с 8-ю яйцами, только в 4-х случаях они принадлежали ad_2 , а из 18 самцов — в 8-ми.

Все эти несоответствия, нерегулярность и определенная нелогичность встречаемости кладок из 8 яиц наводят на мысль о том, что они хотя бы частично появляются за счет так называемых паразитарных яиц, которые подкладываются в гнезда хозяев другими самками.

В принципе это вполне вероятно и может случиться при следующих обстоятельствах:

— У самки на соседней территории яйцо полностью сформировалось до окончательного завершения постройки гнезда.

— Самки, потерявшие гнезда с неоконченными кладками, вынуждены освобождаться от готовых, но еще не снесенных яиц. Как быстро происходят в подобных ситуациях процессы резорбции наиболее крупных фолликулов и на какой стадии развития формирование яйца становится уже необратимым у зарянки, — неизвестно. Но от яиц, готовых к откладке и находящихся в клоаке, самки должны освобождаться. Вполне вероятно, что для этого они используют гнезда других самок, еще не завершивших кладку полностью. Найти подходящие для этого гнезда — для самок не проблема. Они легко могут сделать это, ориентируясь на характерное поведение птиц в период формирования кладки.

— Уже неоднократно указывалось, что после потери гнезда самки покидают участки самцов и смещаются при этом на расстоя-

ние не менее 1 км. Среди них могут встречаться особи, которым необходимо освободиться от готового к откладке яйца. Отсюда понятно, что появление паразитарных яиц вовсе не обязательно должно происходить после гибели неоконченных кладок на территориях, смежных с хозяевами гнезда с 8-ю яйцами.

Хотя прямых доказательств появления паразитарных яиц в кладках из 8 яиц у нас нет, исключать определенную возможность именно такого пути появления крупных кладок из 8 и 9 яиц, видимо, не следует. Но надо полагать, однако, что паразитарные яйца с еще большей вероятностью могут появляться и в кладках меньшего размера, тем более что такие кладки встречаются чаще, чем крупные. Это установлено для многих видов птиц, а из Passeriformes на большом материале доказано для обыкновенного скворца и мухоловки-пеструшки (Нумеров, 2003).

Мы также имеем два факта, доказывающих участие посторонней самки зарянки в формировании контролируемых нами кладок. В одном случае за 5 дней от даты появления первого яйца в гнезде оказалось 6 яиц, в другом — 7 яиц было отложено в гнездо за 6 дней. Следует признать, однако, что специальных наблюдений за формированием конкретных кладок мы не проводили. На начальных фазах гнездования зарянки чрезвычайно чувствительны к фактору беспокойства и легко бросают строящиеся гнезда, неоконченные и даже полные кладки в начале инкубации, если их потревожить в это время. Поэтому птиц на этих фазах гнездового цикла мы старались тревожить как можно реже.

В монографии А. Д. Нумерова (2003) зарянка не приводится в списке видов, для которых отмечен внутривидовой паразитизм. Вместе с тем в Карелии факты такого паразитизма установлены для дрозда-белобровика (Т. Ю. Хохлова, устн. сообщ.), веснички (Н. В. Лапшин, устн. сообщ.) и мухоловки-пеструшки (А. В. Артемьев, устн. сообщ.). Для веснички методом ДНК-дактилоскопии это доказано также в Норвегии (Vjornstad, Lifjfeld, 1997, цит. по: Нумеров, 2003). Для мухоловки-пеструшки существует достаточное число доказательств внутривидового паразитизма в различных частях ареала (Нумеров, 2003). На зарянке, насколько нам известно, подобного рода анализов пока не выполнялось.

Следует отметить также, что изредка в кладках зарянок отмечаются отдельные яйца (одно на кладку), более или менее резко отличающиеся степенью пигментации фона и крапа, а также размерами и формой. Но является ли это свидетельством участия посторонних самок в формировании подобных кладок, не установлено.

В целом надо признать, что проблема паразитарных яиц у зарянки, как и у большинства прочих *Passeriformes*, до сих пор остается открытой. Вместе с тем применение метода ДНК-дактилоскопии позволяет идентифицировать птенцов, матерями и отцами которых были посторонние особи (Нумеров, 2003). Но кроме подкладки яиц в чужие гнезда, причиной появления чужих птенцов, кроме внутривидового паразитизма, может быть и внепарная копуляция (птенцы от самки, хозяйки гнезда, но от другого самца).

Кладки из 6 и 7 яиц. Кладки из 6 и 7 яиц встречаются в преобладающем числе гнезд (77 %) у зарянок в Карелии примерно в равном соотношении (39,4 и 37,7 %, соответственно). Это соотношение непостоянно и изменяется по годам, смещаясь в ту или иную сторону.

Такое число яиц доминирует в течение мая и первой половины июня, составляя от 87 до 94 % от общего числа контролируемых гнезд, еще преобладает во второй половине июня (63 %), и только в июле их встречаемость резко снижается (до 22,3 %).

Кладки из 6 и 7 яиц являются наиболее продуктивными. Гнездовые пары с такими кладками осуществляют основной вклад в воспроизводство популяции (в целом 81,6 %).

Сезонная динамика встречаемости всех кладок, кроме шестияйцевых, характеризуется одновершинными кривыми. Кривая для кладок из 6 яиц имеет два четких пика — во второй половине мая и спустя месяц, 16—30 июня. Возникновение второго пика обусловлено явным преобладанием кладок из 6 яиц у пар, гнездящихся второй раз за сезон.

Кладки из 3—5 яиц. Кладки из 3—5 яиц характерны для окончания гнездового сезона, когда размножение осуществляется на спаде репродуктивного состояния. И в этой связи, очень странно выглядят кладки из 5-ти, а тем более из 4-х яиц, в мае. Их в целом немного — только 2,7 %, а встречаются они всего раз в 10—30 лет. Причин появления столь необычных кладок в начале сезона размножения может быть несколько.

Во-первых, мы допускаем, что какая-то часть зарянок может приступить к размножению с минимальным начальным уровнем индивидуального репродуктивного потенциала. Из трех пар зарянок с бициклическим размножением, начавшим его 21—26 мая, у двух вторая кладка содержала на 1 яйцо больше, у одной сохранилась на том же уровне. Шесть остальных майских кладок из 5 яиц принадлежали особям, ограничившимся однократным размножением.

Это может указывать на то, что самки, изначально откладывающие ненормально мало яиц, относятся к особям с ограниченными репродуктивными возможностями.

Есть, однако, наблюдения, указывающие на еще одну причину появления маленьких кладок на начальных этапах репродуктивного сезона. Около гнезд, а иногда и вне связи с каким-то конкретным гнездом приходилось находить яйца, утерянные птицами до откладки в гнездо. Причем яйца, найденные на расстоянии в несколько метров от гнезда или принадлежащие неизвестным самкам, не имели признаков насиженности, то есть были явно потерянными. С таким явлением мы сталкивались не только у зарянки, но и у обыкновенного скворца, мухоловки-пеструшки, большой синицы, зяблика, садовой славки и обыкновенной чечевицы. Для обыкновенного скворца случаи потери яиц самками выявлены для многих частей ареала и редкостью не являются. Для этого вида, кроме того, доказано и выбрасывание яиц самками-паразитами из гнезд хозяев. Подтверждено и превышение числа лопнувших яйцевых фолликулов над числом яиц в гнезде (Нумеров, 2003).

На зарянке подобных исследований не проводилось, но случаи обнаружения яиц этого вида вне гнезд отмечались нами неоднократно. Причин их появления может быть несколько. Вполне допустимо, что ненасиженные яйца, найденные около гнезд в радиусе до 3-4 м, утеряны самкой, спугнутой из гнезда в момент откладки. Не исключено также, что самки, готовящиеся отложить очередное яйцо, не всегда успевают вовремя сесть на него. Можно предположить, что некоторые самки сбрасывают яйца на землю в тех случаях, когда яйцо готово к откладке до окончания выстилки лотка. Сомнительно, чтобы самки-паразиты при откладке своего яйца могли бы вынести из гнезда яйцо хозяев, хотя вытолкнуть его на край гнезда или из гнездовой ниши они вполне способны.

Действительно, случаи обнаружения яиц на краю лотка и непосредственно под входом в гнездовую нишу нам известны. Однако в большинстве случаев в таких яйцах содержались более или менее развитые эмбрионы, что свидетельствует об их случайном выталкивании самками, резко вылетающими из гнезда при испуге.

Таким образом, не исключено, что какая-то часть майских кладок из 4-5 яиц появляется у зарянок в Карелии в результате потерь яиц самками.

Еще одно явление, привлекающее внимание, — изменение числа яиц в процессе инкубации. Появления новых яиц в период насиживания кладки, после ее окончания данной самкой, нам у зарянки в Карелии наблюдать не приходилось, но случаи исчезновения отдельных яиц по неустановленным причинам известны.

Случается подобное, однако, крайне редко и сколько-нибудь существенного влияния на результативность размножения зарянки не оказывает. В тех случаях, когда такое гнездо будет найдено после исчезновения яйца, величина полной кладки в нем будет определена неверно.

Следует отметить, что не всегда число яиц в гнездах соответствует реальной величине кладки, сделанной самками. Однако прижизненное определение истинной величины кладки, при современ-

ных методах исследований, пока остается нерешенной задачей¹. Поэтому мы вынуждены анализировать этот важнейший параметр размножения традиционными методами — по числу яиц в кладках, которые можем считать полными.

Изменчивость величины кладки

Величина кладки у зарянки, как и у других птиц, является очень изменчивым параметром. Она характеризуется географической, биотопической, годовой, сезонной, возрастной, индивидуальной изменчивостью.

Кладки разной величины будут закономерно различаться и по общему вкладу в воспроизводство популяции, который для каждой конкретной величины кладки тоже может варьировать в разных частях ареала, в разных типах местообитаний, на разных этапах репродуктивного периода и т. д. Фактически максимально продуктивные кладки в одной части ареала в другой таковыми не являются, могут встречаться редко или даже отсутствовать.

Точность определения важнейших параметров размножения

К важнейшим параметрам, характеризующим размножение представителей вида на исследуемой территории, мы относим следующие:

- величину полной кладки;
- точную дату откладки 1-го яйца;
- продолжительность инкубации;
- исходную величину выводка;
- число «болтунов» (неоплодотворенных яиц) и «задохликов» (яиц с погибшими эмбрионами);
- число слетков и возраст их вылета из гнезд;

¹ Есть острая необходимость в создании портативного прибора (типа УЗИ), которым можно было бы пользоваться в полевых условиях. При наличии такого прибора вполне можно **прижизненно** определять состояние гонад на любом этапе годового цикла, а у самок — число овулировавших фолликулов. Это позволило бы найти ответы на многие пока загадочные явления.

— успешность инкубации яиц, выкармливания гнездовых птенцов и общую успешность размножения с анализом причин его снижения.

Для птиц с облигатной полициклией размножения, таких, как зарянка, все названные параметры определяются отдельно для каждого цикла гнездования.

Дополнительно на базе полученных данных рассчитывали также годовой уровень воспроизводства или продуктивность размножения, выражающуюся в числе слетков на единицу площади. Ясно, что расчет подобного показателя требует определения плотности гнездового населения.

Поскольку пробная площадь в «Маячино» была поделена визирами на квадраты со стороной 50 м, внутри каждого из которых тщательно отыскивались все гнезда, а взрослые птицы метились стандартными кольцами, плотность гнездового населения мы определяли в абсолютном числе пар, гнездившихся на пробе. Затем эти данные пересчитывались на 1 км².

Если часть репродуктивных параметров является результатом расчетов, то точность исходных данных целиком зависит от информативности первичных материалов по гнездам. Последняя же может оказаться очень низкой (преобладают гнезда, найденные на последних этапах выкармливания птенцов), не дающей представления о большинстве параметров даже при очень большом фактическом материале. Поэтому мы стремились контролировать гнезда с начала их постройки или кладки. В значительной мере этому способствовало использование искусственных гнездовых укрытий, в которых в последние годы выводили птенцов до 95 % местных зарянок.

Величина полной кладки

Для определения величины кладки анализируются только те гнезда зарянок, величина кладки в которых была достоверно определена как полная. Соответственно, поэтому учитывались, во-первых, только кладки в жилых гнездах (гнезда с брошенными кладками не учитывались). Во-вторых, полной считали кладку, размер которой оставался стабильным на протяжении периода инкубации или, по крайней мере, в течение двух-трех дней.

Птица, сидящая в гнезде в момент его обнаружения, вовсе не обязательно является свидетельством завершенности кладки, поскольку она может находиться в нем в момент снесения очередного яйца или «подсиживания».

Иногда, правда, и при соблюдении этих условий могут быть допущены ошибки. Это случается, например, когда часть яиц по каким-то причинам оказывается выкаченными (выброшенными) из гнезда. Это происходит, вероятнее всего, при неподготовленном, резком вылете самки из гнезда. Яйца, лежащие под гнездом, вполне могут остаться незамеченными, и величина кладки окажется заниженной. Однако случается это крайне редко. За все годы работы нам известно лишь 11 подобных случаев (0,18 % от числа контролируемых яиц, или около 1 % от числа исследованных кладок).

В норме зарянки откладывают по одному яйцу в день при непрерывности процесса формирования кладки. Отклонения от нормы абсолютно нехарактерны, но все же имеют место в исключительных случаях.

Так, в 2003 г. при очень холодном июне (утренние температуры не превышали 5-6 °С) одна из самок отложила первое яйцо второй кладки 17 VI, в день, когда шесть ее десятисуточных птенцов после кольцевания покинули первое гнездо. Обычно при совмещении первого и второго циклов размножения самец в одиночку справляется с докармливанием гнездовых птенцов и слетков. Но при холодной погоде, а соответственно, и низкой активности беспозвоночных животных, снабжение слетков необходимым количеством корма было, очевидно, проблематичным для самца, и самке пришлось принять участие в кормлении выводка.

При холодной погоде участие самки в вождении выводка — явление в общем-то вполне нормальное. При этом, правда, увеличивается промежуток между первым и вторым размножением. А в данном примере самка уже начала новую кладку, но отложила всего три яйца, к насиживанию которых не приступила, переключившись на кормление слетков. 29 VI в этом гнезде, которое мы уже считали брошенным, появилось 4-е яйцо, и самка начала плотно насиживать кладку.

Ранее (Зимин, 1988) мы отмечали случаи потери яиц самками на местах кормежки (обыкновенный скворец), а также случаи подкладки яиц в пустые и прошлогодние гнезда (зяблик, большая синица, лесная завирушка, садовая славка). У зарянки подобных примеров неизвестно, но исключать такое поведение полностью нельзя. Хотя ими вполне можно пренебречь из-за крайней редкости.

Из анализа исключены также гнезда, содержавшие яйца обыкновенной кукушки. Принято считать, что взамен своего яйца кукушка выбрасывает одно яйцо хозяина. На самом деле нам известны достоверные случаи, в одном из которых кукушка выбросила два яйца зарянки, а в другом — ни одного.

Данные по полной величине кладки зарянки в Приладожье сведены в табл. 1, где одновременно показана и величина ошибки, получающейся при использовании данных по гнездам с птенцами до и после шестидневного возраста. Эти периоды гнездовой жизни довольно четко различаются по птенцовой смертности. Основные потери характерны для птенцов в первые дни их жизни. Кстати, это заметно и на данных табл. 1 — от средней величины полной кладки средняя определяемая по гнездам с маленькими птенцами отличается на 0,3 яйца, а между маленькими и большими птенцами аналогичные различия составляют лишь 0,1 яйца (рис. 1).

Таблица 1

Величина кладки зарянки в юго-восточном Приладожье при ее определении на разных фазах гнездового цикла (1979—2003 гг.)

Число яиц в кладке	В гнездах с:				Гнезд в целом
	полной кладкой	pull 0–6 суток	pull 7–14 суток	pull в целом	
9	1				1
8	14	3	3	6	20
7	134	61	41	102	236
6	174	81	84	165	339
5	73	41	44	85	158
4	20	16	12	28	48
3	4	10	7	17	21
2		2	2	4	4
1			2	2	2
N	420	214	195	409	829
M ± m	6,09 ± 0,05	5,79 ± 0,08	5,69 ± 0,08	5,75 ± 0,06	5,92 ± 0,04
		t = 3,3	t = 4,2	t = 4,3	t = 2,8

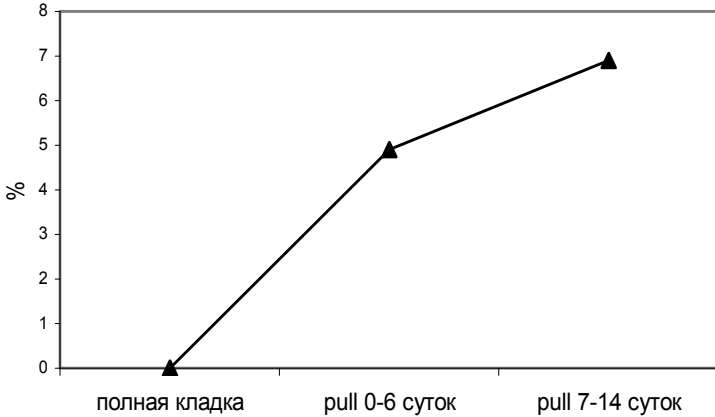


Рис. 1. Ошибка, % определения средней величины кладки при использовании данных по гнездам с pull (при известной полной величине кладки)

При составлении табл. 1 отбирались только данные по гнездам с успешными выводками, из которых вылетел хотя бы один pull. Случаи гибели от разорения или полной гибели выводка от неблагоприятного воздействия средовых факторов здесь не учтены. Отсюда следует, очевидно, что разница между значениями полной величины кладки и последней (правой) графы должна примерно соответствовать показателю чистой птенцово́й смертности и потерям яиц (без случаев разорения и неудач из-за непогоды), это по приведенным материалам 5,9 %, почти столько же, сколько получается по более точным прямым расчетам — 5,7 % (табл 1. гл. 9).

При определении среднего значения величины кладки крайне важно, чтобы исследованиями был охвачен весь репродуктивный период от начала до окончания, поскольку величина кладки (ВКЛ) подвержена, как широко известно, существенной сезонной изменчивости.

В целом в Карелии зарянки откладывают в гнезда по 3—9 яиц. Причем в первой половине репродуктивного периода преобладают крупные кладки, во второй — гнезда с 3—5-ю яйцами.

При расчете средней величины кладки мы обязаны учитывать все гнезда, включая случаи моноциклического и повторного гнездования.

При общей средней ВКЛ $6,09 \pm 0,05$, в Приладожье кладок из 7 и более яиц было высокодостоверно больше ($35,5 \pm 2,3 \%$), чем гнезд с 5 яйцами и менее ($29,1 \pm 0,07$).

Таблица 2

Периоды встречаемости кладок разной величины, «Маячино», 1986—2004 гг.

Величина кладки	Даты начала кладки			N гнезд
	Наиболее ранняя	Средняя	Самая поздняя	
9 яиц	23 V			1
8 яиц	8 V	23 V	22 VI	14
7 яиц	8 V	27 V	28 VI	133
6 яиц	7 V	4 VI	10 VII	174
5 яиц	13 V	19 VI	17 VII	73
4 яйца	25 V	29 VI	16 VII	20
3 яйца	21 VI	4 VII	11 VII	4

Таблица 3

Величина первой и второй кладок*

Число яиц в кладке	Число гнезд с данной ВКЛ	
	Весенние гнезда	Летние гнезда
9	1	
8	11	3
7	90	44
6	96	78
5	13	60
4	1	19
3		4
N	212	208
M±m	$6,47 \pm 0,05$	$5,71 \pm 0,07$

* Используются данные только по достоверно полным кладкам.

Поскольку зарянка вид с облигатной полициклией размножения, важно дифференцированно оценить средние значения первых и вторых кладок. Соответствующие данные представлены в табл. 2 и на рис. 3. Более точно размеры первых и вторых кладок определены для меченых пар, отловленных на обоих гнездах (табл. 3). И при первом и при втором способе оценки различия между ВКЛ I—II высокодостоверны ($p < 0 < 999$).

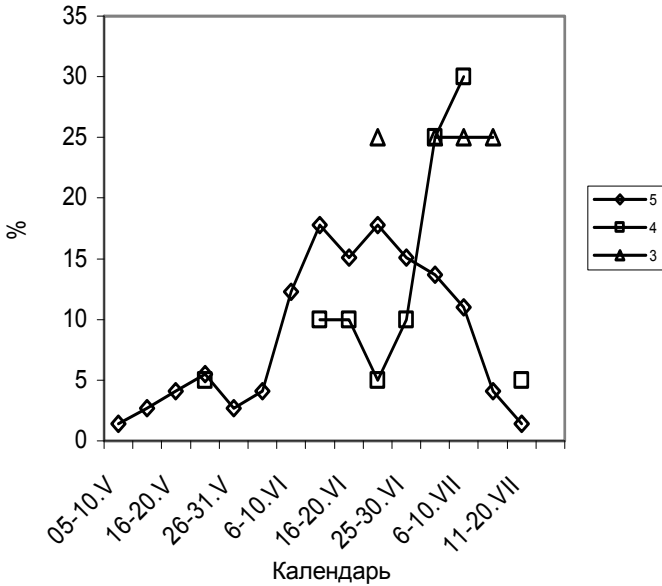
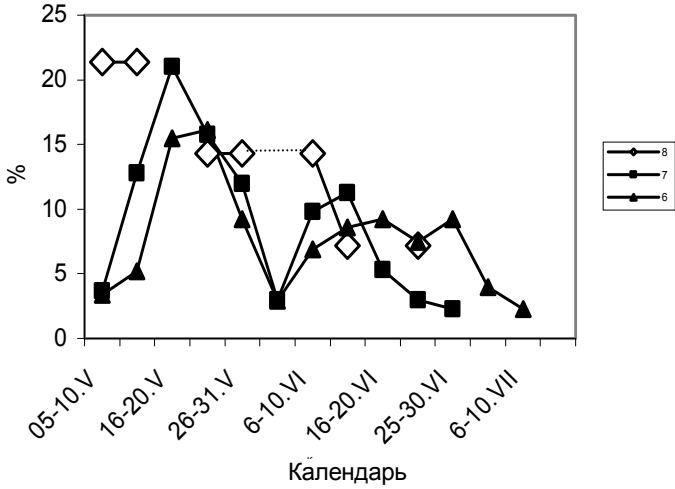


Рис. 2. Встречаемость кладок разной величины в течение репродуктивного сезона

В целом различия между средними значениями невелики и едва превышают 0,5 яйца, что, по-видимому, связано с тем, что большинство наших зарянок совмещают первый и второй циклы размножения, и промежуток между вылетом из гнезд птенцов первых выводков и началом второй кладки невелик.

Сезонная изменчивость величины кладки

Для анализа этого явления также использованы данные только по гнездам с точно известной полной кладкой. К сожалению, пока у нас практически нет данных по самым ранним срокам откладки яиц в нашем регионе: 28 апреля — 5 мая, поэтому мы воздержимся от определения типа изменчивости ВКЛ по Кломпу-Перринсу (Klomp, 1970; Perrins, 1970), несмотря на то что на рис. 3 видна совершенно четкая тенденция к снижению средних значений от 1-й декады мая до 2-й декады июля. Не исключено, что самые ранние первые кладки окажутся слегка меньше последующих, как это наблюдается у некоторых других наших птиц (Зимин, 1988).

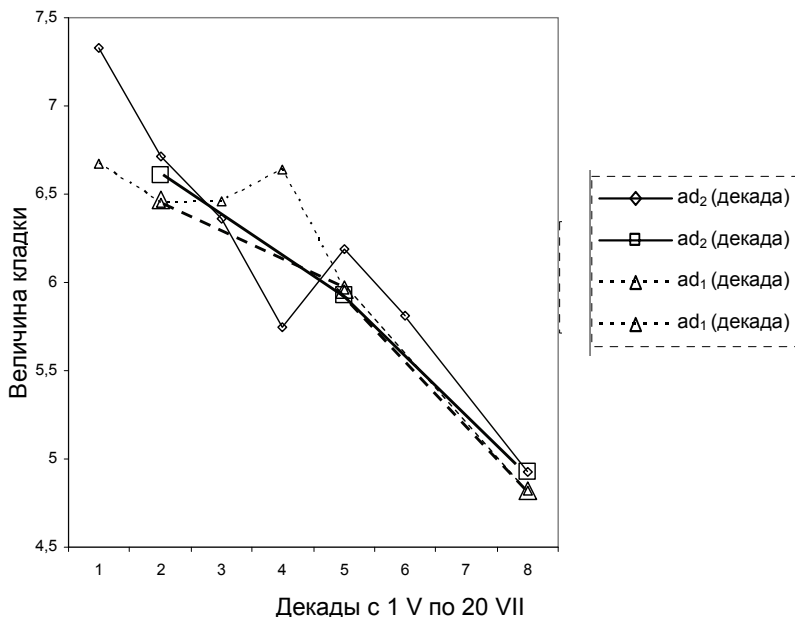


Рис. 3. Сезонная изменчивость величины первой и второй кладок

Определенно можно утверждать лишь то, что от второй пятидневки мая до 4-й пятидневки июля ВКЛ сокращается с 6,65 до 4,50 яйца, или со скоростью 0,13 яйца/пятидневку, и что средние значения ВКЛ за пятидневку тесно коррелируют с датой или порядковым номером пятидневки ($r = -0,92$, рис. 3).

Если рассмотреть кривые сезонной изменчивости величины кладки зарянки в разных точках ареала, то выясняются очень интересные подробности. Оказывается, в западной части ареала зарянки начинают размножение с кладок маленькой величины, затем величина кладки нарастает до максимальных значений, и только после этого происходит постепенное снижение их размеров. То есть в этой части ареала для зарянки характерен 1-й тип сезонной изменчивости. Причем в Англии, где левая часть кривой сезонной изменчивости ВКЛ выражена наиболее ярко, вторые кладки, как отмечал Д. Лэк (Lack, 1946), в норме бывают больше первых (рис. 4). В континентальной Западной Европе, где величина кладки также изменяется по 1-му типу, восходящая часть кривой выражена так же четко, но характерна для короткого отрезка времени. Здесь, как и у нас, вторые кладки в основном бывают меньше первых.

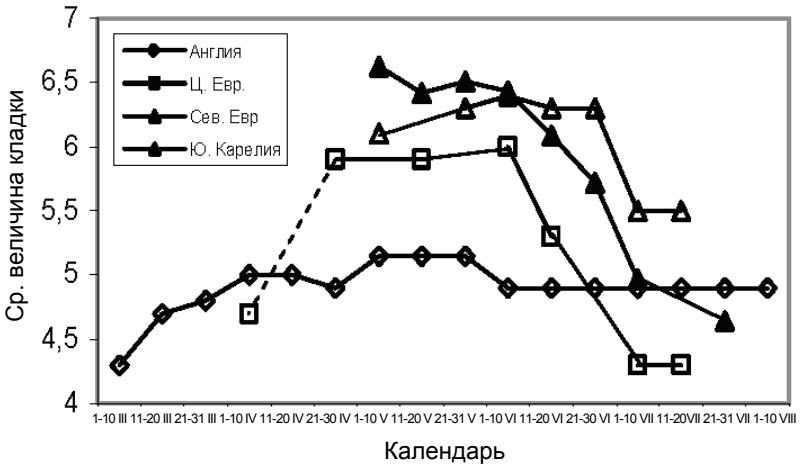


Рис. 4. Сезонная изменчивость величины кладки зарянки в разных частях ареала (по: Lack, 1946; наши данные)

Примечательно, что 2-й тип сезонной изменчивости величины кладки начинает встречаться только в наиболее северных и восточных точках ареала из числа исследованных, по которым имеется материал, пригодный для сравнения (рис. 4). В этих же точках размножение начинается в сроки, наиболее поздние в ареале.

Развитие любых биологических процессов в норме осуществляется по типу кривой нормального распределения. И в этом отношении сезонная изменчивость ВКЛ по 2-му типу Кломпа-Перринса, при котором развитие начинается с максимума, представляется явно несуразной (Зимин, 1988). Близкой к норме представляется только кривая сезонной изменчивости ВКЛ в Англии, где размножение начинается в марте. В северных странах Западной Европы, где зарянки приступают к откладке яиц в апреле, самая левая часть кривой сезонной изменчивости ВКЛ исчезает, остается лишь вершинка восходящей части кривой (см. рис. 4). При еще более поздних сроках начала гнездования (май), которые характерны для самых северных участков восточной части ареала (Финляндия, Карелия, Ленинградская область), редуцированной оказывается вся восходящая часть кривой.

Каждому отрезку кривой сезонной изменчивости ВКЛ соответствует определенное число яиц, которое птицы оказываются способными отложить в данный период времени. В Англии размножение начинается с кладок в 3 яйца, величина которых нарастает до самых крупных, приходящихся на май. Причем кладок из 7 яиц здесь бывает не более 1 %. В июне начинается снижение ВКЛ (Lack, 1946). В центрально-европейских странах ранние кладки бывают более крупными, чем в Англии, но и здесь в июне ВКЛ начинает снижаться. В северных частях ареала самые крупные кладки, с которых и начинается размножение, также приходятся на май, и также в июне происходит постепенное сокращение числа откладываемых яиц до минимума в 3 яйца.

Нетрудно заметить, что изменчивость ВКЛ в ареале подчинена единой схеме. Разница состоит лишь в том, что в зависимости от календарных сроков размножения начальные этапы общей схемы (восходящая часть кривой изменчивости) постепенно редуцируются,

а на самом северном пределе области распространения вполне возможна и редукция верхней части нисходящей кривой.

По суммам номинальных значений ВКЛ на кривых сезонной изменчивости, характерных для разных частей ареала, рассчитаны элементарные средние арифметические значения ВКЛ (рис. 5). Это сделано для того, чтобы стало ясно, насколько сильно различия в сроках начала размножения на юге, в центре и на севере ареала влияют на среднее значение ВКЛ в этих точках. Разумеется, приведенные значения условны. В действительности же соотношение кладок разной величины в пределах ареала изменяется весьма существенно (рис. 6). Не одинакова и динамика встречаемости кладок разной величины в течение репродуктивного сезона.

На кривой общей изменчивости ВКЛ в течение репродуктивного сезона привлекает внимание заметный подъем (на рис. 3 указан пунктиром), приходящийся на 1-ю декаду июня. Если сопоставить рис. 3 и 4, на которых представлена динамика откладки яиц, то и здесь привлекает внимание первая декада июня, на которую приходится резкое снижение числа контролируемых гнезд. Наличие двух взаимно противоположных пиков обусловлено переходом от первого цикла размножения ко второму. Начало самых поздних первых кладок приходилось на 12 июня, а наиболее ранние вторые начинались в годы исследований со 2 июня.

Зарянка — вид с облигатной полициклией размножения, поэтому сезонную динамику ее ВКЛ правильнее рассматривать отдельно для первых и вторых кладок (см. рис. 3).

Период начала первых кладок у приладожских зарянок растянут с 28 апреля до 12 июня. С 8 мая (наиболее ранние гнезда, включенные в анализ) до 10 июня ВКЛ снижается с $6,65 \pm 0,12$ до $6,09 \pm 0,26$ яйца, или на 0,08 яйца в пятидневку. Депрессия вторых кладок проходит гораздо более высокими темпами — с $6,76 \pm 0,22$ до $4,50 \pm 0,37$ яйца, или по 0,22 яйца за каждую пятидневку. В пересчете на 1 месяц снижение первых кладок составит 0,48 яйца, а вторых — 1,32, т. е. депрессия вторых кладок осуществляется в 2,75 раза быстрее. Кстати, и в Англии резкое снижение величины кладки также начинается именно в июне (Lack, 1946).

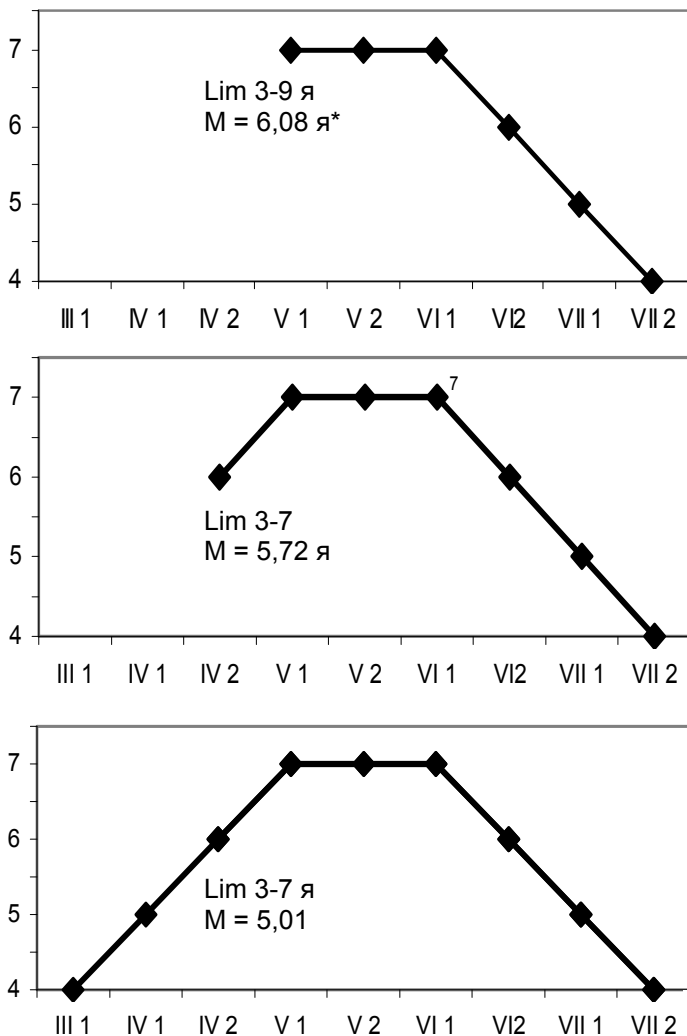
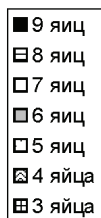
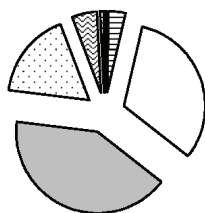


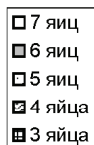
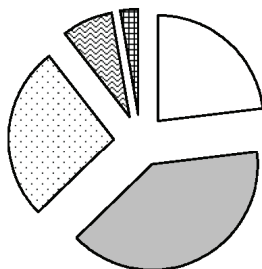
Рис. 5. Динамика развития репродуктивного состояния при разных сроках начала размножения и образовании разницы в средней величине кладки на разных широтах. Пояснения в тексте.

* М дана с учетом частоты встречаемости кладок разной величины (рис. 6)

Южная Карелия



Центр Западной Европы (по: Lack, 1946)



Англия (по: Lack, 1946)

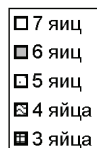
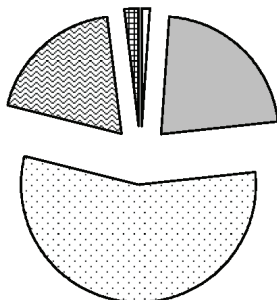


Рис. 6. Соотношение кладок разной величины в разных частях ареала

Примечательно сохранение высокого уровня репродуктивного потенциала на протяжении первого цикла размножения, что, на наш взгляд, обусловлено облигатностью бициклии гнездования. В норме при вовремя начатом первом размножении, прошедшем успешно, величина вторых кладок не должна существенно отличаться от первых. Общий вклад в воспроизводство популяции при этом должен быть близок к максимально возможному.

Таблица 4

Соотношение величины первых и вторых кладок у меченых пар зарянок в юго-восточном Приладожье*

I / II кладка	8	7	6	5	4	3	N	
8		3	4				7	
7	4	19	27	12	4		66	
6		15	23	21	3		62	
5			3	4	1	1	8	
N	4	37	56	37	8	1	143	6,50±0,06
								5,98±0,07

* Анализируются данные только по меченым птицам с достоверно определенной величиной первых и вторых кладок.

Сказанное подтверждается встречаемостью кладок разной величины у зарянок Приладожья (см. рис. 2): многие особи сохраняют способность продуцировать крупные кладки почти до окончания репродуктивного сезона.

Дополнительно имеет смысл оценить сезонную изменчивость ВКЛ на индивидуальном уровне — по изменению числа яиц во вторых кладках по сравнению с первыми у меченых особей (см. табл. 3, 4; рис. 5). Выясняется, что едва ли не половина (46,9 %; n = 143) наших зарянок во вторые гнезда откладывала столько же яиц, как и в первые, или даже больше на 1 яйцо (15 %).

В целом вторая кладка у меченых пар отличалась от первой на +1...—3 яйца, а снижение ВКЛ было характерно все же для большинства птиц (56,1 %). В среднем вторая кладка была на 0,52 яйца меньше первой (см. табл. 3).

Интересно, что в Англии, как указал Д. Лэк (Lack, 1946), в целом вторые кладки, в противоположность Карелии, бывают больше первых. Но и здесь индивидуальные различия неоднозначны.

Из 21-й самки зарянок, начавших гнездиться рано, в марте — апреле, у 9 (43 %) вторые кладки оказались больше первых, у 11 (52 %) — сохранились на том же уровне, и только 2 ($9,5 \pm 6,4$ %) самки во вторые гнезда отложили меньше яиц, чем в первые. Однако среди 19 самок, начавших размножение в мае — июне, в 9 случаях ($47,4 \pm 11,45$ %) вторые кладки были меньше первых, а в трех — наоборот. Отмеченная разница статистически достоверна.

Неоднозначность в индивидуальной изменчивости ВКЛ при первом и втором размножении зарянки легко объясняется, если обратиться к кривой формирования репродуктивного состояния. У самок, приступивших к гнездованию на восходящей части кривой, вторые кладки будут или больше первых, или такими же (если по времени попадут на соответствующую данной ВКЛ часть нисходящей кривой). У самок, начавших размножение на максимуме репродуктивного состояния, вторые кладки всегда будут меньше первых, так как начнутся на нисходящей части кривой.

Надо полагать также, что годовые циклы разных особей хоть и незначительно, но все же индивидуально различны. А на сроки начала размножения особи влияют очень многие факторы, и, в зависимости от обстоятельств, препятствия для начала кладки в каждом конкретном случае могут сдерживать начало размножения. Когда встречаются, например, поздние первые гнезда, кладка в которых начата на две-три недели позднее, чем у большинства, возникают сомнения в том, что это не повторная попытка, что, кстати, вполне вероятно.

Совмещение первого и второго циклов размножения

Особенностью размножения зарянок на севере ареала является совмещение первого и второго циклов размножения. Откладка яиц во вторые гнезда начиналась при возрасте pull₁ от 8 до 44 суток. Как выясняется, разница между ВКЛ I и ВКЛ II зависит, во-первых, от промежутка между датами их начала (возраста pull₁ при откладке 1-го яйца второй кладки): $r = 0,988 \pm 0,036$; а во-вторых, от даты начала второй кладки: $r = -0,970 \pm 0,14$ (табл. 5; рис. 7 А, Б).

Таблица 5

Возраст pull₁ при откладке 1-го яйца второй кладки в разные периоды репродуктивного сезона

Разница между I — II кладками	Индекс	Июнь			Июль		Всего
		1—10	11—20	21—30	1—10	11—20	
— 3 яйца	N			2		4	6
	Lim			28; 32		17—38	17—38
	M±m			19,5		25	23,3±4,2
— 2 яйца	N		3	9	5	4	21
	Lim		14—18	14—34	17—21	18—44	14—44
	M±m		16	22,9±2,7	19,0±1,0	27,25±6,8	21,8±1,7
— 1 яйцо	N	3	11	28	9		45
	Lim	11—14	8—20	10—23	18—30		8—30
	M±m	12,7	13,36±1,1	16,1±0,8	23,2±1,2		16,8±0,8
I = II	N	6	14	15	4		39
	Lim	8—15	8—19	9—17	16—34		8—34
	M±m	10,0±1,2	12,4±1,0	13,1±0,6	21,75±4,9		13,15±0,7
+ 1 яйцо	N	7	6	4			17
	Lim	8—12	10—21	8—16			8—21
	M±m	9,86±0,6	13,5±1,9	12,25±2,0			11,7±0,8
В целом	N	16	34	52	18	8	
	Lim	8—15	8—21	8—34	16—34	17—44	
	M±m	10,4±0,6	13,21±0,19	16,24±0,7	21,7±1,1	26,1±3,7	

Из 134 пар зарянок, для которых было точно прослежено начало второго размножения, 65 пар (48,5 %) начали его еще до вылета гнездовых птенцов, ровно столько же пар приступили ко второму гнездованию в период вождения выводков, и только у 4-х пар (< 3 %) оба цикла оказались разобщенными. Причем по крайней мере в двух случаях из четырех последних была отмечена смена самок (одна, в частности, была найдена погибшей в день вылета ее птенцов из гнезда). Фактически совмещение двух циклов размножения было свойственно абсолютному большинству наших зарянок (97 %). При варибельности от 8 до 32 – суточного возраста птенцов первого выводка, средний возраст pull₁ при откладке 1-го яйца в новое гнездо составил $15,77 \pm 0,5$ сут. Если учесть, что гнездо строится обычно около 4-х суток, то следовательно, в среднем самки приступают ко второму размножению при птенцах 11-12-суточного возраста.

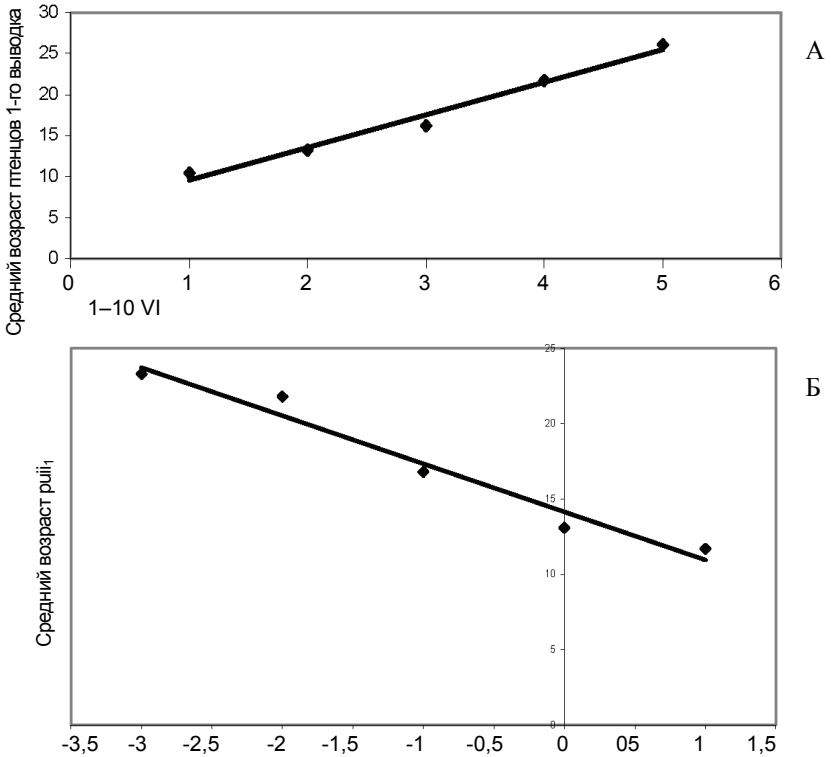


Рис. 7 А. Связь возраста pull₁ с датами начала вторых кладок у меченых пар зарянок ($r = 0,998 \pm 0,04$). Б. Средний возраст pull₁ при разном уровне различий в величине первых и вторых кладок у меченых пар зарянок ($r = -0,97 \pm 0,14$)

Дополнительно можно отметить также, что в парах, у которых вторая кладка сохранялась на уровне первой или была больше, средний возраст птенцов при откладке 1-го яйца второй кладки был $12,7 \pm 0,6$ суток. А в тех случаях, когда вторая кладка была меньше первой, — $18,65 \pm 0,8$ (различия достоверны, $p > 0,999$).

Укажем также, что если в начале второго цикла размножения средний возраст птенцов первого выводка в день откладки 1-го яйца второй кладки составляет в среднем $10,4 \pm 0,6$ суток, то в конце

репродуктивного периода, при наиболее позднем гнездовании, — $26,1 \pm 3,7$ суток, то есть в 2,5 раза больше.

При совмещении двух циклов размножения самки, приступающие к формированию новой кладки, фактически самоустраиваются от воспитания птенцов первого выводка. Все родительские заботы принимает на себя самец. Во всяком случае, очень часто в подобных ситуациях нам не только не удавалось отловить самку на первом гнезде, но ее не видели даже тревожащейся у гнезда в момент отлова самца или кольцевания птенцов. Вообще такое поведение самок вполне объяснимо. Во-первых, увеличение размеров яичника и яйцевода, а также обводнение тканей наседного пятна делают самку непомерно тяжелой. Формирование яиц к тому же требует дополнительного усиленного питания. При возросших весовых нагрузках на крыло и повышенных общих энергетических затратах участие самок в активном кормлении птенцов первого выводка становится весьма проблематичным.

Промежуток между первым и вторым размножением и влияющие на него факторы заслуживают специального обсуждения, поэтому здесь мы отметим только то, что совмещению двух циклов размножения нередко препятствовало состояние погоды в переходный период. При неблагоприятной погоде самцы в одиночку, по-видимому, не справляются с выкармливанием гнездовых птенцов или слетков. В подобных ситуациях промежуток между гнездовыми циклами всегда возрастал.

Как показано выше, чем полнее совмещены первый и второй циклы размножения, тем меньше разница в величине кладок. Отсюда следует, что **совмещение двух циклов размножения обеспечивает существенно больший вклад в общий уровень воспроизводства популяции**. Кроме того, и молодые, и взрослые птицы получают определенный выигрыш во времени. Они раньше начинают и при более благоприятных условиях осуществляют и линьку, и миграции к местам зимовок, что в конечном итоге должно обеспечивать лучшую выживаемость.

Годовая вариабельность величины кладки

Ежегодная вариабельность средней величины кладки — явление широко известное для абсолютного большинства изученных видов птиц. В полной мере оно проявляется и у зарянок в Приладожье. Соответствующие данные представлены в табл. 6. Для анализируемой выборки отобраны годы с числом достоверно полных кладок, превышающим 10. В целом величина кладки у наших зарянок варьировала в пределах от $5,47 \pm 0,29$ (1996 г.) до $6,77 \pm 0,26$.

Различия в основном определялись соотношением крупных (7—9 яиц) и маленьких (3—5 яиц) кладок, которое варьировало достаточно широко. Так, кладки из 8—9 яиц регистрировались нами только 11 сезонов из 25. С 1961 по 1978 гг. во всей южной половине республики (до $62^{\circ} 30'$ с.ш.) кладки из 8—9 яиц были известны только для двух сезонов — 1973 и 1975 гг. В Приладожье в целом доля крупных кладок (7—9 яиц) в разные годы колебалась от 7 до 50 % от общего числа известных гнезд с полными кладками. Соответственно, маленьких кладок в отдельные годы (1994) мы вообще не находили, тогда как в другие сезоны они встречались едва ли не в половине всех известных гнезд (1996). В среднем, однако, как уже указывалось, крупные кладки у зарянок в исследуемом регионе встречаются несколько чаще: за анализируемые годы, соответственно, $35,1 \pm 2,4$ % и $23,4 \pm 2,1$ % ($p > 0,999$).

Указанные пределы колебаний величины кладки и соотношения крупных и маленьких кладок происходили на фоне существенных различий во внешних факторах как в период гнездования, так и на предшествующих ему этапах. За годы исследований в Приладожье были отмечены резкие колебания плотности гнездового населения (D) от 36 до 124 пары/км², то есть 3,5-кратные. Причем D резко изменялась и в смежные годы. Так, максимальной D — 124 пары/км² — в 1993 г. предшествовала почти вдвое меньшая $D = 68$ пары/км², в 1994 г. D вновь упала до 56 пар/км², поднявшись в 1995 г. до 116 пар/км².

Таблица 6

Годовые колебания величины полной кладки и успешного вывода в «Маячино»

Год	Число яиц в кладке							N	M ± m	Средние даты начала кладок:			Ср. велич. вывода
	9	8	7	6	5	4	3			первых	ранних	анализ-ых	
1980	1		3	4	4	1		13	6,0±0,29		22	43,1	5,64±0,19
1982		2	8	1	2			13	6,77±0,26	23,5	13	22,4	5,76±0,16
1984		1	2	3	2	3		11	5,64±0,45	20,7	15	46	5,59±0,19
1986			7	6	3			16	6,25±0,20	19,4	11	27,5	5,54±0,19
1987			1	11	1	2		15	5,73±0,21	22,2	13	31,3	5,61±0,20
1989		3	6	8	1			18	6,61±0,21	18,8	16	22,7	6,15±0,17
1990			9	10	4	1		24	6,12±0,18	18,5	4	32,4	5,41±0,18
1991			8	10	3	1		22	6,14±0,17	21,7	14	37	5,57±0,17
1992		1	13	13	5	1		33	6,24±0,15	15,3	8	34,2	5,58±0,24
1993		4	16	14	7	1	1	43	6,28±0,16	14	9	32,7	5,77±0,15
1994			7	11				18	6,39±0,12	25,7	15	33,6	5,36±0,28
1995		2	12	15	3	1	1	34	6,23±0,18	21	17	33,8	5,52±0,24
1996			3	6	6		2	17	5,47±0,29	25	19	58	4,71±0,33
1997			6	6	8	1		21	5,81±0,20	29	24	44,4	5,09±0,18
1998			4	9	7			20	5,85±0,17	22	14	43,4	5,33±0,17
2000			5	5	1	1		12	6,17±0,28	24,5	19	38,2	5,74±0,27
2001			5	5	1	2		13	6,00±0,31	17,9	9	42,8	5,39±0,34
2002			3	16	6	2		27	5,73±0,15	18	11	36,6	5,22±0,14
2003			3	7	4	1		15	5,93±0,23	21,9	17	48,5	4,96±0,39
	1	13		160	68	18	4	385	6,10±0,05	r=-0,195	-0,228	-0,81187	

* Выделены предельные значения.

Ясно, что отмеченные колебания D были связаны с различиями в ежегодной смертности зарядок. В указанные годы она была различной (разные условия во время зимовки, в периоды миграций или на предгнездовом этапе, предшествовавшем началу размножения после прилета на родину). Но на средней величине кладки за эти годы (см. табл. 6) все это никак не отразилось. С 1992 до 1995 гг. она сохранялась примерно на одном уровне. И в целом не обнаружилось сколько-нибудь существенной связи величины кладки и D ($r = 0,40 \pm 0,26$; n.st.; рис. 8).

Помимо того что корреляция оказалась слабой и недостоверной, она еще и позитивна, тогда как по классическому популяционному закону эта связь должна проявляться как обратная.

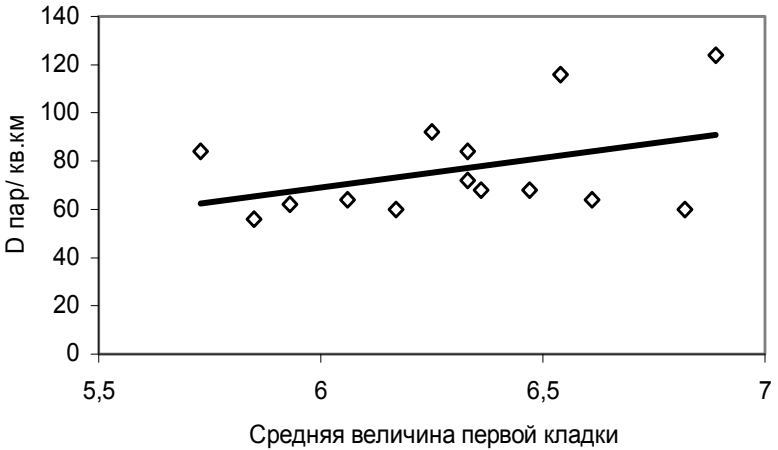


Рис. 8. Соотношение средней величины первой кладки и D пар/кв.км ($r = 0,40 \pm 0,26$ n.st.)

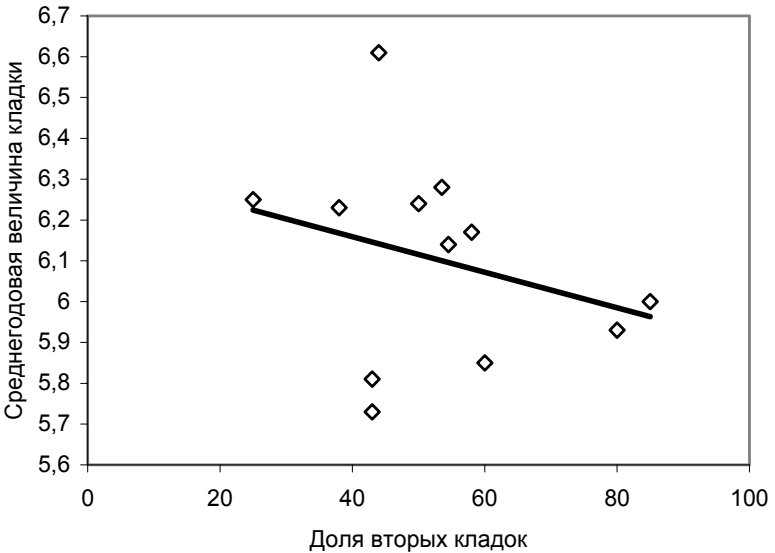


Рис. 9. Соотношение среднегодовой величины кладки с долей бициклических пар ($r = 0,29 \pm 0,30$ n.st.)

В приведенном выше анализе средние значения ВКЛ рассчитаны независимо от их принадлежности к первым или вторым кладкам. Их объединение было вынужденным, так как в отдельные годы тех или иных кладок было явно недостаточно для анализа. Но, как показано выше, величина вторых кладок в целом бывает меньше первых, а соотношение ВКЛ I – II в выборках за разные годы было неодинаковым. Доля вторых кладок (из общего числа анализируемых) варьировала от 7,6 % (1982) до 84,6 % (2001), и в целом среднегодовое значение ВКЛ оказалось достаточно существенно зависимым от доли вторых кладок, использованных для расчетов ($r = -0,81 \pm 0,14$; рис. 10). Следовательно, как и ожидалось, недифференцированный анализ ВКЛ для зарянок и всех прочих птиц с облигатной бициклией размножения неприемлем.

Таблица 7

Величина первой и второй кладок и плотность гнездового населения в разные годы

Год	N гнезд	Первые кладки					M±m	D	
		Число гнезд с кладками из яиц							
		8	7	6	5	4			3
1982	11	1	8	1	1		6,82±0,21	60	
1987	11		1	9	1		6,00±0,14	88	
1990	18		7	10	1		6,33±0,14	84	
1991	11		4	7			6,36±0,16	68	
1992	15		7	8			6,47±0,14	68	
1993	18	4	8	6			6,89±0,14	124	
1995	22	2	9	9	1		6,54±0,16	116	
1997	12		6	4	2		6,33±0,23	70	
2001	16		3	11	2		6,06±0,15	64	
			Вторые кладки						
1991	11		4	3	3	1	5,91±0,33	68 (64)*	
1992	18	1	6	5	5	1	6,05±0,26	68 (56)	
1993	24		7	6	6	1	5,84±0,23	124 (96)	
1995	14		3	5	4	1	5,57±0,32	116 (80)	
1996	15		3	4	6		5,40±0,33	64 (40)	
1998	13		3	6	5		5,85±0,23	56 (52)	
2001	11		4	4	1	2	5,91±0,36	64 (44)	
2002	12		1	5	4	2	5,42±0,27	84 (56)	
2003	12			7	4	1	5,50±0,09	60 (48)	

* В скобках указана D при втором размножении.

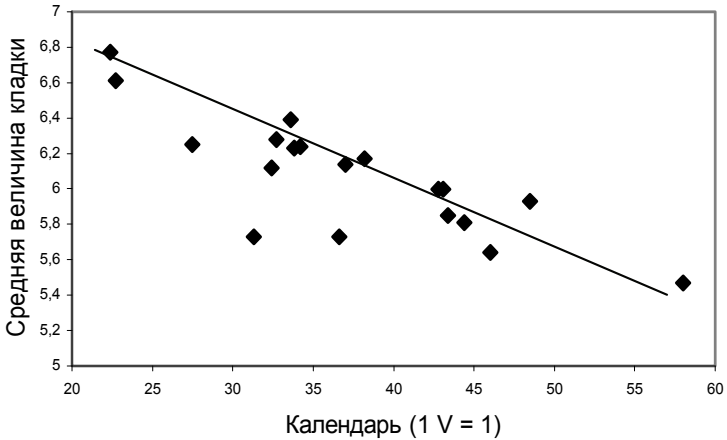


Рис. 10. Соотношение среднегодовых показателей величины кладок и дат их начала ($r = -0,81 \pm 0,14$)

Таблица 8

Изменение величины первой и второй кладок при разных уровнях плотности гнездового населения

Плотность населения (пар/км ²)	Lim	M	N гнезд с данной ВКЛ					N	M ± m	
			8	7	6	5	4			
Первая кладка										
Низкая	47—60	55,75	1	16	19	1		38	6,42±0,10	
Средняя	61—90	70,4	2	28	45	5		80	6,34±0,07	
Высокая	91—124	108	6	31	30	2		69	6,59±0,08	
Вторая кладка										
Низкая	47—60	55,75		4	8	4	4	20	5,60±0,23	
Средняя	61—90	70,4	2	18	37	29	10	2	98	5,66±0,10
Высокая	91—124	108		12	14	15	3	2	46	5,67±0,16

При дифференцированном подходе пришлось ограничиться данными только за отдельные годы, причем разными для первых и вторых кладок (табл. 7). Однако и в данном случае влияния D на ВКЛ не подтвердилось даже на уровне тенденций: для первых кладок $r = 0,36 \pm 0,35$, n.st. (позитивная связь!), а для вторых $r = -0,097$; хотя и

указывает на ожидаемую обратную связь, значение коэффициента корреляции ничтожно мало и статистически незначимо.

Попытка объединить данные по ВКЛ за годы со сходной D (табл. 8) также не дала положительных результатов. Связь ВКЛ и D и при данном способе анализа не подтвердилась. Для первой кладки — $r = 0,36 \pm 0,35$, n.st., для второй — $r = 0,196$. Коэффициенты корреляции, во-первых, были положительными, а во-вторых, из-за слишком малого N ошибки r оказались слишком велики, то есть сами значения r нельзя считать статистически значимыми.

Таким образом, нашими данными по ВКЛ зарядки в Приладожье никакого влияния D на один из основных показателей плодovitости — величину кладки — выявить не удалось.

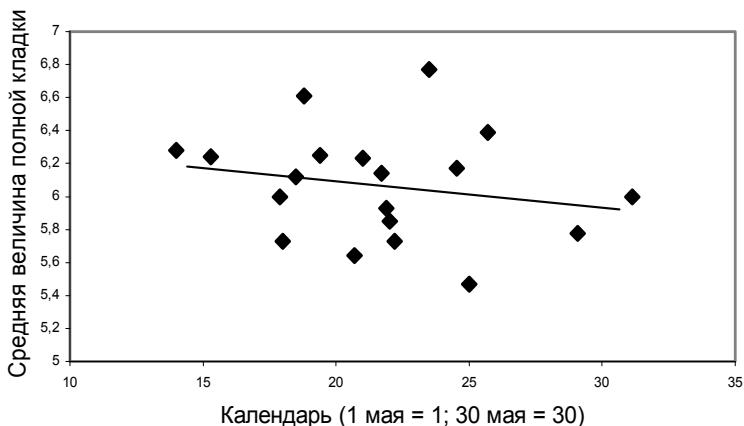


Рис. 11. Соотношение среднегодовой величины кладки со средней датой начала откладки яиц во всех известных гнездах ($r = -0,195$, n.st.)

В предыдущей главе показана четкая связь числа яиц в кладке с датой ее начала. За анализируемые годы начало размножения местных зарядок варьировало между 28 апреля (1990) и 19 мая (1996), и было вполне естественным предположить наличие связи среднегодовой величины кладки с начальными или средними датами откладки яиц.

Выяснилось, однако, что такая связь проявляется крайне слабо (табл. 6; рис. 9, 10). Но даты откладки 1-го яйца (не во все известные, а только в анализируемые гнезда) подтвердили достоверную и существенную обратную связь среднегодовой ВКЛ со средней датой откладки яиц — $r = -0,812 \pm 0,14$ (рис. 11).

Влияние возраста на величину кладки

Поскольку взрослые зарянки крайне редко возвращаются в «Маячино» в последующие годы, оценку влияния возраста птиц на ВКЛ мы можем проводить только по двум возрастным группам птиц. Данные по величине кладки и выводка в гнездовых парах различного возрастного состава представлены в табл. 9, 10.

Таблица 9

Возрастная и половая вариабельность величины кладки

	Первая кладка			Вторая кладка		
	N	Lim	M ± m	N	Lim	M ± m
M ad ₂ F ad ₂	9	5 — 8	6,33±0,41	16	3 — 7	5,50±0,30
M ad ₁ F ad ₁	86	5 — 8	6,44±0,07	63	3 — 7	5,54±0,13
M ad ₂ F ad ₁	29	5 — 8	6,52±0,14	28	4 — 8	6,03±0,18
M ad ₁ F ad ₂	26	5 — 8	6,54±0,13	27	3 — 7	5,93±0,16
M ad ₂	39	5 — 8	6,36±0,13	47	3 — 8	5,85±0,16
F ad ₂	35	5 — 8	6,48±0,13	52	3 — 7	5,69±0,13
M ad ₁	119	5 — 8	6,43±0,06	102	3 — 7	5,68±0,09
F ad ₁	103	5 — 8	6,45±0,07	97	3 — 8	5,64±0,10
ad ₂	74	5 — 8	6,46±0,08	99	3 — 8	5,77±0,10
ad ₁	223	5 — 8	6,45±0,04	199	3 — 8	5,66±0,07
Males	158	5 — 8	6,44±0,05	149	3 — 8	5,73±0,08
Females	138	5 — 8	6,46±0,06	149	3 — 8	5,66±0,08

Из этих данных следует, что наши материалы не подтверждают влияния возраста партнеров на величину первых и вторых кладок и выводков. Все средние показатели очень близки по значениям друг к другу. Некоторая разница проявляется лишь в парах, состоящих из старых птиц, и в парах из самца ad₂ с самкой ad₁. Причем различия однозначны как при сравнении величины кладки, так и выводков, и на общем фоне это выглядит несколько странно. Однако если рассчитать средние даты начала откладки яиц для каждой из половозрастных выборок, то оказывается, что и по этим

Таблица 10

**Вариабельность величины первых и вторых выводков
в парах разного возрастного состава**

Число слетков	M ad ₂	M ad ₂	M ad ₁	F ad ₂	M ad ₂	ad ₂ *	M ad ₁
	F ad ₂	F ad ₁	F ad ₂				F ad ₁
Первый выводок							
8	1	2	3	4	3	6	5
7	7	15	4	11	22	26	44
6	7	19	19	26	26	45	55
5	6	9	12	18	15	27	32
4		1	2	2	1	3	10
3		2			2	2	1
2	2			2	2	2	1
1							
N	23	48	40	63	71	111	148
M ± m	5,78±0,31	6,04±0,15	5,85±0,15	5,83±0,17	5,96±0,14	5,92±0,10	5,97±0,08
Второй выводок							
8		1			1	1	1
7	2	6	6	8	8	14	12
6	4	21	12	16	25	37	37
5	9	11	13	22	20	33	41
4	5	7	10	15	12	22	12
3	4	3	3	7	7	10	11
2		1			1	1	4
1							1
N	24	50	44	68	74	118	119
M ± m	4,79±0,15	5,40±0,17	5,18±0,17	5,04±0,14	5,20±0,14	5,19±0,11	5,12±0,12

* Все гнезда, в которых хотя бы один партнер был ad₂.

Выделены достоверно различающиеся значения ($p < 0,05$).

показателям уклоняются от остальных пары того же состава (табл. 11): в парах, состоящих из старых птиц, оказалось относительно больше птиц с поздними сроками начала кладки, а в выборку для пар из самцов ad₂ — самок ad₁, наоборот, попало много особей с ранними сроками начала кладки. То есть здесь проявилось влияние не возраста, а сроков размножения и сезонной изменчивости ВКЛ (и вывода).

Таблица 11

Средние даты начала кладки в парах разного возрастного состава

	M ad ₂	M ad ₂	M ad ₁	F ad ₂	M ad ₂	ad ₂ *	M ad ₁
	F ad ₂	F ad ₁	F ad ₂				F ad ₁
Первый выводок	21,8 V	21,9 V	21,3 V	21,4 V	21,9 V	21,6 V	20,7 V
Второй выводок	26,4 VI	20,8 VI	22,4 VI	24 VI	22,9 VI	22,7 VI	21,7 VI

* Выделены гнезда, в которых хотя бы один партнер был ad₂.

Ежегодная и сезонная изменчивость величины выводка

Здесь обсуждаются только размеры успешных выводков. Успешными считали выводки, в которых до вылета из гнезда дожил хотя бы один птенец зарядки (успешно выкормленных кукушат в данном случае не учитывали). Данные по ежегодной и сезонной изменчивости величины выводка сведены в табл. 12, 13. На рис. 12 показана синхронность колебаний среднегодовых значений величин выводка и кладки ($r = 0,68 \pm 0,18$), а на рис. 13 — сезонной изменчивости этих показателей ($r = 0,96 \pm 0,06$).

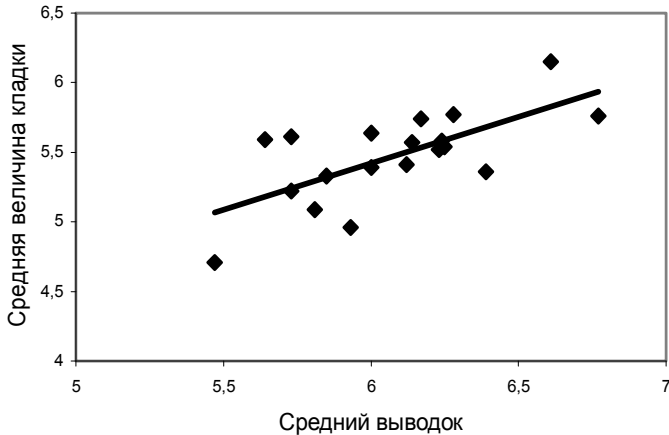


Рис. 12. Соотношение среднегодовых величин кладок и успешных выводков ($r = 0,68 \pm 0,18$)

Хотя по сравнению с величиной кладки размер выводка в процессе развития птенцов претерпевает определенные изменения, в целом, как показано выше, его величина подвержена четко выраженной сезонной изменчивости ($r = -0,957 \pm 0,13$).

Таблица 12

**Годовая вариабельность средней величины
успешного вывода в «Маячино»**

Год	Гнезд с числом слетков:							N	Ср.велич. выводка	
	8	7	6	5	4	3	2			1
1979		4	9	4	4				21	5,62±0,23
1980		7	14	7	4			1	33	5,64±0,19
1981		6	9	5			1	1	22	5,73±0,28
1982	1	8	12	13	3				37	5,76±0,16
1983		3	9	3	4	1	1		21	5,29±0,30
1984	2	8	8	12	6	1			37	5,59±0,19
1985	1	8	6	6		1	1		23	6,04±0,32
1986		7	16	6	7			1	37	5,54±0,19
1987		4	15	5	2	2			28	5,61±0,20
1988	1	2	8	8	1	1	1		22	5,41±0,28
1989	4	12	14	8	3				41	6,15±0,17
1990		7	12	13	4	3			39	5,41±0,18
1991		4	14	8	3	1			30	5,57±0,17
1992		9	10	5	5	1	1		31	5,58±0,24
1993	3	8	27	12	3	3			56	5,77±0,15
1994		5	6	5	4	2			22	5,36±0,28
1995	2	14	14	7	3	5	2	1	48	5,52±0,24
1996		4	3	8	2	5	2		24	4,71±0,33
1997		2	6	10	2		2		22	5,09±0,18
1998		1	10	9	4				24	5,33±0,17
2000	1	7	12	1	3	3			27	5,74±0,27
2001	1	6	7	2	3	3		1	23	5,39±0,34
2002		1	11	15	3		1		31	5,22±0,14
2003		6	9	3	3	2	2	1	26	4,92±0,47
В целом	16	143	261	175	76	35	16	3	725	5,54±0,05

При дифференцированной оценке сезонной изменчивости первых и вторых выводков повторяются закономерности, характерные для величины кладки. Первый выводок с течением времени изменяется гораздо медленнее, чем второй, — на 0,57 слетка за

4 декады первого цикла и 1,53 — второго. Соответственно, изменение величины первого выводка слабее связано с календарными датами ($r = -0,87 \pm 0,34$), чем второго ($r = -0,998 \pm 0,04$).

Таблица 13

Сезонная изменчивость величины выводка

Величина выводка	Май					Июнь					Июль			Всего	
	1—10	11—15	16—20	21—25	26—31	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	1—5	6—10		11—31
8	4	4		4	2		2	1		1					18
7	10	20	21	26	18	6	12	17	11	7	5				153
6	9	25	47	37	26	12	23	24	31	21	13	4	1		273
5	4	9	23	20	16	5	5	7	26	25	20	14	7	5	186
4	2	4	5	6	2	1	1	9	7	11	9	15	3	3	78
3		1	1	1			2	1	3	4	7	4	4	2	30
2			2	1	1	2	3	1	1	1	4	1	1	1	19
1									1	2					3
N	29	63	99	95	65	26	48	60	80	72	58	38	16	11	760
M	6,35	5,91		5,96		5,76		5,36		4,97		4,31			5,56
±m	0,21	0,08		0,08		0,16		0,09		0,12		0,12			0,06
N разоренных и пр.	11	26		34		6		36		21		15		2	151
N с яйцами и pull Cucculus canorus		1	4	3	7	4	4	4	4	1	4	2	1		39

При аналогичном анализе для средних величин выводков, рассчитанных с учетом разорения гнезд и гибели всех или части птенцов по другим причинам, все зависимости смазываются или вообще не проявляются, что связано, например, с непредсказуемостью резких погодных аномалий, приводящих, как правило, к существенному росту гибели выводков. Резко изменяющийся по отдельным годам и в течение репродуктивного сезона уровень численности разорителей гнезд также существенно отражается, в частности, на средних показателях величины выводков. При этом могут проявляться связи с факторами, непосредственно на зарянку не влияющими.

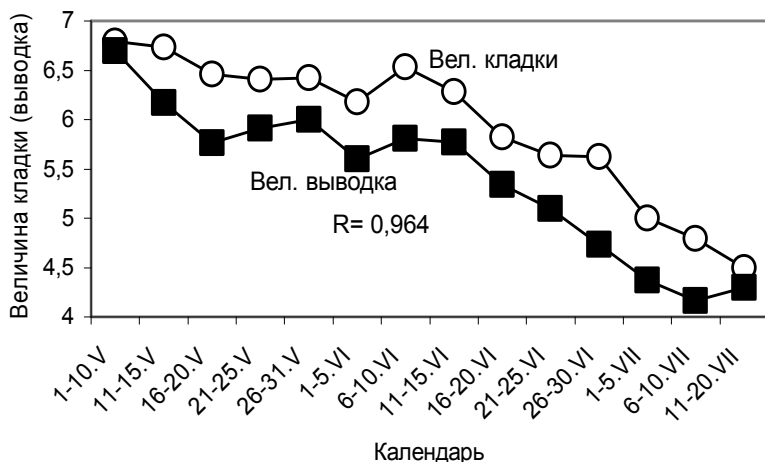


Рис. 13. Связь сезонной изменчивости величины кладки и выводка

Обильный урожай еловых семян способствовал росту численности обыкновенной белки и пасюка, в массе вселившегося в лесные местообитания. Весной эти животные поначалу кормились главным образом осыпавшимися на субстрат семенами. На успешности размножения птиц это никак не отражалось. Но постепенно все семена ели проросли и стали несъедобны для белок и крыс. Потеряв основной корм (семян травянистых растений еще не было), эти звери частично переключились на питание яйцами и птенцами. Разоряемость гнезд резко возросла. Первопричиной этого был высокий урожай семян ели, спровоцировавший концентрацию пасюков в лесах и рост численности белок.

Возвраты холодов весной в нашем регионе происходят ежегодно. Многодневные похолодания, нередко сопровождающиеся выпадением снега и установлением снежного покрова, регистрировались на протяжении всего первого цикла размножения зарянки. Вероятность возврата холодов со снегопадами сохраняется вплоть до конца первой декады июня на юге Карелии и до конца месяца — у ее северных границ.

Второй цикл размножения обычно проходит при более стабильных температурных условиях, но также не без аномалий. Так, в конце июля — начале августа 1978 г. при внезапном наступлении холодов была отмечена высокая смертность первогодков ласточек — деревенских и городских, и птенцов — в гнездах большинства мелких воробьиных. В 2003 г. необычно жаркая погода с длительной засухой в июле также привела к увеличению птенцовой смертности. В некоторых гнездах 6—8-дневные птенцы зарянки не лежали, как обычно, а стояли. Температура воздуха в эти дни превышала 30 °С в тени, влажность приближалась к 100 %. В некоторых гнездах в этот период погибли все птенцы. Рост птенцовой смертности, разумеется, отражается и на средних значениях.

При весенних погодных аномалиях птенцы гибнут обычно только в тех гнездах, где с периодом ухудшения погоды совпадает их вылупление. У пар, у которых похолодание приходилось на период инкубации или выкармливания больших птенцов, уже способных к самостоятельной терморегуляции, размножение осуществлялось без заметных отклонений от нормы. От соотношения тех и других во многом зависит и рассчитываемая величина выводка.

Необходимо особо отметить, что при похолоданиях неспособные к терморегуляции птенцы в общем-то не погибают, а впадают в состояние гипотермии. Но они абсолютно обездвижены и на прилет родителей никак не реагируют. Поэтому взрослые птицы и воспринимают их как погибших, и выкидывают птенцов из гнезд. Если собрать таких птенцов и отогреть, то у них восстанавливается двигательная активность. Самое интересное, что желудочно-кишечные тракты птенцов, выброшенных из гнезд, бывают нормально наполнены. Но снижение температуры тела препятствует осуществлению нормальных обменных процессов (сильно заторможены), в том числе не переваривается и не усваивается пища.

Ранее мы уже отмечали, что во время возвратов холодов выживаемость птенцов зарянки одного возраста оказывалась разной в наземных и подземных гнездах. В наземных гнездах субстрат очень быстро остывает, а в гнездах, размещавшихся в основании кочек, пней, в береговых склонах и стенках ям, окружающий гнез-

до субстрат длительное время сохраняет положительную температуру даже при затяжных похолоданиях. И в таких гнездах роста смертности маленьких птенцов обычно не бывает.

Это означает, что даже при похолоданиях со снегопадами взрослые зарянки способны обеспечить птенцов необходимым количеством пищи. Но на ее сбор времени затрачивается больше, чем обычно. А это приводит к сокращению времени, расходуемого на обогрев птенцов. В глубоких «прогретых» земляных нишах внешнего тепла оказывается достаточно для того, чтобы за время более длительного, чем обычно, отсутствия самки ее птенцы не впали в состояние гипотермии.

Биотопические различия в величине кладки

От определения биотопических различий в величине кладки мы вынуждены были отказаться по той же причине, по которой не смогли сделать этого для выявления биотопических различий в сроках размножения.

Из-за мелкоконтурности и пестроты выделов и стремления зарянок гнездиться на границах двух и более биотопов создать выборки, пригодные для сравнения, не представляется возможным.

Среднее суммарное число птенцов за сезон с учетом потерь при втором гнездовании — $9,85 \pm 0,19$; при успешном размножении — $10,89 \pm 0,16$ слетков на каждую гнездовую пару за сезон.

Глава 7

МОНО- И БИЦИКЛИЧЕСКОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ**Моноциклическое размножение**

Как показано выше, не все местные зарянки воспитывали по два выводка за сезон размножения. Часть птиц ограничивалась однократным гнездованием при успешном выкармливании птенцов первого выводка в нормальные сроки и при отсутствии каких бы то ни было внешних препятствий для начала второй кладки. Результативность их размножения и общий вклад в воспроизводство при однократном размножении существенно ниже, чем при бициклики. В целом моноциклические пары намного раньше завершают репродуктивный сезон. Они намного раньше начинают и завершают послебрачную смену оперения и покидают места размножения в период, когда многие бициклисты еще не завершили вождение слетков из вторых выводков. Все весенне-осенние этапы годового цикла осуществляются у них при благоприятных в целом внешних условиях вплоть до прилета на места зимовки.

Все указывает на то, что описанная жизненная стратегия направлена на лучшую индивидуальную выживаемость взрослой особи при ограниченном вкладе в воспроизводство. Такая эгоистическая стратегия выгодна, прежде всего, конкретной особи. Но насколько полезно это для популяции? Единственная позитивная сторона такой стратегии — это именно более высокая выживаемость, позволяющая особи принять участие в размножении в следующий сезон размножения, причем с новым, более высоким статусом. Второгодки обладают уже определенным опытом воспитания потомства и могут достичь большего успеха в размножении. Не исключено, что в новом репродуктивном сезоне бывшие «моноциклисты» воспитывают уже по два выводка и делают это более успешно, чем первогодки. Таким образом, может происходить

смена прошлогодних бициклистов, часть которых, вполне вероятно, погибает из-за поздних сроков линьки, миграции и прилета на зимовки.

Но вполне вероятно, что все намного проще, и отказ от второго размножения вызван определенными внешними воздействиями, а не внутренней мотивацией. Не исключено также, что причина неучастия в дополнительном размножении связана с определенной ущербностью особи, не способной к повышенным нагрузкам, связанным с новым размножением. Поэтому следует отдельно оценить результативность моноциклического гнездования по всем основным параметрам, сравнив их с аналогичными показателями, полученными для бициклических пар.

Сроки начала откладки яиц

Прежде всего, четкие статистически высокосignificant различия обнаруживаются в сроках размножения (рис. 1). Как и следовало ожидать при одинаковых сроках начала откладки яиц и совпадении пиков, из-за более раннего окончания периода откладки яиц средняя дата его начала у полициклических пар смещена на более раннее время.

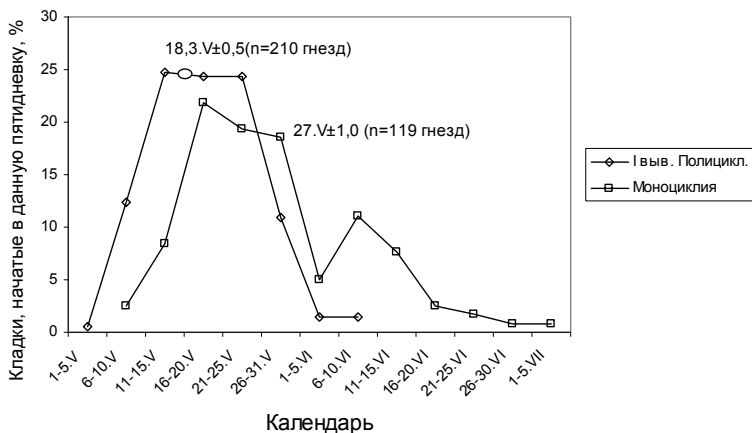


Рис. 1. Динамика откладки яиц у моноциклических и полициклических пар зарянок («Маячино», 1986—2004 гг.)

Однако более 70 % моноциклических пар зарянок приступают к размножению одновременно с полициклическими. Если отобрать для анализа гнезда, первое яйцо в которых появилось раньше 6 июня, то выясняется, что обе сравниваемые группы птиц приступают к размножению практически одновременно — средней датой начала откладки яиц для моноциклистов становится $18,8 \text{ V} \pm 0,13$ ($18,3 \text{ V} \pm 0,5$ — у полициклистов). Надо подчеркнуть, что практически все кладки, начатые при моноциклии в июне — начале июля, относятся к случаям повторного размножения зарянок, потерявших первые гнезда. Восстановление гнездовой пары после гибели кладок или птенцов не у всех самцов осуществляется достаточно быстро.

Нам известны случаи, когда это происходило, с одной стороны, уже в день разорения гнезда, а с другой — немало и примеров, когда самцы-неудачники не могли привлечь новых самок до окончания репродуктивного сезона. Вместе с тем некоторые самцы принимали до 3-4-х попыток повторного размножения за сезон.

На кривой динамики откладки яиц моноциклистами (рис. 1) четко выражен небольшой пик, приходящийся на вторую пятидневку июня. Он образован возрастающим числом птиц, начинающих гнездиться после потери первых гнезд. Соответственно, и все более поздние сроки начала гнездования с большой долей вероятности также относятся к началу повторных (восстановленных) кладок.

Начало размножения трети моноциклистов приходится на период начала откладки яиц во вторые гнезда у бициклических пар, а около 20 % птиц, ограничивающихся воспитанием только одного выводка, приступают к размножению после **критической даты**, когда нормальная бициклиа у южно-карельских зарянок становится невозможной. Из 1300 контролировавшихся пар всего лишь одна (!) приступила к откладке яиц во второе гнездо 19 VII, при начале первой кладки — 15 VI. Во всех остальных случаях откладка яиц в первые гнезда осуществлялась до 10 VI включительно. Именно эту дату — **10 VI** — и следует считать **критической датой возможного двукратного гнездования за сезон** для зарянок

южной Карелии. Все птицы, откладывавшие первое яйцо в весенние гнезда позднее этой даты, никогда не гнездились дважды за сезон и ограничивались только однократным размножением (исключение — один случай, указанный выше). Это происходит, очевидно, потому, что гнездовые заботы этих птиц заканчиваются уже к моменту окончательного завершения репродуктивного состояния и начала послебрачной линьки.

Однако около 70 % пар зарянок, гнездившихся однократно, начинают откладку яиц в одно время с птицами альтернативной группы, то есть если судить по срокам гнездования, то и птицы первой группы могли бы не ограничиваться выкармливанием только одного выводка. Что препятствует этому — некая внутренняя мотивация или какие-то внешние факторы? Среди последних обращает внимание достоверно более низкая общая успешность размножения при моноциклическом размножении:

— при моноциклии из 613 яиц выведено только 442 слетка ($72,1 \pm 1,8 \%$);

— при полициклии — 815 слетков из 885 яиц, или $92,1 \pm 0,9 \%$.

При моноциклическом гнездовании 34,5 % гнезд разоряется, а привлечь новых самок самцам удается далеко не всегда. Кроме того, и в случае успеха даты начала повторного размножения сдвигаются на более поздние сроки, близкие и превышающие критическую дату. После позднего окончания размножения птицы переходят, таким образом, рубеж окончания репродуктивного состояния. При этом продолжение размножения становится невозможным даже теоретически.

Одной из возможных причин отказа части зарянок от участия в воспитании дополнительных выводков (при начале размножения до критической даты) является неспособность некоторых самцов выкормить слетков самостоятельно, без участия самки. Подобные примеры нам известны, но все они относились к совпадению периода вылета птенцов из гнезд с возвратом холодов. При бициклии иногда в подобных ситуациях самки даже прерывали начатую откладку яиц во вторые гнезда и активно включались в кормление слетков. Также при бициклии похолодания способствовали увели-

чению промежутка между вылетом птенцов из гнезд и началом новой кладки. То есть не исключено, что и при моноциклии неспособность самцов самостоятельно выкормить слетков становится причиной отказа самок от второго размножения.

Годовая вариабельность сроков размножения зарянок в Карелии, отмеченная выше, может быть одной из причин годовой изменчивости доли птиц, участвующих в дополнительном размножении. В годы, когда начало гнездования сдвигается на последнюю декаду мая (т. е. почти на месяц против максимально ранних дат), вероятность сближения с критической датой существенно возрастает.

В зависимости от дат начала откладки яиц доля гнездовых пар, участвующих в бициклическом гнездовании, быстро убывает от 86,7 % в первой декаде мая до 0 % — во второй декаде июня (рис. 2).

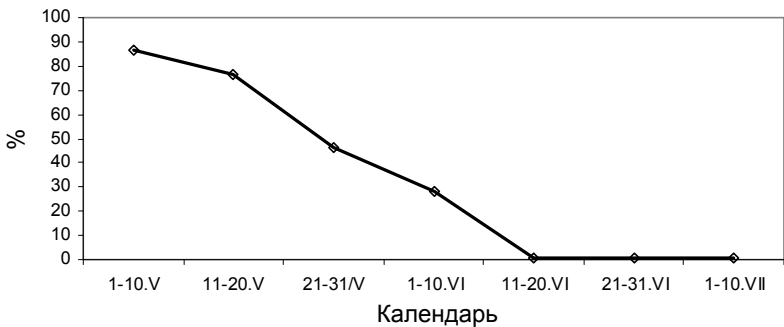


Рис. 2. Изменение доли гнездовых пар, участвующих в дополнительном (втором) размножении в зависимости от дат начала первого размножения. «Маячино», 1986—2004 гг.

Исходя из этих данных можно было допустить, что участие в дополнительном размножении будет зависеть от времени начала гнездования в разные годы. Начало размножения можно оценивать двояко — по датам наиболее раннего начала кладки (в 1986—2004 гг. такая дата варьировала от 2 мая в 1989 г. до 24 мая в 1997 году) и по средним датам начала размножения, рассчитанным для 75 % гнезд, откладка яиц в которых началась в наиболее ранние сроки

(9,3 V 89 — 27,2 V 97). В эти же годы доля бициклических пар на контролируемой территории варьировала от 50 (1987) до 100 % (1991 и 1997 гг.). Искомые связи оказались крайне слабыми и статистически незначимыми (соответственно, $r = 0,36 \pm 0,25$ и $0,24 \pm 0,25$), что вполне объяснимо. Как будет показано ниже, участие или отказ от воспитания дополнительных выводков подвержено совокупному воздействию большого числа разнообразных внешних факторов, и дата начала размножения только один из них.

Есть одно обстоятельство, на которое при изучении би- и моноциклики размножения следует обратить особое внимание. Зарянка — вид с **облигатной бициклией** размножения, и вполне допустимо, что стремление к воспитанию дополнительных выводков является обязательным для абсолютного большинства особей. Работая с большим числом искусственных гнездовых укрытий, мы выяснили, что у некоторых гнездовых пар, определенных нами как моноциклические, попытки второго гнездования все же были. На индивидуальных участках обитания этих пар иногда находили вторые гнезда, разоренные на ранних стадиях размножения. Как правило, это выяснялось в случаях гнездования птиц в искусственных укрытиях (иногда хорошо забытых). В естественных нишах такие находки были случайными и нередко выявлялись лишь на следующий год или позднее.

Обилие пригодных искусственных укрытий не является абсолютной гарантией второго гнездования в них пар, успешно воспитавших первые выводки. Вполне вероятно, что для второго размножения птицы выбирали естественные ниши. Все индивидуальные территории зарянок многократно контролировались нами в течение всего репродуктивного периода. Напомним в этой связи, что активно тревожиться у гнезд зарянки начинают только при 5—7-дневных птенцах. Поэтому гибель гнезд на более ранних стадиях при их размещении в естественных укрытиях вполне могла остаться незарегистрированной. Это означает, что такие пары были отнесены нами к моноциклическим ошибочно.

Даже вторые гнезда, потерянные на стадии их постройки, являются свидетельством готовности данных пар ко второму

размножению, и относить их следует к бициклическим, а не к моноциклическим.

Определить, каково реальное число подобных ошибок в наших исследованиях, не представляется возможным. Можно констатировать лишь, что такие случаи есть, и в целом их, скорее всего, не так мало. Исходя из данных по потерям гнезд от разорения, близости начала размножения к критической дате и с учетом указанных выше ошибок надо полагать, что **реальное число зарядок, отказывающихся от дополнительного размножения из-за некоей внутренней мотивации, должно быть очень небольшим.**

Таким образом, хотя получены убедительные различия по средним датам начала размножения зарядок, участвовавших в воспитании двух и одного выводка за сезон, расхождение в датах обусловлено не способностями одних птиц начать гнездование раньше других, а в значительной мере определяется успешностью выкармливания ранних выводков и датами потери гнезд. В тех случаях, когда повторное размножение начинается позднее критической даты, которой для южно-карельских зарядок является **10 июня**, участие в дополнительном гнездовании становится невозможным даже теоретически. В целом необходимо подчеркнуть, что определенная ущербность или неспособность начать гнездование в нормальные сроки птицам с моноциклическим размножением несвойственна. Все они способны начать размножение в одни сроки с птицами альтернативной группы.

Величина кладки и выводка

Такое сравнение было выполнено по материалам 1986—2004 гг., когда судьба каждого гнезда зарядок контролировалась особенно тщательно. Для анализа отбирали только достоверно выявленные случаи моно- и полициклии и гнезда с заведомо полными кладками.

Слабое превышение величины кладки у зарядок, выкормивших по два выводка за сезон, несущественно и незначимо статистически. Оно вполне могло образоваться за счет некоторой разницы в сроках размножения, в целом более поздних, у зарядок, ограни-

чившихся одной кладкой за сезон, и может быть обусловлено закономерным сезонным сокращением величины кладки (гл. 6). Поэтому более корректным представляется сравнение, выполненное для птиц, гнездившихся в одинаковые сроки. Различия в величине кладок, начатых в мае, оказались практически такими же, как для всего сезона в целом: для птиц с моноциклическим размножением — $6,41 \pm 0,075$, для пар с двумя попытками размножения в сезон — $6,51 \pm 0,04$ яйца (n.st).

Таблица 1

Величина кладки и выводка у зарянки при моноциклии и полициклии размножения («Маячино», 1986—2004 гг.)

N яиц (птенцов)	Величина кладки		Величина выводка		
	Моноциклия	Полициклия	Моноциклия		Полициклия 1-го выводка
			общего	успешного	
9			39		
1					
2			1	1	3
3			1	1	2
4	1				11
5	4	5	13	13	33
6	47	64	32	32	75
7	39	60	25	25	35
8	4	7	2	2	7
N	95	136	113	74	166
	$6,43 \pm 0,07$	$6,51 \pm 0,05$	$4,47 \pm 0,24^*$	$6,12 \pm 0,11$	$5,86 \pm 0,08$

* Выделены статистически значимые различия.

Таким образом, птицы сравниваемых групп по величине кладки не отличались друг от друга.

Величина выводка при моноциклическом размножении оказывается существенно и достоверно ($p < 0,5$) меньше, чем у пар, размножающихся дважды за сезон (табл. 1). Но это выявляется лишь для общей величины выводка, когда в расчет принимаются все контролируемые гнезда, в том числе и неуспешные. Но при полициклии размножения таких гнезд не бывает, так как практически

во всех случаях после потери кладки или птенцов зарянки автоматически переходят в разряд птиц с моноциклическим размножением. Бициклия после гибели кладок или птенцов – исключительно редкое явление, отмеченное нами лишь трижды (0,7 %, N = 419 гнезд с мечеными взрослыми особями).

В связи с этим корректнее использовать для сравнения только величину успешных выводков. При таком сравнении успешные выводки у птиц, выкармливающих по одному выводку за сезон, оказываются даже крупнее ($n.st. = 1,9$; табл. 1). Во всяком случае, по способностям выкармливания птенцов сравниваемые группы зарянок не различались.

Имеет смысл рассмотреть еще одну 0-гипотезу, которая учитывает возможную разницу в усилиях взрослых птиц, затраченных на воспитание выводков разной величины. Можно допустить, что более значительные усилия партнерам приходится затрачивать на воспитание более крупных выводков. Соответственно, среди птиц, приступающих ко второму размножению, будут чаще встречаться пары, выкормившие меньшее число птенцов.

Из данных, представленных в табл. 1, следует, что среди зарянок, воспитавших по 8 птенцов, во втором гнездовании участвовало $77,8 \pm 13,8$ % пар; по 7 птенцов — $58,3 \pm 6,4$ %; по 6 птенцов — $70,1 \pm 4,4$ %; по 5 и менее — $76,6 \pm 3,5$ %. При менее дробной оценке получилось, что партнеры, воспитавшие крупные выводки (7 и 8 птенцов), вторично размножились в $60,9 \pm 5,3$ % случаев; при выкармливании 6 птенцов (наиболее часто встречающиеся у местных зарянок) — в $70,6 \pm 3,7$ %; а птицы с выводками из 5 птенцов и менее — в $76,6 \pm 5,3$ % случаев. То есть при таком способе сравнения намечается тенденция (достоверны только различия между крайними группами, $p < 0,05$), подтверждающая 0-гипотезу: бóльшие усилия, затраченные на воспитание крупных выводков, приводят к снижению доли птиц, участвующих во втором размножении.

Попутно можно отметить, что аналогичное сравнение, выполненное по величине кладки, показало, что чаще во втором размножении участвуют особи, откладывающие больше яиц в первые гнезда, — птицы, в первой кладке которых содержалось:

8 яиц, второй раз гнездились в $63,4 \pm 14,5$ % случаев;

7 яиц — в $60,6 \pm 4,9$ %;

6 яиц — в $57,7 \pm 4,7$ %;

4-5 яиц — в $56,0 \pm 16,5$ % случаев (все различия n.st.).

То есть птицы, изначально отличающиеся более высоким репродуктивным потенциалом, относительно чаще принимают участие в дополнительном размножении. Выявленные различия оказались, однако, статистически незначимыми, и сделанное обобщение можно рассматривать лишь как тенденцию.

При втором гнездовании у одних пар величина кладки остается такой же, как в первом гнезде, у других — сокращается на 1—3 яйца или даже увеличивается на 1 яйцо (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение величин первой и второй кладок при бициклии гнездования

Число яиц в 1-й кладке	N яиц во 2-й кладке						Всего	M ± m	2 < 1	2 < 1, %	2 = 1, %	2 > 1, %
	8	7	6	5	4	3						
8		3	6				9	$6,33 \pm 0,18$	-1,67	100	0	0
7	3	15	36	12	4		70	$6,01 \pm 0,11$	-0,99	74,4	21,3	4,3
6		12	23	22	4		61	$5,70 \pm 0,11$	-0,3	42,6	37,8	19,7
5			1	4	1	1	7	$4,71 \pm 0,35$	-0,29	28,6	57,1	14,3

Выше было показано, что величина кладки местных зарянок подвержена существенной сезонной изменчивости. Подтверждается это и данными по средней величине первых и вторых кладок. Для анализируемой выборки (см. табл. 2) средняя величина первой кладки — $6,55 \pm 0,05$ яйца достоверно выше второй — $5,05 \pm 0,10$ яйца.

Однако на индивидуальном уровне правило сезонного сокращения размера кладки подтверждается далеко не всегда. Среди 147 меченых пар с точно определенной величиной полных кладок эта закономерность не подтвердилась в 39,5 % случаев. У 42 пар

(28,6 %) величина кладки сохранилась неизменной, а в 16 случаях (10,9 %) число яиц, отложенных при втором гнездовании, оказалось больше (у всех исследованных нами пар только на 1 яйцо), чем при первом.

При этом выявилась вполне ожидаемая закономерность: чем больше величина первой кладки, тем меньше вероятность сохранения ее размеров или увеличения при втором размножении. У пар, отложивших в первые гнезда по 8 яиц, вторые кладки в среднем уменьшались на 1,67 яйца, по 7 яиц – на 0,99; по 6 – на 0,30, а при первых кладках из 5 яиц вторые сокращались всего на 0,29 яйца.

Обычно отклонения от выявленных закономерностей бывают немногочисленны, объясняются определенным стечением обстоятельств и рассматриваются как проявление случайности. Но «неподчинение» закономерному сокращению величины кладки в течение репродуктивного сезона у зарянки в Карелии встречается слишком часто, чтобы отнести это явление к разряду случайностей. Здесь уместно напомнить, что вторые кладки формируются через 1—1,5 месяца после первых, и в целом за это время средняя величина кладки у местных зарянок сокращается на 0,7—1,7 яйца (в зависимости от сроков). Все случаи сохранения или превышения величины второй кладки над первой представляются поэтому как весьма существенные отклонения от нормы. А частота их встречаемости, скорее всего, сопряжена с проявлением закономерности, нежели случайности. Так или иначе, но это требует поиска объяснений.

В связи с возникшей проблемой следует обратить внимание на ряд известных фактов.

Прежде всего, надо отметить общеизвестную разнокачественность любого биологического явления, особую роль которого мы специально подчеркивали ранее (Зимин, 1988). Любой исследуемый параметр изменяется по типу кривой нормального распределения с более или менее выраженным эксцессом кривой в ту или иную сторону. С зимовок на родину часть птиц возвращается раньше основной массы, часть — позднее.

Также одновременно осуществляются и формирование местного гнездового населения птиц, и начало их гнездования. Всегда наблюдается более или менее выраженное разнообразие величины кладки, усиливающееся во второй половине сезона размножения (C_v 1-й кладки = $10,41 \pm 0,61$ %; C_v 2-й кладки = $15,56 \pm 0,91$ %; $t = 4,7$). Очень заметно разнятся и сроки начала и окончания линьки местных птиц, и даты начала их осенней миграции.

Все это указывает на индивидуальность осуществления каждого из этапов годового цикла у контролируемых птиц исследуемой территории. Соответственно, разные местные особи начинают размножение при неодинаковом соотношении гормонов, ответственных за каждый этап годового цикла. В начале репродуктивного периода, пока в крови еще сохраняются гормоны, ответственные за миграционное состояние, сочетание гормонов и количество репродуктивных гормонов еще не достигают уровня, идеального для репродуктивного состояния. Величина кладки в эти календарные сроки еще не может быть максимальной. Этого уровня она достигает, очевидно, при идеальном для размножения сочетании гормонов. И тогда птица откладывает максимальное для вида число яиц. Но в крови постепенно нарастает уровень тиреоидных гормонов, и с определенного момента соотношение сдвигается в их пользу.

Соответственно, это отражается и на постепенном уменьшении числа продуцируемых яиц. Процесс продолжается до момента, когда количество гормонов, ответственных за линьку, полностью ингибирует активность продуцирования половых гормонов. Продолжение размножения становится уже невозможным. Все сказанное характеризует лишь потенциальную готовность птиц к размножению, реализация которого может сдерживаться внешними факторами и энергетикой. В конце концов, размножение может вообще не начаться, как это случается иногда в высоких широтах.

Из-за индивидуальности годовых циклов гормонов с учетом возможных внешних воздействий у разных особей популяции в одни и те же календарные сроки соотношение гормонов будет неодинаковым. С этим и могут быть связаны индивидуальные различия в величине кладки у разных самок.

Идеальное для размножения сочетание гормонов, очевидно, сохраняется на протяжении определенной части репродуктивного состояния. Поэтому у птиц, начавших размножение до пикового сочетания гормонов, вторая кладка может оказаться или такой же (первая кладка — в начале роста репродуктивного потенциала, вторая — на его спаде), или большей (первая кладка начата на позициях, близких к исходному минимуму, вторая — на пике), или, что бывает чаще всего, первая кладка формировалась на сочетании гормонов, близком к идеальному для размножения, вторая — на спаде, при росте количества тиреоидных и сокращении половых гормонов.

Величина выводка определяется не только числом отложенных яиц, но и потерями на стадии эмбрионального развития птенцов, способностями партнеров по размножению в обеспечении жизнеспособности птенцов, часто по-разному проявляющимися в зависимости от внешних условий.

По этой причине величина и первых, и вторых выводков характеризуется гораздо большей вариабельностью, чем размер кладки (рис. 3).

Соотношение величины первых и вторых выводков демонстрируют данные табл. 3.

Таблица 3

Соотношение величины первого и второго выводков при бициклии гнездования

N слетков в 1-м вы- водке	N слетков во 2-м выводке							Всего	M ± m	Разница между 1-ми и 2-ми гнездами
	8	7	6	5	4	3	2			
2					1	1		2	3,5	1,5
3			1	1		1		3	4,33	1,33
4		1	2	1	1	1		6	4,87 ± 0,20	1,13
5		2	6	12	7	2	1	30	4,87 ± 0,20	0,13
6		7	25	19	8	5	5	69	5,09 ± 0,16	-0,9
7	1	7	9	14	7	6	1	45	5,09 ± 0,20	-1,9
8		1	4	1				6	6,00 ± 0,28	-2

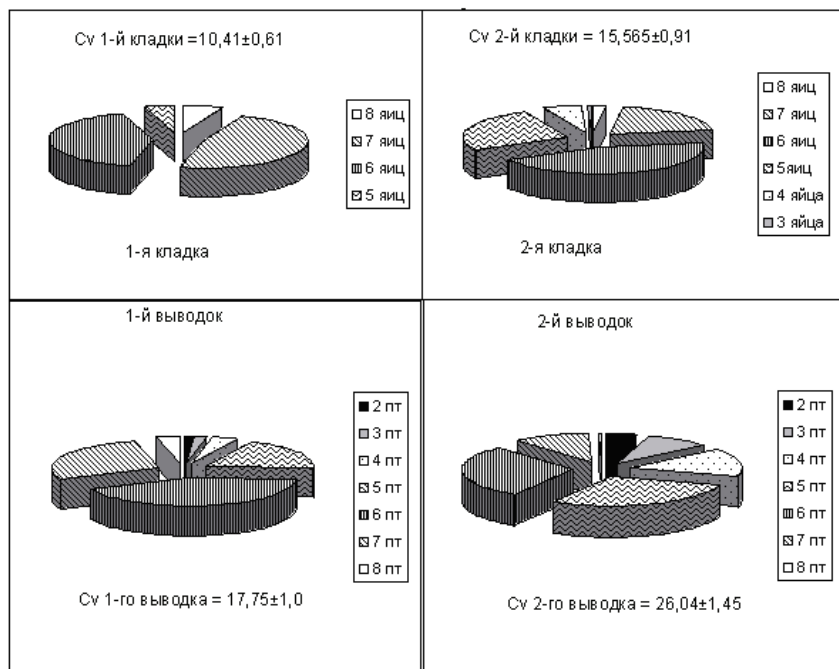


Рис. 3. Соотношение числа яиц и птенцов в первых и вторых гнездах зарянки («Маячино», 1986—2004 гг.)

Вторые выводки в целом уступают первым по числу слетков, но, как и в случае с величиной кладки, это не является строгим правилом на индивидуальном уровне. Причем пары, по разным причинам выкормившие маленькие первые выводки, при втором размножении чаще выкармливают больше птенцов, чем при первом (рис. 4).

Здесь также действует свое правило: чем меньше величина первого выводка, тем больше вероятность того, что при втором размножении будет выкормлено больше или столько же птенцов. В целом наиболее часто в первом выводке зарянки выкармливали по 6 птенцов (42,9 % случаев, $N = 161$). Сравнительно часто (27,9 %) при первом цикле гнездования зарянки воспитывали по 7 слетков.

Во вторых гнездах выводки из 6 слетков встречались в 29,2 % случаев, совсем немного уступая гнездам с 5-ю слетками (29,8 %).

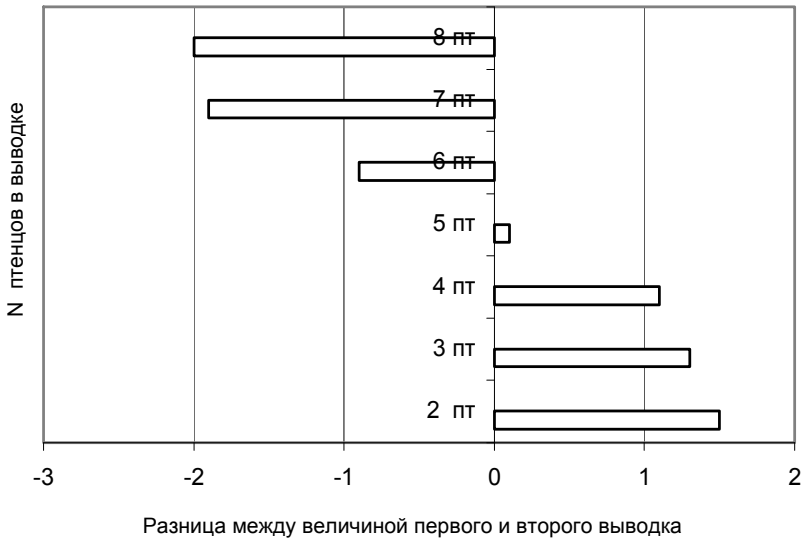


Рис. 4. Разница между величиной первого выводка и средней величиной второго выводка при разном числе птенцов, выкормленных в первых гнездах

Успешность размножения

Уже из материалов, приведенных выше, ясно, что обе группы зарянок должны различаться по успешности гнездования.

Сравнение может быть ограничено оценкой общей успешности размножения. Здесь различия проявляются очень четко и высоко достоверно. При моноциклическом гнездовании его общая успешность составила $63,3 \pm 1,9$ % ($N = 619$ яиц), а при бициклии — $92,1 \pm 0,9$ % ($N = 815$). Различия высокозначимы статистически ($p < 0,001$). Основная причина снижения успешности гнездования — высокая доля потерь гнезд с яйцами или птенцами (в целом 34,5 %). При бициклии этот показатель равен нулю.

И если выполнить сравнение только для гнезд, в которых был успешно выкормлен хотя бы один птенец, то общая успешность размножения у пар с моноциклическим гнездованием оказывается даже более высокой — $96,8 \pm 0,9 \%$ ($t > 3$), что опять же противоречит 0-гипотезе о некоей ущербности в способности птиц данной группы к выкармливанию птенцов.

Возраст партнеров по размножению

Для многих видов птиц, воспитывающих более одного выводка за сезон, установлено более или менее явное преобладание ad_2 (птиц в возрасте 2-х лет и более) среди птиц с полициклическим размножением (Kluijver, 1951; Лэк, 1957; Snow, 1958; Хохлова, 1988). При этом в качестве объяснения причин такого преобладания ссылаются на их больший опыт выкармливания птенцов, накопленный в предыдущие гнездовые сезоны. Но если «думать» за птиц и дальше, то вполне допустимо, что накопленный опыт вполне может быть использован птицами не для достижения максимального вклада в воспроизводство, а для обеспечения лучшей личной выживаемости. Вообще для большинства мелких Passeriformes, имеющих короткий жизненный цикл, о предыдущем опыте размножения можно говорить лишь с большой натяжкой. Абсолютное большинство представителей гнездового населения — первогодки — таким опытом вообще не обладают. Остальные же (птицы в возрасте 2-х лет) в подавляющем большинстве случаев размножались в течение только одного репродуктивного сезона, и далеко не у всех гнездование было успешным. Птиц же, которых можно было бы отнести к реально опытным, уже гнездившимся 2, 3 и более сезонов, обычно лишь единицы.

За птиц «думает» их физиология, темпы развития нейрогуморальных процессов, которые, однако, определяют лишь потенциальную готовность к осуществлению того или иного этапа годового цикла, реализация каждого из которых нивелируется разнообразными внешними этологическими и экологическими сигналами.

Вместе с тем опыт птиц старших возрастных групп может влиять на успешность размножения опосредованно. Уже о первогодках, доживших до сезона размножения, можно говорить как о птицах, лучше своих погибших собратьев освоивших весь спектр пищевых объектов и способы их добывания в различных, в том числе и критических погодных условиях. Очевидно также, что двух- трехлетки владеют всеми навыками жизнеобеспечения еще лучше. В определенной мере это может отражаться и на их репродуктивных возможностях. Поэтому старые самки могут реализовать потенциальную готовность к размножению раньше, чем хуже питающиеся первогодки.

Раннее гнездование в северных широтах, при дефиците времени в годовом цикле, дает больше гарантий начала второго размножения до окончания репродуктивного состояния. Правда, чрезмерно раннее размножение в северных широтах чревато его полной или частичной неуспешностью из-за неустойчивости весенней погоды. Вероятность возврата холодов в Карелии максимальна на ранних этапах весны и постепенно сокращается к началу фенологического лета (Агроклиматический справочник...). Зарянки, начинающие откладку яиц в последние дни апреля или первой декаде мая, часто попадают затем в критические погодные ситуации из-за возврата холодов.

В тех гнездах, где в момент похолодания вылупляются или выкармливаются птенцы, еще неспособные к самостоятельной терморегуляции, их смертность бывает очень высокой. Не исключено, что в подобных ситуациях ad_2 лучше справляются в обеспечении птенцов кормом и в их обогреве (мы старались не отлавливать взрослых особей у гнезд с птенцами при холодной погоде, поэтому сравнимого материала нет). Но потеря гнезда на стадии выкармливания птенцов в лучшем случае оборачивалась воспитанием только одного выводка из восстановленных кладок, в худшем – самцы оставались холостыми до окончания сезона размножения.

Данные по возрасту партнеров по размножению, участвовавших в моно- и бициклическом гнездовании, сведены в табл. 4.

Таблица 4

Возраст партнеров при моно- и бициклическом размножении

Возраст		Моноциклия		Бициклия		Всего	
Самец	Самка	Число случаев	%	Число случаев	%	Число случаев	%
1 год	1 год	44	62,9±5,8	99	52,7±3,6	143	55,4±3,1
2 года и >	1 год	10	14,2±4,2	35	18,6±2,8	45	17,4±2,4
1 год	2 года и >	13	18,6±4,6	31	16,5±2,7	44	17,1±2,3
2 года и >	2 года и >	3	4,3±2,4*	23	12,2±2,4	26	10,1±1,9
Всего		70	100	188	100	258	100
1 год	Не отл.	11	44±9,9	15	37,5±7,6	26	40±6,1
2 года и >	Не отл.	5	20±8	7	17,5±6	12	18,5±4,8
Не отл.	1 год	7	28±9	8	20±6,3	15	23±5,2
Не отл.	2 года и >	2	8±5,4	10	25±6,8	12	18,5±4,8
Всего		25	100	40	100	65	100
В целом							
1 год		68	41,2±3,8	145	34,8±2,3	213	36,7±2
2 года и >		18	10,9±2,4	65	15,6±1,8	83	14,3±,4
1 год		61	37±3,7	142	34,1±2,3	203	34,9±2,0
2 года и >		18	10,9±2,4	64	15,4±1,8	82	14,1±1,4
Всего		165	100	416	100	581	100
Самец + самка							
1 год		129	78,2±3,2	287	69±2,3	416	71,6±1,9
2 года и >		36	21,8±3,2	129	31±2,3	165	28,4±1,9
Всего		165	100	416	100	581	100

* Выделены достоверные различия.

Если оценивать результаты выполненного сравнения по составу гнездовых пар, то выясняется, что пары из двух ad₂ достоверно чаще встречались в группе птиц с бициклическим размножением. Однако в парах, где самцы и самки были первогодками или пары были смешанными по возрасту партнеров, различия статистически не подтверждались.

В целом птицы старшей возрастной группы относительно чаще принимают участие в выкармливании двух выводков за сезон, чем первогодки. Но в остальных вариантах результаты сравнения оказались статистически несущественными.

Таким образом, основной причиной отказа части зарянок от присущей птицам данного вида облигатной бициклики размножения является неуспешность первого гнездования. Птицы, выводящие птенцов повторно после разорения гнезд или гибели птенцов и кладок по другим причинам, в условиях Карелии, за очень редкими исключениями, в дополнительном (номинально — втором) гнездовании уже не участвуют и приступают к смене оперения.

Число моноциклических пар в целом среди наших зарянок невелико. Точно определить этот показатель пока не удастся, хотя каждый индивидуальный участок тщательно контролируется нами на протяжении всего репродуктивного сезона и в период линьки. В определенных случаях возникают сомнения в отсутствии попыток второго размножения у пар, зарегистрированных нами как моноциклические. Нам не удается полностью проконтролировать судьбу всех выводков от вылета птенцов из гнезд до приобретения ими самостоятельности. И хотя случаев полной гибели выводков нам неизвестно, исключать возможность этого нельзя.

Как поведет себя самка, потерявшая выводок, пока неизвестно, но наиболее вероятно, что, как и в случае с гибелью кладок и гнездовых птенцов, она покинет самца. Иногда при стопроцентном доказательстве участия контролируемой пары во втором размножении (самка отловлена на птенцах с яйцом в клоаке, готовым к откладке) нового гнезда найти не удавалось.

Признаков второго гнездования на данном индивидуальном участке обитания также не проявлялось, что, скорее всего, было связано или с гибелью самки (такие факты известны), или с потерей гнезда на ранних стадиях гнездового цикла (в отдельных случаях гнездо обнаруживали в естественных укрытиях на следующий год или позднее).

При работе с искусственными гнездовыми укрытиями были установлены и случаи разорения гнезд на ранних стадиях гнездового цикла, когда попытка второго гнездования была, но осталась нереализованной, а главное, вовремя не установленной. Иногда мы обнаруживаем гнездо на следующий сезон или позднее, но лишь в

единичных случаях. Пару же при этом приходится относить к моноциклической. Сколько подобных ошибок было совершено в процессе исследований, выяснению не поддается.

Ни по одному из проанализированных нами параметров размножения зарянки сравниваемых групп заметно не различаются. Считать птиц, ограничивающихся воспитанием только одного выводка за сезон, в чем-то ущербными, мы, таким образом, не имеем никаких оснований.

Облигатная бициклия размножения

Несмотря на то что эта тема уже частично обсуждалась выше, полная характеристика облигатного бициклического размножения зарянки, тем более на севере ареала, представляет особый интерес. К тому же этому вопросу мы постоянно уделяли серьезное внимание в связи с обилием границ ареала у птиц на территории республики (Зимин, 1988). По зарядке удалось, к тому же, собрать наиболее полный и подробный материал, анализируемый ниже.

Оценку доли птиц, принимающих участие в дополнительном размножении, можно выполнять двояко:

1. Расчет относительного числа пар, гнездившихся дважды за сезон, от общего числа контролируемых гнезд.
2. Расчет от числа пар, успешно завершивших первое размножение.

В первом случае расчетный показатель в значительной мере будет зависеть от успешности весеннего цикла размножения. И это будет существенно искажать его. Поэтому в основном мы использовали второй способ расчета. Разумеется, из анализа исключались все случаи гнездования на слабо или повторно вообще не контролировавшихся территориях.

Зарянка относится к птицам с облигатной полициклией гнездования. Как и большинство других птиц, относящихся к этой группе, она зимует в зоне с неустойчивой зимней погодой, изменяющейся к тому же непредсказуемо. Поэтому ее зимняя смертность существенно варьирует по годам, о чем можно судить по резким колебаниям плотности гнездового населения (D) в смежные годы.

Очень показателен в этом отношении период 1992—1996 гг., когда D , соответственно, изменялась от 68 до 124—54—116—64 пар/км².

Столь же резкие колебания численности свойственны и другим европейским видам птиц с облигатной полициклией размножения (Svensson, 1977). В многолетней динамике D зарянки Приладожья привлекают внимание не только резкие депрессии численности — следствие повышенной смертности, но также и способность птиц к моментальному восстановлению высокого уровня D . Именно эта особенность отличает птиц с полициклическим размножением от представителей альтернативной группы, у которых восстановление численности после глубокой депрессии растягивается на несколько лет или десятилетий, как у крупных дневных хищных птиц с низким уровнем плодовитости.

Быстрое восстановление D может достигаться или за счет резкого увеличения величины кладки, или посредством увеличения доли птиц, участвующих в дополнительном (втором) размножении.

Первый путь, как известно, характерен для сов — птиц с длительным гнездовым циклом, и неспособных поэтому воспитать более одного выводка за сезон, то есть это типичные моноциклисты. А вот второй путь — увеличение доли пар, выкармливающих по два (или более) выводка за сезон, — как раз и отличает птиц с полициклическим гнездованием.

Вклад в воспроизводство популяции при моноциклическом и бициклическом размножении

Поскольку бициклия размножения у зарянки облигатна и к воспитанию дополнительных выводков стремится большинство птиц, было бы интересно определить, насколько это увеличивает уровень воспроизводства.

Предварительно имеет смысл рассмотреть соотношение вклада от первых и вторых выводков при бициклиии. Для этого мы можем использовать весь материал, имеющийся по судьбе первых и вторых гнезд на всей территории Приладожья.

Для анализа, разумеется, отобраны только данные по гнездам с точно определенными размерами первого и второго выводков меченых пар. Данные за отдельные годы сведены в табл. 5.

Таблица 5

Вклад в воспроизводство от моно- и бициклического размножения на пробной площади «Маячино»

Годы	Число птенцов в выводке								
	Абс.					%			
	1 выв.	2 выв.	1+2	Моноц.	Всего	1 выв.	2 выв.	1+2	Моноц.
1986	56	40	96	45	141	39,7	28,4	68,1	31,9
1988	51	37	88	11	99	51,5	37,4	88,9	11,1
1989	71	58	129	29	158	44,9	36,7	81,6	18,4
1990	53	22	75	44	119	44,5	18,5	63	37
1991	63	61	124	0	124	50,8	49,2	100	0
1992	76	48	124	6	130	58,5	36,9	95,4	4,6
1993	98	68	166	29	195	50,2	34,9	85,1	14,9
1995	71	41	112	45	157	45,2	26,1	71,3	28,7
1997	49	27	76	3	79	62	34,2	96,2	3,8
1998	49	42	91	12	103	47,6	40,8	88,4	11,6
2000	26	20	46	13	59	44,1	33,9	78	22
2001	49	42	91	0	91	53,8	46,2	100	0
2002	57	47	104	0	104	54,8	45,2	100	0
2003	67	29	96	13	109	61,5	26,6	88,1	11,9
В целом	836	582	1418	250	1668	50,1	34,9	85	15

Как и следовало ожидать, годовая изменчивость относительно числа птенцов, выкормленных при первом и втором размножении, оказалась весьма существенной. Доля вторых выводков в общем вкладе в воспроизводство популяции при бициклическом размножении колебалась от 29,3 % (1990) до 49,2 % (1991), при средней многолетней, равной $41,2 \pm 4,0$ %. То есть в среднем при втором размножении бициклические пары приладожских зарянок воспитывают дополнительно немногим менее половины слетков за сезон, и, следовательно, оно существенно влияет на общий прирост популяции.

Замечено, что вклад от второго размножения заметно сокращался при снижении его успешности. В 1990 г., например, когда величина вклада была минимальной за 1986—2004 гг., общая успешность размножения во вторых гнездах была очень низкой — всего лишь 40,7 %. А в целом связь относительного числа слетков во вторых выводках и успешности второго размножения оказалась очень тесной — $r = 0,926 \pm 0,11$ (рис. 5).

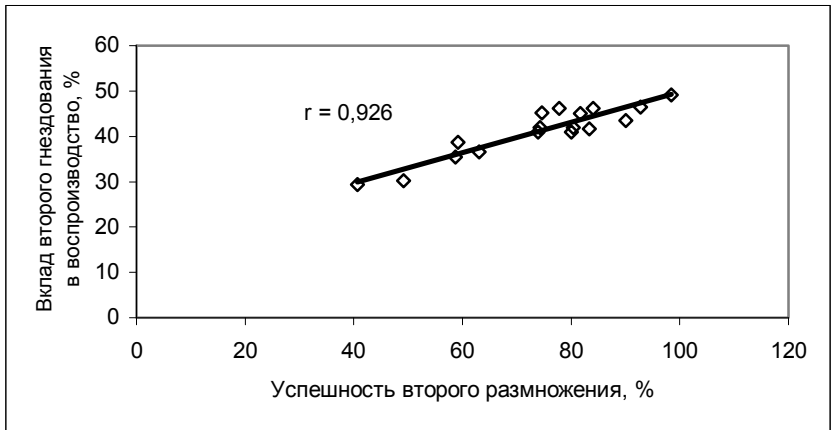


Рис. 5. Зависимость вклада второго гнездования в воспроизводство от успешности завершения второго цикла размножения

Не менее важно определить также соотношение вклада в воспроизводство популяции от моноциклии и бициклии. Это оказалось возможным сделать для территории, где под тщательным контролем находились практически все гнездившиеся птицы (не менее 95 %, по крайней мере), то есть для пробной площади «Маячино». Здесь, таким образом, мы могли опираться на точное соотношение первых и вторых гнезд при бициклии и гнезд пар, ограничившихся воспитанием только одного выводка за сезон или вообще оставшихся без потомства. Полученные данные за ряд лет представлены на рис. 6, 7.



Рис. 6. Годовая изменчивость вклада в воспроизводство популяции при моноциклии, первом и втором размножении бициклических пар («Маячино», избранные годы)



Рис. 7. Годовая изменчивость вклада в воспроизводство при моноциклическом и бициклическом гнездовании (пробная площадь «Маячино», избранные годы). Обозначения как на рис. 6

В целом вклад от моноциклического размножения при годовой вариабельности от 2,2 до 43,8 % оказался равным 21,7 % (от бициклики, соответственно, 78,3 %).

При годовой изменчивости, показанной на рис. 7, в среднем для пробной площади «Маячино» первые выводки при бициклики дали $45,6 \pm 1,2$ %, вторые — $32,7 \pm 1,1$ %, а пары, гнездившиеся однократно, — $21,7 \pm 1,0$ % от общего числа слетков, выращенных зарядками на пробной площади. Более того, не исключено, что какая-то часть гнездовых пар зарядок, отнесенных нами к моноциклическим, все же предпринимала попытки второго размножения в естественных гнездовых нишах. Но эти попытки, оказавшиеся неудачными, по этой причине обнаруживаются далеко не всегда. Следовательно, реальный вклад от моноциклики может быть ниже указанного.

Плотность гнездового населения и частота бициклического размножения

Уже одно то, что при резкой депрессии численности птицы с бициклическим размножением восстанавливают ее до исходного уровня и выше уже на следующий год, наводит на мысль о стимулирующем влиянии низкой D на увеличение доли гнездовых пар, воспитывающих по два выводка за сезон. Простое увеличение величины кладки, обычно выражающееся в десятых долях яйца, по крайней мере, у зарядки не может обеспечить наблюдающегося подъема численности на следующий год, даже при идеальной успешности размножения и 100 %-ной выживаемости всех птиц в течение года.

Связь D и частоты бициклического размножения в общем известна уже давно и доказана для ряда видов (Kendeigh, Baldwin, 1937; Kluijver, 1951; Лэк, 1957 и др.).

Отчетливая связь этих параметров установлена и для зарядок в Приладожье (Зимин, 1983, 1988). Позднее, однако, выяснилось, что при суммировании всех данных по Приладожью за 1979—2004 гг. искомая связь оказалась вообще несущественной ($r = -0,13$).

Вместе с тем если выполнять анализ дифференцированно, по отдельным периодам, связанным с ходом естественных сукцессионных процессов, происходивших с растительностью пробной площади и влияющих на распределение зарянок по территории, то величина g изменялась следующим образом:

1979—1984 гг. $-0,92 \pm 0,17$ ($\rho < 0,001$);

1986—1993 гг. $-0,57 \pm 0,37$ ($\rho > 0,05$);

1993—2004 гг. $-0,84 \pm 0,20$ ($\rho < 0,05$);

1986—2004 гг. $-0,59 \pm 0,22$ ($\rho > 0,05$);

1979—2004 гг. $-0,133$.

Здесь уместно напомнить, что на пробной площади в «Маячино» примерно в равной мере были представлены хвойно-лиственные молодняки и спелые лиственно-хвойные древостои. В первые годы в молодняках шло постепенное нарастание численности зарянки. На этом этапе D на участке со спелыми лесами была более высокой, чем в молодняках. Затем положение выровнялось, а в последнее десятилетие при переходе молодняков в стадию жердняков D зарянки в них начала постепенно снижаться. Распределение зарянки по территории пробной площади было, таким образом, непостоянным и изменялось в соответствии с сукцессией растительности.

Механизм воздействия высокой D на половую активность заключается в угнетении секреции гормонов надпочечников стрессовым состоянием птиц, возникающим при более или менее частом столкновении между хозяевами смежных индивидуальных территорий.

Если это так, то при неравномерном распределении по территории в одной части пробной площади стрессовые ситуации должны возникать чаще, в другой реже. Соответственно, и воздействие на половую активность зарянок, обитающих на более или менее плотно заселенных участках, будет неодинаковым. Мы же используем для анализа усредненную плотность гнездового населения для всей пробной площади, что может отражаться и на искомой связи D с частотой встречаемости бициклических пар. Вместе с тем зарянки, как, впрочем, и большинство других птиц, сравнительно

легко избегают прямых контактов с соседями как в гнездовой период, так и позднее, когда плотность населения возрастает многократно, а одни и те же участки территории используются несколькими птицами (т. 2).

Кроме того, надо учитывать, что не только D влияет на частоту бициклии, годовая вариабельность которой оказывается связанной с множеством других факторов.

Успешность весеннего размножения

Одним из наиболее существенных факторов, определяющих участие зарянок в выкармливании дополнительных выводков, мы считаем успешность первого в сезоне размножения. Во всяком случае, строго доказанных фактов двукратного размножения после неудачи с первым гнездованием мы за 35 лет работы не обнаружили. Только в трех случаях после гибели гнезда самцы гнездились затем еще дважды. Но так как при первом гнездовании взрослые особи остались неотловленными, то с какими самками хозяин индивидуальной территории гнезвился затем дважды — с первыми, потерявшими гнезда, или с новыми, сменившими ушедшую первую самку, — не установлено.

В целом размножение при бициклии осуществляется почти вдвое успешнее, чем при моноциклии (82,4 против 44,2 %, гл. 9).

При более дифференцированном подходе выясняется, что наиболее успешными у карельских зарянок бывают первые кладки бициклических пар. Чуть уступает им успешность вторых кладок. Еще менее удачно проходит повторное размножение моноциклических пар, а больше всего потерь кладок и птенцов характерно для их первого весеннего размножения.

Оценка готовности самок к продолжению размножения после весеннего размножения

Поскольку в наших широтах абсолютное большинство зарянок совмещают первый и второй циклы гнездования, то совершенно очевидно, что уже при выкармливании гнездовых птенцов первого

выводка у них должно начаться повторное увеличение размеров гонад, яйцевода и восстановление наследного пятна, подсохшего за предыдущий период.

О готовности самок к продолжению размножения мы можем судить по размерам их клоакальных выступов, степени развития яйцевода, состоянию наследного пятна, развитию на нем вторичной васкуляризации и восстановлению отечности (обводнения) во второй половине периода выкармливания гнездовых птенцов. Большинство названных параметров отмечалось нами при каждом отлове самок на гнездах или на линиях паутинных сетей в июле — октябре. Всегда указывались и размеры клоакальных выступов самцов, но, в отличие от самок, за очень редкими исключениями самцы сохраняли высокую репродуктивную активность на протяжении всего периода размножения, то есть размеры их клоакальных выступов неизменно сохранялись на максимальном уровне. Величина клоакальных выступов и степень развития яйцевода определялись визуально по десятибалльной системе.

Полученные данные сведены в табл. 6, где самки, отловленные в июне и июле на гнездах с предполагаемой моноциклической размножения, рассматриваются раздельно. Для анализа использованы **только данные по гнездам с успешно выкормленными птенцами**. Цель анализа — определить реальное число самок, способных к продолжению размножения.

По средним размерам клоакального выступа и степени развития яйцевода самки, достоверно размножавшиеся в Карелии два раза за сезон, явно превосходят птиц, у которых вторые гнезда не обнаружены. Но в группе зарянок с моноциклическим размножением, выкармливавших птенцов в июне, немало и птиц, не отличающихся по сравниваемым параметрам от представителей альтернативной группы. В целом таких птиц, по крайней мере, 31 из 40 (77,5 %).

Таблица 6

Характеристика готовности самок зарянки к размножению при отлове на гнездах с птенцами

Визуальная оценка, баллы		Бициклия		Моноциклия в июне		Моноциклия в июле	
		Размеры клоакального выступа	Размеры яйцевода	Размеры клоакального выступа	Размеры яйцевода	Размеры клоакального выступа	Размеры яйцевода
> много	10	12		1			
много	9	16	15	1	2		
< много	8	12	2	6	1		
> средне	7	9	8	2			
средне	6	22	34	11	18	1	1
< средне	5	3	4	10	4		
> мало	4	6	3	5	2		
мало	3		7	4	4	3	2
< мало	2		1		1		
> нет	1	1			2	1	
нет	0				1	1	1
Всего		81	74	40	35		
Самка не кормит птенцов		35 (30,2±4,3 %)		10 (20,0±5,7 %)			
Всего		116		50		6	4
$M \pm m$		7,8±0,2	6,3±0,2	5,7±0,27	5,0±0,37	2,83±0,63	3,25±1,2
Самки старые при бициклии			26,7±3,8 %				
при моноциклии			21,4±6,1 %				
Различия			n.st.				

* Выделены достоверные различия.

На севере ареала, где совмещение первого и второго циклов гнездования является для зарянки нормой, по размерам клоакальных выступов самок при отлове на первых гнездах с птенцами можно вполне судить о примерных датах начала второго размножения (табл. 7).

В сравниваемых группах самок, кроме того, есть особи, которые активно не участвовали в кормлении птенцов и отловить которых по этой причине не удалось. При установленной бициклии в подобных случаях нам была известна дата начала откладки яиц во вторые гнезда. Сопоставив эти даты с датами проведения отлова на первых гнездах, мы установили, что все эти самки или уже имели начатые вторые кладки, или были близки к их началу (см. табл. 7).

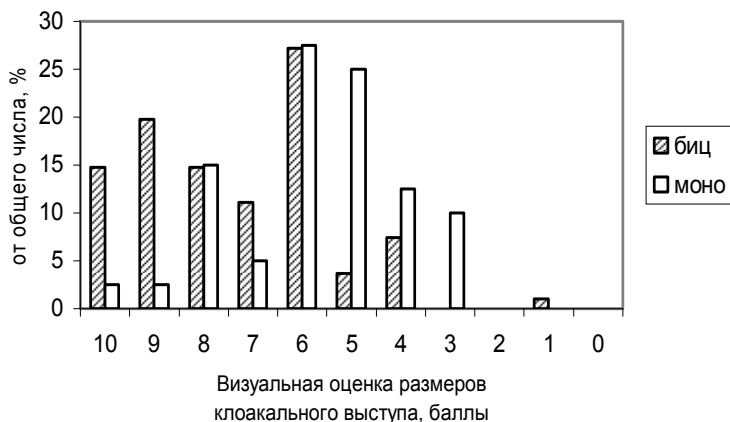


Рис. 8. Сравнительная характеристика размеров клоакальных выступов самок зарянки, отловленных в июне на гнездах с птенцами при моно- и бициклическом размножении («Маячино»), произвольная выборка за 1989—2004 гг.)

Таблица 7

Промежуток от даты отлова самки на первом гнезде до даты появления первого яйца во втором гнезде при разных размерах клоакального выступа

Промежуток (суток)	Размеры клоакального выступа			
	Близкие к максимальным	Близкие к средним	Неизвестны, т. к. самка не кормит птенцов	
			Промеж-к	№ случаев
–1 – 3	2		–1 – 3	4
0 – 2	5	1	0	5
3 – 5	9	2	1	2
6 – 8	5	7	2	4
9 – 11	5	12	3	5
12 – 14	5	4	4	3
15 – 17	1	2	6	1
18 – 20	2	1	7	2
21 – 23		1	9–10	2
N	34	30		28
M±m	7,09 ± 0,95 (6,35 ± 0,85)*	10,1 ± 0,8		2,5 ± 0,6 (1,3 ± 0,4)*

* Без высказывающих значений.

Все эти птицы к моменту отлова на первых гнездах должны были иметь развитые яичники и яйцеводы. А ткани их подсохших наседных пятен начали вторично обводняться. Вкупе все это приводило к увеличению массы тела с соответственным снижением двигательной активности и маневренности полета. Участие в кормлении птенцов в первом гнезде у таких самок вряд ли могло быть высокоактивным.

В сравниваемых группах относительное число самок, не участвующих в кормлении птенцов, различалось статистически незначимо ($30,2 \pm 4,3 \%$ и $20,0 \pm 5,7 \%$). Если учесть, что такие самки не отлавливались по тем же причинам и при моноциклическом размножении, то в целом, с учетом приведенных выше и здесь показателей, получается, что среди всех зарянок, отнесенных нами к особям с моноциклическим размножением, только 18 % по вторичным признакам не могли участвовать во втором, дополнительном размножении. Для части особей это подтвердилось и при повторном отлове их в июле — октябре, когда по степени продвинутости их послебрачной линьки можно было с уверенностью говорить об их неучастии во втором размножении.

На рис. 8 видна значительная область перекрытия обеих сравниваемых групп по частоте встречаемости самок со средними и большими размерами клоакальных выступов.

Нам известны и случаи обнаружения вторых гнезд на индивидуальных участках обитания пар, отнесенных нами к моноциклическим. Такие гнезда мы случайно находили в естественных нишах на следующий сезон. Если судить по их состоянию, все эти гнезда были разорены на стадии инкубации яиц или в первые дни выкармливания птенцов. В эти периоды зарянки практически не тревожатся у гнезд в присутствии человека, и отсутствие тревог на контролируемом участке вполне может восприниматься как неучастие птиц данной пары в дополнительном размножении.

В гл. 13 мы специально сравниваем число разоренных и брошенных гнезд, найденных в естественных и искусственных нишах. Как выяснилось, такие гнезда легко обнаруживаются только в искусственных гнездовых укрытиях и лишь случайно — в естественных.

Из этого следует, что среди зарядок с внешними признаками готовности ко второму размножению, но отнесенных к моноциклическим из-за того, что вторые гнезда их не были найдены, наверняка было немало пар, имевших попытку дополнительного размножения, завершившуюся потерей кладки или маленьких птенцов. Приведенные выше расчеты показывают, что таких пар среди моноциклистов, выкармливающих птенцов в июне, может быть около 80 %.

Все это означает, что данные по доле зарядок, участвующих в воспитании дополнительных выводков, приведенные выше, следует считать слегка заниженными, и что реально в облигатной бициклии гнездования участвует больше зарядок, чем указано.

Промежуток между первым и вторым размножением

Это очень важный показатель бициклического размножения. От его величины зависит способность птиц к преодолению дефицита времени в годовом цикле там, где суммарные затраты времени на гнездование, линьку и подготовку к осенним миграциям приближены к пределу их соответствия продолжительности периода благоприятных условий. От этого может зависеть реализация облигатной бициклии размножения, а в конечном итоге и пределы распространения птиц к северу.

Промежуток между первым и вторым размножением можно определять несколькими способами:

— промежуток между датами появления первого яйца в первом и втором гнездах;

— промежуток между вылетом птенцов из первого гнезда и началом второй кладки.

Но при этих способах на искомую величину будут дополнительно влиять различия в величине первой кладки (1—4 дня) и разница в возрасте вылета птенцов из разных гнезд, которая с учетом спровоцированного вылета может достигать 6 дней.

Поэтому наиболее точно характеризовать промежуток между гнездованиями лучше всего **по возрасту птенцов первого вывода в день откладки 1-го яйца во второе гнездо.**

Именно этот показатель и используется нами при анализе данных, это следует иметь в виду всюду, где говорится о промежутке между первым и вторым гнездованием.

Индивидуальная изменчивость промежутка

В целом величина промежутка между первым и вторым гнездованием зарянок в Карелии достаточно вариабельна и, по имеющимся данным, колеблется от 7 до 44 дней.

Для того чтобы связать величину промежутка с определенной стадией гнездового цикла, необходимо учитывать, что птенцы зарядки покидают гнездо в возрасте 9—15 дней (в 9—11 дней при спровоцированном вылете), а выводки распадаются при 28—32-дневном возрасте слетков.

С учетом этих данных составлена табл. 8, из которой следует, что практически все гнездовые пары карельских зарянок (98,7 %) приступают к откладке яиц во вторые гнезда еще до полного завершения воспитания птенцов первого выводка. Более того, большинство (43,1 %) делают это еще до вылета гнездовых птенцов, а 38,6 % самок — в первые 5 дней вождения выводка.

Таблица 8

Промежуток между первым и вторым гнездованием

Возраст птенцов 1-го выводка при откладке 1-го яйца во второе гнездо (дней):							Всего
	птенцы в гнезде	птенцы в выводке				птенцы самостоятельны	
	8—14	15—19	20—24	25—29	30—32	33—43	
Число случаев,	66	59	17	7	2	2	153
%	43,1	38,6	11,1	4,6	1,3	1,3	98,7

На формирование яйца зарядкам необходимо 4 дня (Lack, 1966). Столько же, 3-4 дня, затрачивается на постройку гнезда. У нас оба эти процесса полностью совмещены, и, следовательно, готовность ко второму размножению проявляется уже в первые дни —

середине периода выкармливания гнездовых птенцов. Это сопровождается вторичной **васкуляризацией и обводнением тканей наседного пятна**, увеличением размеров яйцевых фолликулов, яйцевода и **клоакального выступа**. Выделенные жирным шрифтом процессы вполне определены визуально, и по ним мы можем с достаточной уверенностью судить о готовности самки ко второму размножению (при ее отлове на первом гнезде).

Дополнительным признаком такой готовности является характер поверхности брюшка самки. Увеличенные яичники и яйцевод выдавливают кишечник, который начинает рельефно выделяться на поверхности брюшка. Но наиболее надежным способом определения готовности самки ко второму циклу размножения в момент отлова на первом гнезде является масса ее тела. Если этот показатель превышает 14-15 г, то это уже является гарантированным признаком подготовки самки к новому гнездованию. Самки, весящие более 17-18 г, уже наверняка имеют гнездо, а возможно и начатую вторую кладку.

Разумеется, все это возможно лишь при полном совмещении первого и второго циклов размножения, когда новая кладка формируется до вылета птенцов из гнезд или начинается в первые дни после вылета. Напомним, что в целом это характерно для 80 % самок зарянок в Карелии.

Отяжелевшие самки снижают активность кормления птенцов первого выводка вплоть до полного отказа. Основные заботы по выкармливанию птенцов в гнезде и особенно в выводке ложатся, таким образом, на самцов.

Участие-неучастие самки в кормлении больших гнездовых птенцов и слетков определяется способностями ее самца самостоятельно справиться с обеспечением птенцов пищей, а нередко зависит от состояния погоды и качества участка обитания пары и выводка. В холодную ветреную погоду, когда у птиц возникают проблемы с обеспечением птенцов достаточным количеством пищи, самки вынуждены принимать участие в воспитании птенцов первого выводка. Это существенно отражается на величине промежутка между первым и вторым гнездованием. Более того, нам

известны случаи, когда самки прекращали откладку яиц во второе гнездо и переключались на активную помощь самцу в кормлении молодняка (см. выше).

Итак, только у $1,3 \pm 0,9$ % ($N = 153$) контролируемых пар рянок первое и второе размножение оказались полностью разобщены. Известно еще несколько случаев, когда промежуток между первым и вторым гнездованием превышал 32 дня. Но это было отмечено только при полигинии и смене партнерши по размножению. В подобных случаях настоящей бициклики как таковой в принципе не было. В воспитании двух выводков участвовал только самец, о предварительной судьбе новых самок нам ничего не известно, но наиболее вероятно, что они появились на контролируемой территории после потери своих первых гнезд, то есть их размножение было повторным, а не вторым.

Особняком стоит случай откладки первого яйца второй кладки при птенцах первого выводка в возрасте 44 дня. Убедительного объяснения столь существенной задержки нам найти не удалось. Не исключено, что в промежутке между первым гнездованием и тем, что мы вынуждены считать вторым (ad отловлены на обоих гнездах), была еще одна попытка размножения, завершившаяся неудачей, не приведшей, однако, к распадению пары. Следует отметить, что разоряемость гнезд на участке обитания данной пары была достаточно высокой почти ежегодно.

Существенная амплитуда изменчивости величины промежутка между первым и вторым размножением, очевидно, должна быть обусловлена не только внутренними мотивациями, связанными с индивидуальностью осуществления годовых циклов, но и с какими-то внешними воздействиями. В этой связи мы попытались рассмотреть несколько 0-гипотез.

Связь величины промежутка со сроками размножения. Прежде всего, можно допустить, что чем дольше задерживается начало второго размножения, тем больше становится величина промежутка между первым и вторым гнездованием. Эта

0-гипотеза полностью подтверждается имеющимися данными (табл. 9).

Таблица 9

Связь величины промежутка между первой и второй кладками с датой начала второй кладки

Возраст птенцов 1-го выводка, сут.	Число гнезд с кладками, начатыми в указанную декаду			
	1—10 VI	11—20 VI	21—30 VI	1—20 VII
7—9	9	13	3	
10—12	4	16	6	
13—15	5	16	11	2
16—18		10	15	8
19—21		4	7	4
22—24		1	5	3
25—27			2	4
28—30			1	1
31—33			1	1
34—36				1
37—39				
40—42				
43—45				1
N	18	60	51	25
M ± m	10,7 ± 0,67	13,15 ± 0,5	17,0 ± 0,7	22,3 ± 1,6

* Выделены статистически значимые значения.

Можно было бы ожидать, что при более поздних сроках вылупления птенцов в первых гнездах вторые кладки будут начинаться после менее значительного промежутка времени, но, как выяснилось (табл. 10), такая связь нашими данными не подтверждается: величина среднедекадных промежутков в течение сезона размножения изменяется без определенно выраженных тенденций.

Таблица 10

Связь величины промежутка между первой и второй кладками с датами вылупления птенцов первого выводка*

Возраст птенцов 1-го выводка, сут.	Число гнезд с птенцами, вылупившимися в указанные сроки				
	21—31 V	1—5 VI	6—10 VI	11—15 VI	16—25 VI
7—9	5	4	8	3	3
10—12	8	8	9	3	1
13—15	12	6	7	6	2
16—18	6	8	8	6	5
19—21	3	5	4	2	2
22—24	1	4	2	1	1
25—27		2	2	2	
28—30	1	1			
31—33	1		1		
34—36		1	1		
37—39					
40—42					
43—45		1			
N	37	40	42	23	14
M ± m	14,6 ± 0,9	17,3 ± 1,2	15,3 ± 1,0	15,96 ± 1,1	15,0 ± 1,0

* Все значения не имеют статистически значимых различий.

Связь с величиной первого выводка. Можно ожидать, что усилия по воспитанию более крупных выводков негативно отразятся на величине промежутка между гнездованиями.

К сожалению, сравнительный материал по выводкам разной величины оказался неравнозначным. Наши зарянки чаще всего при первом размножении выращивают по 6-7, реже — по 5 птенцов, а гнезда с 8-ю и 4—2-мя птенцами — большая редкость (табл. 11, 12).

0-гипотеза подтверждается, но лишь как тенденция (различия статистически незначимы), хотя возраст птенцов, при котором появляются первые яйца во вторых гнездах, постепенно снижается от выводков крупных размеров к немногочисленным.

Таблица 11

Связь промежутка между первым и вторым гнездованием с репродуктивными усилиями, затраченными на первый выводок

Промежуток, сут.*	Число случаев при величинах выводков	
	6—8 птенцов	2—5 птенцов
7—9	14	9
10—12	19	7
13—15	18	16
16—18	26	7
19—21	12	3
22—24	5	4
25—27	5	1
28—30	2	
31—33	2	
34—36	1	
N	104	47
M ± m	15,93 ± 0,58	14,25 ± 0,68

T = 1,89

* Промежуток = возраст птенцов 1-го выводка при откладке 1-го яйца 2-й кладки.

Таблица 12

Промежуток между первым и вторым гнездованием при разной величине первого выводка

Промежуток, сут.	Число случаев при указанной величине выводка (слетков)							
	8	7	6	5	4	3	2	
7—9		3	11	8		1		
10—12	1	9	9	3		3	1	
13—15	3	6	9	13		1	2	
16—18		9	17	3		1	1	
19—21	1	3	8	3				
22—24	1	2	2	3			1	
25—27		1	4	1				
28—30		2						
31—33		1	1					
34—36			1					
37—39								
40—42								
43—45								
N	6	36	62		(1)* 34	6	4	3
M ± m	16,5 ± 5,8	16,17 ± 1,0	15,69 ± 0,76	14,26 ± 0,85		14,54 ± 1,1		
		16,14 ± 0,9				14,25 ± 0,68		

* Не учтен как высказывающееся значение.

Связь с величиной первой кладки. Допускалось, что птицы с более крупными первыми кладками обладают более высоким репродуктивным потенциалом и в соответствии с этим будут быстрее переходить ко второму размножению (табл. 13).

Таблица 13

Промежуток между первым и вторым гнездованием при разной величине первой кладки

Промежуток, сут.	Число случаев с указанной величиной кладки (яиц)			
	8	7	6	5
7—9		6	11	1
10—12	2	13	8	1
13—15	3	11	11	3
16—18		18	8	2
19—21	1	6	3	1
22—24	1	3	5	
25—27	1	2	3	
28—30		2	1	
31—33		1		
34—36				
37—39				
40—42				
43—45			(1)*	
N	8	62	50	8
M ± m	16,75 ± 2,1	15,94 ± 0,69	15,32 ± 0,90	14,38 ± 1,3

* Судьба гнездования точно не прослежена, не учтено.

Результаты сравнения оказались прямопротивоположными 0-гипотезе. Здесь, скорее всего, проявилось опосредованное влияние усилий партнеров на воспитание выводков разных размеров, как правило, более крупных при большей величине кладки. При выводках больших размеров самки, очевидно, дольше участвовали в кормлении птенцов и поэтому позднее начинали откладку яиц во второе гнездо. Результаты сравнения, правда, оказались статистически незначимыми.

Как оказалось, кроме того, величина первой кладки птиц с бициклическим размножением оказалась практически такой же,

как в ранних успешных гнездах пар, ограничившихся однократным размножением, — $6,54 \pm 0,06$ и $6,44 \pm 0,07$ яйца, соответственно.

Промежуток при разном соотношении величин первых и вторых кладок. Чаще всего (59,1 % от 110 случаев) вторая кладка была меньше первой на 1—3 яйца. Но нередко (28,2 %) величина кладки при втором размножении оставалась такой же, как при первом, или даже превышала ее (12,7 %).

Здесь, прежде всего, обращает внимание явное несоответствие приведенных данных общей, явно проявляющейся закономерности, выражающейся в сезонном сокращении величины кладки. Немаловажно и то, что при бициклиии размножения не подчиняются ей 41 % гнездовых пар. Почему это происходит?

Все удовлетворительно объясняется гипотезами о динамике развития репродуктивного состояния (Зимин, 1988) и индивидуальности годовых циклов птиц. Согласно первой гипотезе, наибольшей для птиц каждого вида величина кладки становится при максимальном уровне репродуктивного состояния, то есть тогда, когда в крови соотношение различных гормонов достигает уровня, идеального для размножения. В этот период уровень гормонов, ответственных за миграционное состояние, снижается до минимума, а рост доли тиреоидальных гормонов линьки еще не оказывает ингибирующего влияния на половые гормоны.

Высокий уровень репродуктивного состояния сохраняется на протяжении большей части гнездового периода. Об этом свидетельствуют многочисленные факты длительного сохранения способности конкретных особей к откладке максимального числа яиц при вторых или повторных попытках размножения. Абсолютным максимумом репродуктивного состояния, при котором зарянки откладывают по 8 яиц, отличаются лишь отдельные особи. Они встречаются далеко не каждый год, и ни разу при втором размножении такая величина кладки не сохранялась. Но известно два случая, когда при первой кладке из 7 яиц во второе гнездо самки отложили по 8 яиц. Вместе с тем можно напомнить, что кладки из

8 яиц могут встречаться в Карелии с 9 мая до 22 июня (по датам откладки первого яйца), а из 7 яиц – со 2 мая по 28 июня. На меченых особях зарянки, у которых первая и вторая кладки состояли из 7 яиц, продолжительность этого периода колебалась от 28 до 37 дней и в среднем составила 31,6 дней ($n = 13$). Способность к сохранению величины кладки на уровне 6 яиц 20 меченых самок зарянки сохраняли на протяжении 26—53, в среднем — 33,4 дня. Большая растянутость периода (до 53 дней) при данной величине кладки может быть обусловлена откладкой яиц по обе стороны от периода максимальной репродуктивной активности, но близко к нему, – до максимума весной и после него – летом. Кроме того, надо полагать, существуют и определенные индивидуальные различия в самом максимальном уровне репродуктивного состояния. Мы ежегодно наблюдаем различия в величине кладки у разных особей, гнездящихся в одно время и на территориях одинакового качества.

Таким образом, сокращение величины второй кладки по сравнению с первой, очевидно, присуще птицам, которые начинали размножение на максимальном уровне репродуктивного потенциала, а ко второму размножению приступали уже на спаде репродуктивной активности, при начале ускоряющегося накопления гормонов линьки.

Равенство первых и вторых кладок могло иметь место при начале обоих циклов размножения на максимуме репродуктивного потенциала, а при увеличении величины промежутка — в периоды окончания подъема и начала спада, то есть примерно на равном удалении от максимального уровня репродуктивного потенциала особей.

В случаях увеличения размера второй кладки по сравнению с первой начало гнездования могло приходиться на период роста уровня репродуктивного потенциала, а вторые кладки начинались при его максимуме.

Как выясняется, соотношение величины первой и второй кладок оказывается достоверно связанным с величиной промежутка между первым и вторым гнездованием (табл. 14).

Таблица 14

Промежуток между первым и вторым гнездованием при разном соотношении величины первой и второй кладок

Промежуток, сут.	1 кл. > 2 кл. на 2-3 яйца	1 кл. > 2 кл. на 1 яйцо	1 кл. = 2 кл.	1 кл. < 2 кл. на 1 яйцо
7—9	1	4	8	5
10—12		8	8	6
13—15	4	7	8	2
16—18	5	6	5	3
19—21	3	4	1	1
22—24	2	6		
25—27	1	1	1	
28—30	2			
31—33	1			
34—36				
37—39				
40—42				
43—45	1			
N	20	36	31	17
M ± m	20,7 ± 1,8	15,67 ± 0,85	12,74 ± 0,75	12,47 ± 0,92

* Выделены достоверные различия.

При этом имеет значение и абсолютное значение различий: при снижении величины кладки на 2-3 яйца промежуток оказывается достоверно бóльшим, чем при сокращении второй кладки на 1 яйцо.

Возрастные различия в величине промежутка

Вполне резонно допустить, что особи в возрасте двух лет и старше обладают более развитыми навыками в добывании пищи и лучше освоили весь спектр возможных пищевых объектов, а потому при разных ситуациях, включая критические погодные аномалии, способны успешнее справиться с выкармливанием птенцов. Соответственно, эти преимущества позволяют им сократить промежуток между первым и вторым размножением.

Если сравнить между собой гнездовые пары, в которых один или оба партнера были птицами старшей возрастной группы, и

пары, состоящие только из первогодков, то для 68 пар зарядок первой группы средняя величина промежутка между двумя циклами размножения составила $15,6 \pm 0,7$ сут., а для 75 пар из ad_1 — $16,7 \pm 0,8$ сут. 0-гипотеза, таким образом, подтверждается, но различия статистически малозначимы.

Примерно то же самое выявляется при более дифференцированном анализе (табл. 15).

Таблица 15

Промежуток между первым и вторым гнездованием при разном возрасте партнеров по размножению

Промежуток, сут.	Число случаев с возрастом самца/самки в парах:				
	ad_2/ad_2	ad_2/ad_1	ad_1/ad_2	смешан.	ad_1/ad_1
7—9	2	5	2	7	12
10—12	2	2	5	7	15
13—15	6	10	6	16	14
16—18	5	3	2	5	15
19—21	1	5	3	8	2
22—24		2		2	7
25—27		1		1	5
28—30					1
31—33					2
34—36					
37—39					
40—42					
43—45					1
N	16	28	18	46	74
$M \pm m$	$14,69 \pm 0,80$	$15,36 \pm 0,93$	$14,17 \pm 0,32$	$14,52 \pm 0,67$	$15,95 \pm 0,80$
	$14,53 \pm 0,54$				

Из приведенных данных можно заключить, что больший жизненный опыт и лучшие навыки в добывании пищи для птенцов не дают абсолютной гарантии того, что самцы при любых обстоятельствах способны полностью освободить самок от родительских забот о первом выводке и сосредоточиться только на формировании второй кладки.

Большой опыт самцов ad_2 оказывается недостаточным для преодоления негативных обстоятельств, и в $37,5 \pm 12,1$ % случаев начало вторых кладок у старых самок задерживается до 20-дневного возраста их первых птенцов. В парах из первогодков относительное число таких задержек возрастает до $44,6 \pm 5,7$ % (различия *n.s.*), а величина промежутка — до 43 суток.

Согласно 0-гипотезе, решающая роль в длительности промежутка между первым и вторым размножением принадлежит самцам. Чисто логически допускается, что большой опыт самцов старшей возрастной группы позволяет их самкам быстрее начать вторую кладку. Однако в парах с самцами ad_2 до вылета птенцов первого выводка из гнезд новую кладку начали $61,4 \pm 7,3$ % самок, а в парах с самцами-первогодками почти столько же — $58,6 \pm 5,7$ %. То есть и при данном способе анализа получается, что внешние обстоятельства оказываются более значимыми, чем большой опыт старых самцов. Не исключено, что последний вывод справедлив только для северных широт, где, например, погодные аномалии в период размножения случаются чаще и бывают глубже, чем в оптимуме ареала. Так или иначе, но всегда существует некая грань, за пределами которой и большой жизненный опыт особи оказывается недостаточным для преодоления негативных воздействий.

Величина промежутка на территориях разного качества

Оценке качества территории, выполненной для пробной площади «Маячино», посвящена отдельная глава. Каждое гнездо и индивидуальное место обитания каждой гнездовой пары зарянок, таким образом, мы можем охарактеризовать одним из 5 баллов качества. Можно сделать это и для моно- и бициклических пар. Данные сведены в табл. 16.

Прежде всего, обращают внимание явное преобладание пар с бициклическим размножением на территориях высокого и хорошего качества (47 и 28 %, соответственно) и быстрое сокращение доли таких пар на участках более низкого качества. Частота встречаемости бициклического размножения, как можно судить по приведенным данным, никак не была связана с площадью, занятой участками разного качества.

Таблица 16

Величина промежутка между первым и вторым гнездованием на территориях разного качества

Промежуток, сут.	N пар на участках, качество которых оценено в баллах:				
	5	4	3	2	1
7—9	9	6	6		
10—12	12	8	2	1	
13—15	11	6	9		
16—18	11	6	3		
19—21	4	1	3	1	
22—24	4	2	1		
25—27	2	1	1		1
28—30					
31—33	1				
34—36		1	1		
N	54	31	26	2	1
M ± m	14,83 ± 0,73	15,03 ± 1,2	15,15 ± 1,2	(18,0 ± 5,3)	
Частота встречаемости бициклии, %	47	27,8	22,6	1,7	0,9
Общая площадь территорий разного качества, %	20	20	30	16,7	13,3

Таким образом, оказывается, что чем выше качество индивидуального участка обитания, тем чаще занимающие его птицы воспитывают по два выводка за сезон. Можно заключить, что на высококачественных территориях зарянки имеют больше возможностей для реализации бициклии гнездования. Не исключено поэтому, что лучшие возможности обеспечивают и более быстрый переход птиц ко второму размножению. Как тенденция это в слабой мере, но подтвердилось при расчетах средних промежутков между первым и вторым гнездованием на территориях разного качества (различия статистически незначимы).

Температура воздуха и величина промежутка

В качестве температурных показателей использованы данные метеостанции «Олонец», расположенной на окраине одноименного

города (в 20 км от берега Ладоги и в 25 км по прямой от основного места исследований). Соотношение используемых нами температурных показателей можно сравнить с данными некогда существовавшей метеостанции «Андрусово», расположенной в непосредственной близости от Ладожского озера (рис. 9).

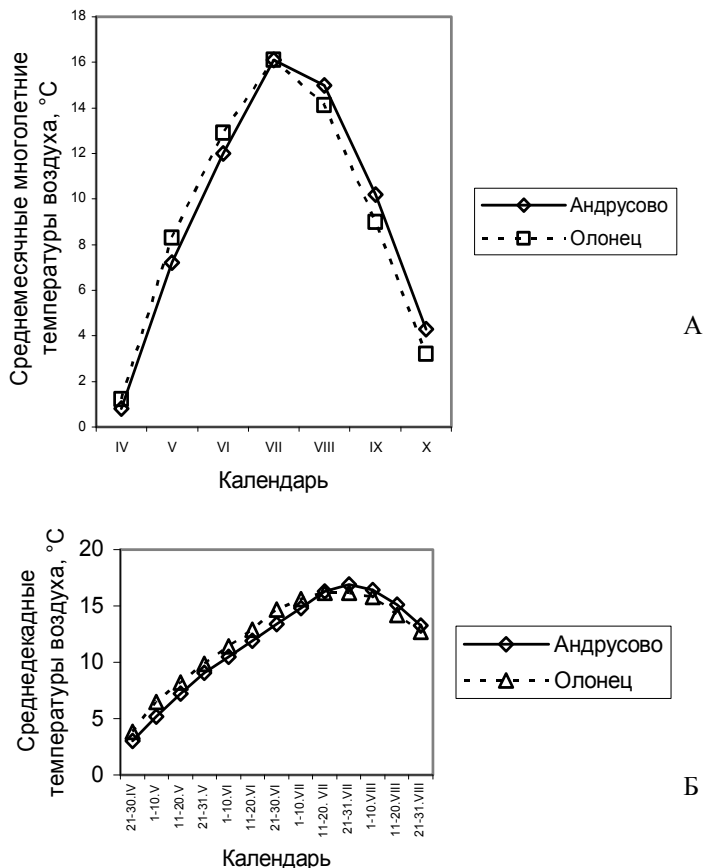


Рис. 9. Соотношение средних многолетних среднемесячных (А) и среднедекадных (Б) температур воздуха на побережье Ладоги (Андрусово) и в г. Олонец (по: Агроклиматический справочник...)

С конца апреля до начала июля на побережье температуры уступают олонецким на 0,8—1,2 °С, а затем, с середины июля до конца октября, в прибрежной зоне становится на 0,1—1,3 °С теплее. В период перехода от первого размножения ко второму температуры воздуха в прибрежных местообитаниях в среднем бывают на 1 °С ниже олонецких, которыми и пользуемся для анализа.

По первому впечатлению при похолоданиях, совпадающих по времени с окончанием выкармливания гнездовых птенцов и началом вождения выводка, начало второй кладки затягивается. Объяснимо это и чисто логически: испытывая затруднения с поиском беспозвоночных, активность которых при похолодании снижается и они уходят в укрытия, самцы без участия самок не могут самостоятельно справиться с обеспечением слетков пищей. Подтверждают это и отдельные факты прекращения начатой кладки самками, подключение их к вождению выводков и продолжение откладки яиц с наступлением теплой погоды.

Похолодания в период перехода от первого размножения ко второму для Карелии не являются редкостью. Можно убедиться в этом на данных рис. 10, где показано одно из затяжных похолоданий, сопровождавшихся выпадением снега и даже временным образованием снежного покрова, произошедших в первой декаде июня 1982 года. Для сравнения приведен и ход среднесуточных температур воздуха в один из самых теплых сезонов (1999 г.), когда в течение всего июня — июля никаких существенных снижений температуры не происходило. В остальные сезоны более или менее продолжительный возврат холодов отмечался на любых этапах периода размножения, и в целом это явление для Карелии, расположенной в области активной циклонической деятельности (Романов, 1961), является нормой.

Анализируя влияние температур воздуха на птиц, следует учитывать соотношение среднесуточных температур с их минимальными значениями для воздуха и поверхности почвы (рис. 11). Как выясняется, в Приладожье в период с 21 мая до 20 июня при среднесуточных температурах до 12–13 °С температуры воздуха и поверхности почвы могут снижаться до отрицательных значений, а минимумы до

10 °С и ниже отмечаются и при температурах, превышающих 20 °С. Низкие температуры обычно бывают в ранние утренние часы и сохраняются в течение 4-5 часов после восхода солнца.

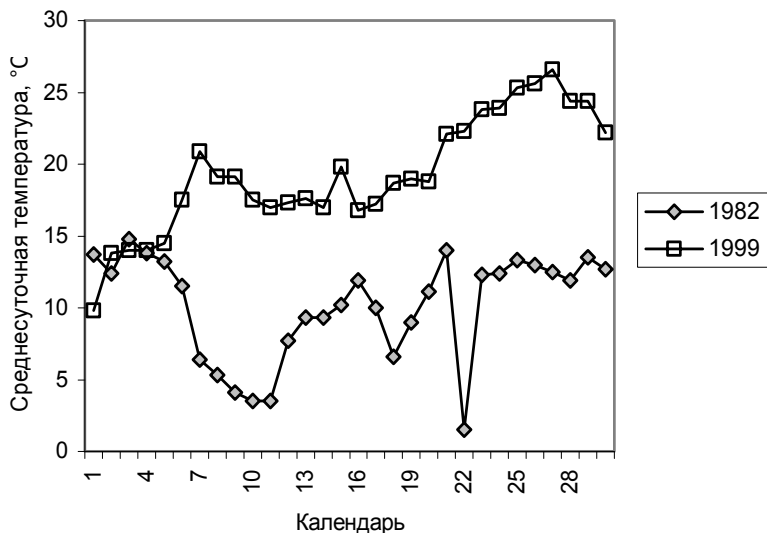


Рис. 10. Сравнение хода июньских среднесуточных температур воздуха в разные годы в Приладожье

При кормовом дне, продолжающемся в период перехода от первого размножения ко второму, около 19 часов, более четверти этого времени птицы вынуждены кормиться при сравнительно низких температурах. Двигательная активность беспозвоночных животных резко снижается при переходе температур через 10 °С (Воронцов, 1975). Многие из них к тому же заблаговременно уходят в укрытия. То есть по утрам наши зарянки могут испытывать определенные трудности с добычей пропитания для себя и птенцов. Важно, что все это приходится на период, когда необходимо быстро восстановить растроченные за ночь энергетические резервы. В подобных ситуациях на величину промежутка между двумя размножениями, очевидно, будут влиять:

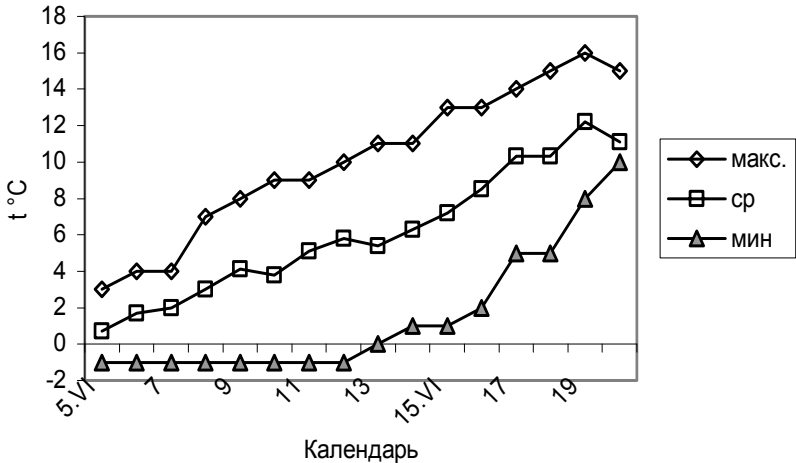


Рис. 11. Пример соотношения среднесуточных температур воздуха с максимальными и минимальными в Приладожье

— способность самца самостоятельно обеспечить себя и выводок необходимым количеством пищи;

— способность самки одновременно к заботам о птенцах первого выводка, к самообеспечению при возрастающих затратах на терморегуляцию, постройке второго гнезда и формированию половых продуктов, выводящих путей и восстановлению наседного пятна.

Можно ожидать, что при слишком частых понижениях температуры ниже 10—12 °C величина промежутка будет увеличиваться.

Для более детального выявления связи температуры воздуха с величиной анализируемого промежутка мы располагаем большим числом данных, необходимых для расчетов. Для каждого случая достоверной бициклики известны:

- дата вылупления птенцов в первом гнезде;
- дата начала откладки яиц во второе гнездо, то есть величина промежутка;
- среднесуточные температуры воздуха в период между указанными датами.

Эти данные уже позволяют выполнить анализ искомой связи несколькими способами.

Годовая вариабельность величины промежутка между первым и вторым гнездованием

Обращают внимание колебания средних значений анализируемого показателя в разные годы. В целом амплитуда этих колебаний размещалась в пределах 12,8 (1995) — 21 суток (1990). Изменчивостью отличались и среднегодовые значения температур в период между вылуплением птенцов первого выводка и началом кладки во втором гнезде (11,8 °С — в 2003 г. и 19,4 °С — в 1998 г.). Но оба эти показателя оказались связаны между собой слабо ($r = -0,45 \pm 0,27$; n.st.) Также несущественной оказалась и связь средних многолетних промежутков с суммой среднесуточных температур в декаду, предшествующую дате откладки 1-го яйца во второе гнездо ($r = -0,35 \pm 0,28$; n.st.). С суммой среднесуточных температур в десятидневный срок после вылупления птенцов величина промежутка была связана чуть больше ($r = -0,51 \pm 0,26$), но само значение r также было статистически незначимым.

Складывается впечатление, что изменения в зоне комфортных температур, превышающих 12 °С, на величину промежутка непосредственно уже не влияют, и его изменчивость при подобных обстоятельствах зависит от других факторов.

С учетом этого мы рассчитали влияние на промежуток числа дней со среднесуточными температурами 10 °С и менее («холодная погода»), приходящихся на период между вылуплением птенцов и началом второй кладки. На рис. 12 подекадно показано распределение дней с разными среднесуточными температурами в период с 21 мая по 15 июля 1986—2004 гг.

Нетрудно убедиться в том, что в конце мая холодные дни явно преобладают (77,8 %), но в дальнейшем число их постепенно сокращается до 8,2 % в июле. В каждом конкретном случае на долю отдельных пар приходилось от 0 до 19 холодных дней на период от вылупления птенцов в первом гнезде до появления первого яйца во втором.

При дифференцированном способе анализа, когда длине промежутка в каждом конкретном случае соответствовало определенное число холодных дней, связь оказалась слабой ($r = 0,37 \pm 0,08$). При сравнении величины среднегодового промежутка со средним

числом холодных дней за 10 дней после вылупления птенцов первого выводка связь была близка к удовлетворительной ($r = 0,51 \pm 0,26$), но значение r оказалось недостоверным. Величина среднего промежутка также была связана с числом дней с $t < 10^\circ\text{C}$ в июне ($r = 0,52 \pm 0,25$) и 1—20 июня ($r = 0,55 \pm 0,24$). Однако с суммой среднесуточных температур 1—20 июня промежуток коррелировал слабо ($r = -0,44$) и недостоверно.

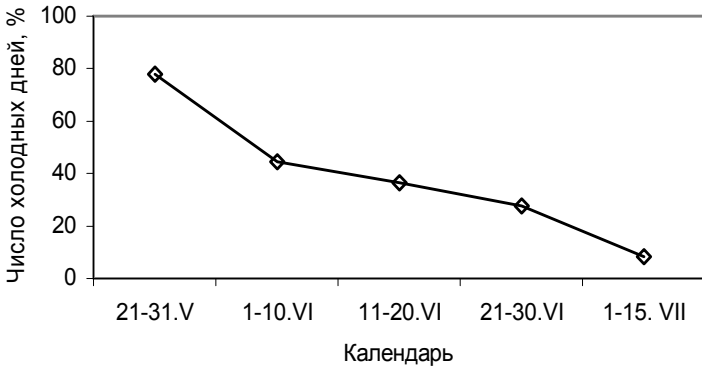


Рис. 12. Изменение частоты встречаемости холодных дней в период перехода от первого гнездования ко второму

Еще один вариант анализа заключался в расчете средней температуры при разной величине промежутка (табл. 17).

Таблица 17

Средние температуры воздуха в период между вылуплением птенцов первых выводков и началом второй кладки

Возраст pull при начале второй кладки	Средние температуры воздуха в указанный период, °C (число случаев)							N	M ± m
	до 10 °C	10,1—12	12,1—14	14,1—16	16,1—18	18,1—20	>20,1		
7—12 дней	3	8	14	7	8	6	5	50	15,9±0,5
13—17 дней	1	7	5	14	19	8	2	55	15,28±0,4
18—22 дня		9	3	9	10	4		37	14,86±0,4
> 23 дней		3	3	4	4			17	14,56±0,5

Получилось, что этот показатель имеет тенденцию к снижению по мере увеличения промежутка, но различия n.st.

Попытались найти связь между числом холодных дней за декаду, предшествующую началу второй кладки, и средней величиной промежутка (табл. 18).

Таблица 18

Промежуток между первым и вторым гнездованием при разном числе холодных дней ($< 12\text{ }^{\circ}\text{C}$), приходящихся на декаду, предшествующую началу кладки

	Число холодных дней в указанную декаду					
	0	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10
N	67	25	12	14	16	5
Lim	7—27	8—27	10—27	8—29	8—31	11—17
M	15,69	14,68	14,89	17,5	14,13	14,4
M \pm m		15,37 \pm 0,44			15,7 \pm 1,1	

Как видно из приведенных данных, искомая связь не подтверждается совершенно, а вариабельность показателя во всех случаях очень велика и перекрывается во всех вариантах.

Определенные странности выявляются и при сравнении данных за разные годы. Так, при одинаковом среднегодовом промежутке в 1995 (12,1 дня) и 1998 гг. (12,8 дня) в первом случае похолоданий практически не было (1 холодный день из 29), а во втором переход от первого гнездования ко второму проходил при 12 холодных днях из 28. В 1993 году, когда переходный период был очень холодным (24 холодных дня из 30), среднегодовой промежуток составил 14,5 дня, а в 2002 г. (3 холодных дня из 34) вторые кладки начались при среднем возрасте птенцов около 18 дней. Единственное, что могло существенно задержать начало второго размножения в 2002 году, была погода с ветрами 8—16 м/сек, продолжавшаяся в течение всего июня.

Ранее (Зимин, 1988) мы отмечали, что ветер около 10 м/сек при $t - 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ вызывал более сильное снижение массы тела обыкновенных чечеток, чем мороз $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ при безветрии. Летом, очевидно,

также велико как прямое (рост затрат на терморегуляцию, особенно у не полностью оперенных слетков), так и косвенное влияние штормового ветра (снижение активности объектов питания птиц, их размещение в укрытиях и т. д.).

Анализ влияния температуры воздуха на величину промежутка между первым и вторым размножением показал определенную связь между ними, проявляющуюся то слабо, то умеренно.

Величина промежутка оказалась связанной:

— со среднесуточной температурой воздуха в промежуток ($r = -0,45 \pm 0,27$, n.st.);

— средней температурой за 10 дней до начала второй кладки ($r = -0,35 \pm 0,28$, n.st.);

— средней температурой за 10 дней после вылупления pull₁ ($r = 0,51 \pm 0,26$, n.st.);

— числом дней с температурой $< 10^\circ\text{C}$ в VI ($r = 0,52 \pm 0,25$);

— числом дней с температурой $< 10^\circ\text{C}$ в период 1—20 VI ($r = 0,55 \pm 0,24$);

— суммой среднесуточных температур в период 1—20 VI ($r = -0,44 \pm 0,27$).

В целом имеющиеся у нас данные по влиянию температуры воздуха на величину промежутка между первым и вторым размножением достаточно противоречивы. Складывается впечатление, что в зоне комфортных температур их изменение проходит без заметного влияния на зарядок и скорость их перехода от первого гнездования ко второму. Тем более, что температура воздуха не единственный фактор, влияющий на этот показатель, а лишь один из многих. Может иметь значение, в частности, специфика погоды в период, предшествующий вылету птенцов из первых гнезд.

Возрастные и половые различия зарядок, участвующих в бициклическом размножении

Для ряда видов воробьиных установлено, что полициклия размножения более характерна для птиц старших возрастных групп, нежели для первогодков. Для зарядки в Карелии это не подтвердилось.

В целом из 461 особи старшей возрастной группы по два выводка за сезон сделали $30,1 \pm 3,0$ % птиц, а среди 143 птиц, ограничившихся однократным размножением, — $27,9 \pm 5,4$ % (n.st.).

Никаких различий не выявилось и при дифференциации по полу. В бициклии участвовало 29,2 % самцов старшей возрастной группы (N = 226) и 29,3 % годовиков (N = 53), среди самок, соответственно, 31,1 % (N = 235) и 27,9 % (N = 68), n.st.

В целом из 301 самца в бициклии участвовало 66 ad₂ ($21,9 \pm 2,4$ %), а среди 303 самок — 73 ($24,1 \pm 2,5$ %).

Постоянство гнездовых пар

В норме гнездовая пара зарянки сохраняется в одном и том же составе на протяжении всего гнездового периода.

Смена партнерши по размножению, однако, явление довольно частое. Чаще всего это происходит при разорении гнезда или при гибели всех птенцов до начала откладки яиц во второе гнездо. В таких случаях самки практически всегда покидают индивидуальную территорию самца, а минимальное расстояние, на котором нам удалось обнаружить их повторное гнездование, составило около 1 км. При высокой полноте контроля птиц на пробной площади и в ее окрестностях отмечалось отсутствие других повторных встреч самок, потерявших первые гнезда. Можно, очевидно, утверждать, что абсолютное большинство их смещается более чем на 1 км.

Случаи исчезновения самцов с индивидуальных территорий после потери гнезда единичны и в целом для зарянки абсолютно нехарактерны. Самцы, оставленные их первыми самками, как правило, сразу же начинают активно токовать, и в большинстве случаев им удается привлечь новых самок для повторного размножения. Причем это размножение надо расценивать именно как повторное, а не как одновременную полигинию, обязательным условием которой является семья, состоящая, как минимум, из трех членов. Нельзя относить такого самца и к птицам с полициклией размножения, хотя он гнездится дважды, а иногда и трижды и даже четырежды за сезон, поскольку предшествующие попытки были, во-первых, безуспешными, а во-вторых, каждый раз осуществлялись с новыми самками.

Нередко причиной непостоянства гнездовых пар зарянок становилась гибель одного из партнеров по размножению. На пробной площади «Маячино» и в ее ближайших окрестностях ежегодно гнездилось от 1 до 3 пар ястребов-перепелятников. При отлове жертвы ястребы всегда предварительно ощипывают их непосредственно на месте добычи жертвы. Поэтому мы всегда фиксировали даты обнаружения и наносили на схему пробной площади все места находок «ощипов». Вид жертвы определялся по остаткам оперения. Кроме того, мы регулярно собирали погадки ястребов под их гнездами, на местах постоянных присад самца на гнездовом участке, на «разделочных столиках» в районе гнезда (наклонные стволы деревьев, вершины корневых подошв ветровала, высокие кочки и пни). Подстилка гнезда после вылета птенцов также подробно просматривалась для поиска колец с жертв хищников.

В отдельные годы благодаря этим мерам выявлялось до 5-6 случаев гибели взрослых зарянок с известной судьбой гнездования. В подавляющем большинстве случаев жертвами ястребов чаще всего становились самки зарянок в период постройки гнезда или откладки яиц. В это время масса тела самок возрастает на 30-40 %, полет их становится тяжелым и неманевренным. К тому же, собирая гнездовой материал или кормясь, самки постоянно издают характерные позывы, аналогичные птенцовым, стимулируя таким путем самца к поискам пищи и кормлению. Но эти позывы становятся дополнительным ориентиром для хищников, легко обнаруживающих подходящий объект охоты. По указанным причинам уязвимость самок в этот период резко возрастает.

Из 20 известных нам случаев гибели самок зарядки по одному случаю отмечено, когда самец ястреба-перепелятника поймал самку непосредственно на гнезде; самка, вероятно, была убита гадюкой при защите гнезда; отловлена на гнезде кем-то из Mustellidae. В двух случаях самок на гнездах, видимо, отловили совы (вместе с сидевшими на кладках самками гнезда вытащены из ниш почти неповрежденными) и еще в одном случае формирующую кладку самку сбила автомашина. В 14 остальных случаях самки стали жертвами перепелятников в период формирования кладки.

Еще одной причиной смертности взрослых птиц являются затяжные и глубокие весенние похолодания. В 2001 году, например, часть занятых с весны индивидуальных территорий в дальнейшем пустовала, что, вероятнее всего, было связано с гибелью самцов. А то, что некоторые самцы после гибели первых выводков оставались холостыми до окончания репродуктивного периода, очевидно, свидетельствует о большей смертности самок во время похолодания.

В большей или меньшей степени, но непостоянство пар в связи с указанными выше причинами может приводить к снижению общей доли зарядок, участвующих в двукратном размножении.

Субъективность оценки частоты бициклического размножения

По известному замечанию Д. Лэка (Lack, 1957), при повышенной D полнота учета вторых кладок может снижаться из-за простого увеличения числа гнездовых пар, нуждающихся в контроле. Мы столкнулись с этим даже в северных широтах, где D не бывает такой же высокой, как в зоне оптимума ареала. Отлов птиц на втором гнезде обычно требует существенно больших затрат времени, особенно если используется тот же тип ловушки, которым птиц ловили на первом гнезде. И когда гнездовых пар, нуждающихся в контроле, много, то времени на поиски вторых гнезд часто оказывается меньше, чем необходимо, и это негативно сказывается на полноте их выявления.

В «Маячино», где широко использовались оригинальные методы привлечения зарядок на гнездовье, с выявлением вторых гнезд у пар, гнездящихся в искусственных укрытиях, никаких проблем не было. Мы намеренно делали укрытия разного типа около каждого найденного гнезда, и постепенно число искусственных гнездовых увеличивалось, хотя часть из них со временем приходила в негодность. В последние годы до 95 % зарядок на пробной площади и первые, и вторые гнезда делали в наших укрытиях. Тем не менее часть птиц, особенно вне пробной площади, выбирала для размножения естественные ниши. Около 5—20 % самок строили вторые гнезда в естественных нишах также и на пробной площади. Отыскание

таких гнезд завершалось успешно только при благополучном гнездовании. А при потерях гнезд на стадии постройки, в процессе откладки или инкубации яиц и при выкармливании птенцов менее 6-дневного возраста гнезда в естественных нишах удавалось обнаружить чаще всего лишь случайно. Зарянки на этих стадиях гнездования практически не реагируют на человека как на опасность. И если гнезда в естественных нишах разоряются на этих стадиях развития, то найти их удастся чаще всего лишь случайно, а неподтвержденное второе размножение вынуждает считать пару моноциклической.

Избежать подобных ошибок или сделать их не столь частыми позволяют некоторые методические разработки, применявшиеся нами в процессе исследований.

Прежде всего, это прижизненное описание птиц при отлове на первых гнездах, позволяющее по внешним признакам определить готовность самок к продолжению размножения (размеры клоакального выступа, состояние наседного пятна, степень развития яйцевода, масса тела). У самцов размеры клоаки и масса тела в течение репродуктивного сезона остаются стабильными, у самок — быстро изменяются на разных фазах гнездового цикла.

Среди 57 самок, отловленных на первых гнездах и отнесенных нами к числу птиц с однократным размножением (вторые гнезда не найдены), 38 (66,7 %), судя по размерам клоакальных выступов и сопутствующим признакам, были готовы к продолжению размножения. Правда, в двух случаях самки с увеличенными размерами клоаки в момент отлова на первых гнездах вторично все же не гнездились. У одной из них 23 6-й клоакальный выступ был оценен нами как « < много », а уже 1 VIII ее отловили с 6-й стадией линьки. Другая 7 VI на первом гнезде с клоакальным выступом « < средне » 16 VIII найдена практически перелинявшей — на 11-й стадии смены оперения. Ни та, ни другая самка за указанные сроки не могли завершить второго гнездования и иметь столь продвинутую линьку, тем более что совмещение гнездования и смены оперения для самок зарянки совершенно нехарактерно. По всей вероятности, в отдельных случаях самки с увеличенными размерами клоакальных выступов могут сталкиваться с какими-то обстоятельствами, препятствующими продолжению размножения.

Выше отмечалось, что неуспешность первого гнездования является препятствием для осуществления бициклического размножения. Однако из этого правила есть определенные исключения. При полном совмещении первого и второго гнездования, когда вторая кладка начинается до вылета птенцов первого выводка из гнезд, их гибель не останавливает самок. Откладки или инкубации яиц во втором гнезде они уже не прекращают.

Главная задача при выявлении частоты встречаемости бициклики состоит в полном выявлении вторых гнезд у пар, окольцованных при первом размножении. Для этого необходимо постоянно контролировать поведение птиц на всех индивидуальных участках обитания с найденными ранее гнездами. При этом надо иметь в виду, что вторые гнезда могут размещаться на расстоянии до 80 м от первых и нередко в нишах совершенно иного типа, чем весной.

Важно учитывать, что промежуток между первым и вторым гнездованием очень изменчив, поэтому контролировать известные участки обитания нужно не менее 1,5 месяца после вылета птенцов из первых гнезд.

Приемы, облегчающие поиск наземных гнезд, описаны нами ранее (Зимин, 1983), поэтому ниже рассмотрены некоторые из них, наиболее приемлемые для работы с зарянкой.

Обычно при появлении человека на участках с гнездами на ранних фазах цикла самцы издают очень тихий свистовой звук «тсси-ии», являющийся предупредительным сигналом об опасности для самок, находящихся в гнездах. Различить этот звук удастся только в безветренную тихую погоду. Как правило, самец издает его 2-3 раза и замолкает. Регистрация такого сигнала является стопроцентным свидетельством наличия гнезда на данном участке, но услышать его удастся далеко не всегда.

Внезапное усиление токовой активности самцов иногда свидетельствует о потере вторых кладок или птенцов. Но такое поведение характерно для самцов лишь при ранних сроках начала второго размножения.

Для выявления наличия гнезда на участке мы также использовали демонстрацию магнитофонных записей песен и криков тревоги

зарянки, позывов сойки, голосов ястребов и кукушек. Иногда таким путем удавалось спровоцировать тревогу хозяев участка, имеющих кладку или маленьких птенцов, но чаще это не вызывало у птиц ожидаемой реакции даже при демонстрации записей в непосредственной близости от известных гнезд.

В период выкармливания гнездовых птенцов или слетков у взрослых зарянок в углах рта образуются хорошо различимые участки слипшегося или намокшего оперения, именуемые обычно «заедями». Поэтому при случайных повторных отловах птиц, окольцованных на первых гнездах и с неясной судьбой второго размножения, на этот признак следует обращать самое пристальное внимание. «Заеди» могут иметь даже особи с начальными стадиями смены оперения (до 4-й ст.), совмещающиеся у наших зарянок с окончанием гнездования. У самок следует также обращать внимание на состояние наседного пятна.

Для поиска гнезд в естественных нишах очень полезно использовать легкое переносное укрытие «зонт» (Зимин, 1983). С его помощью нами обнаружены случаи необычно высокого (5—8 м от земли) размещения гнезд зарянки, всевозможные нетипичные гнездовые места. При использовании укрытия вовсе не обязательно дожидаться того момента, когда птицы укажут вам точное место расположения гнезда. Обычно первое время пара тревожится очень широко — в радиусе до 20—40 м от «зонта». Но заканчиваются тревоги обычно в одном месте. Причем прежде чем подлететь к гнезду, зарянки усаживаются на ближайшие деревья и неподвижно сидят в течение нескольких минут, уже не издавая криков тревоги. И достаточно определить такие точки и примерное направление броска к гнезду. Найти гнездо на указанном птицами небольшом участке уже не составит особых трудностей.

Таким образом, мы проанализировали все основные факторы, доступные для количественной оценки, которые могут оказывать влияние на участие или неучастие зарянок в бициклическом размножении. Из того, что не удалось выявить, прежде всего следует назвать воздействие температуры воздуха, прямо и опосредованно влияющей на обилие и доступность основных кормовых объектов,

используемых для выкармливания птенцов. Причем нередко на птиц влияет не абсолютное значение температур, а связанные с ними особенности среды обитания. Даже небольшие отрицательные температуры на суходолах могут оказаться губительными для зарянок и их птенцов, но не окажут заметного влияния на выживаемость в приручейных типах местообитаний, где птицы смогут перейти на питание водными беспозвоночными. Те же температуры в начале и конце репродуктивного сезона неодинаково отразятся на выживаемости потомства зарянок, способного нормально развиваться и на ягодных кормах, обильных в конце сезона размножения.

Небольшие, но четко проявляющиеся различия в температурах известны и для разных типов леса (Морозов, 1931). При температурах, близких к экстремальным для выкармливания птенцов, эти различия могут иметь решающее значение. Как правило, влияние температуры усиливается при дополнительных воздействиях ветра и влажности воздуха. При температурах, едва превышающих 30 °С, но при очень высокой влажности воздуха в приладожских лесах, где выполнялась основная часть нашей работы, в гнездах зарянок была отмечена повышенная птенцовая смертность (гл. 1). При похолоданиях, сопровождающихся снегопадами и формированием временно-го снежного покрова, смертность бывает очень высокой только в гнездах зарянок с птенцами, еще неспособными к самостоятельной терморегуляции.

Инкубация кладок и выкармливание больших птенцов в те же дни наступивших холодов осуществляется вполне успешно. Даже в надземных и «подземных» укрытых земляных нишах под кочками, пнями, корнями или валежником смертность птенцов при похолоданиях оказывается различной (Зимин, 1988), а после гибели птенцов первого выводка бициклия, как показано выше, уже невозможна. Истощение птиц при выкармливании птенцов во время похолоданий, вероятнее всего, задержит восстановление кондиций, необходимых для продолжения размножения и наверняка скажется на величине промежутка между первым и вторым циклами размножения.

Словом, нюансы воздействия на птиц температуры, влажности воздуха, ветра разнообразны.

Мы могли бы воспользоваться данными ближайших метеостанций (г. Олонец), но они расположены в совершенно иных условиях и на существенном удалении от Ладожского озера, оказывающего очень сильное влияние на ход температур, влажность воздуха и ветровой режим прибрежных лесов, в которых размещался наш стационар. Специальных измерений температуры, тем более в разных типах местообитаний и на разном удалении от озера, мы не проводили. Поэтому ее влияние на величину промежутка между первым и вторым гнездованием здесь не анализируется.

Не менее важно было бы проанализировать численность, ее годовую изменчивость и сезонную динамику кормовых объектов зарянки. Без учета этого важнейшего фактора не будет работать ни одна биологическая модель. Надо полагать, и величина исследуемого промежутка также весьма зависима от этого фактора. Но мы не располагаем практически никакими данными по его количественной оценке.

Итак, промежуток между первым и вторым размножением, кроме внутренней мотивации (общий уровень физиологического состояния, соотношения гормонов в крови, готовности гонад, выводящих путей, наследного пятна и т. д.), подвержен совокупному воздействию большого числа разнообразных внешних факторов. Именно их совместное влияние приводит к высокой вариабельности анализируемого показателя и относительному сходству рассчитываемых средних значений при изучении каждого фактора в отдельности. От использования методов многофакторного статистического анализа, применяющихся обычно в подобных случаях, мы, однако, отказались из-за отсутствия данных по таким факторам, как температура воздуха (в сочетании с ветром и влажностью воздуха) и количественная оценка кормовой базы.

Необходимо подчеркнуть высокую степень совмещения двух циклов размножения у зарянок в Карелии. Более 80 % гнездовых пар приступает к откладке яиц во второе гнездо еще до вылета птенцов первого выводка или в следующие пять дней. Столь полное совмещение двух энергоемких циклов в исследуемой области возможно благодаря специфике суточного энергетического баланса в зоне

белых ночей (Зимин, 1988) и способности самцов справляться с родительскими заботами без участия самки. При полном разобшении двух циклов размножения на воспитание двух выводков зарянкам потребовалось бы около 90 дней, а при наложении циклов они расходуют лишь 65—70 дней. Начало линьки до окончания гнездовых забот, а миграции — до завершения линьки, вместе с сокращением продолжительности размножения, в целом обеспечивает существенную экономию времени. Это позволяет птицам завершить все весенне-осенние этапы годового цикла в более комфортных условиях — до наступления неблагоприятного периода (высокие затраты на терморегуляцию, недостаток пищи животного происхождения и пониженная доступность кормов, возрастающая продолжительность ночи и рост расходов энергетических резервов за период ночного покоя, учащающиеся заморозки, снегопады и т. д.).

При сохранении продолжительности отдельных фаз внутри этапов годового цикла на неизменном видовом уровне снижение общих затрат времени обеспечивается за счет сокращения промежутков между этапами. Формирование половых продуктов, постройка гнезда, продолжительность инкубации, выкармливания гнездовых птенцов и слетков, смена оперения требуют примерно одинаковых затрат времени. Но формирование половых продуктов осуществляется одновременно с постройкой гнезда, яйца нередко начинают откладываться до окончания выстилки лотка (правда, не у зарянки), инкубация начинается за 1-2 дня до окончания кладки, кормление гнездовых птенцов уже в самом начале совмещается с постройкой нового гнезда, повторным развитием яичников, яйцевода, вторичным обводнением и васкуляризацией наседного пятна. Далее все последующие смежные этапы годового цикла накладываются друг на друга. Промежутки между смежными этапами фактически устраняются, и именно это обеспечивает сокращение суммарных затрат времени на размножение, линьку и формирование миграционного состояния.

Ниже будет показано, что совмещению размножения и линьки также свойственна индивидуальность. Если отдельные особи начинают линять еще в период инкубации и выкармливания гнездовых

птенцов, то большинство совмещают начало смены оперения с вожделением выводков. Среди наших зарянок есть, однако, особи, у которых оба эти этапа полностью разобщены.

Индивидуальна и степень наложения начала осенней миграции на линьку. Но, в отличие от предыдущего совмещения, в Карелии пока неизвестно ни одного случая, когда бы сеголетки или взрослые зарядки начинали мигрировать после полного завершения смены оперения.

Продолжительность периода условий, благоприятных для жизни зарянок, быстро сокращается с увеличением географической широты местности. И если в оптимуме ареала его продолжительность вполне достаточна или избыточна для завершения всех этапов годового цикла даже при их полном разобщении, то на севере области распространения птицы испытывают острейший дефицит времени, несмотря на большую или меньшую степень совмещения смежных этапов и отдельных фаз внутри них. Способность преодолеть возникающий дефицит времени с выполнением полной программы годового цикла и определяет северные границы распространения птиц.

Здесь, кроме всего прочего, надо иметь в виду, что бициклическое размножения зарядки не случайно является облигатной. Зимовка в зоне с неустойчивой погодой и непредсказуемыми катастрофическими аномалиями вызывает резкие ежегодные колебания смертности птиц. Облигатная полициклическая гнездования развилась в эволюции птиц как один из путей компенсации непредсказуемо возрастающей смертности. Это означает, что распространение этого вида ограничено зонами, в которых сохраняется реальная возможность для осуществления полной репродуктивной программы, то есть возможность выращивания дополнительных выводков.

По мере расселения к северу даты начала размножения смещаются на более поздние, сближаясь со сроками начала линьки. Годовой цикл гормонов, ответственных за линьку, развивается независимо от реализации репродуктивной программы. В определенный момент количество тиреоидальных гормонов достигает уровня, при котором они начинают выполнять ингибирующую роль и размножение становится уже невозможным.



Рис. 13. Факторы, влияющие на частоту бициклического размножения зарянки

Выше было показано, что для зарянки есть вполне определенная критическая дата. Зарянки, приступающие к откладке яиц после 10 июня, оказываются полностью неспособными к реализации второго цикла размножения, поскольку их организм еще до окончания гнездовых забот перестраивается на следующее физиологическое состояние, при котором осуществляется следующий этап годового цикла — смена оперения.

Половые гормоны при этом находятся уже в угнетенном состоянии, а в крови доминируют гормоны, ответственные за линьку.

Исходя из сказанного можно с определенной долей уверенности утверждать, что там, где зарянки приступают к гнездованию после 10 июня, нормально существовать представители этого вида не смогут. Невозможность реализации облигатной бициклики гнездования будет приводить к несоответствию продуктивности гнездования и ежегодной смертности. Поэтому население и встречаемость зарянки в таких областях не могут быть стабильными, а их формирование должно осуществляться только за счет притока птиц из основного ареала. Границу же основного ареала следует искать там, где размножение начинается чуть раньше установленной нами критической даты.

На рис. 13 показаны основные факторы, воздействующие на частоту бициклического размножения у зарянки на севере ареала.

Представленная схема дает лишь самое общее представление о факторах, влияющих на частоту бициклики. Здесь надо иметь в виду, что все они влияют на анализируемый показатель одновременно и не каждый сам по себе, а в совокупности. Кроме того, сила влияния каждого фактора, в свою очередь, определяется воздействием на него целого комплекса других средовых факторов и индивидуальностью годовых циклов (физиологическим состоянием) птиц в каждой гнездовой паре. Причем влияние отдельных факторов оказывается связанным не с каким-то одним, а с многими другими факторами. Отображение всех этих взаимосвязей на приведенной схеме чрезвычайно усложнило бы ее восприятие, поэтому мы частично показали это только для промежутка между первым и вторым гнездованием. А многогранность воздействия отдельных факторов на жизнедеятельность птиц представлена в качестве примера для температуры воздуха:

$t, ^\circ\text{C}$

(действующая вместе с относительной влажностью воздуха, ветром и осадками)

1. D гнездового населения (смертность на зимовках, путях пролета и в предгнездовой период на родине)
2. Обилие пищи

3. Доступность пищи
4. Дата начала гнездования
5. Величина кладки
6. Величина выводка
7. Промежуток между первым и вторым гнездованием
8. Успешность первого-второго размножения
9. Продуктивность размножения
10. Синхронизация-десинхронизация годовых циклов птиц и их кормов
11. Биотопические различия
12. Способность самцов к воспитанию потомства без участия самок
13. Выживаемость птенцов и слетков
14. Выживаемость молодых птиц при переходе к самостоятельности
15. Способность к совмещению смежных этапов годового цикла
16. Участие в бициклическом гнездовании
17. Выживаемость взрослых птиц в гнездовой период
18. Размещение гнезд и выживаемость pull и т. д.
19. Биотопические различия в выживаемости pull
20. Биотопические различия в $t^{\circ}\text{C}$
21. Биотопические различия в действии одинаковых температур воздуха
22. Биотопические различия в обилии обыкновенных гадюк
23. Активность обыкновенных гадюк
24. Численность конкурентов
25. Скорость формирования половых продуктов и гнездостроения
26. Способность молодых зарянок к миграциям расселения
27. Успешность и скорость линьки
28. Осуществление гиперфагии и накопление миграционного жира
29. Продолжительность миграционных остановок и скорость миграции
30. Скорость освоения спектра объектов питания молодняком
31. $t^{\circ}\text{C}$ и продолжительность дня на разных этапах годового цикла
32. Качество территории
33. Возрастной состав гнездового населения

Возможна ли трициклия гнездования у зарянок Приладожья?

При полном совмещении всех последовательных циклов размножения воспитание трех выводков за сезон в Приладожье теоретически вполне вероятно.

При начале 1-й кладки 14 V птенцы вылупятся 31 V. При восьмидневных птенцах, то есть 8 VI, будет начата 2-я кладка, птенцы из которой появятся на свет 24 VI. Первое яйцо в 3-м гнезде может появиться уже 2 VII, а птенцы третьего выводка покинут его примерно 2—5 VIII, и родители будут докармливать слетков примерно до 20 VIII или чуть больше.

Линька взрослых особей может начаться либо в конце июля, либо в первые две недели августа, а завершиться должна в конце сентября — первой декаде октября. Так как все наши зарянки совмещают окончание линьки с началом осенней миграции, то покинуть Приладожье взрослые особи вполне могут до наступления неблагоприятных условий для жизни или чуть позднее основной массы местных взрослых птиц.

Известны и более поздние сроки окончания размножения зарянки, чем те, которые использованы для теоретических расчетов. Отдельные выводки распадаются только в первой декаде сентября.

В 1992 году был зарегистрирован уникальный случай чрезмерно длительной задержки начала второй кладки. Первое яйцо в ней появилось только через 63 (!) дня после начала 1-го гнездования, отмеченного 14 V. И самец и самка были отловлены и помечены на первом гнезде. Повторно их отловили и на втором гнезде, 1-е яйцо в котором появилось 16 VII. Оба партнера были первогодками. В первое гнездо они отложили 6 яиц и успешно выкормили 4-х птенцов (2 яйца-«болтуны»), покинувших гнездо 13 VI. Вождение выводка должно было завершиться в первых числах июля, а 1-е (из 4-х) яйцо второй кладки самка отложила только 16 VII. Самка была повторно отловлена на втором гнезде 8 VIII, на гнезде с шестидневными птенцами, и еще не линяла. Самца с трудом поймали (непосредственно на гнезде) 11 VIII. Он имел уже 4-ю стадию линьки и птенцов кормил очень редко. Из 4-х птенцов успешно было выкормлено только три. Один погиб в 9 дней, сильно отстав в росте.

Таким образом, за оба цикла размножения данная пара воспитала только 7 птенцов, затратив на размножение 110 дней (выводок распался 1-2 IX).

Удивление в данном случае вызывает большой промежуток времени между первым и вторым размножением. В общем-то за это время птицы легко могли воспитать еще один выводок, как в теоретическом примере, где за начало первой кладки мы преднамеренно взяли 14 V (как для описываемой пары).

К сожалению, о судьбе данных зарядок именно в промежуток между двумя выявленными случаями гнездования конкретных данных нет. Известно лишь, что при отлове на первом гнезде клоакальный выступ самки имел размеры, близкие к максимальным, что свидетельствовало о готовности к началу новой кладки (птенцам в день отлова было 10 дней). Однако ни гнезда, ни выводка на индивидуальной территории данной пары обнаружить не удалось. Реальное же второе гнездо размещалось всего в 30 м от первого.

В 1992 году подробно контролировалось 18 участков обитания зарядок с бициклическим размножением. Промежуток между первым-вторым циклами у 15 пар составлял 29—38 дней, у двух пар — 40 и 48 дней; при средней — 34,3 дня. Поэтому промежуток в 63 дня никак не укладывается в нормы 1992 г. и всех других лет исследований в Приладожье.

Таким образом, если опираться на реально выявленные даты, в описываемом случае трициклия гнездования была вполне возможна. Но доказательств, тем не менее, не получено.

Наиболее поздние даты встреч нераспавшихся выводков зарядки почти ежегодно отмечаются нами в Приладожье в первой декаде сентября, и можно допустить, что отдельные являются третьими в сезоне.

Отловы сеголеток зарядки с только что начавшейся 1-й стадией линьки регистрировались нами до 19 IX. Если учесть, что в поздних выводках постювенальная линька начинается в возрасте 36—38 дней, то такие птенцы могли вылупиться в середине августа. Следовательно, кладка должна была начаться в последние дни июля.

Гнездо с такой датой начала кладки нам известно, но оно всего одно на 1200 известных для Карелии. При достоверно установленной бициклиии гнездования самая поздняя дата начала кладки —

17 VII. Предыстория всех других гнезд с более поздними датами начала кладки осталась неустановленной. Никаких оснований для того чтобы считать их третьими в сезоне, у нас, следовательно, нет.

Таким образом, трициклия гнездования зарянки в Карелии остается недоказанной.

Общие заключения по облигатной бициклии гнездования

1. Облигатная бициклия гнездования характерна для птиц, обитающих в зонах непредсказуемо возрастающей смертности из-за неустойчивости внешних факторов.

2. Отличительной особенностью птиц этой группы являются резкие колебания численности в смежные годы. Увеличение смертности периодически приводит к 2-3-кратному снижению D зарянки в Карелии. Но благодаря полициклии размножения уже на следующий сезон D может восстановиться до исходного уровня. (В сезоны 1993, 1994 и 1995 гг. D изменялась от 124 до 54 и 116 пар/км²). При моноциклии размножения даже обладание большой величиной кладки (ополовник, к примеру) не позволяет быстро справиться с депрессией численности, восстановление которой часто растягивается на многие годы.

3. Репродуктивный период у птиц с полициклическим размножением более растянут, чем у птиц, ограничивающихся воспитанием одного выводка за сезон. Большинство представителей первой группы являются мигрантами на ближние и средние дистанции, последние — в основном дальние трансконтинентальные или даже трансэкваториальные мигранты.

В этой связи возникает проблема соответствия затрат времени на размножение и линьку продолжительности периода благоприятных условий существования на местах размножения и пролетных трассах.

Вегетационный период быстро сокращается с каждым градусом географической широты — на севере в сторону северных румбов, в засушливых южных районах — к югу. Соответственно, в годовом цикле птиц увеличивается и дефицит времени (Зимин,

1988). При отсутствии средств его преодоления последние этапы годового цикла, приходящиеся на период пребывания на родине — линька, гиперфагия, начало осенней миграции, — не успевают завершиться до наступления неблагоприятных условий существования.

У птиц с облигатной полициклией гнездования весенне-осенние этапы годового цикла из-за дефицита времени и длительного репродуктивного периода осуществляются крайне напряженно. Северные пределы их распространения расположены на пределе соответствия затрат времени на размножение, линьку и подготовку к миграциям продолжительности вегетационного периода. И там, где такое соответствие становится невозможным, начинается зона нестабильного присутствия вида на данной территории. Прежде всего, это происходит из-за невозможности полностью реализовать репродуктивную программу. Недостаточно продуктивное воспроизводство даже при условии сохранения ежегодной смертности на видовом уровне будет основным препятствием для сохранения стабильности местного гнездового населения. Реально же и смертность на периферии ареала должна превышать видовой уровень (хотя прямые подтверждения отсутствуют), поскольку здесь птицы много чаще сталкиваются с критическими погодными аномалиями, чем в оптимуме ареала.

За пределами области основного распространения — в периферийных шлейфах ареала — гнездование представителей вида (заянчки, например) будет неежегодным. При этом птицы смогут выводить здесь только по одному выводку за сезон. Начало размножения здесь будет смещено на более поздние сроки, примерно соответствующие времени начала второго цикла размножения в основном ареале. Линька же на северной периферии начинается во всем ареале примерно в одно и то же календарное время. То есть из-за позднего начала размножения на его второй цикл времени у птиц уже не будет. Они приступят к смене оперения.

Однократное, пусть даже целиком успешное размножение для птиц с облигатной бициклией гнездования будет явно недостаточным для преодоления уровня ежегодной смертности. Повторное

появление птиц на такой территории возможно лишь за счет дисперсии молодняка или пролонгации весенних миграций. В обоих случаях подобные выходы за пределы ареала будут эволюционно неподготовленными, поскольку будут осуществляться птицами, адаптированными только к условиям обитания в основном ареале, но не за его пределами.

Так или иначе северные границы основного ареала (в отличие от периферийных шлейфов) у птиц с облигатной бициклией размножения должны проходить по территориям, период благоприятных условий существования на которых достаточен для успешного завершения двукратного размножения, линьки и подготовки к миграциям.

4. В зоне белых ночей, на территориях с умеренным температурным режимом в летние месяцы (у нас — 60—64° с.ш.) затраты энергетических резервов на период ночного покоя, который резко не ограничен освещенностью (как на юге), очень невелики. За время сна резервы не успевают израсходоваться полностью, и их утренний уровень остается достаточно высоким. Это снижает напряженность энергетического баланса и позволяет нашим птицам совмещать смежные этапы годового цикла и фазы внутри них гораздо чаще, чем это происходит в более южных широтах.

Совмещение первого и второго циклов размножения, окончания размножения и линьки, линьки и начала миграций дает существенную экономию общих затрат времени и позволяет успешно завершить все весенне-осенние этапы годового цикла до наступления периода неблагоприятных условий существования.

Выше названной зоны годовой цикл зарянки проходит более напряженно. Точные границы области, в которой бициклическое размножение зарянки осуществляется ежегодно, к настоящему времени пока не установлены.

Факты неежегодного гнездования известны вплоть до юга Мурманской области (Бианки и др., 1993). Северную границу ареала вида проводят по крайним точкам гнездовых находок, что в свете представленных данных не совсем правильно (Зимин, 2001; Zimin, 2001; 2002).

5. Облигатная полициклия размножения осуществляется большинством гнездовых пар зарянки, успешно завершивших выкармливание птенцов в первых, весенних выводках. Более того, если новая кладка начата до вылета гнездовых птенцов первого выводка, то независимо от окончательного исхода первого размножения (гнездо может быть разорено и непосредственно перед вылетом птенцов, а слетки могут погибнуть) самки начатых кладок уже не бросают.

Для зарянок, обитающих в области, ограниченной $60\text{--}62^\circ$ с.ш. и $28\text{--}34^\circ$ в.д., критической датой начала бициклического размножения (номинально первой кладки в сезоне) является 10 VI. Птицы, по разным причинам приступающие к гнездованию позднее этой даты, в подавляющем большинстве случаев ограничиваются выкармливанием только одного выводка. Для меченых самцов известно, правда, несколько случаев, когда бициклия оказалась возможной при начале размножения до 17 VI. Однако самки при этом не были отловлены ни на первых, ни на вторых гнездах. И мы вполне могли иметь дело, например, с разновременной полигинией размножения или со сменой партнерши после гибели выводка.

В достоверно прослеженных случаях первый цикл размножения в исследуемом регионе продолжался с 4 V до 10 VI. Второе гнездование регистрировалось со 2 VI до 17 VII. Есть несколько находок с более поздними датами начала размножения — до последних чисел июля. Но предыстория столь позднего гнездования осталась неизвестной.

6. Периоды вождения первых выводков перекрывают сроки формирования и инкубации яиц во вторых гнездах. Иногда самцам приходится совмещать докармливание слетков первых выводков с кормлением гнездовых птенцов из второго гнезда. Правда, к этому времени сеголетки из первых гнезд кормятся в основном уже самостоятельно, но корм продолжают выпрашивать вплоть до распадаения выводков.

Самки после начала второй кладки в кормлении первых птенцов принимают очень ограниченное участие, а часто все заботы по их воспитанию целиком ложатся на самцов.

Обычно самцы зарянки легко справляются с подобными нагрузками. Препятствует этому только внезапное похолодание. В подобных случаях самки начинают более активно участвовать в вождении выводка (вплоть до временного прекращения откладки яиц в новое гнездо), но это приводит к задержке с началом второго размножения и увеличению величины промежутка между двумя циклами размножения. В отдельных случаях возможен и отказ от участия во втором гнездовании.

Вторые выводки, как правило, выкармливаются партнерами по размножению совместно. Лишь при совмещении выкармливания гнездовых птенцов и линьки самцы, для которых это более характерно, прекращают участвовать в вождении выводка с началом 5-й стадии смены оперения.

7. Воспроизводство популяции зарянок исследуемого региона на 76 % осуществляется за счет бициклического размножения: вклад от 1-го цикла — 45 % (49,3—98 % в разные годы); от 2-го — 31 % (16,4—41,7 %). Вклад от моноциклического размножения составил 24 % (2—50 %).

Величина вклада в воспроизводство в основном определялась:

А. Общей успешностью размножения, максимальной при первом гнездовании, — 98,1 % (при годовой вариабельности от 84,3 до 100 %); средней — при 2-м цикле — 73,5 % (50,9—94,6 %) и минимальной при моноциклии — 49 % (6,4—89,1 %);

Б. Средней величиной выводка, который при первом размножении определен как $5,90 \pm 0,03$, при втором — $4,11 \pm 0,15$ и при моноциклии — $2,97 \pm 0,22$ слетка.

Таким образом, воспитание зарянкой исследуемого региона дополнительных выводков увеличивает уровень воспроизводства популяции в среднем на 31 %.

8. Факторами, влияющими на частоту бициклического размножения в исследуемой зоне, являются:

— Плотность гнездового населения, с увеличением которой частота воспитания дополнительных выводков сокращается, и наоборот. Подобным путем достигается саморегуляция численности.

- Успешность выкармливания птенцов в первых выводках. После гибели кладок или птенцов гнездовая пара, как правило, распадается.
- Выживаемость партнеров в периоды постройки гнезд, откладки яиц, инкубации и выкармливания гнездовых птенцов и слетков.
- Травматизм при отлове на первом гнезде (1 случай из 996 — 0,1 %).
- Поздние сроки начала размножения, близкие или превышающие критическую дату, каковой для нашего региона является 10 VI.
- Вынужденное участие самок в вождении первых выводков при затяжных похолоданиях.
 - Неспособность отдельных особей к совмещению первого и второго циклов размножения.
- Переход к линному состоянию. При поздних сроках начала первого размножения период вождения выводка приходится на окончание репродуктивного состояния или начало смены оперения.
- Паразитирование обыкновенной кукушки. Во-первых, известны факты прямого разорения кукушкой гнезд зарянки с птенцами. Во-вторых, отдельные самки бросают гнезда после появления яйца кукушки. В-третьих, воспитание кукушат в 5 случаях из 9 привело к отказу от дополнительного размножения.

Глава 8

СОВМЕЩЕНИЕ ГНЕЗДОВАНИЯ С ЛИНЬКОЙ

Столь характерное для большинства птиц Карелии совмещение гнездования и линьки у зарянки встречается не столь часто, как, скажем, у трансконтинентальных мигрантов. В целом до вылета птенцов из гнезда начинает линять $9,7 \pm 1,8$ % самцов и только $0,6 \pm 0,4$ % самок (табл. 1). В основном у большинства птиц смена оперения начинается в период вождения выводков. У части самок линька полностью разобщена с гнездованием, так что еще в первых числах сентября встречаются самки, не приступавшие к замене оперения.

Таблица 1

Совмещение линьки и гнездования

Стадия	6— 10 VII	11— 15 VII	16— 20 VII	21— 25 VII	26— 31 VII	1— 5 VIII	6— 10 VIII	11— 15 VIII	Всего
	Самки								
Л-ки нет	59	69	68	58	41	8	6	1	310
< I					1				1
I							1		1
Всего	59	69	68	58	42	8	7	1	312
	Самцы								
Л-ки нет	61	68	52	51	16	3		1	252
< I			1	1	1	1			4
I		1			2	1			4
II	1	1	2	2	5				11
III				1		1	1		3
IV		1			1	1	2		5
Всего	62	71	55	55	25	7	3	1	279
из них:									
лин-щих	1	3	3	4	9	4	3		27
%	1,6	4,2	5,4	7,3	36	7 из 11			9,7

Сезон совмещенной с гнездованием линьки начинается 6 VII. О его окончании мы можем судить лишь приблизительно, потому что **все** местные зарянки улетают с родины до полного окончания послебрачной линьки — на ее 11-й стадии. С учетом экспериментальных данных И. Б. Савинич (1984), по продолжительности послебрачной линьки, осуществляющейся в поздние сроки, наши зарянки должны завершить ее к середине или даже во второй половине октября.

Относительное число самцов, совмещающих линьку с гнездованием, быстро нарастает в течение июля, увеличиваясь с 1,6 % во второй пятидневке до $36 \pm 9,6$ % в последней. Среди 11 самцов, отловленных на гнездах с птенцами в первой половине августа, 7 ($63,6 \pm 14,5$ %) имели « <1 » — 4-ю стадии линьки. Три самца в первой пятидневке августа еще не линяли, а еще для одного это отмечено 15 VIII. Но на пяти гнездах самцов отловить не удалось, и у гнезд во время отлова они не появлялись. Есть основания полагать, что линька этих самцов достигла 5-6-й стадии, и принимать участие в кормлении птенцов они не могли уже чисто физически из-за возрастающей проницаемости крыла и потери способности к активному полету.

Большинство наших зарянок приступает к послебрачной линьке в период вождения выводков. Но есть, однако, самки, не линяющие до распадаения выводка. И отмечалось это нами в первой декаде сентября!

У части зарянок послебрачная линька начинается не с выпадения 10-го махового, как обычно, а со смены контурного оперения на спинной и грудно-брюшной птерилиях. Мы назвали эту стадию «предпервой», обозначив как « < 1 ». Встречается она нечасто (4 случая из 27 для самцов и 1 из 2 — для самок). Первая и вторая стадии линьки, а иногда и третья начинаются у наших зарянок одновременно. Максимально продвинутой при совмещенной линьке была 4-я стадия линьки.

Хотя о совмещении гнездования с линькой у зарянок из других частей ареала нам ничего не известно, надо полагать, что при размножении в поздние сроки это вполне вероятно и там.

Только следует иметь в виду, что и среди карельских зарянок совмещение встречается довольно редко: в 6 случаях из 1000 у самок, и в 10 из 100 — у самцов.

Стартовым фотопериодом начала совмещенной линьки у самцов является в Приладожье $18^{45} \text{ C} : 5^{15} \text{ T}$ у самых ранних (среди совмещающих) и $15^{30} \text{ C} : 8^{30} \text{ T}$ — у поздних. И весь период встречаемости совмещенной с гнездованием линьки растянут с 6 VII до 16—20 VIII, то есть на 42—47 дней. Для самок соответствующими фотопериодами будут $17 \text{ C} : 7 \text{ T}$ и $14 \text{ C} : 10 \text{ T}$, а период встречаемости — 28 VII—10-12 IX (45—47 дней, т. е. столько же, сколько и у самцов). При начале линьки в те же сроки в разных широтных поясах фотопериоды будут совершенно иными (для самцов на 66° с.ш., соответственно, $22,4 \text{ C} : 1,6 \text{ T}$ и $17 \text{ C} : 7 \text{ T}$). Строго фиксированный стартовый период начала линьки, таким образом, отсутствует, и линька может начаться на любом, но понижающемся летне-осеннем фотопериоде.

Вторая кладка у большинства зарянок начинается на спаде репродуктивного состояния, когда уровень половых гормонов в крови снижается, а гормонов, ответственных за линьку, напротив, увеличивается. Переход к преобладанию гормонов линьки становится сигналом к началу смены оперения. Однако достигается лишь потенциальная готовность к линьке, поскольку этот этап годового цикла не менее энергоемок, чем размножение (Дольник, 1995).

При подготовке к линному состоянию ткани организма обводняются, что неизбежно приводит к росту массы тела и весовых нагрузок на крыло. Каждое растущее перо весит больше номинального. При полной послебрачной линьке выпадение и рост маховых перьев увеличивают проницаемость крыла, что при возросшей массе тела вынуждает птиц или увеличивать частоту взмахов (если есть необходимость сохранить высокую полетную активность), или снизить активность перемещений. Так или иначе с началом линьки затраты энергии на ее осуществление более или менее существенно возрастают. При совмещенной линьке основные расходы энергетических резервов приходится все же на завершение репродуктивных забот.

Это может быть серьезным препятствием для реализации потенциальной готовности к смене оперения и приводить к задержкам ее начала у птиц, занятых воспитанием потомства.

Весной реализации потенциальной готовности к началу размножения препятствовало состояние внешней среды. Как и начало размножения, сроки начала линьки, в том числе и совмещенной, отдельных особей сильно растянуты во времени.

Большинство зарянок (21 из 29) при совмещенной линьке заменяют только 1-2 первостепенных маховых пера (1—2-е стадии), что, вероятно, не требует слишком больших затрат энергии. Но это допущение уже не кажется столь неопровержимым, если учесть, что из 564 зарянок, отловленных на гнездах в июле, 96,3 % особей еще не линяли. Все же кормление птенцов очень энергоемкий процесс, и с дополнительными нагрузками на организм из-за начавшейся линьки могут справиться далеко не все особи и не в любых условиях. Не исключено также, что начавшие линьку особи снижают интенсивность кормления птенцов. Прямых данных на этот счет у нас пока нет, но во второй половине лета нередко возникали проблемы с отловом самцов на гнездах. Если в июне доля неотловленных самцов зарянки составляла $6,2 \pm 2,3$ %, то 1—15 VII — $15,2 \pm 4$ %, а после 16 VII — $24,6 \pm 5,5$ % (выделены статистически значимые различия).

Есть ли здесь связь с началом линьки? Лучше оставить вопрос открытым до получения более корректных данных. Определенно реже кормят птенцов только самцы с более продвинутыми, 3-й и 4-й, стадиями линьки. Самцы с 5-й и более стадией уже полностью отстраняются от забот о выводке.

Примечательно, что начальные стадии линьки совмещаются у зарянки также и с летними миграциями. Причем и здесь совмещение касается только « < 1 » — 4-й стадий послебрачной линьки.

Совмещенная с гнездованием линька осуществляется медленнее, чем нормальная. У дальних мигрантов такая линька бывает ограничена в объеме и может прерываться до окончания родительских забот. У зарянок приостановки совмещенной линьки пока не наблюдалось.

Глава 9

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Успешность размножения является важным демографическим показателем, и его определению мы уделяли самое пристальное внимание на протяжении всего периода исследований.

Так как история каждого гнезда прослеживалась нами с достаточной полнотой, мы имеем возможность оценить все основные аспекты изменчивости этого показателя для местных зарянок. Данные по гнездам, контролируемым с недостаточной полнотой, в анализ не включены.

В приведенных ниже материалах отдельно оценивались три основных показателя:

— **успешность инкубации** яиц, выражавшаяся в относительном числе яиц (%), из которых вылупились птенцы, от общего числа отложенных;

— **успешность выкармливания гнездовых птенцов** (число вылетевших из гнезд, в %, от числа вылупившихся);

— **общая успешность гнездования** (число слетков, в %, от числа отложенных яиц).

В процессе исследований особое внимание уделяли выявлению факторов, негативно сказывающихся на успешности гнездования. На стадии инкубации придавали особое значение наличию «болтунов» (неоплодотворенных яиц) и «задохликов» (яиц с эмбрионами, погибшими на разных стадиях развития). Среди последних выделяли случаи гибели эмбрионов из-за всевозможных повреждений скорлупы (трещины, вмятины, надевание половинок скорлупы, своевременно не вынесенной из гнезда, на воздушную камеру) или невозможности инкубации (яйца, выкатившиеся из лотка гнезда или провалившиеся в подстилку). Все прочие случаи гибели эмбрионов рассматривали отдельно и особо тщательно.

Предварительными исследованиями был выявлен четкий эмбриотоксический эффект при интоксикации птиц остатками некоторых хлорорганических арборицидов после их внесения в среду обитания животных (Зимин, Кузьмин, 1980), и не исключено, что засорение естественной среды другими, не свойственными ей химическими агентами окажет на птиц аналогичное действие. То есть эмбриональная смертность птиц может служить одним из индикаторов засоренности среды обитания.

На территориях, значительную часть которых занимают вырубки и молодняки, для экологического мониторинга важным показателем может служить число яиц (птенцов), погибших в результате внезапных «наводнений» — выходов из берегов лесных ручьев в период затяжных или проливных дождей. Дело в том, что лес в спелом состоянии задерживает до 80 % осадков. А на вырубках и в молодняках большая часть осадков попадает на землю и при затяжных и ливневых дождях по естественным стокам быстро переполняет ручьи, выходящие из берегов. Приручьевые поймы в таежных лесах — это местообитания, наиболее плотно населенные птицами и млекопитающими. В первую очередь, от подобных аномалий страдают наземногнездящиеся птицы, млекопитающие-норники и обитатели лесной подстилки. В отдельных случаях выходящая из берегов ручьевая вода смывала даже гнезда кустарниковых птиц.

В период выкармливания гнездовых птенцов первейшим показателем, требующим определения, является жизнеспособность птенцов на разных этапах выкармливания и при разном воздействии внешних условий. Здесь не учитываются, конечно, случаи гибели птенцов от полного или частичного разорения. Исследуется лишь гибель отдельных птенцов в нормально развивающемся выводке. При этом в каждом конкретном случае старались выяснить причины гибели. Из-за «подсиживания» кладки в период ее формирования (термин А. М. Болотникова, 1972) и начала плотного насиживания с предпоследнего яйца разновременность вылупления птенцов в выводке является в наших широтах нормой для зярянки. В большинстве гнезд вылупление было растянуто на сутки-двое. В отдельных случаях оно растягивалось на трое суток.

При этом в одних гнездах птенцы, вылупившиеся последними, отставали в росте (но не в развитии оперения), теряли в весе и, как правило, «затапывались» более крупными, но другие пары успешно выкармливали весь выводок. Более интересно выяснить причины гибели птенцов нормальных размеров и без внешне заметных отклонений в развитии. В первую очередь, подозрения падают на возможную интоксикацию родителей на местах зимовки или путях миграции (в «Маячино» возможности контакта с какими бы то ни было токсикантами исключены, хотя полностью гарантировать этого нельзя, поскольку у нас — совершенно определенно — отдельные дожди, например, бывают кислотными, то есть не исключается и занос всевозможных токсикантов с перемещающимися воздушными массами).

Несмотря на то что при стационарном отлове линиями паутинных сетей судьба отдельных меченых выводков была прослежена от вылета из гнезд до распадаения по повторным отловам, в целом мы располагаем лишь фрагментарными достоверными сведениями о причинах гибели отдельных меченых слетков. Но в каком соотношении они находятся с нормально выжившими особями, сказать невозможно. Лишь в двух случаях была засвидетельствована повторными отловами стопроцентная выживаемость всех птенцов в выводках до их распадаения. Во всех остальных случаях определенно сказать, отлавливались ли нами все или только часть выживших слетков, по данным повторных отловов нельзя.

В табл. 1 обобщены сведения по успешности первого и второго циклов гнездования зарянки в Приладожье за все годы исследований. Выделены все основные причины снижения успешности инкубации яиц и выкармливания гнездовых птенцов.

По суммарным данным можно отметить отсутствие сколько-нибудь существенной разницы в успешности первого и второго циклов размножения, хотя на самом деле в отдельные сезоны различия были значительными как в целом, так и в успешности инкубации яиц или выкармливания птенцов. При этом в одни сезоны выше была успешность первого размножения, в другие — наоборот.

Таблица 1

Успешность гнездования зарянки в Приладожье

	1-я кладка		2-я кладка		В целом	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Отложено яиц	3254		2714		5968	
Из них:						
«болтунов»	30	0,9	34	1,2	64	1,1
«задохликов»	25	0,8	20	0,7	45	0,7
«болтунов» или «задохликов»	35	1,1	46	1,7	81	1,4
Повреждена скорлупа	3	0,09	1	0,04	4	0,07
Выкатились из гнезда	2	0,06	9	0,3	11	0,2
Наделась скорлупа	1	0,03	1	0,04	2	0,03
Яйцо провалилось в подстилку	1	0,03			1	0,017
Брошено после откладки яйца						
Cuculus canorus	1	0,03	1	0,04	2	0,03
Брошено после осмотра	54	1,7	46	1,7	100	1,7
Гибель самки	9	0,3	9	0,3	18	0,3
Яйца выброшены птенцом						
Cuculus canorus	79	2,4	54	2	133	2,2
Разорено	165	5,1	115	4,2	280	4,7
Всего погибло яиц	405	12,4	336	12,3	741	12,4
Вьлупилось птенцов	2849		2378		5227	
Из них:						
нежизнеспособны	69	2,4	62	2,6	131	2,5
погибли в период:						
похолодания	74	2,6	7	0,3	81	1,5
необычной жары			23	0,9	23	0,45
проливных дождей			4	0,17	4	0,08
Гибель самки	5	0,17	11	0,46	16	0,31
Разорено	143	5	143	6	286	5,5
Разорено <i>Vipera berus</i>	82	2,9	39	1,6	121	2,3
Разорено <i>Mustellidae</i>	6	0,2	11	0,46	17	0,33
Разорено <i>Sciurus vulgaris</i>	7	0,25	12	0,5	19	0,36
Всего разорено	238	9,3	205	8,6	443	8,5
Причина гибели — ?	6	0,2			6	0,1
Итого погибло птенцов	392	13,7	312	13,1	704	13,5
Вылетело из гнезд	2457		2066		4523	
Успешность инкубации		87,50		87,60		87,60
Успешность выкармливания птенцов		86,20		86,90		86,50
Общая успешность гнездования		75,50		76,10		75,80

Причины снижения успешности размножения удобнее рассматривать, сгруппировав их в отдельные блоки. К наиболее крупному из них, включающему 50 % всех гнездовых потерь (723 из 1445), относятся случаи разорения гнезд с яйцами и птенцами. Ко второму блоку (30,3 % потерь) отнесены случаи гибели нежизнеспособных птенцов и эмбрионов; потери яиц, из которых по разным причинам не вылупились птенцы, а также рост птенцовой смертности при погодных аномалиях.

В особый блок мы выделили случаи гибели птенцов, выброшенных из гнезд кукушатами (9,2 % потерь). Отдельно рассматриваются также гнезда с яйцами, брошенные самками в период формирования кладки или ее насиживания (7 %), а также потери, связанные с гибелью самок (2,3 %).

Разорение гнезд

Еще более ощутимы потери на стадии инкубации и при выкармливании птенцов от разорения гнезд зарянки хищниками и хищничающими животными. В Приладожье основными разорителями гнезд зарянки являются врановые (*Corvus corone* и *Garrulus glandarius*). Севернее и в культурном ландшафте к ним присоединяются также кукушка (*Cractes infaustus*), отсутствующая в Приладожье, а также сорока (*Pica pica*) и изредка галка (*Coloeus monedula*). Среди двух первых видов определенно есть особи, специализирующиеся на разорении гнезд. Такие птицы встречаются практически на каждом орнитологическом стационаре, где работают с гнездами. Они отслеживают орнитологов, четко реагируют на тревожные крики птиц и всегда разоряют «показанные» им гнезда. Единственная возможность избежать потерь от таких птиц, которую мы использовали, — это работа с гнездами в сумеречное время, когда врановые уже неактивны.

Достоверным признаком разорения гнезд врановыми является разворошенная и частично или полностью выброшенная из гнезда подстилка.

Вторая группа разорителей гнезд зарянки представлена у нас кунными (*Mustellidae*). В поймах ручьев это, как правило, американская норка (*Mustella vison*), а на суходолах — горноста́й

(*M. erminea*) и ласка (*M. nivalis*). Гораздо реже на гнезда зарянок нападают лесная куница (*Martes martes*) и барсук (*Meles meles*). Нам достоверно известно только по одному случаю их нападения на гнезда зарянок, хотя оба вида постоянно обитали на пробной площади и в ее окрестностях. На одном из приручейных индивидуальных участков обитания зарядки в течение 8 лет американские норки разоряли практически все гнезда зарянок как с яйцами, так и с птенцами. Характерные признаки разорения известны лишь для горноста, который обычно не уничтожает всех птенцов или не поедает все яйца сразу, а делает это с определенными перерывами. Гнездо зарядки куньи заметно не повреждают, слегка примятой бывает лишь передняя стенка.

Пожалуй, не реже, чем куньи, в отдельные годы (обычно следующие за хорошим урожаем семян ели) гнезда зарянок разоряются обыкновенной белкой (*Sciurus vulgaris*). Белки с осени делают запасы еловых шишек, постоянно используя для их складирования искусственные ниши, сделанные нами для гнезд зарядки. Весной, проверяя свои «кладовые» в поисках шишек, белки, наткнувшись случайно на гнезда зарянок, поедают и яйца, и птенцов. При начавшейся бескормице, после прорастания еловых семян, поиски гнезд птиц становятся уже самоцелью. Особенно часто уничтожают белки яйца и птенцов певчего дрозда (*Turdus philomelos*), гнездящегося у нас почти исключительно на елях. По частоте разорения белкой на втором месте, пожалуй, находится зяблик (*Fringilla coelebs*), а на третьем — зарядка. Отличительной особенностью нападения белок на гнезда зарянок в искусственных укрытиях являются смещенные с места или даже частично выдернутые ветви, маскирующие вход в гнездо.

В 1990 г. после большого урожая семян ели лесные уголья были заселены пасюком (*Rattus norvegicus*). Пока на поверхности снега и земли было много осыпавшихся семян ели, крысы не проявляли хищнических наклонностей, и первый цикл размножения зарядки прошел вполне успешно. Но после прорастания семян крысы, лишившись основных кормов, стали хищничать. Особенно пострадали от них наземногнездящиеся лесные птицы, в числе которых

была и зарянка. Крысы не столько съедали птенцов, сколько калечили их, откусывая выступающие части тела (голова, ноги, крылья), и бросали около гнезда. При этом выводок, как правило, уничтожался полностью. Второе размножение зарянок в этом году оказалось поэтому малоуспешным.

Ниже будет описана деятельность обыкновенной гадюки как активного разорителя гнезд зарянки.

В качестве редких и случайных разорителей гнезд зарянки можно назвать также кутору (*Neomis fodiens*), нападающую на гнезда зарянок в приручейных ассоциациях. Интересно, что кутора разгрызает яйца зарянок вдоль их длинной оси, оставляя две примерно равные половинки скорлупы. В некоторых случаях есть подозрение также на обыкновенную бурозубку. На Шокшинском стационаре из гнезда зарянки, размещавшегося в основании пня, исчез один однодневный птенец. При осмотре гнезда в его дне обнаружено ведущее в нору отверстие.

Пока только подозрения есть у нас и в отношении большого пестрого дятла, отдельные особи которого специализируются на разорении гнезд мелких дуплогнездников и полудуплогнездников. При гнездовании в естественных и искусственных полудуплах зарянка вполне может оказаться в числе жертв хищничающих особей дятлов.

К пассивным разорителям гнезд зарянки можно также отнести бурого медведя. Разламывая пни и выворачивая валежины, медведи вполне могут погубить и размещающиеся под ними гнезда зарянки. В двух известных нам случаях, разламывая пни, медведь засыпал и затоптал гнезда зарянок, но ни яйца, ни птенцы не были им съедены. Скорее всего, зверь даже не обратил на них внимания.

В отдельных случаях причиной гибели кладок и маленьких птенцов была деятельность мелких муравьев-древоточцев, заселивших пни с искусственными полудуплами, привлеченными зарянок. После того как содержимое гнезд зарянок засыпается слоем древесных опилок, птицы бросают гнезда (только гнезда с яйцами).

Не являясь прямым разорителем гнезд, самцы ястреба-перепелятника, тем не менее, нападая на взрослых зарянок около гнезд, были причиной гибели кладок. На и около пробной площади в разные годы гнездились до 3 пар перепелятников — одна пара непосредственно на пробе, одна — в 50, а еще одна — в 350 м от границ участка. Нападение ястреба непосредственно на самок зарянки, сидящих на гнезде, известно нам по одному случаю. Самцы перепелятников преимущественно нападают на самок зарянки, когда у тех идет откладка яиц. В этот период самки наиболее уязвимы, поскольку из-за увеличения массы тела на 30-40 % и роста весовых нагрузок на крыло подвижность их бывает ограничена. Все установленные нами случаи гибели самок, за исключением одного (из 34), относятся к периодам откладки яиц в первые и вторые гнезда. Перепелятники легко находят самок на этой стадии гнездования, ориентируясь, видимо, на специфическое «циканье», которое самки издадут, собирая гнездовой материал.

Отдельные самцы перепелятников специализируются в охоте на выводки. Они четко реагируют на тревожные крики родителей и начинают короткими бросками перелетать с места на место, пока не вспугнут какого-нибудь слетка. При этом они не обращают внимания на летающих вокруг них взрослых особей.

Перепелятники предварительно слегка ощипывают жертву на месте добычи, и это позволяет точно фиксировать места и даты их охоты на пробной площади. Основное ощипывание жертв выполняется на «разделочных столиках» — пнях, верхушках корневых подошв ветровала, наклонных стволах валежа и ветролома в приземных пологах леса. Обычно такие точки расположены не далее 20—40 м от гнезда. По кольцам, сохраняющимся в погадках, которые мы находили в гнездах ястребов, под гнездами или на «разделочных столах», легко определить, кому они принадлежали и примерную дату гибели.

Еще одним прямым разорителем гнезд зарянки оказалась обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*). Наш коллега, А. В. Артемьев, неподалеку от пробной площади «Маячино» 19 июня 1980 г. наблюдал, как самка кукушки выбросила из гнезда зарянки

четырёхдневных птенцов. Еще в одном случае на летке ниши с разоренным гнездом зарянки обнаружено свежее перо кукушки, также, видимо, разорившей это гнездо. Разорение гнезд птиц-воспитателей этого гнездового паразита — явление не столь редкое и известно для многих видов воробьиных (Мальчевский, 1987; Нумеров, 2003).

К потенциальным разорителям гнезд зарянки можно отнести также сорокопутов — большого (*Lanius excubitor*) и жулана (*L. collurio*), лесных сов (*Strix* spp., *Surnia ulla*, *Aegoleus funereus*, *Glaucidium passerinum*). Определенные подозрения вызывают также крупные экземпляры лягушек (*Rana* spp.), появление которых в непосредственной близости от гнезд всегда вызывало у зарянок (и других мелких наземногнездящихся птиц) сильное беспокойство.

Но основными разорителями гнезд зарянок в таежной зоне надо признать врановых, мелких кунных и гадюку.

Влияние погоды

Неустойчивость погоды — характерная особенность исследуемого региона, расположенного в зоне активной циклонической деятельности (Романов, 1961). Весенние возвраты холодов, нередко сопровождающиеся выпадением снега и установлением снежного покрова, для Карелии типичны. За последние 50 лет не было ни одной весны с ровным нарастанием весенних температур. Более или менее глубокие кратковременные похолодания отмечаются здесь ежегодно. Такие похолодания обычно не сопровождаются негативными последствиями для птиц. Даже выпадение снега и формирование снежного покрова, разрушающегося ко второй половине дня, для птиц, даже при наличии у них маленьких птенцов, не опасны. Но когда холодная погода и снежный покров сохраняются в течение нескольких дней, то гибнут не только птенцы, но и взрослые особи. На юге Карелии подобное отмечалось до 10 июня, на севере — до последних чисел июня.

«Рваные» темпы развития весны и весенних фенологических явлений особенно опасны для птиц потому, что необычно теплые периоды в апреле, как правило, провоцируют птиц на неоправдан-

но раннее начало размножения. Но практически всегда раннее потепление заканчивается более или менее глубоким похолоданием. Наступление холодов, между тем, не всегда пагубно для птиц. Многие в таких ситуациях зависят от того, на какую фазу гнездования приходится резкое похолодание. Выше мы уже описывали особенности размножения зарянки в 2001 г., когда 100 %-ная гибель птенцов и части самок отмечалась лишь в тех гнездах, где на период холодов со снегопадами пришлось вылупление и начало выкармливания птенцов, еще неспособных к самостоятельной терморегуляции. Пары, несколько задержавшиеся с началом размножения в этом году, у которых во время холодной погоды еще продолжалось насиживание кладки, вывели своих птенцов вполне успешно и сделали по два выводка за сезон. Тогда как пары (точнее самцы, самки покинули территории после неудачного размножения), потерявшие птенцов, в лучшем случае ограничились воспитанием лишь одного выводка из восстановленных кладок.

Затяжная холодная погода (температуры -5 — 10 °C) к существенному увеличению птенцовой смертности не приводит. Но поскольку самцы при выкармливании гнездовых птенцов и слетков не могут обойтись без помощи самок, заметно задерживаются сроки начала второго гнездования, а иногда (при поздних сроках) птицы вообще не участвуют во втором размножении. Такая погода в отдельные годы обычно бывает в июне.

Июль и август — самые теплые месяцы года в Карелии. Холодная погода, особенно в июле, — исключительная редкость. Но в 1978 г. был отмечен единственный за все годы работы случай резкого снижения температуры воздуха в период 29 июля — 5 августа. В эти дни частичная гибель птенцов была отмечена в гнездах всех воробьиных, находившихся под наблюдением. В эти же дни была зарегистрирована достаточно массовая гибель слетков и самостоятельных птиц-первогодков у деревенских и городских ласточек.

С воздействием необычно жаркой и сухой погоды, неожиданно негативно отразившейся на выживаемости птенцов зарянки, мы столкнулись в июле 2003 г.

Температура воздуха длительное время превышала 30 °С. В течение предшествующего месяца, к тому же, не было дождей. В гнездах зарянок была отмечена повышенная смертность птенцов, вероятно, от перегрева. До этого года мы никогда не видели, чтобы птенцы не лежали в гнезде, как обычно, а стояли в нем с раскрытыми клювами. Безусловно, сказались засуха, способствовавшая ухудшению условий кормодобывания, и высокие температуры, действие которых усиливалось почти 100 %-ной влажностью воздуха. Это привело к росту смертности (41,3 %) внешне вполне жизнеспособных птенцов.

Теплая погода с температурой воздуха, превышающей 16—18 °С, всегда сопровождалась увеличением активности обыкновенной гадюки (*Vipera berus*), одного из разорителей гнезд зарянки и других наземногнездящихся птиц. Особенно страдали от гадюки зарянки, гнездившиеся на участке разреженных молодняков (и жердняков), которые быстрее и интенсивнее прогреваются солнцем, чем густые прибрежные ельники на остальной части пробной площади. Гадюки нападали не только на гнезда, расположенные на земле, или слетков, также сидящих на земле. В теплую погоду они разоряли гнезда в корневых подошвах ветровала и даже на кустарниках и деревьях. В уличной вольере гадюка съела птенцов шура (*Pinicola enucleator*) в гнезде на искусственной основе, укрепленной в метре от земли на вершине колышка диаметром 2,5 см. Отмечали и ее способность заползать на толстые сосны (нападение на гнездо зяблика в сосновой лапе в 2 м от земли). В целом разорение гнезд зарянки гадюкой увеличивается только в отдельные периоды, назвать ее постоянным разорителем гнезд нельзя: ее хищнические наклонности проявляются только при совпадении периода массового выкармливания птенцов с теплой солнечной погодой. В разные годы это приходилось на разные периоды сезона размножения зарянки.

Надо отметить, что обычно орнитологи пренебрегают учетом таких факторов, как влажность воздуха и ветер. Между тем хорошо известно, насколько усиливается воздействие и низких и высоких температур при повышенной влажности воздуха. Неслучайно

некоторые интродуценты из Сибири, закаленные сибирскими морозами, в Карелии оказались нежизнеспособными (в 1985 г. при пятидесятиградусных морозах у нас вымерзла, например, облепиха).

О серьезном влиянии ветра на птиц, а его усиление практически всегда происходит во время весенних возвратов холодов, мы уже писали ранее (Зимин, 1988).

В связи с этим целесообразно показать изменчивость успешности размножения в разные годы (табл. 2).

Таблица 2

Годовая изменчивость успешности размножения зарянки в Приладожье

Год	Отложено яиц	Вylупилось pull	Число слетков	Успешность, %		
				инкубац.	выкармл.	общая
1978	178	164	112	92,1	68,3	62,9
1979	125	112	90	89,6	80,4	72
1980	202	173	158	85,6	91,3	78,2
1981	146	123	118	84,2	95,9	80,8
1982	242	223	166	92,1	74,4	68,6
1983	106	88	68	83	77,3	64,1
1984	112	99	95	88,4	96	84,8
1985	191	174	146	91,1	83,9	76,4
1986	193	181	169	93,8	93,4	87,6
1987	161	153	150	95	98	93,2
1988	114	100	91	87,7	91	79,8
1989	239	225	198	94,1	88	82,8
1990	267	211	179	79	84,8	67
1991	189	170	150	89,9	88,2	79,4
1992	275	252	187	91,6	74,2	68
1993	396	351	297	88,6	84,6	75
1994	159	133	102	83,6	76,7	64,1
1995	326	283	249	86,8	88	76,4
1996	137	108	101	78,8	93,5	73,7
1997	174	147	99	84,5	67,3	56,9
1998	173	134	111	77,5	82,8	64,2
2000	139	131	125	94,2	95,4	89,9
2001	188	160	105	85,1	65,6	55,9
2002	197	177	143	89,8	80,8	72,6
2003	143	130	94	90,9	72,3	65,7
2004	136	136	104	100	76,5	76,5
Всего	4908	4338	3607	88,4 ± 0,4	83,1 ± 0,6	73,5 ± 0,6

Как можно видеть, годовые колебания общей успешности гнездования за годы исследований были едва ли не двукратными. В отдельные годы зарянки выкармливали птенцов почти из 93 % отложенных яиц, тогда как в неудачные сезоны — лишь из 53,5 %. Менее существенно, примерно на 23 %, различалась по годам успешность насиживания кладки и выкармливания птенцов.

Нежизнеспособные птенцы

Выделены в особую группу гнездовых потерь, поскольку контроль за частотой встречаемости нежизнеспособных птенцов важен для осуществления экологического мониторинга.

Всего за 1979—2003 гг. гибель нежизнеспособных птенцов отмечена в 131 случае (2,5 % от общего числа вылупившихся птенцов), то есть сколько-нибудь серьезных опасений такие потери пока не вызывают. Показатели смертности таких птенцов в первых и вторых гнездах были примерно одинаковыми (табл. 1), но в сезонной изменчивости общей птенцовой смертности намечается постепенный рост ее от начала к концу репродуктивного периода (табл. 3).

Таблица 3

Сезонная изменчивость птенцовой смертности

	В гнездах с началом кладки				
	1—15 V	16—31 V	1—15 VI	16—30 VI	VII
Н исследованных pull	477	1423	626	1034	284
Из них погибло:					
Абсол.	17	75	24	58	18
%	3,56	5,27	3,83	5,61	6,34

В табл. 3, кроме гибели нежизнеспособных птенцов, учтена и смертность при погодных аномалиях (случаи разорения не учитываются). Различия, даже между крайними показателями, оказались статистически незначимыми.

Чаще всего причиной гибели птенцов была разновременность вылупления птенцов в одном гнезде, что в свою очередь связано, во-первых, с началом плотного насиживания кладки с предпослед-

него яйца, а во-вторых, с разной интенсивностью «подсиживания» (термин А. М. Болотникова, 1972, вместе с коллегами показавшего, что в период формирования кладки самки, проводя на гнезде более или менее длительное время, способствуют развитию зародышей в яйцах неоконченной кладки). Интенсивность, а точнее продолжительность «подсиживания», скорее всего, будет определяться состоянием погоды в период формирования кладки.

Наблюдения за рядом видов наших воробьиных показали, что в холодные ночи, по крайней мере, отдельные самки проводят все темное время суток на гнезде с неоконченными кладками и дольше обычного задерживаются в гнездах при откладке очередного яйца. На зарянке, к сожалению, процесс «подсиживания» неоконченных кладок пока серьезно не изучался, но по фрагментарным данным, ее инкубационное поведение также зависит от состояния погоды, как и у других воробьиных.

Разница в сроках вылупления птенцов в разных гнездах колебалась от 1,5 до 3 суток. Наблюдения за ростом и развитием птенцов разного возраста показывают, что изначально птенцы, вылупившиеся последними, существенно отстают в росте, хотя развитие оперения осуществляется у них без отклонений от нормы. Постепенно у большинства таких птенцов темпы роста нарастают, и к 7—9-му дню развития они догоняют своих собратьев. Но в части гнезд отставших в росте птенцов «затапывают» более крупные собратья, и, не получая корма, они погибают уже в первые дни после вылупления.

Эта часть исследований заслуживает специального обсуждения. Здесь мы укажем только то, что смертность птенцов, вылупившихся позднее других, по нашим данным, не была сколько-нибудь определенно связана с исходной величиной выводка — $r = -0,244$ (табл. 4).

Отмечена также тенденция к росту смертности от начала к концу репродуктивного периода. Без учета смертности от воздействия погоды по полумесячным периодам процент нежизнеспособных птенцов изменялся от начала мая следующим образом — 2 — 2,9 — 2,4 — 3,5 — 4,2 % (различия незначимы статистически, но приведенные показатели достоверно коррелируют с датой — $r = 0,90 \pm 0,25$).

Таблица 4

Смертность pull в выводках разной величины

Исходная величина выводка	Всего pull	Из них погибло	Смертность, %
8	152	3	1,97 ± 1,1
7	1225	36	2,94 ± 0,5
6	1416	51	3,69 ± 0,5
5	675	23	3,41 ± 0,70
4	212	6	2,83 ± 1,14
3	39	5	12,82 ± 5,35
2	4	0	0

Опыт предыдущего размножения у абсолютного большинства воробьиных с коротким жизненным циклом исчисляется лишь одним, реже двумя сезонами. К тому же этот опыт не всегда бывает позитивным. Несмотря на это, существует мнение, что старые особи лучше первогодков справляются со всевозможными трудностями при гнездовании. В этой связи мы попытались оценить различия в смертности гнездовых птенцов в гнездах зарянок разного возраста (табл. 5) и у пар разного возрастного состава (табл. 6).

Таблица 5

Смертность гнездовых птенцов зарядки в гнездах самок и самцов разного возраста

	Самец ad ₂	Самка ad ₂	В целом ad ₂	Самец ad ₁	Самка ad ₁	В целом ad ₁
Всего pull	845	662	1507	1968	2054	4022
Из них погибло:						
абс.	26	27	53	92	84	176
%	3,08 ± 0,59	4,08 ± 0,77	3,52 ± 0,47	4,67 ± 0,47	4,09 ± 0,44	4,37 ± 0,32

Данные табл. 5 показывают, что в гнездах зарянок старшей возрастной группы птенцы в целом гибнут немного реже, но различия статистически незначимы. Смертность птенцов в гнездах самок в обеих возрастных группах оказалась одинаковой, а вот в гнездах самцов старшей группы птенцы действительно гибнут реже ($p > 0,95$). Полученные разногласия побудили нас оценить аналогичные различия в гнездах пар разного возрастного состава (табл. 6).

Таблица 6

**Птенцовая смертность у гнездовых пар зарянок
разного возрастного состава**

	Самец ad ₂ Самка ad ₂	Самец ad ₁ Самка ad ₁	Самец ad ₂ Самка ad ₁	Самец ad ₁ Самка ad ₂	Всего в парах смешанного состава
Всего pull	244	1379	553	406	959
Из них погибло:					
Абс.	8	60	14	20	34
%	3,28 ± 1,14	4,35 ± 0,55	2,53 ± 0,67	4,93 ± 1,07	3,54 ± 0,60

Эти различия оказались такими же, как и в предыдущем анализе: в парах из старых особей птенцы выживали чуть лучше, чем у первогодков. Пары смешанного состава заняли промежуточное положение. Но в данном случае все различия оказались недостоверными.

При обработке данных мы обратили внимание на некоторое увеличение относительного числа нежизнеспособных птенцов зарядки к концу исследуемого периода. Разбив его на 4 шестилетних отрезка, получили следующий последовательный ряд средних показателей доли нежизнеспособных птенцов: 1,54 ± 0,42 % — 2,14 ± 0,46 % — 3,17 ± 0,47 % — 4,09 ± 0,63 %. Различия между показателями за смежные периоды оказались статистически незначимыми, но последний достоверно отличался от второго и первого, а третий — от первого (при $p > 0,95$), а полученные средние значения четко коррелировали с порядковым номером периода ($r = 0,995 \pm 0,07$)!

Но если такая тенденция действительно имеет место, то следует искать причины какого-то ухудшения экологической обстановки за прошедшие четверть века. За это время молодняки стационара перешли в стадию жердняков, то есть в ту стадию сукцессии лесной растительности, которая наименее благоприятна для большинства видов птиц (снижение плотности населения, исчезновение целого ряда видов птиц). Плотность гнездового населения зарядки поначалу нарастала в молодняках, а тенденция к некоторому снижению отмечена только в последние годы, и, следовательно, динамика D в целом не соответствует стабильному росту относительного числа нежизнеспособных птенцов.

Однако возможно и другое объяснение. В ходе исследований на пробной площади и в ее окрестностях постоянно нарастало число искусственных гнездовых укрытий. Соответственно увеличивалось и число заселяемых ИГУ. В последние годы более 90—95 % заринок на пробной площади использовало ИГУ для выведения как первых, так и вторых выводков. Судьба гнезд в искусственных укрытиях прослеживалась нами гораздо полнее, чем в естественных, и с гораздо более ранних фаз гнездового цикла (подробнее — в отдельной главе). И поскольку нежизнеспособные птенцы чаще всего погибают уже в первые дни после вылупления, то при работе с гнездами в естественных укрытиях (а их чаще находили уже с большими птенцами) гибель маленьких птенцов нами просто не учитывалась. Что, соответственно, и отражалось на среднегодовых показателях птенцовой смертности, получавшихся ниже реальных.

«Болтуны» и «задохлики»

«Болтунами» принято называть неоплодотворенные яйца, а «задохликами» — яйца с погибшими эмбрионами. По чисто внешним признакам в полевых условиях отличить «болтунов» от «задохликов» на первых стадиях развития эмбрионов практически нельзя, поэтому целесообразнее принимать в расчет только суммарное число яиц, не давших птенцов. Правда, из их числа следует исключить те случаи, когда эмбрионы погибали или не развивались из-за повреждения скорлупы. Всевозможные вмятины и трещины при внимательном осмотре яиц легко выявляются. Иногда после вылупления птенцов самки не сразу выносят из гнезда половинки скорлупы, и случается, что одна из них надвигается и прилипает к тупому концу яйца, перекрывая воздушную камеру. В таких случаях погибают даже птенцы, готовые к вылуплению. Не учитывали также яйца, провалившиеся в подстилку или выкатившиеся из лотка гнезда.

Между тем при изучении экологических последствий химического осветления хвойно-лиственных молодняков в Карелии был выявлен четкий эмбриотоксический эффект, проявлявшийся на всех участках применения этиловых и бутиловых эфиров

2, 4-Ди (3, 4, 5-Три) хлорфеноксисукусной кислоты. Повышенная эмбриональная смертность однозначно проявлялась на всех исследованных группах беспозвоночных и позвоночных животных, населявших территории, обработанные указанными арборицидами (Зимин, Кузьмин, 1980). На птицах, размножавшихся в уличных вольерах, это было дополнительно подтверждено при пероральной интоксикации сублетальными дозами 2,4-Д. Вместе с тем на взрослых животных, населявших осветленные участки, заметного негативного влияния не отмечено. Гербициды продолжают достаточно широко применяться в сельском хозяйстве. Изменяется и состав применяемых химикатов. Но система проверки возможностей их использования осталась прежней. И не исключено, что, как и в случае с 2,4-Д, губительными для живого окажутся не исходные препараты, которые могут быть нестойкими и быстро «исчезать» из природной среды, а продукты их распада. 2,4-Д также считалась среднетоксичным нестойким соединением, полностью исчезающим из природных объектов за три месяца. Однако эмбриотоксический эффект сохранялся в природе не только в первый год после внесения арборицида в среду обитания, но и в последующие годы. Как оказалось, стойким токсическим агентом был продукт распада кислоты 2,4-дихлорфенол (Зимин, Кузьмин, 1980). Поэтому мы всегда строго регистрировали яйца, из которых по тем или иным причинам не вылупились птенцы. Мы длительное время считали, что от «болтунов» яйца с погибшими эмбрионами отличаются (даже при отсутствии четко различимого зародышевого диска) консистенцией желтка (в яйцах с недоразвитыми эмбрионами, кроме жидкой фракции, присутствуют более плотные комки желтка неправильной формы, в «болтунах» желток всегда жидкий). Но после ряда ошибочных определений к этому признаку стали относиться с подозрением, и в последние годы в большинстве сомнительных случаев «болтуны» и «задохлики» не подразделялись.

В период до 1993 г., когда «задохликов» дифференцировали уверенно, их число по отдельным сезонам варьировало от 0 (1987 г.) до 5,3 % (1983 г.) при средней 1,36 %.

Суммарное относительное число (%) «болтунов» и «задохликов» в течение репродуктивного сезона постепенно нарастало (табл. 7).

Таблица 7

Сезонная изменчивость встречаемости «болтунов» и «задохликов» в гнездах зарянок

Период	1—15 мая	16—31 мая	1—15 июня	16—30 июня	Июль
Число исследованных яиц	516	1466	767	1179	334
Из них:					
«болтунов» + «задохликов»	19	52	29	60	17
%	3,7	3,5	3,8	5,1	5,1
$r = 0,88 \pm 0,27$					

Приведенные данные подтверждаются и различиями в относительном числе «болтунов» и «задохликов» в первых ($4,0 \pm 0,4$) и вторых ($6,1 \pm 0,5$) кладках (различия достоверны при $p > 0,95$). При поздних сроках размножения были, в частности, обнаружены и три кладки из 3, 4 и 5 яиц, целиком состоящие из «болтунов».

Второй цикл осуществляется при меньшем эмоциональном настрое птиц, что выражается в низкой интенсивности пения самцов, отсутствии погонь за самками, драк. Некоторые зарянки начинают вторые кладки на явном спаде репродуктивного состояния и сравнительно быстро приступают к послебрачной линьке, совмещая ее «<1-ю» (у части зарянок отмечается предпервая стадия, начинающаяся со смены покровного оперения на крупных птерилиях, а не с выпадения 10-го махового) — 4-ю стадии с окончанием размножения. У некоторых поздних гнезд самцы вообще отсутствовали. Причиной этого могла быть более продвинутая линька (5-я стадия и более), при которой наши зарянки теряют способность к активному полету (в середине линьки размеры «дыры» в крыле с одновременно выпавшими и растущими перьями приближаются к 50 % от общей поверхности маховых перьев, а масса тела достигает своего максимума).

О том, что рост числа «болтунов» и «задохликов» происходит на спаде репродуктивного потенциала, свидетельствуют и данные об изменении их встречаемости в кладках разной величины (табл. 8).

Таблица 8

Суммарное число «болтунов» и «задохликов» в кладках разной величины

Величина кладки	N кладок с соответствующим числом потерь						Всего яиц	Потеря (абс.)	Потери, %
	0	1	2	3	4	5			
8	22	1	1				192	3	1,56 ± 0,89
7	217	46	11	1	1		1932	75	3,88 ± 0,43
6	248	58	13		1914	84	4,39 ± 0,47		
5	98	24	4	1	1	1	640	44	6,87 ± 0,99
4	24	6	1	1			124	12	9,68 ± 2,65
3	5	1					15	3	
$r = 0,98 \pm 0,11$									

Не все приведенные в табл. 8 средние показатели различаются статистически значимо, но связь их с величиной кладки существенна и значение r высокодостоверно.

В какой-то мере увеличение числа «болтунов» и «задохликов» к концу сезона размножения может быть связано, с одной стороны, с сезонной изменчивостью этого показателя, а с другой — с сезонным сокращением величины кладки.

При попытке оценить влияние возраста птиц на данный параметр успешности размножения мы прежде всего исходили из большого жизненного опыта старых особей. Но результаты сравнения оказались прямопротивоположными: в кладках самок-первогодков «болтуны» и «задохлики» встречались достоверно реже, чем у ad_2 (табл. 9).

Выявленные возрастные различия оказались высокодостоверными ($p < 0,001$). Примечательно, что преобладание «болтунов» и «задохликов» у ad_2 однозначно проявляется не только в целом, но и у птиц разного возраста с одинаковой величиной кладки, независимо от величины последней.

Таблица 9

Число «болтунов» и «задохликов» в гнездах самок разного возраста

Число яиц в кладке	N яиц	ad ₁ п «болтунов»	%	N яиц	ad ₂ п «болтунов»	%
8	104	3	2,88	40	0	0
7	917	34	3,71	294	17	5,78
6	834	34	4,08	396	29	7,32
5	265	17	6,41	135	16	11,85
4	48	1	2,08	16	2	12,5
3	6	1	3	0		
Всего	2174	89	4,1 ± 0,4	884	64	7,2 ± 0,9

Наш полевой стационар расположен в зоне относительно высокой экологической чистоты. То есть, если в организме гнездящихся у нас птиц и содержатся какие-то токсические агенты, то они могли получить их только на путях миграций или местах зимовки. Зимуют зарянки в зоне интенсивного земледелия, виноградарства и садоводства. При выращивании культур здесь наверняка используют всевозможные пестициды для борьбы с вредителями и сорняками. Вполне вероятна и интоксикация химическими агентами, обладающими кумулятивными свойствами. Самки ad₂, уже зимовавшие здесь два и более раз, накапливают в своем организме больше каких-то токсических веществ, частично действующих как эмбриотоксины, чем первогодки. Если это действительно так, то при экологическом мониторинге постоянному контролю за наличием «болтунов» и особенно «задохликов» в кладках птиц необходимо уделять самое пристальное внимание. Рост смертности эмбрионов может стать важным критерием динамики засоренности среды обитания птиц. Яйца с погибшими эмбрионами должны подвергаться тщательному токсикологическому анализу для выявления агента, вызывающего эмбриотропный эффект. Это важно еще и потому, что такой эффект по направленности действия может оказаться всеобщим, как в случае с упоминавшимися выше арборицидами 2, 4-Д и 2, 3 5-Т, и представлять опасность не только для представителей дикой фауны.

Из-за сомнений в правильности дифференциации «болтунов» и «задохликов» (многие яйца, определенные нами как «болтуны», на самом деле могли быть «задохликами» на самых ранних стадиях развития) последние годы все яйца с неповрежденной скорлупой, не давшие птенцов, относили к одной общей группе. Сколько-нибудь выраженной устойчивой тенденции в многолетней динамике общего числа «болтунов» и «задохликов» нашими данными по зарянке не выявляется. В течение 1979—2003 гг. их доля по шестилетним периодам колебалась очень неопределенно: 4,8 — 3,5 — 4,4—3,7 %.

Гнездовые потери от разорения. Гнездовые потери от хищников и хищничающих животных целесообразно рассмотреть отдельно для стадии инкубации яиц и выкармливания птенцов.

Потери яиц от разорения в разные годы варьировали от 0 до 16,7 % (1990 г.), со средним многолетним значением, равным 5,3 %. В течение репродуктивного сезона, по суммарным данным, за все годы для двухнедельных периодов средние потери яиц составляли ряд 3,4 — 5,9 — 6,7 — 4,4 — 6,9 % от числа яиц, отложенных в соответствующий период времени. (Здесь, как и при обсуждении других параметров успешности размножения, доля рассчитана не по датам разорения, а от числа гнезд, кладка в которых началась в данный отрезок времени. При таком подходе прежде всего учитывается, насколько правильно птицы выбирают время начала размножения и насколько это помогает им избежать различных гнездовых потерь.)

В целом к концу сезона размножения доля потерь на стадии инкубации слабо нарастала. Однако внутри каждого отдельно взятого сезона эта закономерность не подтверждалась. Повышенная разоряемость гнезд с яйцами изменялась непредсказуемо и в разные годы отмечалась в разные отрезки времени.

То же можно констатировать и при разорении гнезд с птенцами. В общем от разорения гибнет 9,5 % из числа вылупившихся птенцов. В разные годы этот показатель варьировал от 0 до 23,2 %

(1997 г.). При суммарной оценке наиболее часто жертвами хищников становились птенцы в гнездах, кладка в которых была начата во второй половине мая (30,1 % птенцов от общего числа погибших от разорения). В разные годы пики разоряемости гнезд с птенцами приходились на разные периоды репродуктивного сезона.

Доля pull, погибших от хищников, рассчитанная от общего числа pull, вылупившихся в соответствующие две недели, в течение сезона изменялась слабо и неопределенно: 10,5—8,8—10,8—9,2—8,4 %.

Примечательно, что частота разорения гнезд возрастала в периоды их максимального обилия. Соотношение гнездовых потерь от хищников на стадии инкубации с сезонной динамикой откладки яиц у зарянки в Приладожье оказывается достаточно тесным (рис. 1).

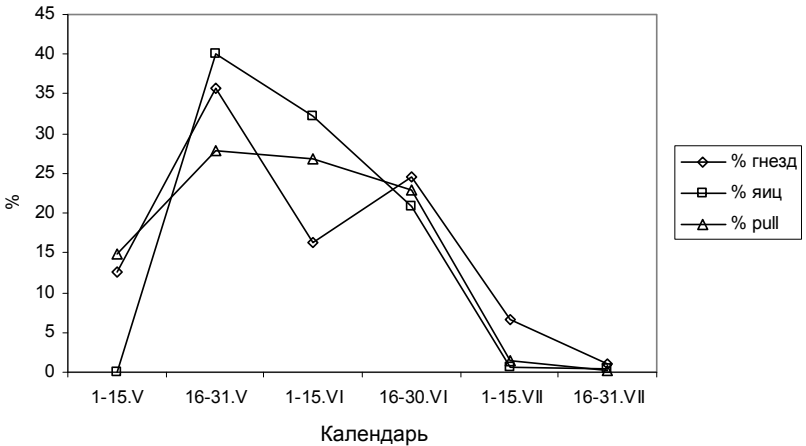


Рис. 1. Сезонная динамика разоряемости гнезд с яйцами и птенцами на фоне динамики откладки яиц (пояснения в тексте); $r_1 = 0,86 \pm 0,25$; $r_2 = 0,88 \pm 0,24$

Ходу откладки яиц почти полностью соответствует как число разоренных гнезд, кладки в которых начаты в данный период времени (r_1 на рис. 1), так и число pull, уничтоженных хищниками (r_2).

Более точно искомая связь проявляется, если вместо числа гнезд брать число pull, вылупившихся и погибших от разорения в каждый из выделенных периодов времени (рис. 2).

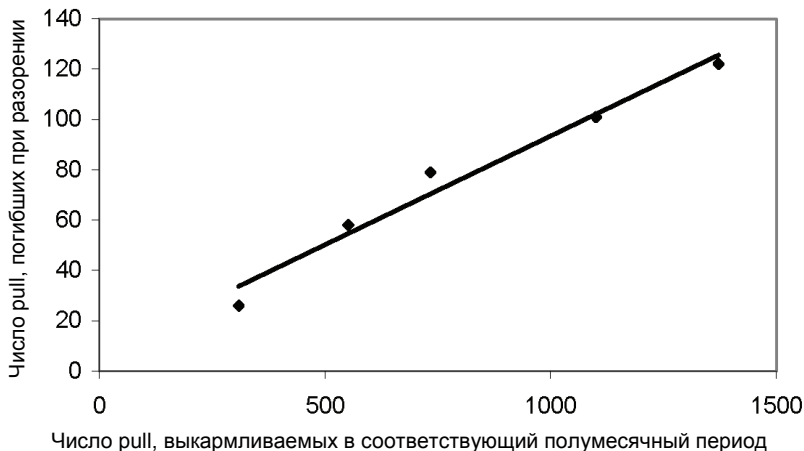


Рис. 2. Соотношение общего числа pull в полумесячный период и числа pull, погибших в результате разорения

Такое четкое соответствие свидетельствует в пользу известного правила, согласно которому хищник всегда легко переходит на наиболее массовый вид жертв.

Действительно, в первой половине мая, когда зарянки в Приладожье только начинают откладку яиц, практически нет потерь яиц от хищников. Но спустя две-три недели, в пик максимального обилия гнезд зарянок, эти же гнезда, уже с птенцами, часто подвергаются активному нападению различных разорителей гнезд, попутно уничтожающих и свежие кладки.

Брошенные гнезда. Самки зарянок очень чувствительны к фактору беспокойства на гнезде на начальных фазах гнездового цикла. Постройка гнезда прекращается при осыпании стенок или потолка ниш, при попадании кусочков грунта или древеси-

ны в лоток строящегося гнезда, при его осмотре наблюдателем или хищником в присутствии беспокоящейся самки. Нередко по этим же причинам остаются неоконченными кладки, а в отдельных случаях самки уходят и с гнезд с полной кладкой в начале инкубации.

Все попытки отлова самок на гнездах с яйцами всегда завершались потерей гнезд. Но после вылупления птенцов и осмотра гнезд, и работа с птенцами, и отлов взрослых особей непосредственно на гнезде ни разу за все годы не приводили к тому, что зарянки оставляли гнезда. Только в единственном случае, после отлова самца на 4-дневных птенцах, самка перестала их обогревать, и все они погибли. Не исключено, правда, что самка погибла. Гнездо размещалось на участке постоянной охоты самца ястреба-перепелятника, и как раз перед отловом зарянок его видели в районе этого гнезда. Этот самец, гнездо которого размещалось на пробной площади, всегда подлетал на тревожные крики мелких птиц.

В целом брошенных гнезд оказалось довольно много (1,7 % яиц от общего числа контролируемых).

Зарянка в приладожских лесах является одним из основных воспитателей птенцов обыкновенной кукушки. Обычно они спокойно относятся к появлению кукушачьих яиц в их кладках, но в двух случаях из 41 самки зарянки все же бросили кладки после появления в них яйца кукушки.

Случайные потери. Ряд потерь при насиживании кладки можно условно отнести к разряду случайных, хотя, конечно, и они в основном связаны с отклонениями в поведении насиживающих самок. Таково, очевидно, появление яиц с повреждениями скорлупы — трещинами и вмятинами, выпадение яиц из лотка, надвигание половинки скорлупы, оставшейся в гнезде после вылупления очередного птенца, на тупой конец другого яйца. Несколько иного плана единственный известный нам случай, когда яйцо провалилось в подстилку гнезда, которая была нарушена землеройками или полевками, пытавшимися проделать выход из норы, перекрытой гнездом зарянки.

В ряде случаев неудачи с гнездованием бывают связаны с неудачным размещением гнезда. В числе брошенных были гнезда, построенные в старых, разрушающихся корневых подошвах ветровала. Из-за осыпания грунта в засушливый период или, наоборот, при проливных дождях часть кладок оказалась частично или полностью засыпана землей, и они были брошены птицами. Иногда зарянки для постройки гнезд выбирают ниши в трухлявых пнях, готовых упасть в любую минуту. И хотя в нашей практике падения таких пней с гнездами зарянок не было, в принципе этот вид потерь вполне вероятен.

В Карелии много лесных дорог с глубокими колеями, углубления в стенках которых иногда становятся местами размещения гнезд зарянки. В двух случаях подобные гнезда (правда, уже с птенцами) были раздавлены машинами.

При гнездовании на склонах крыша ниш с гнездами нередко не дает надежной защиты, и спускающиеся по склону животные или люди могут легко продавить крышу земляной ниши (также два случая в нашей практике — с полной и частичной гибелью птенцов).

Уже упоминался известный нам случай непреднамеренного разорения гнезда зарянки бурым медведем, в поисках насекомых разломавшим пень с гнездом зарянки и даже не заметившим засыпанных обломками птенцов.

На пробной площади в «Маячино» по интенсивности разорения гнезд четко выделялись два участка, которые заселялись зарянками (разными особями) из года в год. Гнездование на одном из них в 80 % случаев оказывалось полностью неуспешным, а на другом птенцы погибали примерно в половине гнезд. Первый участок размещался в пойме лесного ручья около места впадения в него мелиоративной канавы, то есть на пересечении путей перемещения многих куньих, и в первую очередь американской норки (европейская норка в период наших работ была уже вытеснена интродуцентом), а также куторы. Приручейные ассоциации, кроме того, привлекательны и для врановых, в частности, для постоянно кормящихся здесь соек.

Таблица 10

Сезонная вариабельность успешности размножения зарянки («инк» — успешность инкубации яиц; «вык» — успешность выкармливания птенцов; «общ» — общая успешность гнездования)

Год	Число % яиц (птенцов) в гнездах с началом кладки в указанные периоды сезона										Всего							
	V ₁			V ₂			VI ₁			VI ₂				VII				
	инк	вык	общ	инк	вык	общ	инк	вык	общ	инк	вык	общ	инк	вык	общ	инк	вык	общ
1979				98			83			92			82			93		
					78			100			86			44			80	
						77			83			79			36			74
1980				76			96			85			83			86		
					83			88			100			10			93	
						63			85			85			83			81
1981				96			68			77			80			82		
					93			92			98			100			96	
						89			63			75			80			79
1982	100			81			92			83			90			85		
		40			71			100			85			100			71	
			40			58			92			70			90			60
1983	95			63			80			94			67			78		
		53			100			75			59			86			74	
			50			63			60			56			57			58
1984				96						92			93			94		
					94						98			100			93	
						90						90			93			87,5
1985				96			100			93						88		
					87			100			98						96	
						84			100			91						85
1986	87			79			98			93						89		
		83			84			81			77						81	
			72			66			80			72						72
1987				93			85			95						93		
					97			100			97,5						97	
						90			85			93						90
1988				93,5			42			90			100			88		
					88			100			92			100			91	
						82			42			83			100			80
1989	97			100			95			100						97		
		93			68			90			74						88	
			90			68			86			74						85
1990	100			79			61			77			64			78		
		97			81			48			91,5			55,5			82	
			97			65			29			70			36			64

Окончание табл. 10

1991		94 97 93	70 91 63	96 97 93	92 91 83	90 87 78
1992	86 80 77	81 71 57	96 88 85	99 58 57	71 94 67	90 74 67
1993	88 95 83		92 70 64	81 75 61		88 81 72
1994		76 77 58	96 89 70	90 89 89		81 77 62
1995		85 94 80	79 100 79	67 76 67		86 88 76
1996		100 95 95		58 100 58	95 89 85	82 93 76
1997		86 78 67	100 41 41	87,5 86 75	90 60,5 54	89 67 60
1998		93 88 81	76 68 52	77 84 65		84 84 71
2000		98 86 84	95 100 95	100 96 96	100 100 100	91 95 86
2001	98 43 99	78 96 75	85,5 91 78	100 19 19		91 63 58
2002	74 35 26	87 87 76	96 100 96	98 72 71	100 96 96	91 81 74
2003		99 94 93		84 73 61		90 76 68
Итого абс.	618 566 430	1624 1420 1197	865 760 626	1282 1122 943	367 314 269	4756 4182 3465
%	92 76 70	87 84 74	88 82 72	87,5 84 73,5	85,5 86 73	88 83 73

Второй участок располагался в елово-березовых молодняках, около места складирования леса, своевременно не вывезенного еще в послевоенные годы, в кучах которого постоянно обитали гадюки.

Таким образом, по частоте заселяемости оба участка должны быть отнесены к высококачественным для зарянок на нашем стационаре, а по успешности размножения — к самым неудачным. Отсюда следует, что при выборе гнездовых местообитаний зарядки в первую очередь ориентируются по внешним особенностям территории, не принимая во внимание уровень численности хищников, тем более что на начальных этапах размножения хищники, как это было показано выше, не реагируют на гнезда зарядок как на объект нападения. С этим же, видимо, можно связать и регулярное гнездование зарядок в непосредственной близости от гнезд ястребов-перепелятников. Кстати, в подобных ситуациях размножение зарядок (по крайней мере, до вылета птенцов из гнезд) проходило вполне успешно.

Оценка общих параметров успешности размножения

Все данные за 1979—2003 гг. по успешности инкубации, выкармливания птенцов и общей успешности размножения местных зарядок сведены в табл. 10. Для удобства выполнения сравнения все показатели разнесены не только по вертикальным, но и по горизонтальным графам таблицы.

Успешность инкубации. Из приведенных данных следует, что процесс насиживания кладок в целом проходит у наших зарядок несколько успешнее, чем выкармливание птенцов. При вариабельности по отдельным периодам от 63 (16—31 V 1983 г.) до 100 % в среднем успешно завершается инкубация 88 % яиц. Пики наиболее успешного насиживания в разные годы приходились на совершенно разные отрезки репродуктивного периода. Также распределялись и периоды высокой разоряемости гнезд с яйцами. А по общей суммарной оценке никаких четких тенденций не выявляется.

Успешность выкармливания гнездовых птенцов. В целом также достаточно высока. Среднегодовые показатели изменялись от 63 (2001) до 97 % (1987), а средний многолетний составил 83 %. В отдельные периоды некоторых сезонов успешность выкармливания падала до 35—40 % (1—15 мая 2002 г. и 1982 г.) и даже до 19 % (средняя недостоверна $< 2 m$), но нередко достигала и 100 %. По суммарным данным за все годы (при амплитуде 10 %) можно усмотреть тенденцию к более успешному выкармливанию птенцов в конце репродуктивного периода. Но в отдельные годы характер сезонной изменчивости показателя может быть очень разным, а резкие снижения или подъемы могут происходить в смежные периоды одного сезона.

Общая успешность гнездования. При среднем многолетнем показателе, определенном как 73 %, его годовые значения варьировались от 58 (2001) до 90 % (1987). По отдельным периодам разница еще больше — от 26 (1—15 V 2002 г.) до 100 % (июль 1988 г. и 2000 г.). Для 16—30 VI 2001 г. общая успешность размножения составила лишь $19 \pm 9,7\%$ (!), но сам по себе показатель статистически недостоверен ($2 m > M$).

По суммарным данным за 1979—2003 гг., в течение репродуктивного периода общая успешность размножения практически сохранялась на одном уровне (70—74 %), а в конкретные сезоны динамика изменчивости была очень разной (табл. 10).

Определенные различия в динамике сезонной вариабельности общей успешности размножения прослеживаются при сравнении данных за годы с ранним (до 15 мая) началом откладки яиц и всеми прочими, когда начало гнездования приходилось на 16 мая и позднее (рис. 3).

Здесь обращает внимание очень низкая успешность гнездования в течение первого полумесячного периода в годы с ранним началом гнездования.

Прежде чем обсуждать последствия раннего размножения для птиц, обитающих на территории таежного северо-запада России, приведем данные, характеризующие неустойчивость весенней погоды в районе наших исследований.

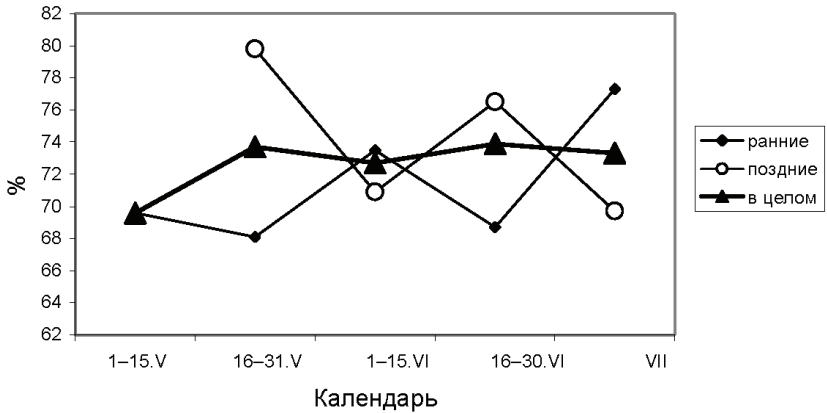


Рис. 3. Сезонная вариабельность успешности размножения в годы с ранним и поздним началом откладки яиц. «Маячино», 1979—2003 гг.

Похолодания, сопровождавшиеся выпадением снега и образованием временного снежного покрова, за годы наших наблюдений отмечались в Приладожье в любую декаду мая и вплоть до 8-9 июня. Холодная погода с утренними температурами около 5°C и дневными около 10°C иногда сохранялась в течение большей части июня (2003 г.). Практически каждое весеннее похолодание сопровождалось усилением ветра, что усугубляло негативное влияние на птиц. Как правило, наступлению холодов предшествует более или менее длительный период теплой погоды, провоцирующий начало необычно раннего размножения птиц, последствия которого крайне редко бывают позитивными.

В общем стремление птиц к началу размножения в ранние сроки понятно, особенно для северных широт, где птицы резко ощущают дефицит времени, необходимого для завершения гнездования, линьки и миграций до наступления неблагоприятных условий.

Ранние сроки размножения обеспечиваются потенциальной готовностью птиц к началу размножения практически сразу после возвращения с зимовок. Самцы зарянок уже в первые дни после прилета имеют гонады, размеры которых близки к максимальным. Скорее всего, в них уже идет активный сперматогенез.

Самки прилетают, имея слабо увеличенные яичники. Но темпы их формирования, судя по всему, могут быть очень высокими. После формирования пары самки зарянок способны отложить первое яйцо уже через 6-7 дней. При повторном размножении это осуществляется еще быстрее. В известном нам случае разоренное гнездо зарянки было удалено из искусственной ниши, а на 4-й день после этого в той же нише было обнаружено новое гнездо зарянки с одним яйцом. Первая самка не была помечена, но абсолютное большинство самок после разорения гнезда покидает территорию самца, который повторно гнездится уже с новой партнершей. Наиболее вероятно, что и в данном случае самец быстро нашел новую самку, также, возможно, где-то потерпевшую неудачу. Очень сомнительно, чтобы первая самка (оставшись на участке самца) построила гнездо в той же нише, где была разорена ее кладка.

Быстрые темпы формирования половых продуктов, выводящих путей и наседного пятна обеспечиваются у самок резко возрастающей продукцией пролактина (Добринский, 1959). Как показал Л. Н. Добринский, содержание пролактина в крови самок возрастает только на период откладки яиц. У самцов уровень пролактина остается стабильным, а у самок стабилизируется на обычном уровне после окончания кладки. Ясно также, что в период формирования яиц и до завершения кладки самки, масса которых возрастает на 30—40 %, нуждаются в обильном питании, что возможно только при благоприятных внешних условиях. Здесь уместно напомнить, что на севере размножение птиц начинается на более ранних фенологических фазах весны, чем в средних и южных широтах. Зарянки начинают гнездиться у нас еще до раскрытия почек на большинстве деревьев и кустарников, при ограниченном наборе цветущих растений, когда разнообразие и численность беспозвоночных животных еще на очень низком уровне. Поэтому любые отклонения от позитивного роста температур часто препятствуют началу кладки потенциально готовых к этому птиц. В итоге при готовности начать размножение уже в конце апреля в годы с холодной весенней погодой оно задерживается вплоть до последней пятнадцатки мая.

Отметим, что естественный отбор должен был благоприятствовать быстрым темпам развития яичников и их сокращения у самок. При возрастании весовых нагрузок на крыло подвижность самок в период откладки яиц ограничена, и они становятся особо уязвимы для хищников. В «Маячино» пробная площадь «вытаптывалась» нами очень тщательно. Случаи удачных охот хищников всегда регистрировались и наносились на схему участка. В результате описано 43 случая гибели взрослых самок зарянки в репродуктивный период. В 41 случае нападению хищников (чаще всего ястребов-перепелятников) подвергались самки, откладывающие яйца в первые или вторые гнезда, которые были или известны, или найдены после гибели птиц.

Раннее начало размножения редко обходится у нас без более или менее тяжелых гнездовых потерь. Уже приводился пример, когда весной 2001 г. была отмечена не только стопроцентная смертность птенцов, но и гибель отдельных самок. За годы исследований, кроме 2001 г., большие гнездовые потери из-за непогоды отмечались также при похолодании со снегопадом в первой декаде июня 1982 г. В 1999 г., после необычно теплого апреля, спровоцировавшего раннее начало размножения некоторых птиц, наступило резкое похолодание, продолжавшееся с 1 до 19 мая. Практически ежегодно более или менее продолжительные возвраты холодов наблюдаются в южной Карелии в последней декаде мая — начале июня. Как правило, они настолько точно совпадают по времени с началом цветения черемухи (*Padus racemosa*), что местное население возвело это в ранг безотказно действующей приметы.

Конечно, зарянка достаточно хорошо адаптирована к жизни в относительно неблагоприятных условиях. На местах зимовки она часто попадает в критические погодные условия. Но зимой вся энергетика птиц направлена только на самообеспечение, а весной значительная часть энергетических резервов расходуется на размножение и все связанные с этим формы поведения. При похолоданиях, однако, лишние затраты ограничиваются. Например, полностью прекращается выяснение территориальных взаимоотношений. В холодную погоду всегда отмечается концентрация птиц около открытой незамерзшей воды.

При этом на пойменных приручьевых участках их хозяева совершенно спокойно относятся к появлению новых птиц, охотящихся на водных беспозвоночных.

Кратковременные возвраты холодов, продолжительностью 1—3 суток, в мае — первой половине июня отмечаются у нас, во-первых, ежегодно, а во-вторых, в самое разное время. Такие похолодания птицы переносят безболезненно. Даже формирование сплошного снежного покрова на 0,5—1 сутки не приводит к серьезным негативным последствиям.

Успешность размножения птиц разного возраста. Данные по успешности гнездования самцов и самок ad_1 и ad_2 сведены в табл. 11. Выявленные различия очень незначительны, хотя и достоверны ($p > 0,95$). Вместе с тем они противоречивы. Так, среди самцов успешность насиживания первогодков выше, чем у старых птиц, а выкармливают птенцов успешнее самцы ad_2 . Самки-первогодки успешнее старых птиц насиживают кладку. По общей успешности гнездования ad_2 и ad_1 не различаются.

Таблица 11

Успешность гнездования зарянок разного возраста («Маячино», 1979—2003 гг.)

Пол и возраст	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело из гнезд	Успешность, %		
				инкубации	выкармливания	общая
Самец ad_2	1001	924	872	$92,3 \pm 0,8$	$94,3 \pm 0,8$	$87,1 \pm 1$
Самка ad_2	883	801	725	$90,7 \pm 1$	$92,6 \pm 0,6$	$82,1 \pm 1,3$
Всего ad_2	1884	1725	1597	$91,6 \pm 0,4$	$89,3 \pm 0,7$	$84,8 \pm 0,8$
Самец ad_1	2300	2138	1910	$93 \pm 0,5$	$89,3 \pm 0,7$	$83 \pm 0,8$
Самка ad_1	2297	2149	1972	$94,1 \pm 0,5$	$91,8 \pm 0,6$	$85,8 \pm 0,7$
Всего ad_1	4597	4287	3882	$93,2 \pm 0,4$	$90,5 \pm 0,4$	$84,4 \pm 0,5$

В целом ощутимого влияния возраста зарянок на успешность размножения нашими данными не выявляется. Здесь подтверждается высказывавшаяся мысль о том, что у птиц с коротким жизненным циклом, таких, как зарянка, возрастные различия вряд ли могут играть сколько-нибудь существенную роль. Основную группу птиц старшей возрастной группы составляют у нас двухлетние особи, весь предыдущий опыт размножения которых исчерпывается лишь одним годом. При этом их опыт не всегда бывает позитивным.

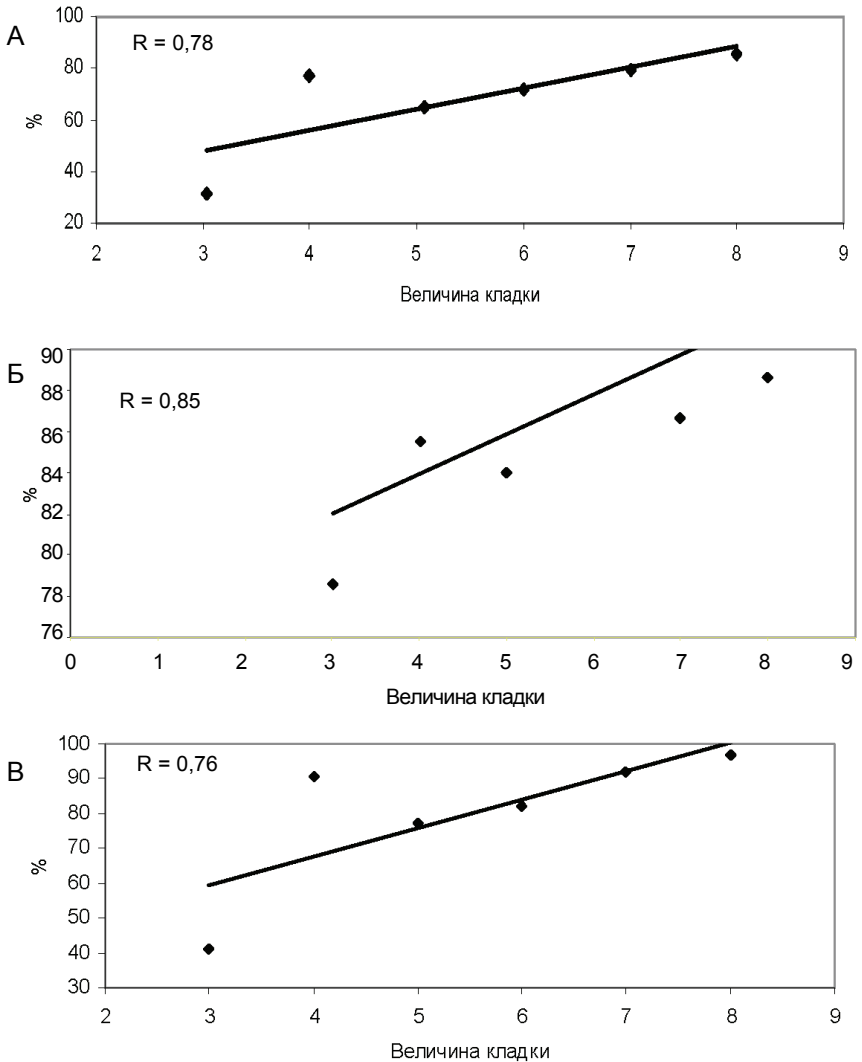


Рис. 4. Связь величины кладки:

А — с общей успешностью размножения; Б — с успешностью выкармливания птенцов; В — с успешностью инкубации

Успешность размножения в гнездах с разной величиной кладки показана на рис. 4. Положительная корреляция однозначно проявляется на всех трех показателях успешности размножения. Более крупные кладки, очевидно, свойственны птицам с высоким репродуктивным потенциалом и высокой репродуктивной активностью. Поэтому неудивительно, что и размножение у них осуществляется более успешно.

Напомним, что для более крупных кладок уже были отмечены меньшая смертность гнездовых птенцов и более редкая встречаемость «болтунов» и «задохликов» (табл. 8).

Таким образом, все указывает на то, что зарянки, откладывающие больше яиц, лучше справляются с родительскими обязанностями, что опровергает распространенное альтернативное мнение, чисто логически кажущееся более правильным: в больших выводках сложнее выкормить всех птенцов, чем в маленьких. Важно, по видимому, здесь то, что большие выводки имеют птицы, потенциально более готовые к повышенным репродуктивным усилиям.

О точности определения параметров успешности размножения

На примере зарянки будет показано, что полнота контроля гнезд, размещающихся в естественных укрытиях, явно недостаточна для характеристики успешности размножения вида. Это выяснилось при сравнении результативности размножения зарянки в естественных и искусственных укрытиях. При работе с гнездами в естественных укрытиях мы контролируем судьбу гнезда только с момента его обнаружения, тогда как история гнезд в искусственных укрытиях может прослеживаться нами с самого начала их постройки.

В табл. 12 показана разница в качестве исходных данных, получаемых при работе с гнездами в естественных и искусственных укрытиях.

Из приведенных данных становится ясно, что в тех случаях, когда не используются ИГУ, существенно недоучитываются гнездовые потери на стадиях:

- постройки гнезда;
- откладки яиц;
- насиживания кладки;
- выкармливания птенцов в возрасте 0—6 суток.

Таблица 12

Различия в качестве исходных данных при работе с ИГУ и гнездами в естественных укрытиях

Гнездо контролировалось:	Число гнезд в различных типах укрытий				В целом	
	Искусственные		Естественные		Абс	%
	Абс.	%	Абс.	%		
с момента постройки	84	19,0 ± 1,9	12	3,8 ± 1,2	96	12,7
в процессе откладки яиц	93	21,1 ± 1,9	9	2,9 ± 0,9	102	13,5
во время инкубации	176	39,9 ± 2,3	59	18,8 ± 2,2	235	31,3
при гнездовых птенцах	53	12,0 ± 1,5	216	69,0 ± 2,6	269	35,7
найдено после вылета птенцов	35	8,0 ± 1,3	17	5,4 ± 1,3	52	6,8
Всего	441	100	313	100	754	100

То есть не полностью учитываются гнездовые потери на протяжении примерно 4/5 гнездового цикла. Активно тревожиться у гнезд зарядки начинают лишь при птенцах, достигающих шестидневного возраста. До этого на всех перечисленных выше стадиях гнездового цикла гнезда обнаруживаются в значительной мере случайно и преимущественно при их надземном размещении в полудуплах, в нишах корневых подошв ветровала, в стенках высоких кочек. Судьба же абсолютного большинства наземных гнезд остается неизвестной исследователям. В лучшем случае их находят уже с большими птенцами, а это существенно отражается на качестве исходных данных (табл. 13).

Таблица 13

Возраст птенцов в день обнаружения гнезд, размещавшихся в естественных и искусственных гнездовых укрытиях

Возраст птенцов (суток)	Число гнезд			
	в естественных укрытиях		в ИГУ	
Абс.	%	Абс.	%	
0—2	39	10,3	16	30,2
3—5	68	18,0	17	32,1
6—8	101	26,8	11	20,7
9—11	86	22,8	7	13,2
12—14	83	22,0	2	3,8
Всего	377		53	
$M \pm m$		77,3 ± 0,19		4,89 ± 0,5
0—6	136	36,1	38	71,7
7—14	241	63,9	15	28,3

Нежизнеспособные птенцы зарянки погибают, как правило, уже в первые 5-6 дней после вылупления. Случаи гибели птенцов (разорение не учитывается) старшего возраста исключительно редки. Поэтому показатели птенцовой смертности зарянки полностью учитываются только в гнездах, размещающихся в ИГУ. В гнездах, размещающихся в естественных нишах, этот показатель оценивается лишь частично и далек от реального.

В целом показатели успешности размножения зарянок, гнездившихся в естественных укрытиях и ИГУ, существенно различаются, хотя материал собирался на одной территории и в одно и то же время. Особенно велики различия в успешности инкубации, поскольку случаи гнездовых потерь на ранних стадиях в естественных гнездах учитываются явно не полностью. Менее существенны расхождения в оценке успешности выкармливания птенцов. В данном случае в гнездах из естественных укрытий в основном недоучитываются случаи гибели нежизнеспособных птенцов в первые дни после вылупления. Из-за того, что гнезда в естественных нишах обнаруживаются чаще на последних фазах гнездового цикла, более или менее существенно различаются и показатели общей успешности размножения (табл. 14).

Таблица 14

Сравнение успешности гнездования зарянки в естественных и искусственных гнездовых укрытиях («Маячино», 1991—2003 гг.)

	Гнездовые укрытия				ρ
	Искусственные		Естественные		
	абс.	(N гнезд)	абс.	%	
Яиц под контролем	1973		955		n.st
Из них:					
«болтунов»/«задохликов»	67		39	4,1 ± 0,6	
яиц с поврежденной скорлупой	4				
яиц, провалившихся в подстилку	1				
утерянных в процессе насиживания	2				
выкатившихся из гнезда и ниши	1				
Разорено	186		23	2,6 ± 0,5	<0,01

Окончание табл. 14

В том числе:					
с неоконченной кладкой	33				
с полной кладкой	153		23		
Гибель самки:					
в период инкубации	39				
в период постройки гнезда (N гнезд)	1				
Брошено:	49	2,5 ± 0,3	4	0,4 ± 0,2	<0,01
в период постройки гнезда (N гнезд)	6				
после разрушения стенок и крыши ниши	10				
после разрушения дна гнезда <i>Sorex sp.</i>	1				
в начале откладки яиц	7				
с полной кладкой	19				
после появления яйца кукушки	2				
при затяжном похолодании	8				
выброшено самкой кукушки	3		3		
Общие потери на стадии инкубации	349	17,7 ± 0,9	69	7,2 ± 0,8	<0,01
Вылупилось птенцов	1624		886		
Из них:					
погибло из-за разорения гнезда	171	10,5 ± 0,8	96	11,1 ± 1,0	n.st
погибло в процессе развития	71	4,4 ± 0,5	32	3,6 ± 0,6	n.st
погибло в период затяжного похолодания	39				
из-за гибели самки (с птенцами 1—6 дней)	14	0,9 ± 0,2	5	0,6 ± 0,2	n.st
выброшены кукушонком	11	0,7 ± 0,2	11	1,2 ± 0,4	n.st
не смогли вылететь из дупла	2				
выброшены самкой кукушки	6				
Всего погибло	314	19,3 ± 1,0	144	16,2 ± 1,2	n.st
Вылетело из гнезд	1310		742		
Успешность инкубации		82,3 ± 0,9		92,8 ± 0,8	<0,01
Успешность выкармливания		80,7 ± 1,0		83,7 ± 1,2	n.st
Общая успешность		66,4 ± 1,1		77,7 ± 1,3	<0,01

Можно, конечно, отнести полученные различия и на счет определенной избирательности, которую проявляют хищники. Но если бы это было действительно так, то разоряемость гнезд с 7—14-дневными птенцами должна была быть в ИГУ значительно больше. А на самом деле этого не происходит. Напротив, разоряются с большими птенцами чаще гнезда в естественных укрытиях — $5,5 \pm 1,4$ % против $1,6 \pm 0,7$ % для ИГУ (различия достоверны

при $p > 0,95$), а успешность выкармливания птенцов в ИГУ и естественных укрытиях примерно одинакова — 84,1 и 87,4 %, соответственно.

В табл. 14 гнездовые потери учтены только с момента начала кладки. Выше мы указывали на особую чувствительность зарянок к фактору беспокойства на стадии постройки гнезд и при формировании кладки. Это выясняется главным образом при работе с ИГУ, в которых мы часто находили недостроенные или брошенные, полностью готовые гнезда зарянок. В последнем случае вполне вероятно разорение гнезд с неоконченными кладками, то есть реальная успешность инкубации и общая успешность размножения могут на самом деле быть еще ниже табличных.

Различия в основных показателях успешности размножения зарянок в разных типах укрытий можно дополнительно проиллюстрировать на примере 2001 г., когда в период похолодания была отмечена стопроцентная гибель птенцов. Она была установлена в 9 гнездах, размещавшихся в ИГУ, и в 1 гнезде в естественном укрытии. Кроме того, оказались брошенными 4 гнезда с неоконченными кладками, начатыми непосредственно перед возвратом холодов. Все они также размещались в ИГУ, без которых тяжелые последствия возврата холодов могли остаться невыявленными.

С отдельными вариантами ИГУ мы начали экспериментировать в 1980 г. Постепенно разнообразили типы ИГУ и увеличивали их число на пробной площади. Первоначально сразу после обнаружения первых гнезд вокруг них сообразно ситуации делали несколько разнотипных искусственных ниш или полудупел. Это помогало существенно снизить потери времени на поиски вторых гнезд. Одновременно делали ИГУ на разных участках пробной площади.

В настоящее время до 90—95 % зарянок, гнездящихся на пробной площади, выводят птенцов в ИГУ. Их изготовление не требует никаких особых инструментов или искусственных материалов. Делаются они непосредственно в лесу и очень быстро. В зависимости от типа ИГУ их можно изготовить за 20 сек. — 3 минуты (Зимин, 1988, 1990).

Кроме существенной экономии времени на поиски гнезд зарянки, использование ИГУ позволяет получить необходимое количество высококачественных точных данных. Они гораздо более информативны. При работе с гнездами в естественных укрытиях далеко не всегда удается точно определить такие параметры, как дата начала и окончания постройки гнезда, точная дата начала кладки, величина полной кладки, продолжительность инкубации, исходная величина выводка, смертность птенцов разного возраста и т. д. Даже в «Маячино», где работа вынужденно велась с более или менее длительными перерывами (работа по плановым и договорным темам вне стационара), нам удалось получить достаточное количество точных сведений по каждому из параметров размножения. Поэтому настоятельно рекомендуем разработанные нами методы привлечения зарянки для использования в практике полевых орнитологических станций.

Вклад в воспроизводство популяции

Результативность размножения в конечном итоге является одним из ведущих параметров годового цикла, имеющим решающее значение для поддержания стабильной численности вида на контролируемой территории. Поэтому важна и его оценка, которая может быть выполнена несколькими способами.

Способы расчета уровня воспроизводства

Среднее число слетков на гнездо за репродуктивный сезон.

Самым элементарным показателем итогов репродуктивного периода является среднее число слетков, успешно выкормленных на 1 гнездо. Этот показатель применим в тех случаях, когда не определены ни плотность гнездового населения, ни соотношение первых и вторых кладок. Общую результативность размножения этот показатель отражает в самом общем виде и весьма неточно. В 1986—2003 гг. он варьировал от 3,8 до 5,9 птенца/гнездо. С другим показателем — числом птенцов, воспитанных за сезон 1 парой зарянок, он связан крайне слабо и статистически недостоверно ($r = 0,17$).

При наличии исходных данных по плотности гнездового населения и достаточно эффективном контроле первого и второго гнездования каждой пары целесообразнее использовать один из трех способов расчета.

Способ А.

Надежный показатель, характеризующий вклад в воспроизводство одной пары зарянок, — это среднее суммарное число слетков на 1 пару за сезон размножения. Здесь особенно важно определить не только число слетков в каждом гнезде, но и число выводков, воспитанных каждой контролируемой парой. Иногда последним требованием можно пренебречь, но при достаточной уверенности, что найдены все или практически все гнезда на четко ограниченной пробной площади известных размеров. Для составления табл. 16 использованы данные для пробной площади «Маячино», имевшей размеры 1 км x 250 м (25 га). Общий вклад в воспроизводство, рассчитанный на 1 км², получали простым перемножением общего числа слетков, воспитанных на пробе за сезон, на 4 (если на 25 га выведено 100 птенцов, то на 1 км² (100 га), соответственно, $100 \times 4 = 400$ птенцов/км²).

Способ В.

Если определяется средняя величина суммарного выводка гнездовой пары, то общий вклад в воспроизводство определяется перемножением этого показателя на величину плотности гнездового населения. Полученные значения при обоих способах расчета или одинаковы, или различаются незначительно, а потому оба способа взаимозаменяемы.

Способ С.

В орнитологических центрах при более или менее интенсивной работе с гнездами из-за возрастающего фактора беспокойства (со стороны наблюдателей) успешность размножения практически всегда бывает пониженной.

Мы уже писали о том, что некоторые врановые быстро обучаются отыскивать птичьи гнезда, осматриваемые орнитологами, следуют за ними по пятам и четко засекают места размещения гнезд, предварительно осмотренных людьми.

Как бы аккуратно мы ни работали, перед гнездом всегда остаются признаки нарушенной обстановки, которые сигнализируют разорителям гнезд о местах их размещения. Тропы, проложенные людьми через густую растительность или по отдельным маршрутам, становятся привлекательными для перемещающихся млекопитающих и змей. Постоянное присутствие людей в угодьях в пору размножения так или иначе сопровождается учащением случаев разорения гнезд.

Кроме того, всегда гнезда изучаемых видов мы старались находить и в окрестностях стационара. Чтобы материал, иногда достаточно обильный, не пропадал, его необходимо также учесть при определении отдельных параметров. Не бесполезен он и для расчета общего вклада в воспроизводство. Поскольку размер площади, на которой найдены гнезда вне пробы, обычно остается неизвестен, мы можем воспользоваться расчетом средней величины выводка, — однако это можно сделать лишь в тех случаях, когда у гнездовых пар определено число кладок за сезон и прослежена их история. Способ расчета здесь такой же, как в предыдущем случае.

Всегда, однако, помимо данных, полученных внутри пробных площадей, накапливаются дополнительные сведения по результативности размножения в окрестных местообитаниях. Их тоже можно использовать. В качестве примера возьмем сезон 2002 г. При первом гнездовании плотность гнездового населения составляла 84 пары/км². При этом под контролем находилось 20 пар. В сумме они воспитали 79 птенцов, или по 3,95 птенца на пару. Вклад первого размножения в воспроизводство составит:

$$3,95 \text{ пт./пара} \times 84 \text{ пары/км}^2 = 333 \text{ птенца/1 км}^2.$$

Во втором цикле гнездования в 2002 г. участвовало около 67 % пар, или 56 пар/км². 19 пар зарянок, контролируемых при втором цикле, выкормили 83 слетка. У каждой пары в среднем вылетело по 4,37 слетка, тогда на 1 км² их будет 4,37 слетка \times 56 пар/км² = 245 слетков/км². За сезон, таким образом, общий вклад в воспроизводство в 2002 г. составил 333 + 245 = 578 слетков/км², что лишь ненамного превышает аналогичный показатель, рассчитанный по способу А или В (572 слетка/км²).

В крайней правой колонке табл. 15 приведены значения вклада в воспроизводство, рассчитанные последним способом. В отдельные годы они выше двух первых, в другие — слегка ниже, а в среднем — незначительно превышают их.

Расчетные и исходные данные по общему вкладу в воспроизводство для зарянок, гнездившихся на пробной площади, сведены в табл. 15.

Таблица 15

Вклад в воспроизводство популяции, оцененный разными способами

Год	D пар/км ²	N пар на пробе	N слетков на пробе	N слетков на 1 км ²	N слетков на пару за сезон	N слет./ км ² /сезон на пробе	N слет./ км ² /сез. в районе
Способ А						Способ В	Способ С
1986*	92	23	156	624	6,78	624	648
1987	88	22	159	636	7,23	636	679
1988	52	13	106	424	8,15	424	427
1989*	63	16	159	636	9,94	626	591
1990*	84	20	118	472	5,9	472	496,5
1991*	68	17	166	664	9,76	664	667
1992*	68	17	134	536	7,88	536	553
1993*	124	31	241	964	7,77	963	1007
1994	60	15	99	396	6,66	396	445
1995*	116	29	199	796	6,86	796	898
1996	64	16	131	524	8,2	525	555
1997*	70	18	113	452	6,2	446	464
1998*	56	14	112	448	7,5	420	454
2000*	60	15	128	512	8,5	510	443
2001	64	16	119	476	7,44	476	481,5
2002*	84	21	143	572	6,81	572	578
2003*	60	15,5	98	392	6,32	392	435
Lim	52—124	13—31	98—241	392—964	5,9—9,76	392—963	427—1007

* Годы непрерывного контроля гнезд в V—VIII.

В крайнем правом ряду таблицы приведен показатель продуктивности размножения для всего района исследований, то есть с учетом судьбы гнезд, размещавшихся на пробе и в ее окрестно-

стях. Сразу же отметим, что между показателями, рассчитанными для пробной площади и для всего района, заметна определенная разница. Показатели продуктивности гнездования на пробной площади в целом несколько ниже более общих. Здесь явно проявляется влияние усиления фактора беспокойства из-за постоянного присутствия людей «на пробе».

Для выяснения факторов, влияющих на продуктивность размножения, мы использовали как показатели, полученные на пробной площади, так и более общие, причем последним отдавали предпочтение как более точно отражающим результативность размножения, искусственно снижаемую на пробной площади самими же орнитологами.

Наиболее интегрированным показателем результативности размножения могло бы служить соотнесенное с площадью общее число молодых особей, воспитанных до приобретения самостоятельности. Однако современные методы контроля за судьбой птиц после вылета из гнезд пока не позволяют определить этот показатель даже приблизительно. Единственным доступным и более или менее объективным показателем может быть только число слетков, вылетевших из гнезд на известной площади и пересчитанное затем, к примеру, на 1 км^2 . По числу слетков и выполнены все наши расчеты.

Какие факторы могут влиять на величину общего вклада в воспроизводство? Прежде всего, надо полагать, это плотность гнездового населения (рис. 5).

Д в 1986—2003 гг. варьировала от 52 до 124 пар/ км^2 , а продуктивность размножения — от 396 до 948 слетков/ км^2 на пробной площади и от 435 до 1007 — в целом по району работ. Связь между D и показателями продуктивности оказалась тесной и выражалась $r = 0,86 \pm 0,13$ (для пробы) и $0,91 \pm 0,11$ (для всей территории в целом).

Вполне естественным было допустить, что на общий вклад в воспроизводство влияет успешность гнездования, изменявшаяся в анализируемые годы от 57,6 до 90,1 %. Однако связь между этими показателями оказалась слабой: $-r = 0,46 \pm 0,23$ на пробной площади и $0,37 \pm 0,24$ (коэффициент r — n.st.) — в целом по району.

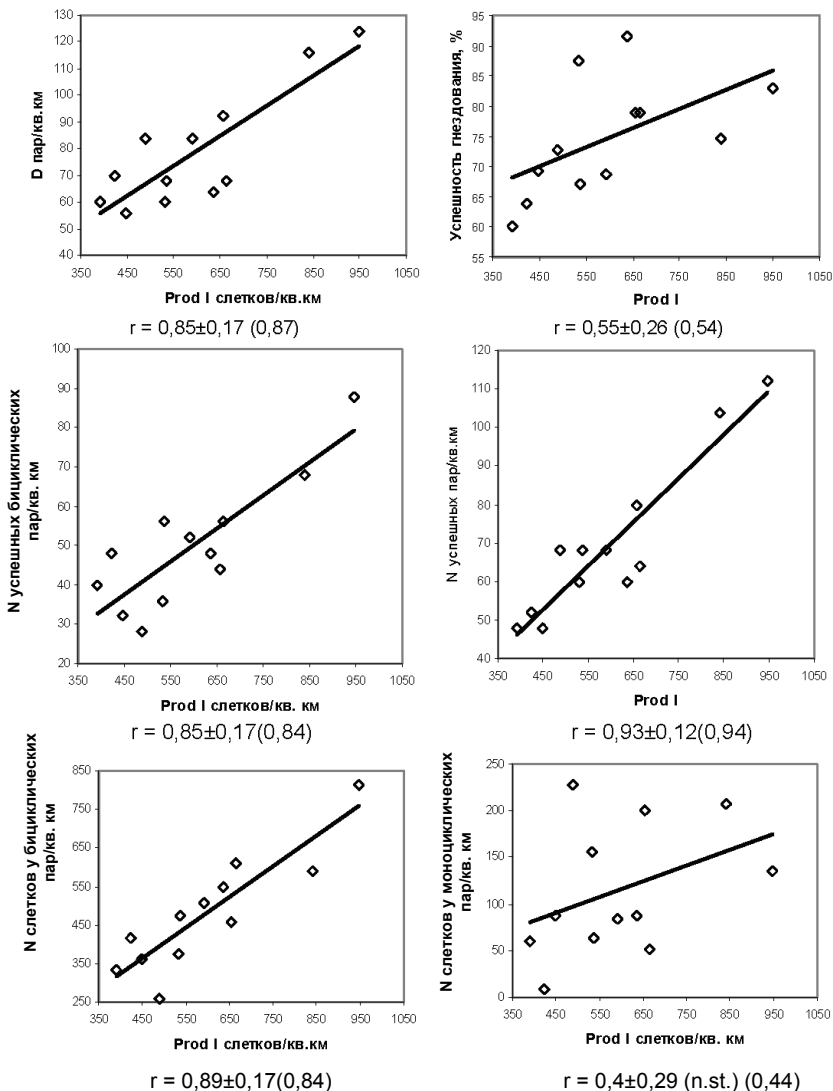


Рис. 5. Связь продуктивности размножения с различными репродуктивными показателями

Понятно, что данный показатель включает в себя не только потери всего выводка или кладки и по этой причине не вполне приемлем для данного анализа. Было рассчитано поэтому число гнездовых пар на 1 км^2 , успешно воспитавших хотя бы одного птенца за сезон (выкормленных птенцов кукушки, разумеется, не учитывали).

И этот показатель оказался существенно влияющим на уровень воспроизводства — $r = 0,92$ для пробной площади и $r = 0,95$ в целом.

Еще более точно отражающим вклад в воспроизводство нам казалось число бициклических пар/ км^2 . Но рассчитанные значения $r = 0,87$ для пробной площади и $0,84$ для всей территории оказались ниже, чем предыдущие коэффициенты. Это связано с тем, что не все вторые выводки у бициклических пар были успешными, а суммарная величина двух успешных выводков нередко была ниже 5-6 слетков (см. выше). Примерно такого же уровня оказалась связь общего числа слетков (на 1 км^2), воспитанных бициклическими парами, — $r = 0,87$ (для пробы) и $0,81$ (в целом). Потомство, воспитанное моноциклическими парами, влияло на общий вклад в воспроизводство почти вдвое слабее ($r = 0,39$ на пробе и $0,43$ — в целом. К тому же оба коэффициента r n.st.).

Изложенные данные иллюстрируются рис. 5.

Для выявления факторов, влияющих на величину вклада в воспроизводство, была предпринята также попытка использовать абсолютные значения некоторых параметров размножения, полученные для пробной площади (табл. 16). Все отмеченные выше закономерности в целом подтвердились. Вновь наиболее сильная связь проявилась между D и суммарным числом слетков, воспитанных на пробной площади ($r = 0,85 \pm 0,14$). Число пар, успешно завершивших размножение, число бициклических пар, число слетков, воспитанных бициклическими парами, прямопропорционально влияло на величину общего вклада в воспроизводство (число слетков на пробной площади за сезон). Все значения r были достоверными и превышали $0,85$ — $0,91$. Только число слетков, выращенных моноциклическими парами, слабо влияло на общий вклад в воспроизводство ($r = 0,36$, n.st.).

Данные табл. 16 позволяют также оценить различия во вкладах в воспроизводство при бициклии и моноциклии. В среднем первые производят более 80 % слетков, при годовых колебаниях этого показателя от 55,3 % (1990) до 98,2 % (1997).

Таблица 16

Некоторые абсолютные показатели гнездования зарянки на пробной площади 25 га

Год	D пар/ км ² (7/1)	N пар на пробе (2)	N успеш. гнезд-ся пар (3)	N бицикл. пар (4)	N слетков от бицикл пар (5)	N слетков от моноц. пар (6)	Всего слетков за сезон (7)
1986	92	23	21	14	120	36	156
1987	88	22	20	9	95	64	159
1988	52	13	11	7	84	22	106
1989	64	16	15	11	131	28	159
1990	84	21	16	7	63	55	118
1991	68	17	16	14	153	13	166
1992	68	17	17	14	118	16	134
1993	124	31	28	22	203	34	237
1994	60	15	12	5	54	39	93
1995	116	29	26	17	147	52	199
1996	64	16	15	10	105	26	131
1997	70	18	14	12	111	2	113
1998	56	14	11	9	99	13	112
2000	60	15	14	11	115	13	128
2001	64	16	12	8	98	21	119
2002	84	21	16	13	120	23	143
2003	60	15	12,5	9,5	94	10	104

* $r\ 7/1 = 0,855 \pm 0,13$; $r\ 7/2 = 0,858 \pm 0,13$; $r\ 7/3 = 0,918 \pm 0,10$; $r\ 7/4 = 0,879 \pm 0,12$;
 $r\ 7/5 = 0,886 \pm 0,12$; $r\ 7/6 = 0,36 \pm 0,24$ (n.st.).

Вклад в воспроизводство популяции зарянками разного возраста

По классическим закономерностям вклад взрослых птиц в воспроизводство популяции должен превышать таковой у годовиков. Правда, на зарянке в Карелии никакие возрастные различия в репродуктивных параметрах пока не нашли подтверждения. Тем не менее наши материалы по меченым особям с достаточно

хорошо контролируемой судьбой первого и второго размножения вполне приемлемы для анализа возможных различий в итоговой продуктивности размножения. Соответствующие данные сведены в табл. 17, в которой мы ограничились сравнением пар разного возрастного состава. Напомним, что мы имеем возможность сравнивать между собой только впервые размножающихся особей (первогодков) и птиц сборной старшей возрастной группы, в которую входят птицы двух и более лет.

Таблица 17

Вклад в воспроизводство у пар разного возрастного состава, гнездившихся на пробной площади

Год	Оба первогодки				Смешанные пары				Оба старые				Состав неизвестен							
	Н	п	гн	%	Выв	Н	п	гн	%	Выв	Н	п	гн	%	Выв	Н	п	гн	%	Выв
1986	93	11	59,6	8,45	29	5	18,6	5,8	30	5	24	6	4	4	2,6	1				
1987	56	9	35,2	6,2	61	6	38,4	10,2	30	3	18,9	10	12	4	7,5	3				
1988					69	8	65,1	8,6					37	6	34,9	6,1				
1989	63	6	39,6	10,5	65	7	40,9	9,3	14	1	8,8	14	17	3	10,7	5,7				
1990	52	8	44,1	6,5	49	7	41,5	7	5	1	4,2	1,4	11	3	9,3	3,7				
1991	98	9	59	10,9	41	4	24,7	10,2	16	2	9,6	8	11	2	6,6	5,5				
1992	89	11	65,8	8,1	13	2	9,6	6,5	5	1	3,7	5	28	3	20,7	9,3				
1993	135	14	56	9,6	54	6	22,4	9					52	12	21,6	4,3				
1994	34	4	34,3	8,5	53	7	53,5	7,6					12	5	12,1	2,4				
1995	97	13	48,7	7,5	26	4	13,1	6,5	18	2	9	9	58	10	29,1	5,8				
1996	20	2	15,3	10	77	8	58,8	9,6	32	4	24,4	8	2	2	1,5	1				
1997	44	4	38,9	11	62	7	54,9	8,9	5	1	4,4	5	2	5	1,8	0,4				
1998	28	3	25	9,3	43	4	38,4	10,7	35	4	31,2	8,7	6	4	5,4	1,5				
2000	81	8	63,3	10,1	10	1	7,8	10	6	2	4,7	3	31	4	24,2	7,7				
2001	33	4	27,7	8,2	43	4	36,1	10,7	15	1	12,6	15	29	9	24,4	3,2				
2002	77	9	51,7	8,5	33	3	22,1	11	10	1	6,7	10	23	8	15,4	2,9				
2003	37	6	37,7	6,2	29	5	29,6	5,8	10	1	10,2	10	22	4	22,4	5,5				
Lim	1037	121	0–	6,2–	757	88	7,8–	5,8–	231	29	0–	1,4–	357	88						
M			–66	–11			–65	–11			–31	–15			15	4				
			43,5	8,6			31,8	8,6			9,7	8,1								

Как и во всех предыдущих случаях, возрастных различий во вкладе в воспроизводство популяции нашими данными не выявлено.

Доля пар, состоящих из двух первогодков, пар, смешанных по составу, и пар из птиц старшей возрастной группы соотносятся в Приладожье как 1 : 0,7 : 0,2. И точно в таком же соотношении находятся и суммарные вклады в воспроизводство пар соответствующего состава — 1 : 0,7 : 0,2.

Средняя суммарная величина выводка у гнездовых пар зарянок из первогодков и в смешанных парах оказалась одинаковой, а у зарянок старшей возрастной группы — даже меньшей (различия статистически незначимы): $8,57 \pm 0,2$ — $8,60 \pm 0,30$ — $7,97 \pm 0,68$ слетков соответственно.

Полигиния

Образование сложных полигиничных семей у зарянки в таежной зоне случается редко. За все годы работы было выявлено всего 6 случаев (Зимин, 1988 а). Вклад в воспроизводство от полигинии в целом ничтожно мал, а имеющийся материал пока явно недостаточен для каких бы то ни было обобщений и приводится полностью (табл. 17).

Еще реже встречается у местных зарянок полиандрия. Точнее, в 2008 году у одного гнезда было отловлено (в боек!) два самца-первогодка. Можно ли считать этот случай полиандрией или второй самец был только помощником в выкармливании птенцов — не установлено. Это семейное трио успешно выкормило 6 слетков в первом гнезде. Второго гнезда найти не удалось. Судя по всему, если оно и было, то его разорили на ранних стадиях.

Основной формой брачных отношений зарянки является моногамия. Во всяком случае, из 624 индивидуально меченных самцов зарянки, история гнездования которых контролировалась нами достаточно подробно, только 6 (0,96 %) образовали полигиничные трио (табл. 18).

Полигиния была отмечена в годы с разной плотностью гнездового населения — как высокой, 1986 и 1993 гг. (92 и 124 пары/км²), так и близкой к минимальным значениям (62—68 пар/км²; 1992, 1996, 2003 гг.).

Таблица 18

Некоторые параметры размножения в бигиничных семейных группах

Год	Возраст		Даты 1-й кладки*	N яиц-слетков**	Даты 2-й кладки	N яиц-слетков
	с-ца	с-ки				
1986	ad ₁	ad ₁ ad ₂	11 V—25 V—12 VI 18 V—10 VI—19 VI	7—7—7 7—7—7	20 VI—8-9 VII—21 VII	5—5—5 (19)***
1986	ad ₁	ad ₁ ad ₂	16 V—3-4 VI—15 VI 31 V—18 VI—30 VI	7—6—6 6—6—6	20 VI—9 VII—19 VII	5—5—5 (17)
1992	ad ₁	ad ₁ ad ₁	17 V—7 VI—20 VI 17 V—5-6 VI—19 VI	7—6—2 6—5—4	18 VI—5-6 VII—X 21 VI—8-9 VII—X	6—6—X 6—6— (6)
1993	ad ₂	ad ₁ ad ₁	14 V—2 VI—16 VI 28 V—14 VI—28 VI	7—6—6 6—6—6	10 VI—27 VI—12 VII	6—6—6 (18)
1996	ad ₂	ad ₂ ad ₁	7 VI—23 VI—6 VII 27 VI—15 VII—27 VII	5—2—2 7—7—7	11 VII—25 VII—8VIII	3—3—3 (12)
2003	ad ₂	ad ₂ ad ₁	21 V—8 VI—X	7—6—X	15 VI—1 VII—17 VII 29 VI—15VII—26 VII	1 п. С. can. 6—6—3 (3)

* Последовательно приведены даты откладки 1-го яйца — вылупления — вылета;

** Последовательно указано число яиц в полной кладке — число вылупившихся птенцов — число слетков; X — гнездо разорено;

*** В скобках выделено суммарное число слетков, воспитанных семьей из трех взрослых птиц.

Самцы, образовавшие полигиничные семьи, в трех случаях были первогодками и в трех — относились к ad₂. И первые и вторые самки в четырех трио были первогодками, в двух — ad₂.

В 5 случаях полигиния была разновременной, в одном — одновременной. При разновременной полигинии вторые самки начинали откладывать яйца в период, когда первые насиживали кладки. Только в одном случае и первая и вторая самки начали кладку в один день.

При разновременной полигинии все 5 вторых самок гнездились на территориях более низкого качества, чем первые. При одновременной полигинии обе самки гнездились на участках одинакового качества. Обычно вторые самки начинают откладку яиц в период, когда все лучшие территории бывают уже занятыми, и их смещение на участки худшего качества оказывается вынужденным.

Расстояния между гнездами первых и вторых самок составляли 50, 65, 105, 170, 190 и 240 м, то есть были несколько больше, чем дистанции между гнездами соседних пар.

Во втором размножении участвовала лишь одна вторая самка, весной начавшая гнездиться одновременно с первой. Остальные, в противовес первым самкам, ограничились воспитанием лишь одного выводка (для них он, очевидно, был повторным). Наиболее вероятно, что до образования пары с бигамным самцом эти самки где-то потерпели неудачу в первой попытке размножения. При выкармливании гнездовых птенцов и слетков эти самки, очевидно, затрачивают гораздо больше сил и энергии, чем в нормальных моногамных семьях, где основные заботы о докармливании больших птенцов и слетков в выводке приходятся на долю самцов. У вторых самок бигамных самцов энергетических резервов на формирование половых продуктов второй кладки, видимо, недостаточно, поскольку основные расходы их приходятся на родительские заботы и самообеспечение.

Всего в полигиничных семьях было воспитано от 3 до 19 слетков зарянки и один кукушонок (3, 6, 12, 17, 18 и 19 слетков), что в целом совсем немного — 12,5 слетка на самца и двух самок. При моногамии результативность размножения была бы явно выше. При максимальной успешности размножения каждая самка со своим самцом могла воспитать до 15 слетков, то есть две самки при моногамии выкормили бы 30 слетков. При бигамии максимум не превысил бы 22 слетков (15 — с первой и 7 — со второй самкой).

То есть, в принципе для птиц с облигатной полициклией размножения полигиния представляется не вполне целесообразной. Отвлечение самцов на заботы о выводке второй самки к тому же вряд ли благоприятно отражается и на воспитании птенцов первой партнерши.

Качество территории

Значение качества территории для гнездования зарянки обсуждается в главе 11, поэтому здесь укажем только, что на территориях высокого качества размножение осуществляется наиболее успешно.

Также вынесены в соответствующие главы материалы по **успешности размножения зарянки в ИГУ** и по ее изменчивости в связи с **сукцессией растительности**.

Гибель взрослых особей в репродуктивный период

Выше указано лишь несколько случаев, когда размножение осталось незавершенным из-за достоверно выявленной гибели самок. Но в нее не вошли сведения по смертности взрослых особей (также в основном самок) в период постройки гнезд или откладки яиц, а также находки мест удачной охоты хищников на зарянок, принадлежность которых к тому или иному гнезду осталась невыявленной. Неизвестно также, где были добыты взрослые особи, остатки и перья которых обнаружены на «разделочных столиках» около гнезд ястребов, внутри их гнезд и в погадках.

После удачной охоты перепелятники всегда предварительно ощипывают добытую птицу непосредственно у места ее поимки. Такие точки в обязательном порядке регистрировались всеми орнитологами, работавшими на стационаре. Они заносились на схему пробной площади с достаточной точностью по обозначенным на местности квадратам 50 x 50 м. На этой же схеме были отражены и гнезда зарянок. По их истории и находкам «ощипов» и определялись нередко причины прекращения откладки яиц, гибели птенцов, не обладающих самостоятельной терморегуляцией, и т. д. Применение искусственных гнездовых укрытий, кроме того, позволило намного чаще выявлять подобные случаи для конкретных гнезд.

Самки, особенно уязвимые в период формирования яиц (гл. 5), чаще всего становились жертвами хищников в период строительства гнезд и откладки яиц. Наиболее часто их гибель в подобных ситуациях регистрировалась при переходе от первого размножения ко второму, что по времени совпадает с периодом выкармливания гнездовых птенцов и слетков ястребов-перепелятников.

Особое значение имеет выявление случаев гибели взрослых особей для правильного определения участия-неучастия зарянок во втором размножении. Часть гнезд в ИГУ поначалу казалась брошенной из-за неосторожного или несвоевременного осмотра,

но после находки «ощипов» мы могли идентифицировать эти находки как случаи неудачно начавшегося второго гнездования. Не обнаружив признаков гибели взрослых птиц в районе гнезда, мы наверняка оценили гнездование данной пары как моноциклическое. И, по всей вероятности, таких ошибок в ряде случаев избежать не удалось.

Например, это очень вероятно для случаев гнездования птиц в естественных нишах (гл. ИГУ), тем более что гнезда, брошенные на начальных этапах гнездового цикла, в основном обнаруживались у птиц в ИГУ. В целом таких гнезд довольно много (табл. 19). Это отчасти может быть связано и с не всегда выявленными случаями гибели взрослых особей.

Таблица 19

Общие гнездовые потери зарянок в Приладожье

	абс.	%
Число исследованных гнезд	1135	
из них:		
Брошено:	63	5,6
в т. ч.		
в период постройки гнезда	23	2
при откладке яиц и инкубации	18	1,6
из-за гибели самки	15	1,3
после откладки яйца <i>Cuculus canorus</i>	3	0,3
из-за разрушения стенок и крыши ниши	4	0,4
Разорено:	165	14,5
в период инкубации кладки	60	5,3
в период выкармливания птенцов	105	9,2
Выращено птенцов <i>Cuculus canorus</i> *	23	2
Общее число неуспешных гнезд	215	22,1 ± 1,2

* В Гумбарицах яйца кукушек обнаружены в 9 гнездах (9,8 %) из 92 исследованных.

Гнездовые потери от паразитирования обыкновенной кукушки

В лесах Карелии зарянка является основным воспитателем птенцов кукушки. Потери зарядки от паразитирования кукушки непостоянны. В «Маячино» и окрестностях, например, яйца кукушки

в гнездах зарянок отмечались нами в течение 15 сезонов из 27. Не была постоянной по годам и частота паразитирования, достигавшая иногда (1982) 12,5 % (N = 56 гнезд), хотя в целом по юго-восточному Приладожью этот показатель составил $3,5 \pm 0,5$ %.

Очень изменчива частота паразитирования и в разных районах южной Карелии: на о. Большой Клименецкий в средневозрастных лиственных лесах яйца кукушки были обнаружены в 1 из 13 гнезд зарянки; в хвойно-лиственных молодняках Шокшинского стационара — в 3 из 44 ($6,8 \pm 3,8$ %); в д. Гумбарицы (Ленинградская область) — в 9 из 92 ($9,8 \pm 3,1$ %); в «Маячино» с окрестностями — в 26 из 1043 гнезд ($2,5 \pm 0,5$ %).

Всего мы располагаем данными по 39 гнездам зарянки с подложенными в них яйцами обыкновенной кукушки. Сезон откладки яиц кукушкой растянут с 11 V по 7 VII (табл. 20).

Таблица 20

Сроки откладки яиц кукушкой в гнезда зарянки

	11—20 V	21—31 V	1—10 VI	11—20 VI	21—30 VI	1—10 VII
Число случаев	7	8	8	7	5	2

Обыкновенная кукушка прилетает в исследуемый регион обычно в первых числах мая. Самая ранняя дата откладки яйца — 11 мая 1990 года. Интенсивное токование отмечается всю вторую половину мая и до конца июня. В первых числах июля намечается резкий спад в активности токового поведения, хотя токовые крики отдельных самцов изредка можно услышать и во второй декаде июля. Самые поздние случаи появления кукушечьих яиц в гнездах зарянки отмечены 1 и 7 VII. Случаи паразитирования кукушки несколько чаще отмечались при втором и повторном размножении зарянок (22 против 15). В целом репродуктивная активность у кукушки заканчивается несколько раньше, чем у зарянки. Тем не менее иногда (при низкой плотности гнездового населения зарянки) самки кукушки искусственно стимулируют начало повторного размножения зарянок, разоряя их гнезда с маленькими птенцами (2 случая).

В норме кукушки подкладывают свои яйца в гнезда с неоконченными кладками, но в одном случае кукушка подложила свое яйцо в гнездо зарянки за два дня до вылупления птенцов. В результате после вылета 9-10-дневных птенцов зарянки, спровоцированного кольцеванием, в гнезде осталось яйцо кукушки с живым эмбрионом, почти готовым к вылуплению.

По окраске яйца кукушки, подкладываемые в гнезда зарянок, все без исключения относились к «зябличьему» типу.

Обычно зарянки спокойно воспринимают появление яиц кукушки в своих гнездах. Исключение составили лишь три случая, когда после откладки кукушечьего яйца самки зарянки бросили гнездо (табл. 19).

Таблица 21

Успешность воспитания кукушат в гнездах зарянок

Индекс	№ случаев	
	Абс	%
Яиц под наблюдением	39	
Из них:		
Изято коллекционером	1	
Не прослежена судьба	1	
Погибло от разорения	1	2,7
«Болтуны» и «задохлики»	5	13,5
Яйцо с живым эмбрионом осталось в гнезде после вылета птенцов зарянки	1	2,7
Брошено	1	2,7
Общие потери в период инкубации	8	21,6
Вылупилось птенцов	29	78,4
Из них:		
Погибло в результате разорения гнезда	4	13,8
Успешно воспитано	25	86,2
Успешность инкубации кладки	(от N = 37)	78,4
Успешность выкармливания		86,2
Общая успешность размножения	(N = 37)	67,6

Подкладывая свое яйцо, кукушка обычно выбрасывает из гнезда одно яйцо хозяина. Но, по крайней мере, в одном точно извест-

ном нам случае из гнезда зарянки после появления яйца кукушки исчезли 2 яйца зарянки, а в другом — ни одного.

В данных по успешности выкармливания кукушат зарянками (табл. 21) обращает внимание сравнительно большое число «болтунов» (1) и «задохликов» (4), 13,5 % в целом. Здесь надо отметить, однако, что три яйца кукушки с эмбрионами, погибшими на средних стадиях развития, были обнаружены в 1982 году. Тогда из 7 яиц кукушки 1 погибло при разорении гнезда зарянки с кладкой, а из 6 оставшихся мертвые эмбрионы были найдены в 3-х яйцах! Во все остальные годы еще один «задохлик» кукушки отмечен только в 1990 г. Чем объясняется внезапное увеличение эмбриональной смертности у кукушки в 1982 году — неясно. У зарянки в этот же сезон она составила $4,6 \pm 1,3$ %, то есть была близка к средним показателям. Следовательно, причины роста эмбриональной смертности у кукушки, скорее всего, не были местными. Правда, материал в целом явно недостаточен для каких бы то ни было заключений.

Общая результативность воспитания кукушат зарянками в целом оказалась ниже ($67,6 \pm 7,7$ %), чем успешность выкармливания собственных птенцов — $73,5 \pm 0,6$ % (n.st.).

Суммарные потенциальные потери от паразитирования кукушки составили для зарянки в Карелии около 215 птенцов, или $4,4 \pm 0,3$ % (N = 4908), то есть примерно 7-ю часть общих потерь.

Есть, однако, еще одна негативная сторона паразитирования кукушки на зарянке. Из 10 случаев откладки яиц кукушкой в гнезда зарянки при 1-м цикле размножения только 1 пара достоверно гнездилась и второй раз. Причем самка в этом случае начала вторую кладку при 8-дневном кукушонке. Во всех остальных случаях второго размножения меченых птиц обнаружить не удалось. После вылета из гнезда кукушата уже на следующий день уходят из-под контроля и уводят за собой приемных родителей. Гнездятся ли они при этом вторично где-то на новом месте и сохраняется ли пара, остается невыясненным.

Во всяком случае, взрослые особи на своих индивидуальных территориях после исчезновения с них вместе с кукушонком ни разу не встречены. Таким образом, отказ от дополнительного размножения еще в большей мере негативно сказывается на общем вкладе в воспроизводство популяции у зарянок, воспитавших кукушат при первом весеннем размножении.

Глава 10

**СУКЦЕССИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ЗАРЯНКУ**

Сукцессия — это закономерный и неизбежный процесс развития любого растительного сообщества. В разных типах местообитаний она осуществляется разными темпами. На лугах, свежих вырубках, на сельскохозяйственных угодьях, где травянистая растительность развивается очень быстро, условия обитания птиц резко изменяются за 1,5—2 месяца. И это приводит к столь же высоким темпам смены одних видов птиц другими. Слабо заметны и проявляются очень медленно сукцессионные процессы в спелых и приспевающих лесах. Отсюда и относительная стабильность видового состава птиц, населяющих эти местообитания. Но на ранних этапах восстановления леса после рубок главного пользования или пожаров условия обитания изменяются очень быстро.

До неузнаваемости трансформируются растения наземного покрова, у многих резко снижается плодоношение. Местами, как, например, в густых еловых жердняках, наземный покров исчезает полностью. Рост деревьев и кустарников сопровождается изменениями в архитектонике. Изменяются плотность древостоя, сомкнутость крон, освещенность. В течение первых 15-20 лет орнитофауна молодых лесонасаждений изменяется постоянно, и если поначалу лесные птицы в ней практически отсутствуют, то к концу названного периода уже доминируют, а многие первопоселенцы исчезают в течение первого десятилетия.

Интенсивное освоение лесных ресурсов на северо-западе России приводит к быстрой замене таежных древостоев огромными пространствами свежих необлесившихся вырубок и последующих стадий восстановления леса. Повсюду на таких территориях происходит постоянное сукцессионное изменение растительности, от-

ражающееся на составе фауны, распределении птиц по местообитаниям, численности и различных сторонах их биологии. Современные темпы и масштабы уничтожения и восстановления таежных местообитаний заставляют нас уделять самое пристальное внимание экологическим последствиям сукцессионных процессов.

Изменение условий существования птиц под влиянием сукцессии растительности

1. С течением времени изменяется высота деревьев лесобразующих пород и подлеска.

2. Происходит самоизреживание изначально загущенных насаждений и уменьшение плотности древостоя. Местами это делает невозможным обитание птиц, теряющих способность к активному полету на средних стадиях линьки.

3. Соответственно снижается сомкнутость крон.

4. Освещенность под пологом насаждений изменяется и в результате роста деревьев (площадь крон увеличивается), и в результате отмирания части деревьев.

5. Изменяются архитектура крон и строение отдельных ветвей. Нижние части крон постоянно и постепенно отмирают, в плотных древостоях сохраняясь только в верхней трети-четверти ствола. Сложность ветвления, например, еловых лап постепенно усложняется. На первоначально плоских ветвях появляются свисающие вниз побеги низших порядков. Только при наличии таких побегов деревья ели становятся пригодными, например, для гнездования желтоголового короляка (*Regulus regulus*) и его вселения в молодые, а точнее, уже в средневозрастные ельники.

6. Сокращается разнообразие травянистых растений наземного полога, а соответственно, и их опылителей.

7. С ростом насаждений из-под полога исчезают некоторые светлюбивые кустарники, в частности малина, а также беспозвоночные.

8. Прекращают плодоносить брусника, вороника и ряд травянистых растений.

9. Увеличение расстояния между ветвями (ель, сосна), расположенными на одном уровне, делает их непригодными для размеще-

ния гнезд мелких птиц, предпочитающих гнездиться в приземных пологах, — славки (*Sylvia* sp.), лесной завирушки (*Prunella modularis*), обыкновенной чечевицы (*Carduelis erythrina*). Пригодные для гнездования мутовки ветвей появляются в верхних частях крон, но названные виды птиц относятся к этому негативно.

10. Появляются беспокровные растительные ассоциации (плотно сомкнутые еловые жердняки), полностью игнорируемые наземногнездящимися птицами как гнездовые местообитания. В исключительно редких случаях в них селились только зеленые пеночки (*Phylloscopus trochiloides*).

11. Изреживание наземного растительного покрова снижает привлекательность жердняков для птиц, гнездящихся на земле. Их гнезда лишаются возможности наружной маскировки.

12. Изменяется кормовая база птиц: растительные корма, объекты животного происхождения (черви, моллюски, насекомые и другие беспозвоночные).

13. Повышенная проницаемость молодняков для солнечных лучей способствует более раннему разрушению снежного покрова и ускоренному нарастанию суммы эффективных температур. Следствием этого является более раннее, чем в высокоствольных лесах, наступление весенних фенофаз развития растений и беспозвоночных животных. В таежной зоне это может спровоцировать более раннее начало размножения птиц, что, как показано выше, в северных широтах чаще всего сопровождается более или менее крупными потерями.

14. Слаборазвитый древесно-кустарниковый полог не способен удержать теплые потоки воздуха от нагретой земли, поэтому практически все весенние ночи с ясным безоблачным небом заканчиваются быстрым снижением температуры ниже 0 °С. «Утренники» на вырубках и в молодняках сопровождаются гибелью цветов и завязей неустойчивых к заморозкам растений. Урожайность лесных ягод в молодняках отличается нестабильностью и резко колеблется по годам. Губительны заморозки и для некоторых фаз развития насекомых (Воронцов, 1975; Гусев с соавт., 1938).

15. Если в спелых таежных лесах только 20 % дождевой воды попадает на поверхность почвы, то в молодняках соотношение обратное. Не случайно именно в молодняках мы столкнулись с явлением полного или частичного разрушения гнезд дендрофильных птиц от намокания. У певчих дроздов (*Turdus philomelos*), построивших гнезда на культурах сосны, после затяжных дождей оставались только основания (на молодых елях гнезда также сильно намокали, но не разрушались). Погибали также яйца и птенцы в наземных гнездах, размещавшихся в микропонижениях, а также в дуплах и дуплянках, не имеющих стоков для воды (Зимин, Кузьмин, 1980).

16. В местах преобладания вырубок и молодняков поверхностные стоки дождевых вод быстро наполняют и переполняют ручьи. Вода затапливает норы лесных зверей и гнезда птиц.

Сила влияния факторов, указанных в пп. 13—16, с ростом молодых насаждений изменяется, но не всегда однозначно. Здесь многое зависит от особенностей самих молодняков. В большинстве случаев, однако, негативное воздействие этих факторов на птиц и их кормовую базу с ростом насаждений постепенно сокращается.

Эти и другие, не отмеченные здесь изменения происходили в течение 26 лет, начиная с 1979 г., на той части пробной площади, которая изначально была занята 12—15-летними сосново- и еловолиственными (в основном, березовыми) молодняками, возникшими на месте выгоревших, а затем вырубленных еловых и сосновых лесов. На части вырубок восстановлению леса способствовало создание культур сосны, но местами культуры не прижились, и насаждения сформировались как самосевные.

За это же время на второй части пробной площади, занятой спелыми лесами, состояние растительности также изменялось, но внешне это происходило в основном очень незаметно. Сразу проявлялись изменения только на участках со свежим ветровалом (ветроломом, снеголомом). Старые корневые подошвы ветровала постепенно разрушались, превращаясь в кочки. Высокие березовые пни время от времени обламывались и уменьшались по высоте, но появлялись новые сухостойные деревья, небольшие короедные очаги, местами при групповом вывале ветровала возникали редины и т. д.

Полудупла и дупла в упавших пнях тут же «восстанавливаются» на свежем сухостое и ветроломе. А вместо разрушившихся корневых подошв ветровала появляются новые.

В приладожских лесах этот процесс идет постоянно. Тем более он очень характерен именно для нашего участка побережья, перед которым вплоть до западных берегов озера (более 120 км) нет ни одного островка — только открытая вода. Ясно, что штормовые ветры обрушиваются здесь на прибрежные леса с очень большой силой. Отсюда и крайне высокая фаутичность приладожских лесов и пробной площади «Маячино».

Зарянка, как обитатель нижних пологов лесной растительности, и в спелых насаждениях стремится в первую очередь заселять участки с куртинами более или менее плотного подроста ели (подлеска из черной ольхи). И в этом пологе лесной растительности влияние сукцессии проявляется так же, как и в молодняках. И не случайно, как будет показано далее, влияние сукцессии в спелых и молодых лесах происходит почти одинаково.

На осветленных участках под пологом старых лесов моментально формируются новые куртинки елового подроста. Даже старые сгнившие обомшелые стволы ветровала становятся очагами прорастания рядов из молодых елей. Старые куртины ели так же, как и в молодняках, переходят в стадию, подобную жерднякам, и теряют привлекательность для зарянки.

Таким образом, и обитатели спелых и приспевающих лесов в таежной зоне также подвержены определенному влиянию сукцессии растительности, заметнее всего проявляющейся в нижних пологах леса, то есть как раз там, где предпочитает жить зарянка. Отсюда и определенная однозначность воздействия сукцессии на большинство анализируемых ниже параметров.

Плотность гнездового населения

Плотность населения различных местообитаний четко отражает степень их привлекательности для птиц исследуемого вида и соответствие условий существования видовым требованиям к гнездовым стациям.

Любые изменения, происходящие в местообитаниях, всегда будут прежде всего отражаться на показателях плотности населения.

Уже указывалось, что как типично лесной вид птиц зарянка начинает вселяться в молодые лесонасаждения лишь после того, как деревья основных лесообразующих пород в них достигнут возраста 11—12 лет. Темпы вселения зарянки в молодняки ранее были прослежены нами для молодняков Шокшинского стационара с культурами сосны, осветленными разными способами (Зимин, Кузьмин, 1980). В цитируемой работе показано, что, кроме воздействия возраста насаждений, темпы заселения молодняков зависят еще и от разного состава растительности.

В «Маячино» мы начали работать, когда возраст деревьев в молодняках составлял 12—15 лет, то есть здесь также зарянка только начала осваивать молодые насаждения. На рис. 1, 2 — заметная разница в плотности гнездового населения зарянки в спелых и молодых лесах особенно отчетливо проявлялась только в первые годы. Позднее D в молодняках была даже выше, чем в спелых насаждениях.

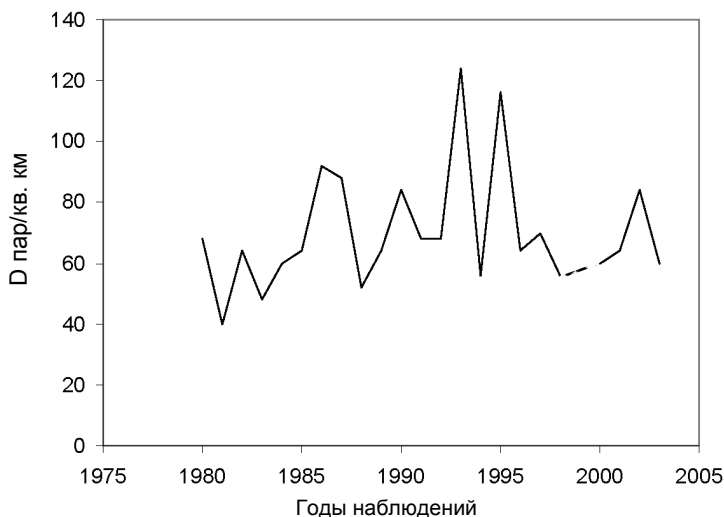


Рис. 1. Ежегодные колебания плотности гнездового населения зарянки на пробной площади «Маячино»

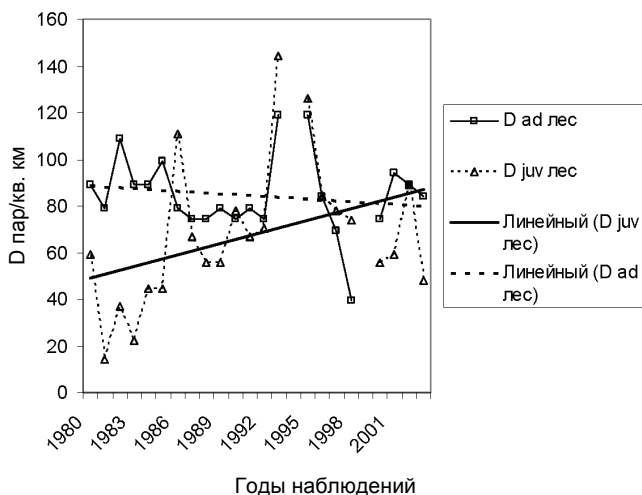


Рис. 2. Ежегодные колебания плотности гнездового населения зарянки на пробной площади «Маячино» в молодняках и спелых лесах

Более четко изменения в динамике D в молодых и старых лесах проявляются при сравнении средних значений D за отдельные периоды (рис. 3).

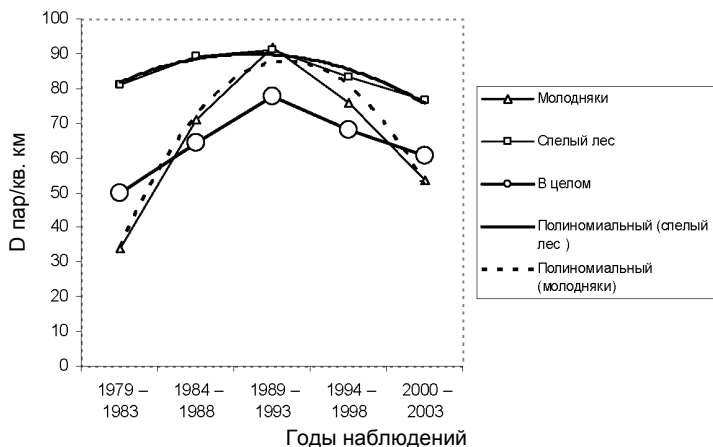


Рис. 3. Динамика D в молодых и спелых лесах «Маячино»

Снижение D совпало по времени с переходом молодняков в стадию жердняков. Причем в молодняках это снижение происходило более резко, чем в спелых лесах (рис. 3—5). Однозначность динамики D в сравниваемых местообитаниях объяснена выше.

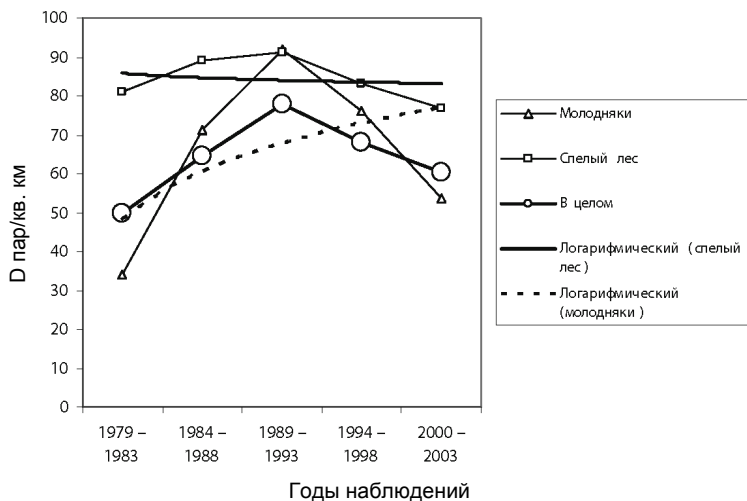


Рис. 4. Динамика D в молодых и спелых лесах стационара

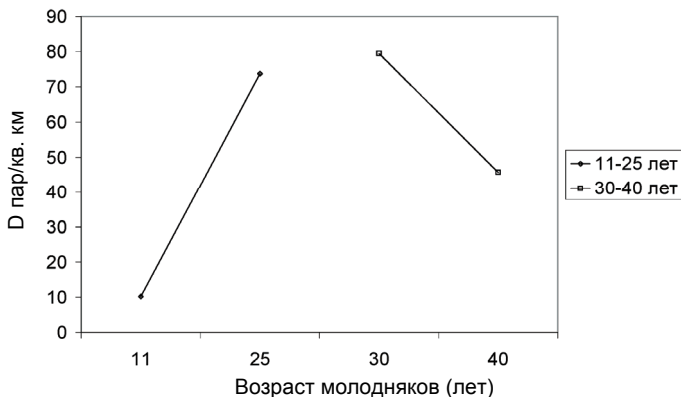


Рис. 5. Теоретические линии регрессии динамики численности заранки в молодняках Приладожья («Маячино», 1979—2003 гг.)

Успешность гнездования

Хорошим показателем соответствия условий обитания репродуктивным способностям птиц является успешность их размножения. Любое более или менее существенное изменение внешних условий не может не отразиться на успешности выведения потомства. Из основных показателей результативности размножения наиболее интересны для нас успешность выкармливания птенцов и общая успешность размножения.

Данные по интересующим нас показателям представлены в табл. 1. и на рис. 6.

Таблица 1

Изменение успешности размножения зарянки в спелых лесах и молодняках Приладожья

Периоды наблюдений	Молодняки			Спелые леса		
	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело из гнезд	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело из гнезд
1979—1983 гг.	303	284	250	828	773	578
1984—1988 гг.	367	337	290	458	429	392
1989—1993 гг.	644	583	456	920	727	683
1994—1998 гг.	525	424	367	516	446	366
2000—2004 гг.	503	472	332	399	383	350
	Успешность, %					
	инку-бац.	выкармл.	общая	инкуб.	выкармл.	общая
1979—1983 гг.	93,7±1,4	88±1,9	82,5±2,2	86,1±1,3	81,1±1,5	69,8±1,6
1984—1988 гг.	91,8±1,4	86±1,9	79±1,2	93,7±1,1	91,4±1,3	85,6±1,6
1989—1993 гг.	90,5±1,1	78,2±1,6	70,8±1,9	89,9±1,0	82,6±1,3	74,2±1,4
1994—1998 гг.	80,8±1,7	86,6±1,6	69,9±2,0	86,4±1,5	82,1±1,8	70,9±2,0
2000—2004 гг.	93,8±1,1	70,3±2,1	66±2,1	96±1,0	91,4±1,4	87,7±1,6
1979—1990 гг.	93,1±0,9	88,5±1,1	82,4±1,3	88,5±0,8	84,4±0,9	74,7±1,1
1991—2004 гг.	88,5±0,8	78,1±1,1	69,1±1,1	90,2±0,7	84,5±0,9	76,2±1,0

Как можно видеть, все основные показатели успешности размножения зарянки в спелых лесах оставались примерно на одном уровне. В молодняках же достоверно проявляется тенденция к снижению всех показателей успешности гнездования в последний 12-летний период наблюдений по сравнению с первым.

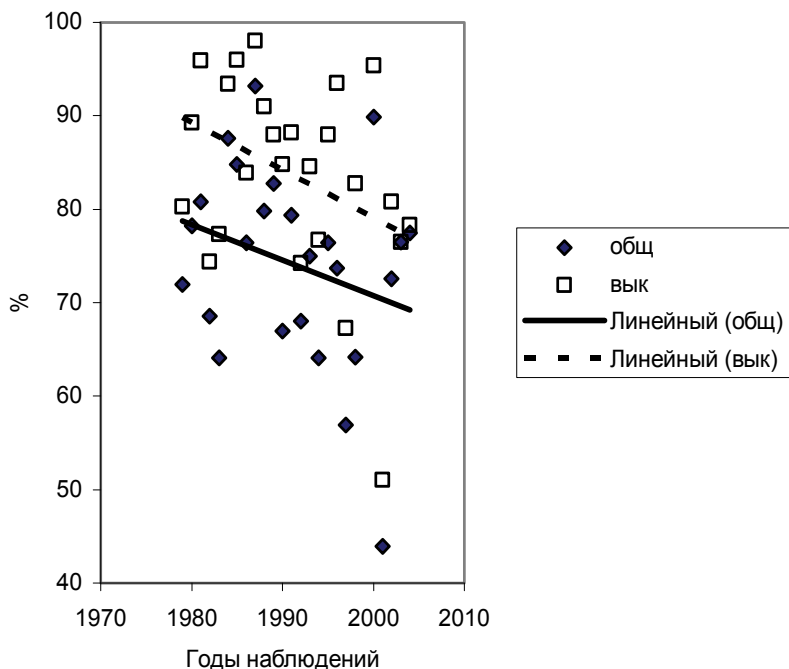


Рис. 6. Годовая изменчивость общей успешности размножения и выкармливания pull в молодняках Приладожья и соответствующие тенденции изменения

Очевидно, в результате сукцессии растительности и перехода молодняков в стадию жердняков условия для размножения зарянки постепенно ухудшались. Этого не произошло в более стабильных спелых древостоях. В большей степени сукцессия растительности в молодняках повлияла на успешность выкармливания гнездовых птенцов. Причины этого подробно рассматриваются в гл. 9.

«Болтуны» и «задохлики». Птенцовая смертность

В качестве индикаторов состояния среды обитания выступают, как известно, такие показатели успешности гнездования, как **эмбриональная** (яйца с погибшими эмбрионами, или «задохлики»)

и **постэмбриональная смертность**. Причем под последней здесь понимаются только случаи гибели **нежизнеспособных** птенцов в гнезде в процессе развития (недокорм, отставание в росте и развитии, болезни).

Случаи полной или частичной гибели гнездовых птенцов при разорении гнезд, при погодных аномалиях, при гибели одного или обоих родителей при составлении табл. 2 не учитывались.

Таблица 2

Динамика изменения числа «болтунов» и «задохликов» и птенцовой смертности в гнездах зарянки в спелых лесах и молодняках Приладожья

Периоды наблюдений	Молодняки			Спелые леса		
	Яиц под контролем	Число «болтунов» и «задохликов», абс.	%	Яиц под контролем	Число «болтунов» и «задохликов», абс.	%
1979—1983 гг.	190	7	3,7±1,4	539	24	4,4±0,9
1984—1990 гг.	486	14	2,9±0,8	640	31	4,8±0,8
1991—1995 гг.	449	9	2,0±0,7	575	18	3,1±0,7
1996—2003 гг.	638	27	5,0±0,86	394	12	3,0±0,85
1979—1990 гг.	676	21	3,1±0,66	1179	55	4,7±0,6
1991—2003 гг.	1087	36	3,3±0,55	969	30	3,1±1,0

Периоды наблюдений	Молодняки			Спелые леса		
	Птенцов под контролем	Число погибших в процессе развития, абс.	%	Птенцов под контролем	Число погибших в процессе развития, абс.	%
1979—1983 гг.	152	3	2,0±1,1	411	8	1,9±0,7
1984—1990 гг.	411	7	1,7±0,64	589	13	2,2±0,6
1991—1995 гг.	449	9	2,0±0,7	575	18	3,1±0,7
1996—2003 гг.	440	15	3,4±0,89	322	10	3,1±1,0
1979—1990 гг.	563	10	1,8±0,56	1000	21	2,1±0,45
1991—2003 гг.	889	24	2,7±0,54	897	28	3,1±0,58

В природе при работе с не вполне свежим материалом «болтуны» (неоплодотворенные яйца) плохо отличаются от «задохликов» (яйца с мертвыми эмбрионами), погибших на самых ранних стадиях развития. Поэтому в табл. 2. они анализируются вместе.

Не учитывались яйца:

- с механическими повреждениями скорлупы (вмятины, трещины, отверстия);
- провалившиеся в подстилку, вмятые в стенку гнезда или находящиеся вне лотка;
- с половинкой скорлупы, своевременно не вынесенной из гнезда и надевшейся на тупой конец яйца (перекрывшей воздушную камеру).

Материалы, имеющиеся в нашем распоряжении (табл. 2), не показывают сколько-нибудь явно выраженных изменений анализируемых параметров в связи с сукцессией растительности (все различия *n.st.*). Можно говорить лишь о слабой тенденции к увеличению доли «болтунов» и «задохликов» в 1996—2003 гг. в молодых насаждениях в сравнении с предыдущей пятилеткой ($p < 0,05$). Птенцовая смертность за те же периоды в молодняках также слегка возросла (*n.st.*), но увеличилась она и в спелых лесах. Также однозначными и малосущественными оказались в молодых и спелых лесах различия в продуктивности размножения (рис. 7).

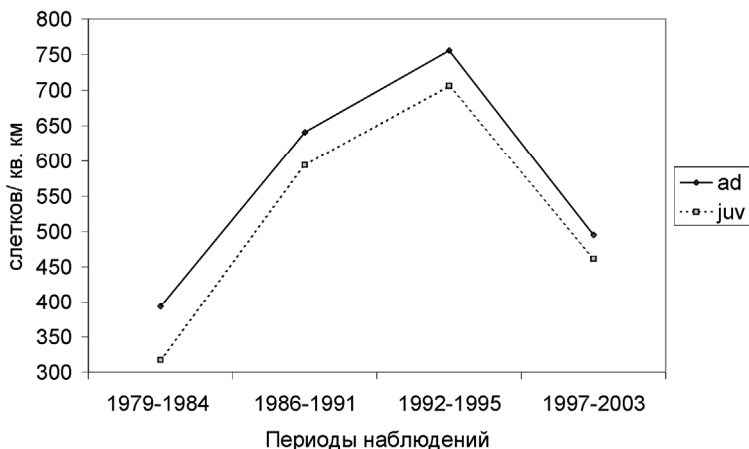


Рис. 7. Динамика продуктивности размножения зарянки в молодняках и спелых лесах «Маячино»

Вообще для чистоты эксперимента подобную работу следует выполнить внутри крупных массивов молодняков и спелых насаждений, то есть там, где можно быть уверенным в полной изоляции от влияния других типов местообитаний. Приладожье с его пестротой и мелкоконтурностью выделов для подобных целей не вполне пригодно: при неблагоприятных условиях в одних типах выделов птицы легко могут смещаться на соседние участки с иным типом местообитаний.

Общая для всех репродуктивных параметров тенденция прослеживается и на сокращении числа местных птенцов, оседающих на линьку вблизи от мест рождения. С первой пятилетки периода работы в «Маячино» доля таких птиц сократилась с 12,6 до 8,4 % за последние 5 лет (табл. 2, $p < 0,05$). При менее дифференцированной оценке в первой половине периода исследований она составляла $11,9 \pm 0,6$ %, во второй — $9,6 \pm 0,8$ % ($p < 0,01$).

Ухудшение условий для линьки зарянки способствует, таким образом, росту числа pull, участвующих в МРМ, но, вполне вероятно, просто смещающихся до ближайших территорий с нормальными условиями для смены оперения.

Послегнездовые явления годового цикла и сукцессия растительности

Хотя по анализируемым явлениям данный раздел следовало бы поместить во втором томе книги, мы решили, что целесообразнее рассмотреть имеющиеся материалы в единой главе, посвященной влиянию сукцессии растительности на различные стороны жизни зарянки.

Миграции расселения молодняка и осенние миграции

Расположение стационара на побережье Ладожского озера оказалось очень удачным для изучения данного явления годового цикла у зарянки. Миграции расселения молодняка (МРМ) для абсолютного большинства птиц исследованы недостаточно подробно или вообще не изучены. Этому явлению годового цикла посвящена отдельная большая глава второго тома книги, поэтому здесь мы

коснемся лишь вопроса его многолетней динамики в «Маячино» и выявления возможной связи с сукцессией растительности.

Динамика МРМ и осеннего пролета анализируется только с 1986 года, с начала применения паутинных сетей новой оригинальной конструкции и размеров (рис. 8, 9). Для характеристики МРМ использованы лишь данные отловов в июле — первой половине августа и только для Малого круга. Оценка осенних миграций выполнена без определенных ограничений.

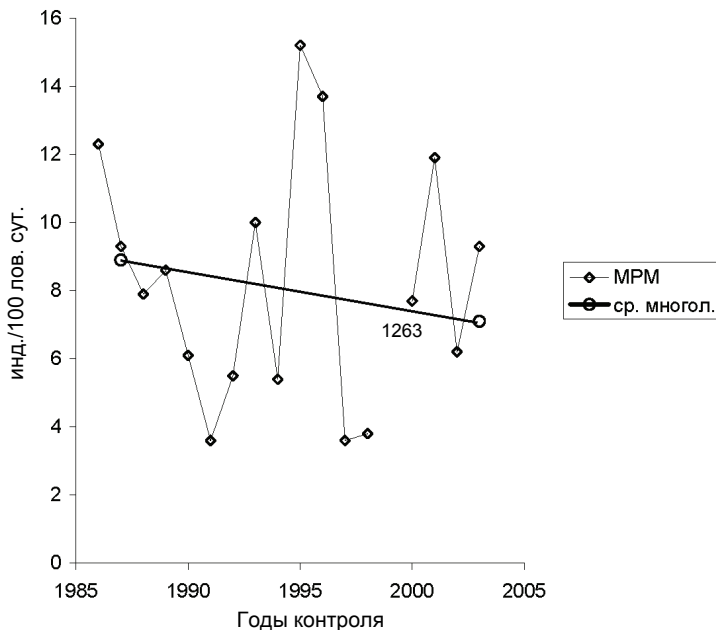


Рис. 8. Динамика интенсивности миграций расселения молодняка зарянки через «Маячино». Средние многолетние рассчитаны для 1986—1996 гг. и 1997—2004 гг.

Из представленных данных можно заключить, что интенсивность и МРМ, и осеннего пролета отличалась за исследуемый период однозначной тенденцией к уменьшению. Сукцессионные изменения, очевидно, одинаково негативно отражаются на привлекательности

КТ (территория, стационарно контролируемая отловом) как для расселяющихся сеголетов, так и для молодых птиц, участвующих в сезонных миграциях. В этом плане примечательно, что птицы, переставшие гнездиться в молодняках, прежде вполне обычные в отловах, в последние 10—12 лет отлавливаются исключительно редко. Перестали встречаться они и на постоянно действующих зерновых прикормках.

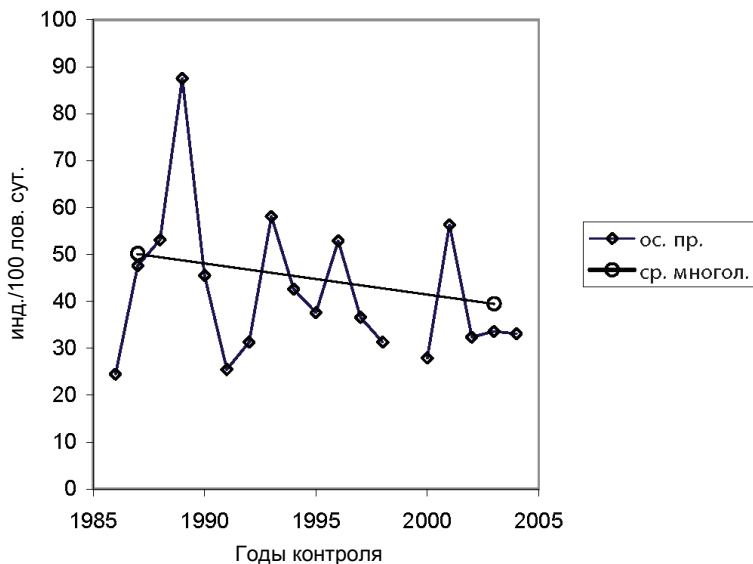


Рис. 9. Динамика интенсивности отлова молодых зарянок в период осеннего пролета в «Маячино». Средние многолетние — для периодов, указанных на рис. 8

Ухудшение условий для линьки, произошедшее в результате сукцессии растительности (оголение нижних частей крон в густых куртинах елового подроста перестало выполнять защитную функцию), соответственно отразилось и на числе молодых и старых птиц-иммигрантов и местных особей, оседающих на КТ на линьку (рис. 10, 11).

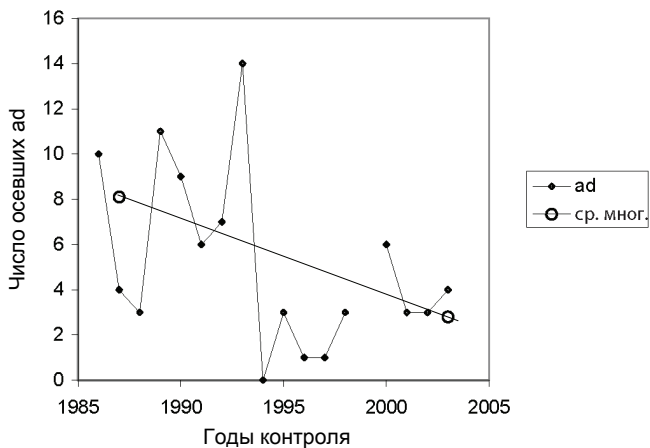


Рис. 10. Число взрослых зарянок, осевших на КТ на ляньюку. Средние — как на рис. 8

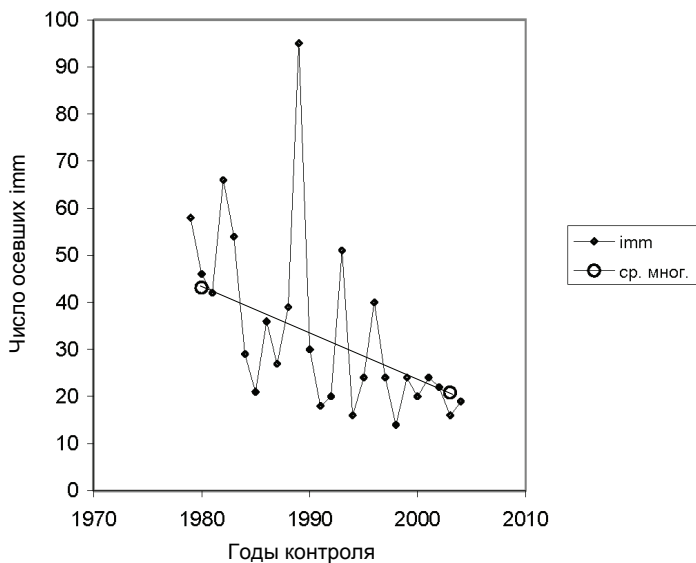


Рис. 11. Изменение числа осенних иммигрантов, оседающих на ляньюку на КТ. Средние — как на рис. 8

Условия для линьки зарянки на КТ несколько ухудшились, но еще, видимо, не настолько, чтобы полностью потерять значение местообитаний, привлекательных в период смены оперения, как это произошло за последнее десятилетие, например, с лесной завирушкой (*Prunella modularis*) или с весничкой (*Phylloscopus trochilus*).

Эти птицы используют наши молодняки как гнездовые местообитания, но теперь, в отличие от первых лет нашей работы, они еще с выводками покидают КТ и ее окрестности и больше здесь не появляются. Перестали останавливаться у нас в послегнездовой период и расселяющиеся молодые, и мигрирующие осенью представители этих видов.

Формирование осеннего населения

Линька и у взрослых, и у молодых зарянок длится около двух месяцев. На период смены оперения каждая особь занимает определенную индивидуальную территорию, на которой остается до отлета на зимовку. Поэтому на всех участках обитания зарянок в послегнездовой период формируется свое местное осеннее население. Оно состоит из:

1. Местных ad-особей, осевших на линьку вблизи от места гнездования.
2. Местных молодых птиц, не участвующих в МРМ и оседающих на время смены оперения около мест рождения.
3. Ad-иммигрантов, участвовавших в летних миграциях и осевших на линьку на КТ.
4. Иммигрантов-первогодков, завершивших МРМ и осевших для смены оперения на КТ.
5. Расселяющихся первогодков, при совершении МРМ пересекающих КТ или делающих на ней кратковременные остановки.
6. Ad-особей, совершающих летние миграции к местам линьки, также пересекающих КТ при перемещениях.
7. Осенних мигрантов, которые пересекают КТ после финиша ночной миграции, перемещаются в поисках места для миграционной остановки.
8. Осенних мигрантов, выбравших КТ в качестве места миграционной остановки.

Зарянки, относящиеся к 5—8 группам, имеют кратковременные связи с КТ, основное ядро населения которой состоит из птиц четырех первых групп.

Поскольку и молодые, и взрослые местные зарянки индивидуально помечены в «Маячино» в гнездовой период, мы имеем возможность дифференцировать их от иммигрантов и птиц всех остальных статусов. Осевших местных особей и иммигрантов позволяют выявить стационарно проводящийся отлов и большое число повторных регистраций меченых особей на протяжении более или менее длительных промежутков времени.

Подробно процесс формирования осеннего населения зарянки будет рассматриваться во второй части монографии. Здесь мы ограничимся лишь констатацией данных по составу осеннего населения в разные годы (табл. 3) и его изменений на протяжении последних 17 лет.

Стационарным отловом контролируется территория около 10,85 га, определенная по максимальным и средним дистанциям между двумя последовательными встречами линяющих меченых зарянок. С учетом размеров контролируемой площади рассчитана и осенняя D (инд./км²).

Основной задачей данного раздела является оценка изменения среднего числа птиц разного статуса, избравших пробную площадь «Маячино» в качестве места линьки в связи с сукцессией растительности и ухудшением условий обитания для линяющих молодых и взрослых зарянок. С постепенным переходом молодняков в стадию жердняков у всех сравниваемых групп птиц однозначно проявлялось возрастающее негативное отношение к контролируемой территории. Все средние значения, как можно убедиться из данных табл. 3, за последние 5 лет оказались ниже вдвое или более, чем за первых 5 лет работы.

Таким образом, все характеристики послегнездовых явлений годового цикла, как и плотность осеннего населения зарянки в наших молодняках, переходящих в стадию жердняков, изменялись так же, как и репродуктивные показатели, и плотность гнездового населения. Все изменения указывали на явное снижение привлекательности

трансформированных насаждений для зарянки в периоды миграционной подвижности, а также как места, подходящие для линьки и миграционных остановок.

Таблица 3

Изменение состава и плотности осеннего населения зарянки на КТ (S = 10,85 га) за 1986—2003 гг.

Годы	Местные особи, осевшие на линьку			Иммигранты, осевшие на линьку			Всего абс. (М)	Средняя D инд/км ²
	Ad	Pull	Всего абс. (М)	Ad	Juv	Всего абс. (М)		
1986	3	9	12	5	36	41	53	488,5
1987	3	4	7	3	27	30	37	341
1988	2	2	4	1	39	40	44	405,5
1989	8	6	14	1	95	96	110	1014
1990	8	6	14	4	30	34	48	442,4
1986—1990	24	27	51 (10,4)	14	227	241 (48,2)	292 (58,4)	538
1991	5	3	8	0	18	18	26	29,6
1992	6	6	12	2	20	22	34	313,4
1993	4	14	18	6	51	57	75	691,2
1994	2	0	2	1	16	17	19	175,1
1995	5	2	7	3	24	27	34	313,4
1996	4	0	4	2	40	42	46	424
1997	3	2	5	2	24	26	31	285,7
1991—1997	29	27	56 (8)	16	193	209 (30)	265 (37,9)	349
1998	1	3	4	0	14	14	18	165,9
1999								
2000	3	6	9	0	20	20	29	267,3
2001	4	2	6	3	24	27	33	304,1
2002	3	4	7	1	22	23	30	276,5
2003	0	0	0	0	16	16	16	147,5
1998—2003	11	15	26 (5,2)	4	96	100 (20)	126 (25,2)	232

К сожалению, в послегнездовой период, в отличие от репродуктивного, нами не контролировались спелые насаждения, поскольку стационарный отлов осуществлялся только в молодняках. Вполне вероятно, что привлекательность спелых лесов стационара, подверженных влиянию сукцессии в гораздо меньшей степени, мало изменилась за анализируемый период и не оказала на зарянку негативного влияния.

Ухудшение условий существования зарянки в жердняках вряд ли позитивно сказывается на смертности птиц в период от вылета из гнезда до отлета на зимовки. Достоверному учету этот показатель пока, к сожалению, не поддается. Хотя в принципе его можно получить, сравнив данные по продуктивности гнездования с плотностью осеннего населения первогодков на КТ. Сложность заключается, правда, в определении общих размеров территории, птицы с которой поддаются контролю нашими методами (т. 2). Первые попытки определения смертности молодых зарянок за этот период дали очень противоречивые результаты, при среднем около 47 %.

Можно было бы не придавать серьезного значения полученным результатам, если бы негативные последствия сукцессии растительности в молодняках, переходящих в жердняки, отмечались только локально и на небольшой территории. Но при современных хищнических темпах лесозаготовок в таежных лесах свежие вырубki и молодняки на разных стадиях развития занимают в Карелии огромные пространства, преобладающие над фрагментами спелых и приспевающих лесов. Отмеченные выше негативные процессы на определенных стадиях развития молодых насаждений затрагивают значительную часть общего населения зарянки (и других лесных птиц) всей таежной зоны. В итоге негативные тенденции могут сказаться на общей численности вида в таежной зоне.

Здесь необходимо напомнить еще и о том, что даже при содействии восстановлению лесов зарянка и другие лесные птицы начинают заселять молодые насаждения только во втором десятилетии после сведения леса. Если же лесных культур не создавалось, то современные вырубki, сильно захламленные порубочными остатками и лишенные наземного покрова, остаются необлесенными многие годы. При этом сроки непригодности таких территорий для лесных животных увеличиваются многократно, что также негативно отражается на общем состоянии популяций таежных птиц и зверей и плотности их населения.

Глава 11

КАЧЕСТВО ТЕРРИТОРИИ

При многолетней работе на пикетированной пробной площади и картировании гнезд выясняется, что схема их размещения из года в год остается практически одинаковой. Для зарянки, гнездовое население которой в тайге ежегодно обновляется практически полностью, это особенно привлекательно.

Наличие территорий, которые зарянки занимают из года в год, тогда как другие пустуют или заселяются раз в несколько лет, очевидно, свидетельствует об их разном качестве и привлекательности для гнездящихся птиц. Выявив факторы, определяющие качество территории, мы сможем оценить требования птиц, которые они предъявляют к среде при выборе индивидуального участка обитания.

Сразу же следует указать, что оцениваемое ниже качество территории — это качество квадратов 100 x 100 м, в которых размещались гнезда контролируемых пар. Фактически мы таким образом оценивали лишь пригодность данного квадрата для гнездования. Иногда в отдельных квадратах одновременно размещались гнезда двух, а в исключительных случаях даже трех пар зарянок. Основные участки обитания, таким образом, не вписывались в конфигурацию данного квадрата, а размещались в соседних квадратах. Попытки определить реальные границы индивидуальных участков обитания положительных результатов не дали.

Так, при повторных отловах меченых особей в паутинные сети всегда остается невыясненным, совпадает ли точка отлова с границей участка или размещена внутри него. Можно судить о границах участка, точкая места пения самцов. В пяти прослеженных случаях площадь таких участков была равна 0,86—1,26 га и в среднем составляла 1,16 га.

Но почти каждый самец зарянки имеет, кроме основных, еще и дополнительные точки токования (предпосылка для полигинии), размещающиеся на незанятых свободных территориях, на расстояниях до 200 м от гнезда и более, а между ними могут размещаться участки обитания других пар зарянок. Самки зарянок в период откладки яиц и во время перерывов в насиживании перемещаются с характерным «циканьем», по которому удастся проследить хотя бы часть маршрута их следования. Но площадь, на которой она регистрируется, оказывается намного меньше участка, на котором поет самец. Против ожидания почти ничего не дало и применение магнитофона с демонстрацией записей песни зарянки. Многие самцы вообще не реагировали на записи, воспроизводимые из нижних пологов леса, где зарянки поют лишь в исключительно редких случаях.

Наибольший материал удалось собрать по расстоянию повторных отловов от гнезд для особей, помеченных на гнездах (табл. 1).

Таблица 1

Дистанция между гнездом и местом повторного отлова индивидуально маркированных зарянок в период выкармливания гнездовых птенцов («Маячино», 1979—2003 гг.)

Расстояние от гнезда до места отлова	Число случаев
0—50 м	11
5—100 м	15
101—150 м	13
151—200 м	2
201—250 м	1
251—300 м	2
301—350 м	0
351—400 м	
N	45
M	102,5 м

При Lim 15—400 м 28 птиц из 45 (62,2 %) повторно ловились на территории радиусом 50—150 м. Максимальное удаление от

гнезда с восьмидневными птенцами отмечено для одной самки. Причем поймана она была уже в глубокие сумерки, то есть после захода солнца. Смысл такого удаления от гнезда в очень позднее время остается загадкой.

Средняя дистанция повторных отловов особей, кормящих птенцов, составила 102,5 м.

Некоторое представление о размерах индивидуальных территорий зарянок в репродуктивный период дает расстояние между гнездами соседних пар. В разные годы, в зависимости от плотности гнездового населения, оно варьировало от 76 (1993 г.; $D = 124$ пары/км²) до 149 м (1988 г. $D = 52$ пары/км²), а в среднем для 1986—2003 гг. составило 111,6 м.

Таким образом, два способа определения размеров индивидуальной территории дали примерно одинаковые результаты. Если среднюю между ними — 107 м — принять за диаметр индивидуальной территории, то ее площадь окажется равной 3,6 га. Правда, конфигурации отдельных территорий почти никогда не соответствуют кругу, а гнезда далеко не всегда размещаются в центре занятой площади. При прямоугольной форме участка его площадь будет не более 1,14 га (107 x 107 м).

Два способа оценки качества территории

Мы использовали два способа оценки качества территории — субъективный и объективный.

Субъективный способ оценки качества территории — по формальным признакам.

Признаки качества территории выделены на основании собственных представлений автора о значимости того или иного фактора среды для зарянок, сложившихся на основании многолетнего изучения особенностей их распределения по лесным угодьям таежного северо-запада России.

Использовали балльную оценку каждого признака (от 2-х баллов для одних и до 3-5 баллов — для других) в квадрате 100 x 100 м (1 га). По итоговой сумме баллов определяли значимость каждого из 30 квадратов пробной площади «Маячино» для гнездящихся

зарянок. Общая оценка каждого квадрата оценивалась по 10-балльной шкале.

В качестве признаков качества территории были использованы:

- тип местообитания (состав древостоя) /5 баллов/;
- возраст древостоя /4/;
- плотность древостоя /3/;
- наличие подроста /3/;
- наличие подлеска /3/;
- состав (разнообразие) растений наземного покрова /3/;
- фаутность древостоя (ветровал, корневые подошвы ветровала, сухостой с естественными полудуплами и дуплами, наличие пней и т. д. /по 3/;
- наличие искусственных гнездовых укрытий (ИГУ) /3/;
- наличие водоемов /3/;
- наличие вертикальных или наклонных поверхностей /береговые склоны, ямы, траншеи, канавы) /2/;
- наличие границ между разными типами местообитаний.

Многие из перечисленных факторов непостоянны и изменяются или в течение сезона, или с течением времени (наличие воды; возраст, плотность, фаутность древостоя; состав наземного покрова и др.). Некоторые типы ИГУ недолговечны, служат 1-2 сезона и теряют привлекательность как места гнездования. На деревьях подроста происходит постепенное усыхание нижних ветвей. Грунт с корневых подошв ветровала со временем осыпается, и они перестают привлекать зарянок как места размещения гнезд. По мере загнивания древесины стенки полудупел и дупел начинают осыпаться и также теряют свою значимость для птиц как гнездовые места.

Соответственно изменяются и значение разных территорий, и реакция птиц на происходящие изменения. Отсюда определенная формальность и субъективность сделанных оценок.

Тем не менее мы сочли возможным выполнить субъективную оценку каждого из 30 квадратов пробной площади по 10-балльной шкале (рис. 1).

А. Субъективная оценка (1979—2003 гг.).

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
6,4	3,6	5,5	6,3	6,6	6,4	7,2	5,4	4,0	4,6		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
4,4	3,2	5,2	6,4	6,0	5,3	6,8	6,2	4,6	3,6		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
6,8	3,8	5,4	6,2	7,2	7,5	6,0	6,2	5,6	6,5		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Б. Объективная оценка (1986—2003 гг.)

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	1	3	2	3	4	2	2	1	1		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
2	2	4	4	4	3	3	3	1	1		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	2	5	2	4	5	4	5	4	5		
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

В. Сравнение двух способов оценки (человек/птицы)

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	300 м
<u>4/5</u>	<u>1/1</u>	<u>3/3</u>	<u>4/2</u>	<u>4/3</u>	<u>4/4</u>	<u>5/2</u>	<u>3/2</u>	<u>2/1</u>	<u>2/1</u>			
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	200 м
<u>2/2</u>	<u>1/2</u>	<u>3/4</u>	<u>4/4</u>	<u>4/4</u>	<u>3/3</u>	<u>4/3</u>	<u>4/3</u>	<u>2/1</u>	<u>1/1</u>			
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	100 м
<u>4/5</u>	<u>1/2</u>	<u>3/5</u>	<u>4/2</u>	<u>5/4</u>	<u>5/5</u>	<u>4/4</u>	<u>4/5</u>	<u>3/4</u>	<u>4/5</u>			
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0 м
XX			XIV			X		VI		II		0

* Выделены случаи полного совпадения оценок; подчеркнуты случаи расхождения оценок на ± 1 балл; римскими цифрами обозначены номера визир.

Рис. 1. Оценка качества территории по субъективным и объективным признакам. Пробная площадь «Маячино»

На данных рис. 1 можно убедиться, что ни один из квадратов пробной площади «Маячино» не обладает идеальными признаками для гнездования зарянки. При оценке по 10-балльной шкале среднее качество пробной площади может быть оценено лишь как 5,4 балла.

Объективная оценка качества территории выполнена по различным параметрам, характеризующим особенности размножения

зарянки в Приладожье. Фактически эта оценка «сделана» самими птицами, а потому ее можно считать объективной.

Учетные показатели сведены в табл. 2.

Таблица 2

Значения основных репродуктивных параметров на территориях разного качества

Балл	Число участков	S (га)	D пар/км ²	Средняя величина (N):		
				кладки	успешного вывода	общего вывода
5	6	6	120,3	6,19±0,37(156)	5,73±0,08(113)	4,22±0,37 (151)
4	7	7	87,3	6,13±0,37(142)	5,03±0,13(105)	3,60±0,25 (147)
3	5	5	76,2	6,03±0,12(60)	5,76±0,16(42)	3,42±0,51(79)
2	7	7	45,3	6,04±0,13(51)	5,47±0,15(43)	4,12±0,49 (56)
1	5	5	15,6	6,57±0,29(7)	5,58±0,34(12)	5,58±0,34 (12)

Балл	Усп-сть гн-ния, %	Раз-ные гнезда, %	Про-дукт-сть разм-я pull/км ²	Число pull на пару за сезон	Доля ad ₂ , %	Средний возраст		N лет заселения Max = 13
						♂♂	♀♀	
5	79,3±1,4	25,1	823	7,6	32,6	1,33	1,32	12,3
4	74,4±1,5	28,6	614	6,5	26,8	1,20	1,34	11,3
3	66,6±2,4	34,7	168	4,8	27,7	1,32	1,23	9,8
2	23,2	5,4	1,33	1,38	7,6			
1	74,6±2,4	0,0	62	5,2	27,4	1,25	1,00	1,8

Балл	Среднее число:					Средний ранг
	pull в годы заселения	pull за 14 лет	гнезд	успешных гнезд	случаев бицикли	
5	9,9	20	26	20,2	10,7	1,44
4	9,0	15,7	19,3	16,0	7,5	2,32
3	7,9	13,5	15,8	10,0	4,1	3,41
2	7,2	8,1	7,7	5,9	2,6	3,17
1	4,3	2,9	2,4	2,4	0,9	3,76

Одним из основных признаков, характеризующих качество территории, является частота ее заселения зарянками на протяжении периода исследований. Этот показатель строго соответствует рангу территории.

Такое же соответствие наблюдается и для других важнейших параметров:

- плотности гнездового населения;
- продуктивности размножения;
- среднему числу pull, воспитанных гнездовой парой;
- среднему числу успешных гнезд;
- общему числу найденных гнезд;
- частоте бициклии гнездования;
- доле птиц старшей возрастной группы;
- среднему возрасту самцов.

По другим параметрам, приведенным в табл. 2, указанное соответствие подтверждается или частично (средняя величина кладки, успешных и общих выводков), или не подтверждается (успешность гнездования, общее число разоренных и брошенных гнезд). По двум последним параметрам на первые места вышли территории плохого качества. Нерегулярность гнездования на таких территориях делает их непривлекательными для большинства разорителей гнезд. На самых плохих участках пробной площади за все годы работы не было зарегистрировано ни одного случая разорения гнезд зарянки.

Итоги объективной оценки также представлены на рис. 1. Здесь после перевода субъективных данных из 10-балльной шкалы в пяти-балльную выполнено сравнение оценок, полученных двумя способами. Оказалось, что полное совпадение оценок получено только для 10 квадратов из 30. В 16 случаях (53,3 %) расхождение в оценках было незначительным (± 1 балл), а более существенное несоответствие пришлось только на 4 квадрата (13,3 %). Оценка качества всей пробной площади в целом (средний балл), данная человеком, была чуть ниже, чем «птичья», — 3,07 и 3,23, соответственно.

Таким образом, оценка, данная качеству территории человеком, оказалась более строгой, чем у птиц. Территорий высокого качества в «Маячино», по нашей оценке, было только 3, по оценке птиц — 6. По нашему мнению, участков леса, идеальных для размножения зарянки, в «Маячино» нет (с таким расчетом пробная площадь и подбиралась), поэтому птицы просто выбирают лучшее из того, что есть.

Влияние сукцессии растительности

Подробно этот вопрос обсуждается в отдельной главе. Здесь мы коснемся лишь влияния сукцессии на изменение качества территории. Такое влияние проявляется довольно отчетливо.

До 1995 г. продуктивность размножения зарянки была, например, существенно выше, чем в последнем десятилетии (рис. 2). Причем это было характерно для территорий разного качества: на высококачественных участках продуктивность сократилась на 391 слетка/км² (32,2 %), на хороших территориях — на 22,4 %, на средних — на 58,8 %, а на плохих и очень плохих — на 31,1 %.

Плотность гнездового населения на территориях разного качества

За анализируемый период общая плотность гнездового населения зарянки варьировала между 52 и 124 парами/км². Интересно в связи с этим проследить, как менялось отношение птиц к территориям разного качества. Обратим внимание на табл. 2, где отчетливо проявляется строгое соответствие D рангу (баллу) территории.

Все авторы, уделявшие внимание этому вопросу, для разных видов птиц единогласно отмечают увеличение заселяемости плохих и редко занимаемых участков леса при росте общей D. Логично было бы ожидать, что именно так поведут себя и зарянки в таежной зоне.

Были сформированы выборки из сезонов с высокой, средней и низкой D (табл. 3).

Как выяснилось, с ростом общей D пропорционально возрастала и плотность населения территорий разного качества, в том числе и высокого, и без того населенных плотнее остальных. При росте общей D в 2 раза в квадратах, оцененных в 2 и 1 балл, плотность населения увеличивалась в 1,9 и 2,6 раза, соответственно, то есть возрастала более существенно, чем в квадратах высокого качества (1,65), хорошего (1,47) и среднего качества (1,47). То, что с ростом общей D возрастает и заселенность территорий высокого ранга, свидетельствует о том, что население зарянок в «Маячино» еще не имеет предельного насыщения.

В противном случае изменения D должны были коснуться только территорий более низкого качества. Интенсивное и преимущественное заселение территорий низкого качества при росте общей D, таким образом, можно рассматривать как свидетельство того, что население птиц (или любых других животных) достигло здесь или близко к предельному насыщению.

Таблица 3

Зависимость плотности гнездового населения на территориях разного качества от общего уровня D на пробной площади «Маячино»

Год	D общая пар/км ²	Частные уровни D на территориях разного качества				
		d ₅	d ₄	d ₃	d ₂	d ₁ *
1998	56	108,3	64,3	80	42,9	0
2000	60	108,3	78,6	80	50	0
1989	63	133,3	100	50	14,3	30
1991	68	107,5	107,5	90	64,3	0
М	60	114,3	87,6	75	42,9	7,5
1990	88	166,7	107,5	90	64,3	40
1986	92	166,7	121,4	100	57,1	0
М	90	166,7	114,4	95	68,7	20
1995	116	141,7	107,5	100	71,4	40
1993	124	233,3	150	120	93	0
М	120	187,5	128,7	110	82,2	20

* d₁ — плотность населения на территориях очень низкого качества, оцененных в 1 балл; d₂ — 2 балла и т. д. Выделены средние значения.

Надо полагать, что с ростом D должен сокращаться средний балл качества всей пробной площади (возрастает доля заселенных территорий низкого ранга). Результаты такого анализа представлены на рис. 2.

Установленная связь ($r = 0,45 \pm 0,26$), во-первых, оказалась позитивной, а не отрицательной, как ожидалось. Во-вторых, значение r недостоверно само по себе (двойная ошибка > r). Важнее отметить, однако, что позитивный характер связи дополнительно свидетельствует о том, что население зарянок в «Маячино» далеко от предельного насыщения.

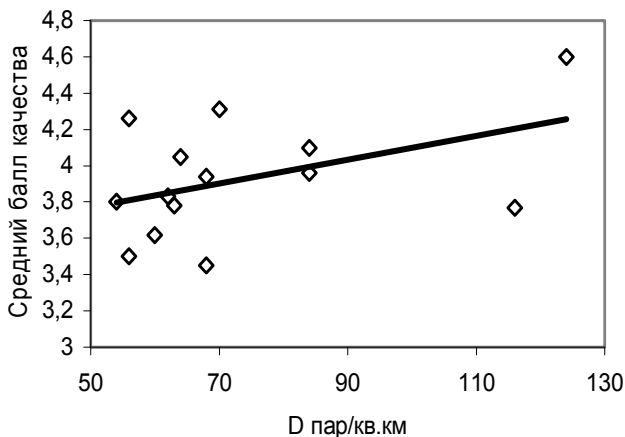


Рис. 2. Соотношение D со средним баллом качества территории на пробной площади «Маячино» в 1986—2003 гг. ($r = 0,45$; $n.st.$)

Мы попытались также проанализировать влияние изменчивости общего уровня D на среднее число птенцов, выращиваемых на территориях разного качества, а также на продуктивность размножения (табл. 4, 5).

Таблица 4

Изменение среднего числа птенцов/сезон, воспитанных на территориях разного качества при разных уровнях общей D

Год	D общая, пар/км ²	Частные уровни D на территориях разного качества					
		d_5	d_4	d_3	d_2	d_{1*}	
1989	63	58	43	41	6	4	
1991	68	53	46	48	23	11	
1998	56	72	32	12			
2000	60	30	43	23	21		
М	60	53,25	41	31	12,5	3,75	
1986	92	76	47	27	23		
1990	88	61	17	44	6		
М	68,5	32	35,5	14,5			
1993	124	64	67	49	12		
1995	116	60	59	52	21		
М	120	64,5	63	50,5	16,5		

* d_1 — плотность населения на территориях очень низкого качества, оцененных в 1 балл; d_2 — 2 балла и т. д. Выделены средние значения.

Таблица 5

Продуктивность размножения на территориях разного качества при разных уровнях общей D

Год	D общая, пар/км ²		Частные уровни D на территориях разного качества				
	d ₅		d ₄	d ₃	d ₂	d ₁ *	
1989	56		967	614	820	86	80
1991	60		883	657	960	329	220
1998	63		1200	457	240		
2000	68		500	614	460	300	
М	60		888	586	620	179	75
1986	92	1987 1267	1988 671	1989 540	1990 329	1991	1992
1990	88		1017	243	880	86	
М	90		1142	457	710	207	
1993	124		1067	957	980	171	
1995	116		1000	843	1040	300	
М	120		1075	900	1010	236	

* d₁ — плотность населения на территориях очень низкого качества, оцененных в 1 балл; d₂ — 2 балла и т. д. Выделены средние значения.

Здесь все оказалось не столь однозначно, как в предыдущих анализах. Отмечены и явные отклонения от наметившихся тенденций. Основная причина отклонений заключается в том, что величина данных показателей связана не только с влиянием плотности населения, а подвержена и воздействию многих других факторов. В частности, и число выращиваемых птенцов, и продуктивность размножения подвержены значительным колебаниям из-за влияния такого непредсказуемого фактора, как разорение гнезд (как и изменчивость успешности размножения). Поэтому подобные показатели лучше исключать из анализа. Они не только не подтверждают выявленных закономерностей, но и препятствуют этому.

Стабильное заселение одних и тех же участков леса на протяжении многих лет и почти каждый раз новыми особями зарянки свидетельствует о четкости работы механизма выбора гнездовых местообитаний у птиц этого вида. Чтобы оценить пригодность территории для выведения потомства, зарянкам требуется совсем немного времени. Вероятнее всего, такая оценка выполняется моментально.

В этом плане очень показателен один пример. После разорения гнезда в ИГУ оно сразу же было расчищено, а уже на 4-й день в построенном новом гнезде появилось 1-е яйцо! Если учесть, что на формирование яйца зарянкам необходимо 4 дня, то, очевидно, новая самка появилась на участке уже в день разорения, сразу же нашла подходящую гнездовую нишу (мог продемонстрировать самец?) и начала постройку гнезда. Времени на сколько-нибудь подробное ознакомление с обстановкой на участке у нее не было.

Скорее всего, птицы оценивают качество территории по самым общим признакам, «не вдаваясь» в детали. Надо полагать, что самым общим внешним признакам местообитания всегда будет соответствовать и определенный набор кормов, укрытий для гнезд и выводков. Тем более, что зарянка — вид отнюдь не стенотопный, не отличающийся какой-то специализацией в питании, не гнездящийся в каких-то особо специфических гнездовых местах, а для укрытия от хищников или непогоды им достаточно или отдельных куртин подроста, подлеска и густого травостоя, или ветровала, ветролома, пустот под валежом, корнями пней и деревьев и т. д.

Эврибионтность во многих сторонах жизнедеятельности зарянки позволяет ей безошибочно различать и выбирать территории, существенно отличающиеся друг от друга. Особо чувствительны они, пожалуй, лишь к возрасту и плотности древостоя. Молодняки зарянки начинают заселять лишь после того, как насаждения достигнут 11-12-летнего возраста, и негативно относятся к стадии жердняков. Позднее возраст древостоя существенного влияния на выбор местообитаний уже не имеет. Не гнездятся птицы этого вида и в древостоях с плотностью менее 0,5 и более 0,8. Нетерпима зарянка также к монокультурам сосны, но заселяет и их при появлении ели под пологом сосновых боров (характерный процесс для современных сосняков Карелии). Даже сфагновые сосняки осваиваются зарядкой при наличии подроста ели и развитого полога из черничника. Правда, этот тип местообитаний заселяется только по периферии, у границ с другими типами подходящих насаждений.

Интересно, что самцы весной оценивают степень пригодности выбираемого участка леса также первоначально по внешним

признакам. При работе по изучению экологических последствий применения гербицидов в лесном хозяйстве один участок хвойно-лиственных молодняков с культурами сосны был подвергнут авиацимической обработке. Все лиственные деревья на нем засохли, но оставались на месте. На другом участке осветление культур выполняли вручную. Все лиственные деревья были здесь полностью вырублены. Оба участка превратились в сосновые монокультуры, к которым зарянка относится негативно. Но на следующий год после проведения ухода за культурами зарянки не появились только на участке ручного ухода. На участке авиацимухода, где сухие лиственные деревья оставались на корню, ее численность даже увеличилась (шел процесс освоения молодняков лесными птицами). В период выбора гнездовых территорий и чуть позднее, при образовании пар, лиственные деревья в Карелии стоят еще без листьев. Это и обмануло птиц, которые восприняли сухие лиственные деревья как живые.

Стремление к гнездованию на границе разных типов местообитаний, часто резко различающихся по многим признакам, в целом можно считать вполне оправданным. Чем разнообразнее среда обитания, тем меньше вероятность каких-то неблагоприятных воздействий. Если они будут проявляться в одном из лесных выделов, то могут быть компенсированы за счет другого (других, если граничат сразу несколько типов местообитаний).

Столь же четко работает у зарянки и механизм выбора места для гнезда. На это указывают многочисленные случаи повторного заселения искусственных и естественных гнездовых укрытий (разумеется, при условии их регулярного освобождения от остатков старых гнезд). Во всех известных случаях (более 250) одни и те же укрытия занимали разные особи, то есть все они одинаково реагировали на особую пригодность именно избранных укрытий при наличии большого числа других. Одно из таких укрытий — искусственное полудупло в пне на обочине лесной дороги, маскировка входного отверстия — сухие и живые листья папоротника, разные самки заселяли 12 сезонов. Многие другие ИГУ использовались по 2—8 лет.

Наличие воды (лесные ручьи, мелиоративные каналы, лужи с талой водой) на участке обитания в целом позитивно влияет на привлекательность территории, но обязательным для зарянки не является. Столь же успешно и даже много чаще селятся они и на суходолах, удаленных от источников воды. Водоемы, в том числе и временные микроводоемы, играют важную роль в периоды весенних возвратов холодов. Водные беспозвоночные животные и их личиночные стадии сохраняют достаточно высокую двигательную активность и во время похолоданий. В подобных ситуациях они становятся почти основным кормом многих мелких птиц (гл. 1).

Можно отметить также, что во всех случаях зарянки, зимовавшие в Карелии, также держались около незамерзающих участков рек и ручьев.

Границы местообитаний. Вторичные таежные леса, нынче доминирующие в Карелии, отличаются удивительной пестротой и мелкоконтурностью выделов, на что зарянка реагирует весьма позитивно. Все высококачественные и многие «хорошие» квадраты пробной площади отличались наличием и большой протяженностью границ между несколькими типами местообитаний. Напротив, участки самых низших рангов находились внутри довольно однообразных угодий.

На границах местообитаний чаще всего располагаются и гнезда зарянок. Как уже отмечалось, наличие куртин густого елового подраста всегда увеличивает привлекательность участков леса для зарянок. Однако непосредственно под пологом куртин они никогда не гнездятся (только около редин, если таковые есть в наличии), а размещают гнезда только по периферии куртин, на границе с другими типами местообитаний.

Фаутность древостоя. Привлекательны для зарянок и различные виды фаута, которые используются как места для постройки гнезд или как укрытия от неблагоприятных воздействий и хищников. Но с течением времени отношение к некоторым видам фаутности может меняться.

Ветровал (ветролом). Будучи еще охвоенным, ветровал ели является почти идеальным укрытием для выводков и линяющих

взрослых зарянок. Еловый ветровал, наиболее часто встречающийся в лесах Карелии, и после осыпания хвои не теряет своих защитных свойств для птиц.

Штормовыми ладожскими ветрами ель (и даже группы из нескольких деревьев ели) часто выворачивается вместе с корневой подошвой. По мере осыпания грунта между корневыми жилами и за сплетением мелких корней, а также под дерновиной образуется множество хорошо замаскированных ниш, которые зарядки и некоторые другие лесные птицы используют для размещения гнезд. Но после освобождения от грунта и части сгнивших корней «вывороты» теряют свою привлекательность для птиц и уже непригодны для гнездования.

Валежник после обрастания мхом и растениями наземного покрова используется и для гнездования (торцевые пустоты, ниши под стволом и опадом), и как место укрытия для птенцов зарядки в первые дни после вылета из гнезда.

Сухостой. Сам по себе для зарядок практически ничего не значит, но дупла (в т.ч. торцевые) и полудупла, образующиеся на местах выпадения сучьев или кормежки дятлов, используются зарядками как места постройки гнезд.

Полудупла, пригодные для гнездования, чаще всего встречаются на сухостое лиственных пород деревьев.

Пни. Во вторичных лесах, выросших на месте рубок, пни различных размеров (древесина на разных стадиях загнивания) встречаются в изобилии. В полуразрушенных пнях, а также в результате кормежки дятлов на пнях образуется множество разнообразных ниш, некоторые пригодны для размещения гнезд. Приемлемые для этого укрытия формируются на месте сгнивших корневых жилах или между ними, под нависающим основанием пня. Используются зарядками и ниши под изгибами корней в вертикальной плоскости. Изредка гнездовые укрытия образуются также за отставшей корой крупных сосновых пней.

В гнилых березовых пнях древесина проседает так, что в верхней части внутри тубуса из коры образуются удобные для размещения гнезд торцевые пустоты.

При гнездовании на пнях зарянки предпочитают укрытия, расположенные ниже уровня растений наземного покрова. В беспокровных лесных ассоциациях поэтому использование пней для гнездования встречается очень редко.

Лесной опад (упавшие на землю отмершие ветви, хвоя, листья, куски коры и древесины). Обычно опад равномерно распределяется по поверхности земли, лишь в определенных ситуациях образуя более или менее значительные скопления. Опад, как правило, скапливается вокруг старых лиственных деревьев или между стволами многоствольных деревьев. Внутри таких скоплений всегда образуются глубокие и хорошо замаскированные ниши, в которых зарянки и строят гнезда. Этот способ размещения гнезд для хвойных лесов нехарактерен и чаще всего встречается в старых лиственных лесах (надо полагать, он будет одним из основных в южной тайге).

Лесные кочки. Обычно их не рассматривают как один из видов фауны, но большинство кочек развивается на месте сгнивших пней или развалившихся корневых подошв ветровала, обрастающих моховой дерновиной и растениями покрова. Разнообразных ниш, хорошо укрытых в травостое или кустарничках, на кочках образуется довольно много, и местами подобный способ размещения гнезд становится одним из основных.

Кормовая база. Это слабое место большинства орнитологических работ. Наша не исключение. Мы предприняли попытку оценить состав и обилие беспозвоночных животных в «Маячино» (Зимин, 1988), но применительно к зарянке это практически ничего не дало, поскольку ее питание в районе исследований пока не изучалось. Судя по данным, приведенным для других регионов (т. 2), зарянка не отличается особой избирательностью в отношении насекомых и других беспозвоночных животных и легко переходит с одного вида на другие. Можно допустить, что нормально существовать она способна в любых заселяемых ею типах местообитаний. Но оказывает ли обилие кормов какое-нибудь влияние на выбор индивидуальной гнездовой территории, пока ничего определенного сказать нельзя.

По нашему мнению, птицы ориентируются прежде всего на общий облик местообитаний, ни одно из которых просто не может не иметь более или менее развитой фауны беспозвоночных животных. К тому же выбор территории происходит ранней весной при низком видовом разнообразии и обилии беспозвоночных животных, по которым совершенно невозможно судить о том, что будет с энтомофауной, состав которой подвержен существенным сезонным изменениям, в дальнейшем. Пики обилия различных видов беспозвоночных из года в год повторяются в определенной последовательности, но численность одних, скажем, весенних видов никак не свидетельствует об уровне численности видов с летними пиками. Это тем более невозможно при жизни в неустойчивой среде обитания. Поэтому состояние кормовой базы при выборе индивидуальных гнездовых территорий вряд ли может иметь сколько-нибудь существенное значение.

Изменения качества территории

Качество отдельно взятых территорий не остается стабильным и подвержено более или менее существенным изменениям. Можно выделить две основные группы изменений в среде обитания:

1. Естественные, закономерные процессы, стабильно осуществляющиеся на протяжении всего периода существования местообитания.

2. Спонтанные, часто непредсказуемые изменения, обычно происходящие локально и действующие временно.

В настоящее время необходимо учитывать также и антропогенную трансформацию среды обитания, влияющей на природу как глобально, так и локально. По силе, масштабам и глубине воздействия может превышать влияние естественных факторов.

Среди изменений первой группы прежде всего следует остановиться на сукцессии растительности. Этот процесс осуществляется постоянно в любом типе местообитаний и на каждом участке территории. Изменяются лишь темпы его осуществления — очень высокие на первых этапах формирования лесных насаждений и замедляющиеся, но не прекращающиеся с увеличением их возраста (гл. 10).

Стабильно происходит и процесс гниения древесины в сухостое и пнях, что приводит, например, к изменению пригодности полудупел и дупел для гнездования. Когда истлевшая древесина начинает осыпаться внутрь полудупла, оно полностью теряет привлекательность как место размещения гнезда.

Постоянно в течение всей жизни каждого дерева происходит изменение архитектоники крон и строения отдельных ветвей. Под-рост ели теряет свои защитные функции после постепенного отмирания нижних ветвей.

Характер размещения вторичных, третичных и т. д. побегов на ветвях ели, например, изменяется с возрастом. До 30-40-летнего возраста ели непригодны для гнездования желтоголового королька, поскольку побеги всех порядков расположены почти горизонтально или слегка наклонены книзу. Только на елях большего возраста побеги низших рангов начинают свисать параллельными рядами, между которыми королек и подвешивает гнездо.

На хорошо освещенных участках леса концы длинных нижних ветвей молодых елей опускаются до земли, засыпаются опадом и постепенно обрастают моховой дерновиной. Возникающие в результате шалашеобразные пустоты становятся привлекательными для зарянки как хорошо укрытые гнездовые места.

Вторая группа изменений в среде обитания, приводящих к временной смене качества территории, также оказывает на птиц серьезное влияние. К группе спонтанных изменений можно отнести:

- появление ветровала и ветролома на участке;
- развитие локальных очагов размножения беспозвоночных животных;
- урожай (неурожай) лесных ягод;
- внезапное затопление территории водами лесных ручьев, разливающихся после ливней или постройки плотин бобрами;
- проведение различного рода рубок леса (санитарные, рубки ухода, выборочные и т. д.);
- лесные пожары;
- чрезмерно засушливые (дождливые) периоды;
- изменения численности основных разорителей гнезд, хищников;

— поздние сроки снеготаяния (в густых спелых ельниках лед в наземных нишах сохраняется до 1-й декады июня).

Как показано в гл. 10, зарянка очень чувствительна к изменениям, происходящим в результате сукцессии растительности. Поскольку часть пробной площади была занята молодыми лесами, для которых характерны высокие темпы этого процесса, оценку качества территории мы проводили отдельно для каждого пятилетнего периода.

Чтобы было понятнее, как образуется разница в оценке качества отдельных квадратов и как оно изменялось на протяжении 24 лет, выбрали 12 квадратов пробной площади и проследили за динамикой трех (из 16) параметров, по которым выполнялась оценка качества (табл. 6). Данные таблицы демонстрируют удивительный размах колебаний плотности гнездового населения, продуктивности размножения и частоты заселения избранных квадратов по годам и периодам.

Таблица 6

Изменчивость демографических и репродуктивных показателей качества территории в избранных квадратах «Маячино»

Годы (п лет)	Показатели	№ квадратов						
			1	4	7	10	13	25
1979— 1985 (7)	D пар/км ²	Lim	0—150	0—100	0—200	0—200	0—200	0—100
		M	50	64	86	93	129	21
		Lim	0—1500	0—1200	0—1100	0—1400	0—1800	0—600
	Прод pull/км ²	M	700	628	671	857	1071	157
		Частота засел.	0,4	0,4	0,7	0,86	0,86	0,28
		Lim	0—300	100—200	0—200	100—200	100	0—100
1986— 1990 (5)	D пар/км ²	M	140	117	100	117	100	40
		Lim	0—2700	0—2100	0—1000	600—1800	0—1200	0—600
		M	1320	1060	740	1020	880	280
	Прод pull/км ²	Частота засел.	0,8	1	0,8	1	1	0,4
		Lim	100—300	100—300	100—200	0—100	0—200	0—100
		M	150	150	167	83	117	67
1991— 1996 (6)	D пар/км ²	Lim	0—1800	0—2800	0—2800	0—1500	0—2600	0—1000
		M	1000	1117	1550	1050	1117	367
		Частота засел.	1	1	1	0,83	0,83	0,67
1997— 2003 (6)	D пар/км ²	Lim	100—200	0—200	0—200	0—200	0—300	0—100
		M	150	100	117	117	143	83
		Lim	700—2300	0—1400	0—1400	0—1700	0—2100	0—1200

Окончание табл. 6

Годы (п лет)	Показатели	№ квадратов						
			29	24	9	8	6	5
В целом	Прод pull/км ²	M	1537	750	717	1867	983	533
	Частота засел.		1	0,8	0,8	0,83	0,88	0,83
		Lim	50—150	64—150	86—167	83—117	100—143	21—83
	D пар/км ²	M	119	110	117	110	129	52
		Lim	700—1537	628—1117	671—1550	857—1867	880—1117	157—533
	Прод pull/км ²	M	1054	871	917	942	1021	329
	Частота засел.		0,8	0,87	0,83	0,87	0,87	0,54
1979— 1985 (7)	D пар/км ²	Lim	0—100	0—100	0—100	0—100	0—0	0—0
M		57	57	43	50	0	0	
		Lim	0—600	0—1200	0—1300	0—900	0—0	0—0
	Прод pull/км ²	M	243	150	400	328	0	0
		Частота засел.		0,4	0,67	0,4	0,8	0
1986— 1990 (5)	D пар/км ²	Lim	0—100	0—200	0—100	0—200	0—100	0—200
M		40	120	40	100	40	80	
		Lim	0—1200	0—1600	0—500	0—1100	0—700	0—2300
	Прод pull/км ²	M	460	960	180	580	280	620
		Частота засел.		0,4	0,8	0,4	0,8	0,4
1991— 1996 (6)	D пар/км ²	Lim	0—0	0—400	0—100	100—100	0—100	100—200
M		0	133	67	100	33	150	
		Lim	0—0	0—1000	0—1100	0—1200	0—500	2400
	Прод pull/км ²	M	0	660	617	800	83	1350
		Частота засел.		0	0,8	0,67	0,8	0,33
1997— 2003 (6)	D пар/км ²	Lim	0—100	100—200	0—200	0—200	0—100	0—200
M		67	133	67	100	50	83	
		Lim	0—1200	0—900	0—2100	0—1100	0—1100	0—1300
	Прод pull/км ²	M	367	300	783	533	300	583
		Частота засел.		0,67	0,8	0,5	0,83	0,5
	D пар/км ²	Lim	0—67	57—133	40—67	50—100	0—50	0—150
M		58	100	54	85	33	75	
		Lim	0—460	150—960	180—783	328—800	0—300	0—1360
	Прод pull/км ²	M	367	546	504	550	154	612
		Частота засел.		0,4	0,75	0,5	0,79	0,29

Кроме того, сравнение динамики названных показателей позволило судить о достаточно тесной взаимосвязи их друг с другом (рис. 6, 7).

Средние значения D колебались от 0 до 167 пар/км² (годовые — до 400 пар/км²), средняя продуктивность размножения — от 0 до 1867 pull/км² (до 2800), а частота заселения квадратов — от 0 до 1.

Направленность изменений избранных параметров не всегда была синхронной даже в одном отдельно взятом квадрате, хотя в целом взаимосвязь между ними была убедительной: $r D/\text{прод.} = 0,83 \pm 0,1$; $r D/\text{частота заселения} = 0,90 \pm 0,06$ и $r \text{прод./част.} = 0,76 \pm 0,1$ (рис. 5—7).

Столь же изменчивы были и все остальные репродуктивные параметры, которые использовались для оценки качества квадратов. Динамика изменчивости качества квадратов по отдельным периодам показана на рис. 2—4.

1979—1983 гг.

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	1	3	5	2	3	3	3	1	1	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
3	2	3	3	3	3	3	2	1	1	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
2	2	1	3	3	5	3	5	4	3	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	

1989—1993 гг.

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	2	5	5	3	4	2	2	2	1
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
2	2	2	4	4	4	4	3	1	2
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	3	3	3	4	4	5	5	5	4
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

1998—2003 гг.

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	3	4	4	3	4	2	3	1	1
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
2	2	2	5	5	3	4	2	1	1
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	4	4	2	5	5	4	4	5	4
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Рис. 3. Изменение общего статуса отдельных квадратов пробной площади «Маячино» в разные периоды

1986—1991 гг. (6 лет)

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
4	3	5	2	5	4	2	3	1	3	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	2	5	5	5	4	4	3	0	1	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	3	5	2	3	6	6	6	5	4	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

1992—1996 гг. (5 лет)

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	0	2	4	3	4	2	3	2	0	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
2	3	4	4	5	4	5	5	1	1	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
4	2	5	3	3	4	5	4	5	5	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

1997—2003 гг. (6 лет)

*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
6	0	3	2	3	5	4	4	1	0	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
2	3	5	5	6	3	4	5	1	0	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
5	4	4	3	4	4	5	4	5	6	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Рис. 4. Изменение частоты (числа лет) заселения квадратов, пробной площади «Маячино» в разные периоды

*16	*20,5	*6	*24,5	*8,5	*13,5	*26	*29,5	*29,5	*20,5	*
13	29	24	5	17	7	24	19	24	29	
1	30	22	28	26	6,5	16,5	25	29	30	
*20,5	*27,5	*8,5	*15	*11	*12	*10	*17	*29,5	*27,5	*
21,5	19	11	16	3	14,5	4	10	26,5	26,5	
27	25	5	8	3,5	25	16,5	12	29	30	
*7	*19,5	*4,5	*24,5	*18	*3	*2	*1	*4,5	*13,5	*
7	21,5	7	19	14,5	12	3	9	3	1	
3,5	15	11	23	10	13,5	9	13,5	6,5	2	
*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Рис. 5. Изменение средних рангов отдельных квадратов за последовательные периоды 1986—2003 гг. (верхняя цифра — средний ранг за 1986—1991 гг.; средняя — за 1992—1997 гг.; нижняя — за 1998—2003 гг.)

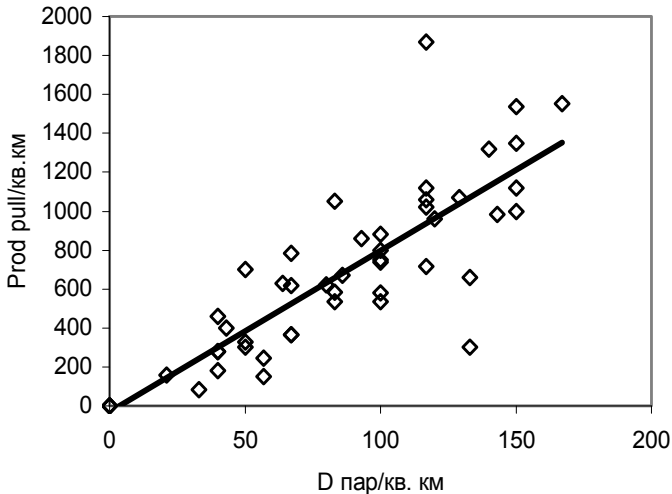


Рис. 6. Соотношение динамики плотности гнездового населения и продуктивности размножения в 12 избранных квадратах пробной площади «Маячино» в 1979—2003 гг. ($r = 0,83 \pm 0,1$)

Если рассмотреть причины непостоянства любого из показателей качества территории, то окажется в итоге, что ее изменчивость предопределена. Это связано с жизнью в неустойчивой среде обитания, в которой самой характерной общей чертой абсолютного большинства средовых факторов является их непостоянство.

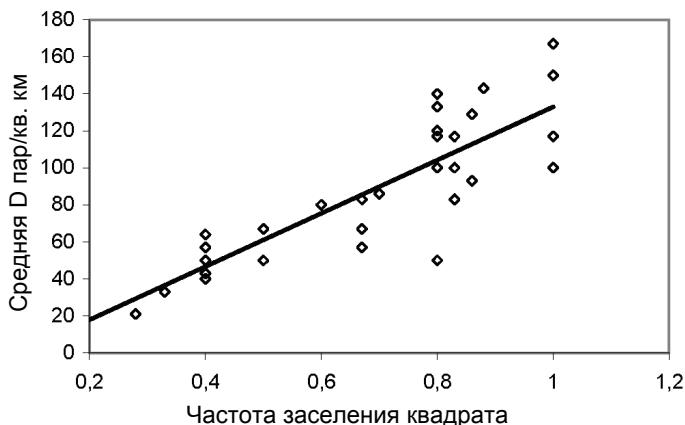


Рис. 7. Соотношение средней плотности гнездового населения и частоты заселения квадрата, пробной площади «Маячино» в определенные периоды ($r = 0,9 \pm 0,06$)

Факторы, влияющие на величину всех показателей, использованных для объективной оценки качества территории, рассматривались в соответствующих главах, и дублировать здесь их не имеет смысла.

Отметим только, что нередко с распределением зарянок по пробной площади обнаруживались весьма неожиданные связи. Так выяснилось, например, что направление ветров, господствующих на Ладожском озере в период, предшествующий началу размножения зарянок, может изменить схему обычного размещения индивидуальных участков обитания зарянок. Когда устойчивые западные и северо-западные ветры нагоняют к юго-восточным берегам огромные массы плавающих льдов (часть выдавливается на прибрежные луга), это сказывается на микроклимате прибрежных лесов. Сдерживаются процессы таяния снега. В густых старых ельниках он задерживается до первых чисел июня. Многие пригодные для размножения участки леса остаются под снегом. Это сопровождается определенным перераспределением зарянок по территории. Кроме того, зарядки переходят к наземному гнездованию, поскольку наземные ниши остаются под снегом, не освободились ото льда или залиты талой водой.

Увеличение высоты размещения гнезд обычно сопровождается ростом их разоряемости, и в итоге снижаются успешность и общая продуктивность размножения, сокращается доля пар, воспитывающих по два выводка за сезон.

Аналогичные последствия для зарянки имеют многоснежные зимы в годы с затяжной холодной весной. В старых густых ельниках снег также окончательно исчезает лишь в конце мая — начале июня.

Наплыв больших масс плавающих льдов влияет и на других птиц. Льдом в подобных ситуациях срезается прошлогодняя генерация тростников. Колонии малых и обыкновенных чаек вынуждены смещаться на территории с уцелевшими тростниковыми шлейфами. Полностью исчезает с прошлогодних мест гнездования и дроздовидная камышовка (Попельных, 2002).

О негативных последствиях антропогенной трансформации естественной среды известно многое. Мы столкнулись с некоторыми из них при работе в молодняках.

В периоды затяжных ливневых дождей в дуплянках-синичниках, высверленных на станке, была отмечена повышенная смертность птенцов и гибель кладок. Вода, попадавшая внутрь таких дуплянок через леток и затекавшая под крышки, не имела стока и затапливала гнезда. В этот же период в молодняках находили гнезда певчих дроздов, развалившиеся от чрезмерного намокания. Ничего подобного не наблюдали в спелых лесах заповедника «Кивач», где до 80 % жидких осадков задерживаются кронами деревьев. Здесь в течение многих лет контролировали гнездование дуплогнездников в 1500 точно таких же сверленных синичниках и несколько сотен гнезд певчего дрозда.

Не наблюдали в заповедных лесах и крупных разливов лесных ручьев, с которыми пришлось иметь дело на территориях, практически полностью вырубленных и занятых молодняками и необлесившимися вырубками на огромных пространствах. Именно при разливах ручьев после ливней и отмечены факты гибели гнезд наземногнездящихся птиц, включая и зарянку.

Столь же изменчивы и сами местообитания зарянок, параметры которых использованы нами для субъективной характеристики качества территории. Большинство из них рассматривалось в предыдущих главах (гл. 1, 10) и в начале данной главы.

Особенностью обитания зарянки в «Маячино» является ее гнездование в ИГУ. Наличие пригодных для гнездования исправных ИГУ всегда положительно отражалось на заселенности отдельных участков леса. Подробно это рассматривается в отдельной главе, поэтому здесь мы ограничимся только одним самым общим выводом: использование ИГУ способствует улучшению качества территории и заселению зарянками таких участков леса, которые прежде игнорировались ими как пригодные для размножения.

Таким образом, и качество территории зарянок в таежной зоне, и определяющие его показатели чрезвычайно изменчивы, поскольку подвержены прямому и косвенному влиянию огромного числа факторов неустойчивой внешней среды.

Глава 12

ОСОБЕННОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ ГНЕЗД И ОСНОВНЫЕ ТРЕБОВАНИЯ К ГНЕЗДОВОМУ МЕСТУ

Размещение гнезд в таежных лесах

Зарянки, населяющие лесные уголья таежного северо-запада России, для размещения гнезд используют большую часть жизненного пространства от подземных ниш до верхних пологов леса, где заселяют дупла, удаленные от земли до 8 м.

Способы размещения гнезд

Достаточно разнообразны (табл. 1, рис. 1) и по самой общей оценке могут быть разделены на две большие группы — наземные и надземные. По общему числу найденных гнезд вторая группа несколько превосходит первую (57,7 %).

Среди построенных на земле наиболее часто (37 %) встречались гнезда, размещавшиеся в основании стволов, между корней деревьев и пней, в основании кочек (14,8 %), а также в стенках вертикальных и наклонных поверхностей (14,2 % приходилось на береговые склоны, стенки ям, канав и пр.). Обычно также использование для постройки гнезд укрытий, образующихся под изгибом основания ствола (9,8 %) или под стволами валежника (7,7 %). Остальные способы размещения гнезд из числа указанных в табл. 1 встречались реже.

Из оригинальных способов размещения гнезд отметим использование «шалашеобразных» укрытий, образующихся под концами длинных еловых лап, лежащих на земле под некоторым углом к поверхности. Такие ветви образуются на молодых елях, одиночно растущих на хорошо освещенных участках леса. Концы нижних еловых лап, опускаясь на землю под собственной тяжестью, постепенно засыпаются опадом и обрастают моховой дерновиной.

Таблица 1

Способы размещения гнезд в естественных укрытиях

	Ельники			Сосняки			Листв. леса	Молодня- ки хвойно- листв.	Все- го
	А	В	С	Д	Е	Ф			
Наземные									
В стенках ям, канав, в береговых склонах	5		21	7		2		6	41
В основании кочек	5	8	2		1	11		15	42
В основании пней	7	9	1	9		1		7	34
Между корней	10	31	8	1				21	71
Под изгибом корней		5					5	4	14
Под изгибом основания ствола	8	10		2		2		6	28
Под стволом валежника	5	9	2				3	3	22
Между или у стволов валежника				1				1	2
В торце валежника							1		1
Под куском коры		1	1						2
Под опадом	1	2						2	5
Открыто	1	1		4				3	9
В «шалашике»	1	2		1				3	7
На стволе валежника под опадом			1						1
Всего	43	102	15	25	1	16	9	74	285
Надземные									
«Выворот», земляная часть	34	41	31	2		1	7	26	142
«Выворот», дерновина	3	22					2		27
«Выворот», боковая часть	2	1	3					1	7
Полудупло:									
в основании пня	2	2	2					3	9
в стенке пня	22	9	12	3	1	4	9	11	71
в торце пня		1	1					5	7
Дупло	1	4	8	1			6	2	22
Трещины в стволе		2							2
За отставшей корой		3						1	4
В стенке кочки	13	31	11	10	2	2	3	6	78
На вершине кочки	1	4	6		1			5	17
В опад в мутовке стволов	1							2	3
Всего	79	120	74	16	4	7	27	62	389
	122	222	89	41	5	24	37	137	674

Надземное размещение гнезд зарянки в таежных лесах на северо-западе России в абсолютном большинстве случаев связано с фаутностью древостоя или с последствиями хозяйственной деятельности человека. В старых и приспевающих лесах Приладожья, открытых мощным штормовым ветрам, дующим с озера, фаутность древостоя бывает особенно высокой. Ветровал и ветролом встречаются здесь буквально на каждом шагу, иногда образуя труднопроходимые завалы.

Особенно велика фаутность еловых и елово-березовых древостоев на заболоченных почвах. Поверхностная корневая система елей не обеспечивает прочного закрепления более или менее крупных деревьев, которые сильными ветрами выворачивает вместе с корневой подошвой. Кроны деревьев образуют при этом привлекательные для птиц укрытия, а в грунте и между корней «вывороты» возникает множество разнообразных пустот, вполне пригодных для размещения гнезд зарянки и других таежных воробьиных.

Сосна практически не используется зарядкой для размещения гнезд. Только кормовые полудупла дятлов в очень старых толстых пнях с последними стадиями загнивания древесины иногда становятся пригодными для постройки гнезд.

Лиственные деревья в таежных лесах часто бывают подвержены различным заболеваниям, приводящим к усыханию, затем к обламыванию отдельных сучьев и кроны и образованию пней самых разных размеров.

Фаутные лиственные деревья привлекают многих насекомых-древоточцев и изобилуют их личинками. Обилие насекомых не остается без внимания дятлов и синиц, которые в поисках корма делают в стволах огромное количество кормовых полудупел. Из десятков тысяч таких полудупел для гнездования зарянки пригодны единицы. Но любые полудупла подходящих размеров путем простейших операций, выполненных ножом или даже заостренным сучком, легко превращаются в удобные для гнездования зарянки ИГУ.

В фаутных лиственных деревьях и пнях строят дупла первичные дуплогнездки, которые затем используют вторичные дуп-

логнездники и зарянка. Также заселяются этими птицами и полости, образующиеся на местах выпадения толстых сучьев.

Кора спелых лиственных деревьев очень устойчива к гниению, поэтому на вершинах пней рыхлые внутренние слои истлевшей древесины, как правило, проваливаются внутрь, и кольца из коры и чашеобразные полости от просевшей древесины образуют т. н. торцевые полудупла.

Полудупла этого типа используются для постройки гнезд многими таежными птицами, включая зарянку. В Карелии торцевые полудупла в основном образуются на пнях березы. Сверху они чаще всего открыты, но особенно охотно птицы заселяют торцевые дупла с подобием крыши из загнувшейся коры.

Во вторичных лесах, преобладающих ныне в тайге на северо-западе России, после рубок главного пользования остается огромное число пней, древесина постепенно гнивет. Они заселяются древоточцами, в поисках личинок которых дятлы делают кормовые полудупла. Такие полудупла обычно расположены внутри полога растений наземного покрова, то есть хорошо замаскированы, и потому особенно привлекательны для зарянок.

Потребителями личинок насекомых, обитающих в пнях, являются также барсуки. Они выламывают в пнях аккуратные пустоты, по форме и размерам пригодные для гнездования зарянки.

Бурый медведь разламывает пни, заселенные муравьями. Такие пни не привлекают зарянок ни до, ни после того, как их разрушил зверь. Никаких полостей в древесине пней, разрушенных медведем, не образуется.

Как некую переходную форму от наземного гнездования к наземному можно рассматривать случаи гнездования зарянки в полостях, образующихся внутри опада из листьев и обломков веток, скапливающегося в основании многоствольных мутовок. Их образуют обычно серая и черная ольха, а также береза. Размещены они бывают на высоте 0,2–0,8 м от поверхности земли. Зарянки используют данный способ размещения гнезд, как правило, в местобитаниях влажного типа.

Береза — одна из основных лесообразующих пород темнохвойной тайги. Ее кора очень устойчива к гниению и хорошо сохраняется после полного загнивания древесины и превращения ее в сыпучую труху. Обломки березовых пней образуют «тубусы» из коры, встречающиеся в таежных лесах в большом количестве. Казалось бы, тубусы, лежащие во мху или среди густого полога лесных кустарничков, могли бы стать идеальным местом гнездования зарянки и других наземногнездящихся птиц. Однако из многих сотен просмотренных «тубусов» гнездо было построено только в одном, наклонно «притопленном» в сфагновой дерновине на вершине кочки. Основная причина негативного отношения зарянки к гнездованию в горизонтально лежащих «тубусах» из березовой коры заключается, на наш взгляд, в отсутствии задней стенки, что не соответствует сложившимся требованиям зарянки к гнездовому месту.

Резким отклонением от стереотипа является появление совершенно открытых гнезд (овсяночьего типа). Такой способ размещения гнезда зарянке тем более непонятен, на участках открытого гнездования были укрытия, полностью пригодные для гнездования (заселялись ранее).

Наземные гнездовые укрытия, используемые зарянками для размещения гнезда, имеют несколько общих признаков:

— их размеры соответствуют наружному диаметру гнезда (изредка — лотка);

— полость может быть ограничена:

а) со всех сторон более или менее прочным грунтом (укрытия в береговых склонах, стенках ям и т. д.);

б) стенки и свод — древесина, пол — грунт (в основании стволов и пней, между корней);

в) стенки и дно — грунт, свод — древесина (под изгибом основного ствола, под вертикальными изгибами корневых жил, под валежом и кусками коры, лежащими на земле);

г) со всех сторон окружена древесиной (торцы валежника);

д) дно — грунт, остальное — слежавшийся лесной опад из обломков веток, кусков коры и древесины, листьев, хвои (гнезда под опадом);

— входное отверстие размещается на 2-3 см выше донного углубления;

— стенки и потолок достаточно прочны, не осыпаются;

— внутреннее пространство свободно от свисающих корней, гифов трутовиков, выступающих кусков древесины и т. п.;

— передняя часть потолка или заканчивается над передним краем гнезда, или выдвинута вперед в виде навеса;

— вход в гнездо снаружи замаскирован более или менее густыми растениями наземного покрова или камуфлируется различными деталями опада и ветвями деревьев, растущих рядом;

— сухость субстрата в период постройки гнезда.

При переходе к гнездованию над поверхностью земли способы размещения гнезд (см. табл. 1) только на первый взгляд становятся иными. На самом деле и при наземном гнездовании требования, предъявляемые к субстрату и самим гнездовым укрытиям, остаются такими же, как и при наземном их размещении. Изменяются главным образом высота расположения гнезд и их наружная маскировка, часто отсутствующая.

Около 70 % зарянок сохраняет верность стереотипу выбора грунтовых ниш, расположенных в корневых подошвах ветровала. По сути пустоты в грунте выворотов имеют почти полное сходство с наземными земляными укрытиями. В выворотах для гнезд выбираются полости, в которых потолок и одна или обе боковые стенки чаще всего образованы толстыми корневыми жилами. Ниши, образующиеся на месте выпавших камней или крупных фрагментов грунта, как правило, бывают окружены плотным сплетением мелких корней и грунта. Требования к таким нишам те же, что и для грунтовых наземных укрытий.

Другая группа гнездовых укрытий — в дерновине корневых подошв ветровала — не отличается особой прочностью и, видимо, по этой причине не столь популярна у зарянок (15,3 % всех ниш в выворотах). Эти ниши по сути являются аналогами наземных ниш в основании кочек или шалашеобразных укрытий. Укрытия в стенках и на вершинах кочек практически такие же, как и в их основании, только иногда донное углубление размещается не на грунте, а в самой дерновине.

Под крупными или многоствольными лиственными деревьями опад, постепенно накапливаясь, образует высокие пристволовые кочки. Высоко поднимается опад и в мутовках стволов. Соответственно увеличивается и высота размещения гнезд в опаде. Используемые при этом пустоты ничем не отличаются от наземных гнездовых укрытий в опаде.

Ничего принципиально нового не представляют собой полудупла и дупла. С подобными полостями, со всех сторон окруженными древесиной, мы уже встречались, например, в укрытиях внутри торцевых полостей валежин. Естественных полудупел в лесу великое множество. Это всегда либо следы кормежки лесных животных барсуки, медведи и птиц (в основном дятлы), либо результат гниения древесины фаутного древостоя (торцевые дупла пней, главным образом березовых; места выпадения более или менее крупных сучьев). Из тысяч таких полудупел для гнездования зарянки подходят лишь единицы, те, что соответствуют гнездовому месту по форме, размерам, прочности древесины, отсутствию резких выступов, перекрывающих внутреннее пространство полости, у которых входное отверстие расположено выше дна полудупла, и т. д.

Дупла (главным образом старые дупла дятлов) используются зарядкой в таежных лесах нередко (5,6 % всех надземных гнезд). Здесь гнездовое место со всех сторон окружено древесиной, но дно расположено много ниже уровня, нужного зарядкам. Птицы, однако, способны приподнять его, выкладывая мощное основание гнезда из прелых листьев и мха.

Таким образом, при переходе к надземному размещению гнезд зарядки предъявляют к гнездовому месту точно такие же требования, как и при наземном гнездовании. Изменяются только высота размещения и условия для наружной маскировки входного отверстия. Но полностью отсутствует наружная маскировка только в полудуплах и дуплах, расположенных выше уровня растений наземного покрова.

В табл. 2 приведены данные по заселенности различных типов искусственных гнездовых укрытий. Подробнее использование ИГУ для зарядок обсуждается в отдельной главе. Нетрудно заметить полное сходство разных типов ИГУ со способами размещения гнезд в естест-

венных укрытиях. Это показывает, что наши ИГУ есть не что иное, как имитация естественных укрытий, точно такая же, как и гнездовые ящики или дуплянки для дуплогнездников (кстати, очень грубая).

Таблица 2

Способы размещения гнезд в искусственных гнездовых укрытиях

	Ельники			Сосняки			Листв. леса	Молодняки хвойно-листв.	Всего
	А	В	С	Д	Е	Ф			
Наземные									
В стенках ям, канав, в береговых склонах	4	10		1				17	32
В основании кочек								1	1
В основании пней	2	2					1	1	6
Между корней	1	1		1				2	5
Под изгибом корней								6	6
Под камнем		4						1	5
Под изгибом основания ствола		4						3	7
Под стволом валежника	1	2	1	2				5	11
Между или у стволов валежника		1							1
В торце валежника		3						1	4
Под куском коры		1							1
Под опадом								1	1
В «шалашике»								1	1
В консервной банке					1				1
Всего	8	28	1	4	1	1		43	86
Наземные									
«Выворот», земляная часть	10	17	4			2		8	41
«Выворот», дерновина	3	10						4	17
«Выворот», боковая часть	6								6
Полудупло:									
в основании пня	10	13	6					36	65
в стенке пня	55	44	27	2	2		4	56	190
в торце пня	5	13	11	1	1		1	11	43
Дуплянки-синичники	2						4	2	8
За отставшей корой	1							1	2
В стенке кочки	2	14	1	1	2			8	28
На вершине кочки	1	4			1			7	13
В чайнике, висящем в кустах								1	1
Всего надземные	92	118	49	4	4	2	11	134	414
Всего	100	146	50	8	4	2	12	176	500

Соотношение гнезд в различных типах ИГУ не следует рассматривать как результат предпочтения того или иного типа гнездовых птицами. Для некоторых типов ИГУ нами исследовалась только принципиальная пригодность их для привлечения зарянки, и больших серий таких укрытий не ставилось. Мы же отдавали предпочтение таким ИГУ, которые при удовлетворительной заселяемости отличались простотой изготовления без особых затрат времени и долговечностью.

Высота размещения гнезд

При общем достаточно большом диапазоне высот, на которых гнездится зарянка в Карелии (от 3—6 см ниже поверхности земли до 8,5 м), более 77 % птиц строит гнезда в естественных укрытиях до высоты 0,5 м, а 93,1 % — до 1 м (рис. 1). То есть абсолютное большинство зарянок гнездится в приземных пологах леса. Гнездование выше 2 метров отмечается очень редко (0,76 %, N = 530). Не исключено, правда, что высокие гнезда не всегда обнаруживаются исследователями из-за сложившегося стереотипа поиска гнезд зарянки в приземных пологах леса.

ИГУ размещались в основном на высотах, предпочитаемых зарянками, но заселяли они и укрытия до высоты 1,7 м, а в синичниках гнездились еще выше — до 2—2,2 м (см. рис. 2).

Ни наземное, ни надземное гнездование не является прерогативой отдельных особей. Меченые птицы при первом и втором размножении легко изменяли высоту гнездования (табл. 3).

Нет у зарянок и строгой привязанности к определенным типам укрытий (см. табл. 3). И выбор высоты или способа размещения гнезд, скорее всего, ситуативны и определяются сложившимися обстоятельствами.

Отсутствие строгой привязанности зарянки к определенной высоте гнездования и способу размещения гнезда является одной из предпосылок к развитию широкой эврибионтности. Строгая привязанность к гнездованию в корневых подошвах ветровала, к примеру, не позволила бы птице занять ни одно местообитание или ни один участок леса без вывернутых с корнями деревьев и сильно ограничило бы ее размещение по лесным угольям.

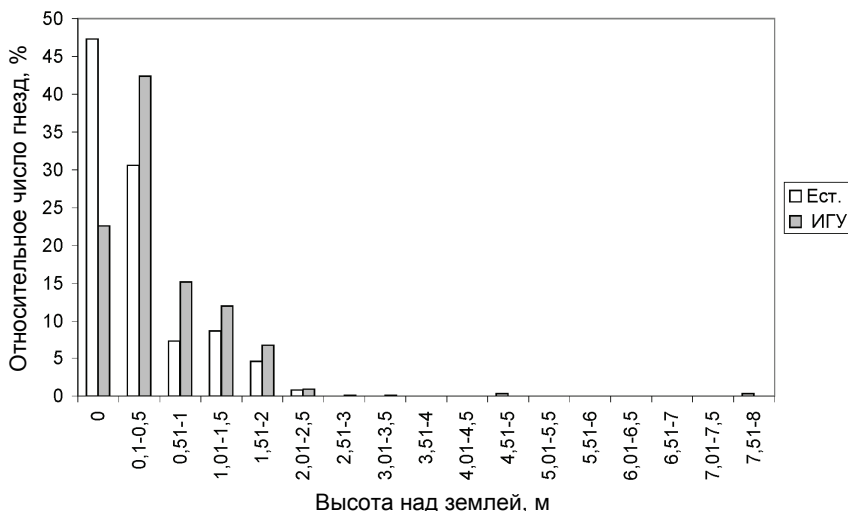


Рис. 1. Высота размещения гнезд зарянки в таежных лесах Карелии

Таблица 3

Высота и способы размещения гнезд меченых самок зарянки при первом и втором размножении (выборка из 100 произвольно выбранных особей)

	Изменение высоты			Типы ниш		Верность ИГУ или естественным укрытиям			
	Та же	>	<	Одинаковые	Разные	ИГУ ИГУ	Ест. Ест.	ИГУ Ест.	Ест. ИГУ
N	29	32	39	27	73	34	17	24	13
Lim	0—1,2 м	0,1—1,2	2—0						
M (м)	0,00	0,4	0,75						

Сезонное изменение высоты гнездования. В течение репродуктивного периода условия жизни в таежных лесах существенно изменяются. Зарянка начинает гнездиться обычно до распускания листьев на деревьях, кустарниках и некоторых кустарничках (черника), до начала вегетации большинства лесных травянистых растений, до исчезновения талых вод и даже снега. Многие наземные

и невысоко расположенные гнездовые укрытия в этот период бывают еще забиты льдом, залиты талой водой или еще не успели просохнуть. Для гнездования такие ниши непригодны, и многим самкам приходится искать более высокие укрытия. По мере высыхания почвы и наземных ниш, а также при существенном улучшении условий наружной маскировки входа в нишу (развитие растительности нижних пологов леса) относительное число наземных гнезд возрастает почти вдвое. В мае их было $19,2 \pm 4,4 \%$, а после 16 июня — $37,5 \pm 3,3 \%$ ($\rho < 0,001$). Почти вдвое сокращается за этот же период и средняя высота размещения гнезд (соответственно, $0,62 \pm 0,07$ м и $0,33 \pm 0,03$ м; $\rho < 0,01$). При этом заметное снижение высоты гнездования происходит уже во второй половине мая (рис. 3).

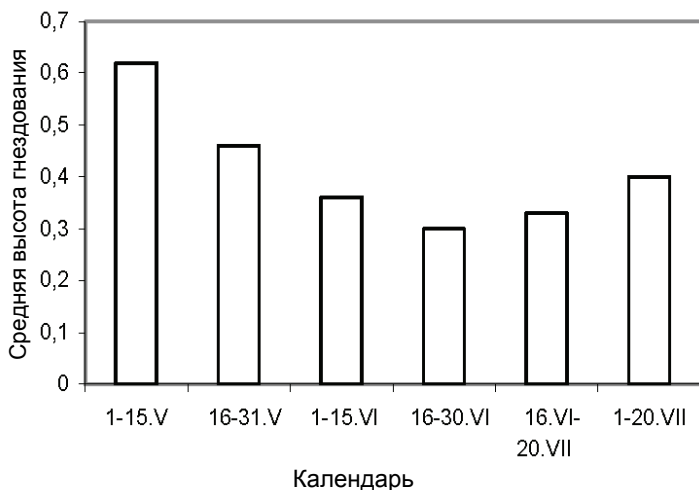


Рис. 2. Сезонное изменение высоты расположения гнезд

Некоторое увеличение средней высоты размещения гнезд в июле, вероятно, связано с возрастающей активностью гадюк и может рассматриваться как попытка некоторых особей (возможно, уже имевших опыт встреч с этими змеями) избежать их нападения.

В этом плане представляет интерес сравнение успешности размножения в наземных и наземных гнездах (табл. 4). Увеличение высоты размещения гнезд приводило к достоверному ($p < 0,001$) росту успешности гнездования.

Таблица 4

Общая успешность размножения зарянки в наземных и наземных гнездах (выборка за 1990—2003 гг.)

	Наземные гнезда	Наземные гнезда	ИГУ	Естеств. укрытия
Отложено яиц	983	1203	2186	955
Выкормлено птенцов	646	881	1527	742
Успешность гнездования	65,7 ± 1,5 %	73,2 ± 1,3 %	69,85 ± 1,0 %	77,7 ± 1,3 %

Изменения, происходящие в молодняках при переходе в стадию жердняков, оказывают на зарянку негативное влияние, выражающееся, в частности, в снижении успешности выкармливания pull и общей успешности размножения (табл. 5), $p < 0,001$.

Таблица 5

Успешность размножения зарянки и сукцессия растительности

Годы	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело из гнезд	Успешность		общая
				инкубации	выкармливания	
1979—1984	1014	900	769	88,8 ± 1,0 %	85,4 ± 1,2 %	75,8 ± 1,3 %
1998—2004	976	868	682	88,9 ± 1,0 %	78,6 ± 1,4 %	69,9 ± 1,5 %

* Подчеркнуты и выделены достоверно различающиеся пары значений.

Биотопические различия в высоте гнездования. Хотя материал для сравнения неравнозначен по объему, различия в средней высоте размещения гнезд в различных или одинаковых типах леса, но в разных точках Карелии просматриваются вполне отчетливо (рис. 3). В заболоченных приручейных ельниках и таких же ельниках на суходолах в Приладожье средняя высота размещения гнезд различается достоверно ($p < 0,001$).

Еще больше различаются приручейные ельники Приладожья и средней Карелии ($p < 0,001$).

Одинакова высота гнездования в молодняках Прионежья и Приладожья, где жизненное пространство вообще ограничено размерами молодых деревьев.

Наиболее высоко зарянка помещает свои гнезда в суходольных лиственных лесах Заонежья (по: Хохлова, 1974) и сырых черноольшаниках Приладожья. В некоторых средних показателях настораживает возможное проявление некоторой субъективности. Там, где гнезда зарядок не ищут целенаправленно, возможен более или менее существенный недоучет наземных гнезд, найти которые чаще всего очень сложно. Так, среди гнезд зарядки, найденных в Приладожье коллегами автора, наземных гнезд оказалось менее 5 %, тогда как реально их здесь почти половина (42,1 %, табл. 1, гл. 11). Но в «Киваче» наземных гнезд было столько же, как и у нас, — 42,8 % (данные М. В. Яковлевой), а средняя высота их размещения составила $0,55 \pm 0,12$ (N = 49).

Разница в высоте гнездования обусловлена разной влажностью почв местообитаний, особенностями наземного покрова, преобладанием тех или иных возможностей для размещения гнезд и т. п.

Биотопические различия в способах размещения гнезд. Такие различия определенно существуют, но по данным, приведенным в табл. 1, 2, о соотношении различных способов размещения гнезд судить не следует, поскольку в большей мере они отражают привязанность наших исследований к территориям с определенными типами леса. Сосняки и лиственные леса, например, нигде не входили у нас в число стабильно контролируемых территорий. Соответственно и гнезд в них было найдено мало, и обо всем разнообразии используемых в них способов размещения гнезд нам известно очень немного.

Тем не менее для отдельных типов леса о различиях в особенностях расположения гнезд мы можем судить вполне достоверно.

Приручейные ельники. На суходольных участках отличаются определенной выраженностью береговых склонов, используемых для устройства гнезд в земляных нишах под корнями, валежом и камнями. Часто гнездятся здесь зарядки и в подошвах ветровала, в стенках и основании кочек, в полудуплах и дуплах.

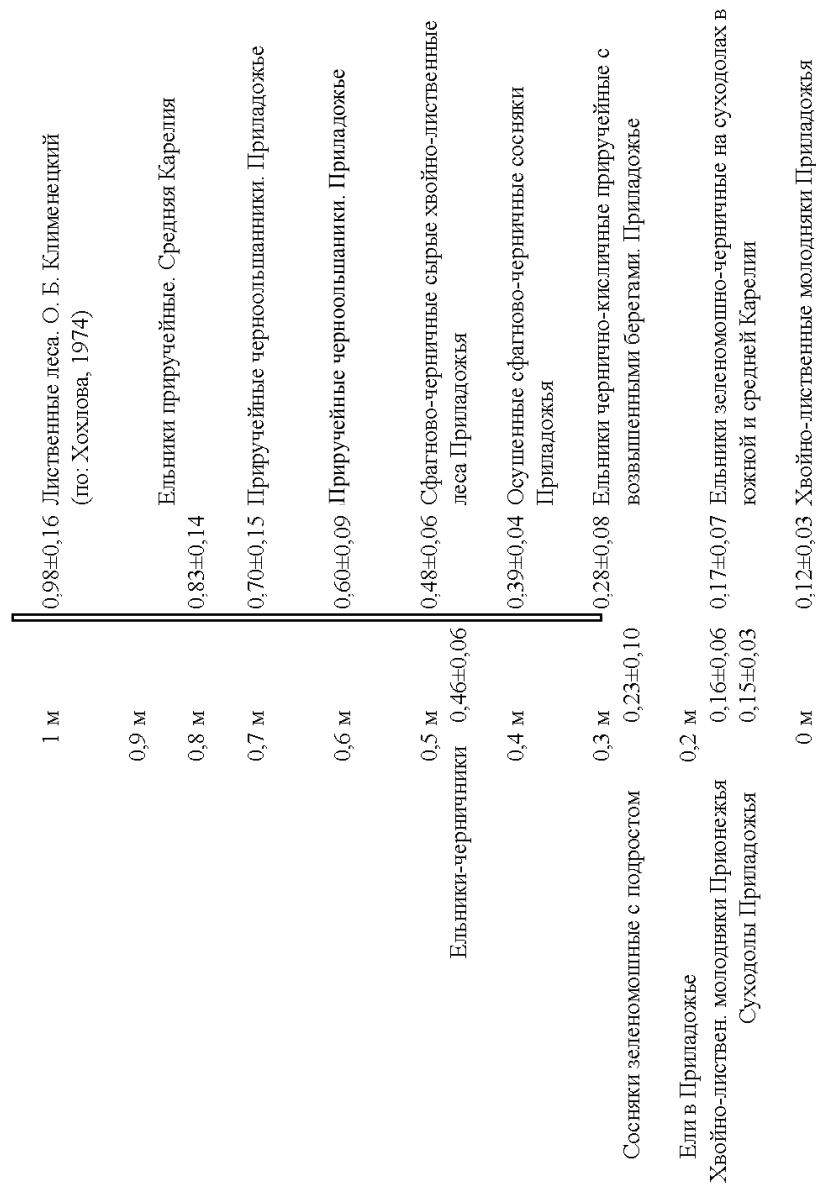


Рис. 3. Биотопические различия в высоте размещения гнезд в различных районах Карелии

В сырых приручейниках заметно преобладание гнезд в выворотах, которые образуются здесь особенно часто. Большая редкость здесь гнездование на земле. Чаще, чем в других типах леса, зарянки гнездятся в полудуплах и дуплах. В приручейных ельниках кочки образуются чаще всего вокруг стволов старых деревьев. Гнезда размещаются обычно в верхней половине таких кочек.

Зеленомошные ельники. В основном представлены черничниками, отличаются наибольшим разнообразием способов размещения гнезд. Наземные гнезда встречаются здесь много чаще, чем в других еловых насаждениях.

Сосняки зеленомошные. Заселяются зарянкой чаще других типов сосновых лесов. Здесь также явно преобладают наземные гнезда. Чаще других способов используются кочки, обильно поросшие черникой или брусникой.

Сфагновые и чернично-сфагновые сосняки. В этих типах леса зарянки гнездятся главным образом в кочках, густо покрытых черничником. При наличии пней, преимущественно березовых, используют различные типы полудупел. Корневые подошвы ветровала в сосняках практически никогда не заселяются из-за того, что стенки торфяных ниш отличаются повышенной сыпучестью, это делает укрытия в них неприемлемыми для зарянки.

Лиственные леса. Характерной особенностью гнездования зарянки в лиственных лесах (не только в Карелии) является частое размещение гнезд в опад в пристволовых кочках. Используется здесь и большинство других известных для зарянки способов размещения гнезд.

Черноольшаники. Черная ольха и образованные ею насаждения чрезвычайно редки в Карелии, но около «Маячино» и на самой пробной площади представлены довольно крупными фрагментами, вкрапленными между различными ельниками. Развиваются на очень сырых почвах с залитыми водой понижениями. На одном участке образуют сильно разреженные монокультурные насаждения, непосредственно на которых зарянки не селятся, обычно на границах с другими типами леса. Еще на нескольких участках под

пологом черной ольхи развиваются ель и береза. Здесь зарянки вполне обычны и даже многочисленны. Гнездятся преимущественно в корневых подошвах ветровала, которых здесь довольно много, и в полудуплах березовых, осиновых и черноольховых пней. Встречаются также гнезда в стенках пристволовых кочек, обычно засыпанных опадом.

Хвойно-лиственные и сосновые молодняки. В монокультурных сосновых молодняках зарянки не гнездятся, но не выпадают из орнитофауны после обработки арборицидами сосново-лиственных молодняков и перевода их в монокультуры сосны (Шокшинский стационар; Зимин, Кузьмин, 1981). Как уже указывалось, молодые леса начинают заселяться зарядкой с 11-12-летнего возраста. При ограниченном жизненном пространстве в молодых насаждениях зарянки используют практически все способы размещения гнезд. Явно преобладают здесь наземные гнезда и гнезда во всевозможных приземных нишах, чаще всего размещающиеся в стенках и основании пней.

Таким образом, способность зарядок легко изменять способ размещения гнезда сообразно обстоятельствам, а также, вероятно, отсутствие строгой специализации в питании позволяют им осваивать в репродуктивный период большинство типов таежных лесов и обеспечивают равномерное распределение по таежным угольям.

Ориентация входа в укрытие и другие особенности размещения гнезд

Как и у всех прочих лесных птиц, строгой направленности входа в гнездо зарядок по отдельным сторонам света не наблюдается. На юг ориентировано больше гнезд, чем на север ($p < 0,001$).

Вообще же в лесных угольях гнезда птиц чаще всего бывают ориентированы в сторону наиболее разреженного пространства. Не является исключением и зарядка. Подлет к гнезду (595 гнезд) у нее много чаще бывает открытым ($70,2 \pm 4,7 \%$), чем полуоткрытым ($23,2 \pm 1,7 \%$) или закрытым ($6,6 \pm 1,0 \%$).

По мнению А. С. Мальчевского (1959), птица, находящаяся в гнезде, должна иметь возможность постоянного контроля обста-

новки около гнезда, поэтому при выборе места его расположения возможности обзора играют существенную роль. С этим же отчасти связана и еще одна особенность размещения гнезд в лесу, очень характерная и для зарянки. Ее гнезда в 96 % случаев размещаются или на границах между разными типами местообитаний, или между участками с разной плотностью древостоя внутри однородного местообитания (рис. 4).

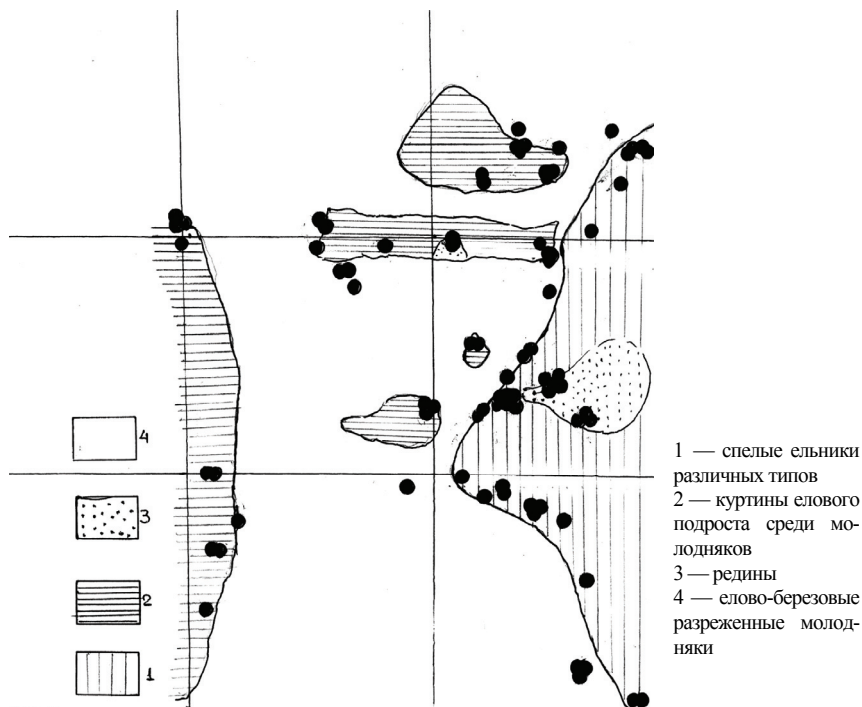


Рис. 4. Размещение гнезд зарянки на границах местообитаний

На пробной площади «Маячино» на границе между спелыми насаждениями и молодняками все известные нам гнезда размещались непосредственно вдоль опушек спелых лесов.

Внутри старых насаждений зарянки гнездились по границам с рединами, вдоль лесной дороги и поймы ручья. Точно также

за все годы работы ни одного гнезда не было найдено под пологом крупных густых куртин елового подроста. И здесь все гнезда строились непосредственно вдоль опушек куртин, а внутри них — только около небольших полянок. При этом вход в гнездо всегда был ориентирован на более открытый участок леса или вдоль опушки.

Требования зарянки к гнездовому месту

Еще раз отметим высокую степень пластичности птиц этого вида в отношении способов размещения гнезда, высоты расположения, ориентировки входа в нишу. Подчеркнем также отсутствие индивидуальной привязанности самок к определенному способу или высоте размещения гнезд. В отдельных неблагоприятных ситуациях отмеченные особенности оказываются полезными для популяции.

При затоплении пониженных участков леса тальми водами или при задержке снеготаяния в густых старых ельниках зарянки, не ожидая наступления благоприятных условий для наземного гнездования, легко переходят к надземному размещению гнезд. При этом сроки их размножения оказываются такими же, как и у птиц, заселивших возвышенные, сухие местообитания. Это обеспечивает выполнение полной репродуктивной программы и не снижает общего уровня воспроизводства.

Можно еще раз обратиться к примеру благополучного выживания маленьких птенцов зарянки в период очень позднего возврата холодов в конце первой декады июня 1982 г. (Зимин, 1988). Тогда выяснилось, что тепла, излучаемого стенками подземных ниш, оказалось достаточно для того, чтобы птенцы за время длительного отсутствия самки не впадали в состояние гипотермии (как это происходило с птенцами в надземных гнездах). Общепопуляционные потери оказались не столь тяжелыми, поскольку зарянки, гнездившиеся на земле, воспитали по два нормальных выводка, в отличие от пар, гнездившихся над землей, потерявших первый выводок и ограничившихся только выкармливанием птенцов из повторных гнезд.

Широкая пластичность зарянки в выборе гнездовых мест вовсе не означает безразличия птиц к особенностям естественных укрытий, используемых при размещении гнезда. Полудупел, например, в таежных лесах великое множество, но для гнездования зарянки пригодны лишь единицы. При этом самки зарянок (к тому же разные особи), как выяснилось, успешно находят именно те полудупла, которые до этого были выбраны для гнездования их предшественницами (напомним, что для установления подобных фактов необходимо всегда удалять остатки старых гнезд). Подобные случаи многократного использования одних и тех же укрытий характерны не только для полудупел, но и для прочих способов размещения гнезд.

Выше уже отмечалось, что при совершенно разных способах размещения гнезд пустоты, в которых они построены, принципиально ничем не различаются и имеют много общих признаков. Именно описанию этих специфических характеристик гнездовых ниш мы и уделяли всегда особое внимание. Поэтому для выполненного анализа отобраны только личные описания автора по размещению гнезд (и только в естественных укрытиях). Подробное описание деталей размещения гнезда по мере накопления материала сформировало представление о требованиях, которые птицы предъявляют к гнездовому месту при его выборе.

Работа по зарянке была только частью общей темы по изучению возможностей привлечения на гнездовье открытогнездящихся дендрофильных, кустарниковых и наземногнездящихся птиц, а также полудуплогнезднеиков (Зимин, 1990; Зимин, авторские свидетельства об изобретении, 1987—1991; и др.). Разработку и экспериментальную проверку искусственных гнездовых основ и укрытий предваряло, однако, определение требований птиц к гнездовому месту.

У зарянки, гнездящейся в таежной зоне приводим эти требования к гнездовому месту следующие:

1. Субстрат, в котором размещается гнездовое укрытие, решающего значения не имеет. Это может быть и древесина, в том числе и загнивающая, и разнообразный грунт, не отличающийся сыпучестью.

2. Высота размещения гнездового места может варьировать от 0 до 2-3 м над землей, но предпочтительнее для зарянки укрытия, расположенные ниже верхнего уровня растений наземного покрова.

3. Внутренний диаметр ниш и полудупел не превышает 9-10 см.

4. Нижний край входа в укрытие расположен не ниже 3-4 см от дна.

5. Стенки и свод укрытия лишены свисающих внутрь корней, гифов трутовых грибов, кусков древесины.

6. Древесина или почва около укрытия не должна быть занята муравьями-древоточцами и земляными муравьями.

7. Негативно относятся зарянки к наземным укрытиям, в стенках или дне которых есть входные отверстия в норы мелких млекопитающих.

8. Зарянки никогда не заселяют ниш с остатками старых гнезд и даже с отдельными фрагментами гнездового материала.

9. Субстрат внутри укрытия должен быть сухим. Не заселяются также и ниши с неоттаявшим после зимы грунтом.

10. На дне укрытия не должно быть ничего постороннего — комков грунта, кусков древесины, мелких камней и пр.

11. Вход в укрытие должен быть ориентирован на наиболее разреженное пространство, что необходимо самкам для обзора во время инкубации кладки или обогрева птенцов. Ориентация по сторонам света значения не имеет.

12. Вход в нишу должен быть надежно (но не чрезмерно) замаскирован.

13. Дополнительным, но не обязательным требованием является наличие «навеса» над входом в гнездо (потолок укрытия выступает над передним краем гнезда).

14. Предпочтительно для зарянки размещение укрытий на границах между различными типами местообитаний. Внутри местообитаний, однородных по набору лесообразующих пород, гнезда располагаются по границам редиин, полянок, лесных дорог.

15. Негативно относятся зарянки к чрезмерно разреженным и плотно сомкнутым древостоям. Идеальной для них является плотность 0,5—0,8.

16. Не заселяются заряжкой укрытия в беспокровных лесных ассоциациях и на участках с угнетенным и разреженным наземным покровом.

17. Рядом с гнездом должны быть возможности для укрытия выводка в первые дни после вылета птенцов из гнезд (куртины густого подроста, подлеска или травостоя, свежий ветровал или ветролом, валежник и т. п.).

18. Заряжка эврибионтна, но в гнездовый период негативно относится к монокультурам сосны на суходолах и болотах. Заселяются ею лишь сосновые леса с примесью ели и лиственных деревьев.

Глава 13

**РАЗМНОЖЕНИЕ В ИСКУССТВЕННЫХ
ГНЕЗДОВЫХ УКРЫТИЯХ**

Изучение особенностей размножения зарянки сопряжено с рядом сложностей. Во-первых, на поиски ее гнезд в таежных лесах затрачивается 3/4 полевого рабочего времени, что делает невозможным полный контроль и работу с известными гнездами. Во-вторых, большинство гнезд обнаруживается только со средневозрастными и большими птенцами (зарянки до шестидневного возраста птенцов почти не беспокоятся у гнезд в присутствии человека). А это означает, что остаются неизвестными полная величина кладки, дата ее начала, продолжительность инкубации (индивидуально довольно изменчивая), смертность птенцов на начальных этапах развития (чаще всего максимальная именно в этот период). То есть материал по таким гнездам малоинформативен. Каждый раз возникали сложности с отысканием вторых гнезд и связанные с этим сомнения в би- или моноциклии гнездования данной пары.

Вместе с тем зарянка оказалась идеальным видом птиц для изучения послегнездовой жизни, хорошо контролируемой отловом линиями паутинных сетей. Здесь можно отметить также, что побережье Ладожского озера, на котором выполнялись основные работы, является направляющей линией, вдоль которой формируется концентрированный поток птиц (Зимин, 1965). Не последнее место в этом потоке занимает зарянка (миграции расселения молодняка, летние миграции взрослых особей к местам линьки, сезонные миграции).

При отловах, даже достаточно массовых, крайне важно иметь представление о статусе отлавливаемых особей, который, как будет показано ниже, отличается значительной разнородностью, а состав осеннего населения постоянно изменяется. Для этого прежде всего важно индивидуально пометить всех или большинство местных взрослых особей и их птенцов, что требует высокой полноты контро-

ля гнезд в окрестностях пунктов массового отлова птиц. Контроль такого масштаба элементарно просто достигается только для вторичных дуплогнездников, гнездящихся в искусственных гнездовьях.

Таблица 1

Динамика заселенности ИГУ в 1979—2007 гг.

Периоды		N гнезд		
		На пробной площади	Вне пробной площади	Всего
1979— 1985	Lim	12—26	5—39	27—59
	Σ	114	122	236
	Из них в ИГУ:			
	Lim	0—6	0	0—6
	Σ	17	0	17
	%	14,9	0	6,7
	Lim, %	0—2,5	0	0—22,2
1986— 1990	Lim	17—34	8—35	25—65
	Σ	139	88	227
	Из них в ИГУ:			
	Lim	5—20	0—9	5—29
	Σ	75	15	90
	%	54	17	39,6
	Lim, %	29,4—75,0	0—25,7	25—45,8
1991— 1995	Lim	23—52	2—25	36—77
	Σ	185	78	263
	Из них в ИГУ:			
	Lim	14—35	2—12	20—42
	Σ	119	37	156
	%	64,3	47,4	59,3
	Lim, %	52,9—69,7	28—63,2	53,4—67,3
1996— 2001 (без 1999 г.)	Lim	28—31	5—39	36—42
	Σ	148	122	236
	Из них в ИГУ:			
	Lim	18—29	7—12	21—34
	Σ	119	29	148
	%	80,4	59,2	75,1
	Lim, %	64,3—96,7	—	58,3—82,9
2002— 2007	Lim	14—36	5—39	27—59
	Σ	164	122	236
(2007— 1/2 сезона)	Из них в ИГУ:			
	Lim	12—30	0—4	15—34
	Σ	148	13	17
	%	87,2	43,3	80,4
	Lim, %	83,3—93,5	—	75—88,9
Всего	Σ	782	367	1149
	Из них в ИГУ:	473	94	567
	%	60,5	25,6	49,3

Напрашивалась, таким образом, разработка методов создания искусственных гнездовых мест для зарянки, тем более что определенный положительный опыт привлечения открытогнездящихся дендрофильных и кустарниковых птиц у нас уже был (Зимин, 1966; 1976; 1990 и др.). При описаниях мест размещения гнезд зарянки стали больше внимания уделять параметрам и характерным деталям устройства самих гнездовых ниш, а также особенностям их наружной маскировки. По мере накопления и обработки материала постепенно сформировалось представление о требованиях зарянки к гнездовому месту (гл. 12).

Устройство гнездовой камеры

Оказалось, что при всем разнообразии способов размещения гнезд собственно ниши, то есть пустоты, в которых и строятся гнезда, принципиально ничем друг от друга не отличаются, хотя размещаются в разном субстрате, на разной высоте, при разном окружении и т. д. Гнездовые ниши в полудуплах или дуплах, в корневых сплетениях подошв ветровала или на земле имеют больше общих черт, чем различий, в чем можно убедиться, обратившись к «требованиям» (см. гл. 12). Следовательно, при устройстве ИГУ для зарянки основное внимание нужно уделить оформлению самой полости, предназначенной для размещения гнезда.

Требования к устройству искусственной гнездовой камеры укрытия

Гнездовая ниша (или полость) для ИГУ должна иметь **определенные размеры**. ИГУ в относительно непрочном субстрате после нескольких благополучных случаев заселения и расчисток увеличивается в размерах и полностью теряет привлекательность для зарянок. Идеальны для зарянки ниши, диаметр которых в горизонтальной плоскости соответствует размерам ее гнезда, то есть составляет 80—100 мм. Только в гнездовых ящичного типа, а также в дуплянках и некоторых естественных дуплах, где внутреннее пространство ограничено со всех сторон, зарянки менее требовательны к размерам. В подобных случаях внутреннюю полость птицы заполняют большим количеством сухих прошлогодних листьев и мха, в верхней части которого по центру или с небольшим смещением к передней стенке вытаптывается место для лотка (рис. 1).

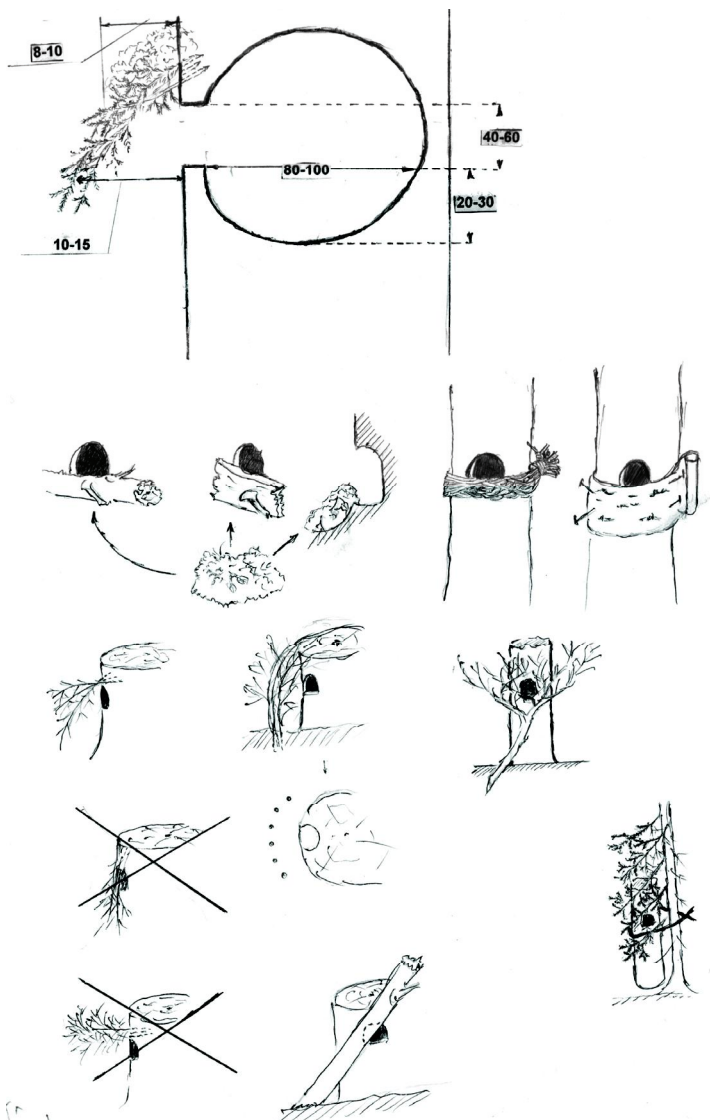


Рис. 1. Искусственное полудупло. Разные варианты изготовления передней стенки и маскировки входа (мм)

Гнездовая камера представляет собой **пространство, ограниченное на 88—92 %** (4 стенки + дно + свод: $1+1+1+0,3-0,5/ +1 +1 = 5,3-5,5$ из 6). Уже отсутствие или слабая выраженность передней стенки резко снижает привлекательность укрытий. Если же отсутствует и задняя стенка, то такие полости вообще не используются зарянками для размещения гнезд (многочисленные лежащие горизонтально «тубусы» из березовой коры). В ИГУ любых типов наличие всех деталей, ограничивающих гнездовую полость, является строго обязательным. Кстати, сделать из «тубусов» привлекательное гнездовое укрытие для зарянки дело нескольких секунд, и в перспективе мы планируем поставить с такими укрытиями серию экспериментов.

Вероятнее всего, существует и определенная **комфортная дистанция от края гнезда (насиживающей птицы) до поверхностей, ограничивающих гнездовую полость**. После нескольких ремонтов и расчисток некоторых ИГУ от остатков старых гнезд их внутренние размеры увеличиваются, и с определенного момента ИГУ теряют привлекательность и уже больше никогда не используются зарянками как место гнездования. Таких случаев у нас накопилось достаточно много, и их можно рассматривать как доказательство того, что ощущение комфорта у птицы, находящейся на гнезде, возникает, очевидно, при определенной (комфортной) дистанции до стенок камеры и свода. Это, вероятнее всего, и определяет размеры ниш, выбираемых для гнездования.

При полностью ограниченном внутреннем пространстве (как в гнездовьях для дуплогнезднеиков) отношение к комфортной дистанции изменяется. Она увеличивается до внутренних размеров гнездовья.

Все сказанное, на первый взгляд, не соответствует случаям открытого размещения гнезд. Здесь действительно нет полости как таковой, отсутствует ограниченное стенками и сводом замкнутое околонегздовое пространство. Но эти функции берет на себя плотное окружение из кустарничков (черника, вороника, брусника) или вереска. Плотный субстрат земляных ниш или полудупел здесь заменен более рыхлым и проницаемым, но плотным окружением из

растений, растущих вплотную к краям гнезда и окружающих его со всех сторон, в т. ч. сверху.

Форма гнездовой полости, как мы убедились, решающего влияния на выбор гнездового места не оказывает. Тем не менее абсолютное большинство известных нам естественных укрытий имели форму сферы, точнее полусферы с усеченной нижней частью. Для устройства ниш в сыпучих грунтах мы попытались сделать прямоугольные дощатые вставки (с крышей, но без дна), внутренний размер 80 x 80 мм. Ни одна из 11 ниш с такими вставками за 6 лет ни разу не была заселена зарянками. Прямоугольные дощатые синичники, напомним, заселялись зарянкой не хуже, чем дуплянки, высверленные на станке.

Важная деталь — **превышение нижнего края входного отверстия над дном**. Оно должно быть не менее 30—50 мм. ИГУ, у которых такое превышение отсутствует, зарянками не заселяются. Если по каким-то причинам углубить дно ниши не удастся, то можно использовать несколько простых приемов. В наземных нишах в основании входного отверстия воткнутыми в землю рогульками укрепляли обломок сука диаметром 30—50 мм или кусок древесины таких же размеров. Снаружи это засыпалось грунтом или опадом и камуфлировалось под окружающую обстановку. В основании полудупел можно закрепить кусок древесины, обвязать его корой (проще всего берестой) или плоским жгутом из тонких ветвей. Все три способа были с успехом использованы нами при устройстве искусственных полудупел, предназначавшихся для привлечения зарянки и других птиц (серая и малая мухоловка, лесная завирушка, садовая горихвостка, дрозды — белобровик, рябинник, черный).

Соответствовать требованиям зарянки к гнездовому месту должно также **отсутствие любых деталей**, хотя бы частично **перекрывающих надгнездовое пространство укрытия**. Оно должно быть свободно от свисающих вниз корней, гифов грибов, торчащих из стенок и свода, кусков древесины, камней и пр.

Очень чувствительны зарянки к **прочности стенок и свода ниш**. Малейшее осыпание грунта или древесной трухи в период постройки гнезда или инкубации яиц всегда заканчивалось тем,

что птицы бросали гнездо. Мы пытались предотвратить осыпание субстрата, укрепляя маскирующие ветви непосредственно под сводом или вдоль стенок укрытия, но вообще лучше отказаться от устройства ИГУ в прелой древесине и сыпучих грунтах, хотя их изготовление в подобных ситуациях почти не требует затрат времени.

Первоначально, пытаясь обеспечить птицам **скрытный подлет к гнезду**, мы размещали ИГУ под пологом густых куртин или ориентировали вход в их сторону. Но птицы заселяли такие ИГУ очень редко. Обработка соответствующих данных по гнездам в естественных укрытиях показала, что они ориентированы обычно в сторону наиболее разреженного пространства. Используя этот вывод при размещении ИГУ, мы сразу же добились хороших результатов.

Очевидно, птице, находящейся на гнезде, необходимо контролировать ближайшие окрестности, то есть для нее важны **возможности более или менее удовлетворительного обзора**. В частности, возможность обзора надо учитывать при маскировке входа в укрытие, не делая ее чрезмерно густой.

Высота размещения ИГУ может быть разной — от 0 до 2,5 м, по крайней мере, но для удобства работы с гнездами и лучшей маскировки укрытий лучше ограничиться размещением ИГУ в приземных пологах растительности.

Хорошо известно **негативное отношение** зарянок к остаткам **старых гнезд** и всему постороннему внутри гнездовой камеры. Поэтому ни в коем случае не следует «проявлять заботу» о птицах, подкладывая в сделанное ИГУ гнездовой материал. Для птиц это является сигналом о занятости гнездовья или неудачной попытке его использования. Неожиданным препятствием хорошей заселяемости ИГУ стала деятельность обыкновенных белок, которые использовали укрытия в качестве складов для запасов шишек.

Целостность стенок и дна ИГУ нередко нарушается мелкими лесными млекопитающими, использующими гнездовья как хорошо укрытое место для входа в норы.

Такие ИГУ, как правило, зарянками не заселялись, а любые попытки избавиться от входов в норы оставались безрезультатными, полевки и бурозубки моментально их восстанавливали или выкапывали новые входы. Чтобы впустую не тратить время на их контроль, такие гнездовья лучше сразу разрушить.

Полудупел не имеет смысла делать в пнях и сухостое, заселенных **муравьями-древоточцами или земляными муравьями**, нередко делающими гнезда в пнях, где древесина на последних стадиях загнивания. Зарянки иногда заселяли такие полудупла, но с первым же появлением «опилок» в строящихся гнездах бросали их.

Не обязательная, но желательная деталь ИГУ — **небольшой навес над входом**. Проще всего сделать его из мха и опада, поместив их на основание маскирующих ветвей. По нашему мнению, навес усиливает привлекательность ИГУ, хотя они заселяются и без этой детали.

При размещении ИГУ в лесу необходимо учитывать **стремление зарянок к гнездованию на границах местообитаний** или участков леса с разной плотностью или возрастом древостоя.

Особенности размещения отдельных типов ИГУ

Поскольку базовая деталь всех ИГУ для зарянки едина и описание ее приведено выше, это избавляет нас от необходимости ненужных повторений при описании особенностей ИГУ разных типов. Фактически они отличаются друг от друга только местами расположения (рис. 2).

Однако устройство ИГУ каждого типа имеет свои особенности, с учетом которых удастся добиться большей привлекательности гнездовий и их долговечности и надежности.

Корневые подошвы ветровала. В принципе для устройства ИГУ пригодна вся поверхность «выворота» — его земляная часть со сплетением корней, грунт; боковые поверхности с многочисленными естественными нишами, нуждающимися в незначительном дооформлении. Вполне пригодна для устройства ИГУ и дерновина «выворота», но гнездовья в ней отличаются непрочностью. После зимы они приходят в полную непригодность (сминаются снегом) и нуждаются в замене.

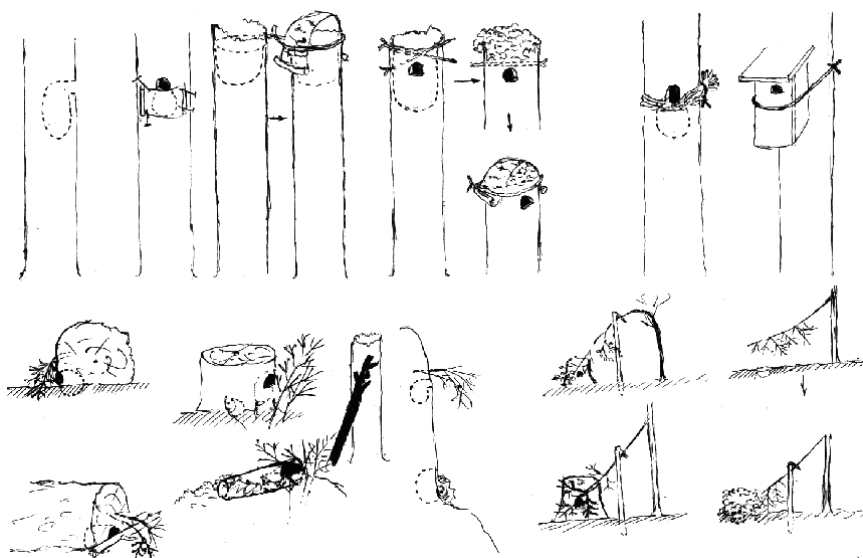


Рис. 2. Различные способы искусственных гнездовых укрытий

В идеале — размещение ИГУ между толстыми корневыми жилами, расположенными так, что одна из них служит сводом ниши, другая — дном или боковой стенкой. Неплохо, когда стенки ниши образованы густым сплетением мелких корней, долго удерживающим грунт.

Чисто грунтовые ниши с отдельными корнями, как правило, недолговечны и редко служат более 1-2-х сезонов.

Если в изготовленной нише не удастся сохранить передней стенки, то ее можно сделать из обломка сука диаметром 3—5 см, закрепленного в грунте и между корневых сплетений, или любым способом, описанным выше.

Высота размещения ИГУ решающего значения не имеет. Их можно делать как в основании выворота, так и в его верхней части.

Маскирующие ветви, как правило, обязательны. Там, где перед входом в нишу есть свисающие пучки корней с грунтом, наружная маскировка не требуется.

ИГУ в кочках. Укрытия могут быть размещены от основания до верхушек кочек. В кочках, густо поросших кустарничками, дополнительная маскировка входа в укрытие необязательна.

Гнездовые камеры, сделанные в кочках, обычно отличает обилие мелких корней, свисающих и перекрывающих надгнездовое пространство. Надо помнить, что даже один-два таких корешка могут быть причиной непригодности укрытия.

ИГУ в береговых склонах, стенках ям, канав. Обычно подобные ИГУ отличает высокий процент заселения зарянками, но при этом нам необходимо соблюсти несколько условий. Во-первых, бессмысленно делать ИГУ в береговых склонах, густо поросших лесом, подростом или подлеском. Размещать их следует только на всевозможных редицах. Во-вторых, зарянки явно предпочитают естественные и искусственные укрытия в склонах под прочными основами — корневыми жилами, валежинами, камнями, в основании стволов и т. п.

В большинстве случаев приходится делать и прочное дополнительное основание передней стенки. Причем грунт для этого применять не имеет смысла. Потоками воды, стекающими по склону, такие стенки размываются. Пригоден любой из способов, описанных выше.

Чаще, чем где-нибудь, здесь полезно делать дополнительные навесы над входом.

Искусственные полудупла и дупла. Способы изготовления гнездовых этого типа подробно описаны ранее (Зимин, 1976; 1988; 1990). Кроме того, они вполне понятны и по схемам (см. рис. 1).

При изготовлении искусственных полудупел достаточно соблюдать общие требования к устройству гнездовой камеры.

В современных таежных лесах проблем с субстратом для изготовления полудупел нет. После рубок в восстановившихся лесах достаточно много пней самого разного диаметра, высоты и с разными стадиями загнивания древесины. Кроме того, все леса в Приладожье (и вообще в Карелии) отличаются и достаточно высокой степенью фауности.

Проще и быстрее всего делать полудупла в древесине, находящейся на последних стадиях загнивания. Но нередко такие полудупла разрушаются уже в течение первого же сезона. В пнях и сухостое с еще прочной древесиной при устройстве полудупел и дупел приходится применять простейшие инструменты (стамеска, ножовка). Возрастают и затраты времени, но зато гнездовье будет пригодно для заселения в течение многих лет. (В принципе в настоящее время можно использовать легкие бензопилы со специально изготовленными фрезами.)

Использование стволов валежа для устройства ИГУ. Во всех приведенных выше способах размещения гнездовья делались в вертикальных или наклонных поверхностях. Но для гнездования зарянки также успешно используют и горизонтальные поверхности. Они, например, гнездятся как в нишах, образующихся под стволами валежин, обросших дерновиной, так и в торцевых пустотах. Также мы размещали и ИГУ.

В идеале — делать укрытие около толстого сучка, воткнувшегося в грунт. Тогда гнездовье будет иметь прочную боковую стенку (сук) и свод (валежина), остальные стенки и дно будут грунтовыми. Все устройство гнездовья данного типа сводится к оформлению ямки для лотка гнезда и маскировки входа еловой лапкой и дерновиной из мха и опада.

В торце валежин гнездовая камера делается внутри древесины. При необходимости усиливается основание передней стенки. Для наружной маскировки можно воспользоваться ветвями, наклонно или вертикально воткнутыми перед торцом валежины. Пригодны и другие способы маскировки.

Способы создания ИГУ, находящихся на стадии проверки их пригодности для гнездования зарянки

Некоторые типы ИГУ невозможно было испытать на больших сериях опытов в силу редкой встречаемости соответствующих ситуаций в природе. Помимо этого, с рядом свежих разработок мы пока только начали экспериментировать, проверяя сначала лишь их принципиальную пригодность для привлечения зарянки.

Все эти ИГУ указаны в табл. 2 и на рис. 1, но от их описания мы пока воздержимся до получения результатов испытания более многочисленных серий опытов.

Заселяемость различных типов ИГУ

Этот показатель желательно было бы определить хотя бы для того, чтобы выделить наиболее перспективные для работы способы устройства укрытий. Однако точно определить долю используемых гнездовых того или иного типа невозможно.

Во-первых, на каждом индивидуальном участке обитания гнездовой пары зарянок мы делали до 15 разнотипных ИГУ. В течение гнездового сезона пара могла использовать в лучшем случае только два ИГУ — одно для первого, другое — для второго цикла гнездования. При очень редких у нас случаях полигинии вторая самка могла использовать и третье. Ясно, что «лишние» ИГУ будут существенно снижать процент заселенности гнездовых.

Во-вторых, пригодность ИГУ со временем ухудшается, и в конечном итоге они совершенно перестают привлекать птиц. Некоторые разрушаются уже за один-два сезона. С другой стороны, каждый год общее число ИГУ увеличивалось за счет установки новых укрытий. Соотношению же пригодных и непригодных гнездовых особого значения не придавали (такая задача не ставилась).

Первые годы ИГУ размещались без учета многих требований зарянки к гнездовым местообитаниям и особенностей внутрибиотопического размещения, и нередко укрытия располагали там, где зарянка никогда не гнездится (под пологом густых куртин подроста, в беспокровных ельниках и т. п.).

Постепенно формировались и представления о требованиях птиц к гнездовому месту.

Как уже указывалось, во многих укрытиях после нескольких ремонтов и расчистки от остатков старых гнезд гнездовая камера увеличивалась в размерах, после чего птицы это гнездовье больше не занимали.

Ряд ИГУ, которые считались уже бесперспективными и не проверялись с должной регулярностью, птицы, как выяснялось позднее, иногда все же использовали.

Но приблизительная оценка привлекательности разных типов ИГУ нами все же выполнена по суммарным данным за все годы работы (табл. 2).

Таблица 2

Заселяемость разных типов ИГУ

Тип ИГУ	Всего ИГУ	Занято ИГУ	%* заселенный	№ повторных заселений Lim	Всего гнезд
Полудупла	230	66	28,7	1—9	302
В стенке пня	88	34	38,6	1—6	72
В торце пня	38	27	71	1—6	130
Корневая подошва ветровала	62	46	74,2	1—8	169
Пристволовая кочка	21	12	57,1	1—4	20
Кочка	57	27	47,4	1—8	123
Под стволом валежника	12	12	(100)	1—3	23
В береговом склоне, стенке ямы	24	23	95,8	1—5	49
В торце валежины	2	2			4
Под изгибом основания ствола	2	2			2
В опаде	1	1			1
За отставшей корой пня	2	2			2
Под изгибом корня	3	3			3
Под камнем	1	1			1
В «шалашике»	4	2			2
В консервной банке	1	1			1
В чайнике, висящем в кустах	1	1			1
В дуплянке-синичнике		8			8
Всего	549	270	47,7**		913

* Условный % (пояснения в тексте).

** Без учета гнезд в синичниках.

Правда, здесь надо учесть все сделанные выше оговорки. Общее число полудупел в пнях, реально пригодных для гнездования, на самом деле было примерно вдвое ниже числа, приведенного в таблице (многие приходили в негодность из-за осыпания стенок и

свода, из-за нор мелких млекопитающих, муравьев, запасов пищи белок и т. д.). С другой стороны, птицы могли использовать ИГУ в течение 2—22 лет, то есть исходное суммарное их число для расчета процента заселения было много выше табличного. Поэтому оценивать заселяемость разных типов ИГУ приходится очень приблизительно.

Для нас, однако, гораздо большее значение имело то, что в последние годы около 90 % зарянок, гнездившихся на пробной площади, строили гнезда в ИГУ.

Использование ИГУ для управления численностью и размещением зарянки

Изучение возможностей использования ИГУ для управления размещением и численностью зарянки не было основной целью нашей работы. Но попутно с решением других задач влияние ИГУ в означенном направлении все же иногда проявлялось достаточно отчетливо.

На пробной площади отдельные участки леса заселялись зарянкой нерегулярно (гл. 11). При установке разнотипных ИГУ такие участки начинали заселяться ежегодно, но отсутствие пополнения этих участков свежими ИГУ (делалось преднамеренно) и старение первых гнездовых вновь приводили к нерегулярности гнездования птиц.

В однотипных молодняках на части территории размещали максимально возможно разнообразные ИГУ (Опыт), а на двух других участках зарянки могли гнездиться только в естественных укрытиях (Контроль). Абсолютное большинство индивидуальных участков обитания размещалось на опытных территориях. В Контроле зарянки селились исключительно редко и нерегулярно. Следует отметить, однако, что на опытном участке отдельные гнезда строились в естественных укрытиях при наличии ИГУ в их окружении, но в целом такое поведение было для птиц нехарактерно.

Аналогичные результаты получены в ельнике-черничнике. Здесь тоже участки с ИГУ заселялись чаще, но поскольку высококачественных естественных укрытий было достаточно много, преобладание птиц на опытных участках проявлялось не столь отчетливо, как в молодняках.

Вместе с тем известно немало примеров, когда устройство серий ИГУ не оказало на зарядок никакого влияния. Не удалось заставить гнездиться их в монокультурах сосны, в заболоченных сфагново-черничных сосняках, в беспокровных ельниках и в ельниках-кисличниках с угнетенным фрагментарным покровом, на редилах с плотностью древостоя менее 0,4, в чрезмерно загущенных молодых березняках, под пологом густых куртин подроста ели. В результате сукцессии отдельные густые молодые ельники при переходе в стадию жердняков полностью перестали привлекать зарядок, в том числе и при наличии ИГУ нормального качества, хотя на стадии молодняков эти участки регулярно заселялись ею.

То есть установкой ИГУ не удается привлечь зарядку в местообитания, которые не заселяются ею в обычных условиях. В подобных ситуациях необходимо применение других методов управления численностью и размещением птиц. Их подсказывает сама природа. Появление подроста ели сопровождается заселением основных боров и сфагновых сосняков зарядкой. В густых насаждениях занятыми зарядкой оказываются всевозможные искусственные и естественные редины. Привлекающим эффектом для зарядки обладает свежий ветровал (ветролом) ели. Прокладка просек и лесных дорог также способствует концентрации зарядок, гнездящихся на образовавшихся опушках. То есть данное направление в разработке методов управления численностью и размещением лесных птиц связано с трансформацией состава насаждений, их возраста, плотности; увеличением разнообразия растительного покрова в различных пологах леса.

Таким образом, используя ИГУ, можно управлять численностью и размещением зарядки, но только в пределах гнездовых местообитаний птиц этого вида. Заселению негнездовых местообитаний наличие ИГУ не способствовало.

В целом то, что в ИГУ гнезилось до 97 % зарядок, обитающих на пробной площади, доказывает правильность наших представлений о требованиях птиц этого вида к гнездовому месту. Фактически применение различных типов ИГУ является эксперименталь-

ной проверкой теоретических обобщений по особенностям размещения гнезд зарянки в темнохвойной тайге на северо-западе России (табл. 3).

Таблица 3

Успешность размножения в естественных и искусственных укрытиях (произвольная выборка за ряд лет)

Тип ниш	Число гнезд под контролем	Из них разорено:					
		с яйцами		с птенцами		всего	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
При размещении гнезд на высоте 0—0,3 м от поверхности земли							
Естественные	155	4	2,6±1,3	23	14,8±2,5	27	17,4±2,7
Искусственные	165	20	12,1±2,5	27	16,4±2,9	47	28,5±3,5
При размещении гнезд на высоте 0,4 м и более от поверхности							
Естественные	43	24	12,1±2,3	11	5,5±1,6	35	17,6±2,7
Искусственные	199	0	0	4	8,9±4,2	4	8,9±4,2
Всего гнезд							
Естественные	198	4	2,0±1,0	27	13,6±2,4	31	15,1±2,6
Искусственные	364	44	12,1±1,6	38	10,4±1,6	82	22,5±2,2

* Подчеркнуты или выделены достоверные различия в сравниваемых парах значений.

Использование ИГУ позволило:

- увеличить объем материала по гнездованию без роста непроизводительных затрат времени на поиски гнезд;
- существенно повысить качество (точность) и полноту сведений по всем основным репродуктивным параметрам;
- получить достоверные данные по бициклии гнездования и полигинии;
- уточнить данные по плотности гнездового населения;
- повысить эффективность контроля состава местного маркированного гнездового населения на протяжении всего времени пребывания на местах размножения и линьки, а также в течение многолетнего периода;
- увеличить число меченых молодых и взрослых зарянок и уточнить многие параметры послегнездовых явлений годового

цикла для особей с точно известным возрастом или судьбой размножения;

— выявить многие другие уникальные стороны биологии зарянки, обитающей вблизи северных границ ареала.

Сравнение успешности размножения зарянки в естественных и искусственных гнездовых укрытиях

Заметные различия в успешности гнездования зарянки в ИГУ и естественных укрытиях, как показано в гл. 9 (см. табл. 22, 23), возникают, главным образом, из-за разной полноты контроля гнезд. Судьбу гнезд в естественных укрытиях чаще всего начинали отслеживать только с середины периода выкармливания pull. А как выяснилось при использовании ИГУ, на ранних этапах гнездового цикла потери бывают очень существенными. Отсюда и получение завышенных показателей по успешности гнездования в естественных укрытиях.

Хорошая заселяемость ИГУ свидетельствует о том, что при разработке различных их типов в большей или меньшей степени правильно учтены те требования, которые зарянки предъявляют к субстрату при выборе места для постройки гнезда.

Единственное существенное отличие в размещении гнезд в ИГУ и естественных нишах состояло в несколько бóльшей высоте размещения первых. При одинаковой вариабельности высоты от 0 до 2,1 м ее среднее значение для естественных укрытий составило $0,23 \pm 0,03$ м, а для ИГУ — $0,52 \pm 0,03$ м. Это объяснялось тем, что во влажных типах местообитаний мы делали ИГУ более возвышающимися над землей, чем на суходолах.

Кроме того, высокофаутные приладожские леса изобилуют высокими пнями и сухостоем с истлевшей древесиной, делать искусственные полудупла в которых очень просто. Увеличивали высоту размещения полудупел из-за змей и наземных хищников.

Тем не менее высота размещения ИГУ целиком укладывалась в используемый местными зарянками высотный диапазон выбора места для постройки гнезд.

Уже самый простой способ анализа успешности размножения (табл. 3) дал существенные различия в ее показателях для ИГУ и естественных укрытий. Насколько можно судить по приведенным данным, выявленные достоверные различия оказались противоречивыми. Во-первых, при ощутимой разнице в числе гнезд, разоренных в период инкубации, выкармливание гнездовых птенцов и при размещении гнезд на разной высоте и в целом различалось слабо. Во-вторых, при высокой достоверности различий разоряемость гнезд в период инкубации оказалась полностью противоречивой — в низких гнездах чаще разорялись кладки в ИГУ, а в «высоких» — наоборот. В целом, однако, без учета высоты размещения потери при гнездовании в ИГУ были явно более высокими. Можно, конечно, допустить, что разорители гнезд быстрее и чаще находят гнезда в ИГУ, но почему это происходит только на стадии инкубации? Ведь в наземных естественных нишах гнезда с птенцами привлекают разорителей чаще, чем в ИГУ, размещенных выше 0,4 м.

Чтобы разобраться с выявленными неясностями, необходимо более детально рассмотреть причины снижения успешности гнездования зарянок, выбирающих для размножения естественные укрытия и ИГУ (табл. 4).

Прежде всего обращает внимание то, что и данный способ анализа данных подтверждает уже выявленное преобладание гнездовых потерь в ИГУ на стадии инкубации яиц при отсутствии существенных различий в успешности выкармливания птенцов. В целом размножение в естественных укрытиях также оказывается достоверно более успешным.

Но не меньше, чем сами показатели, привлекают внимание заметная разница в гораздо более полном выявлении деталей потерь на стадии инкубации для птиц, гнездившихся в ИГУ, и весьма ограниченное число причин снижения успешности инкубации яиц в естественных укрытиях. Именно эта разница указывает на явную неполноту выявления гнездовых потерь на ранних стадиях гнездового цикла у птиц, заселявших естественные укрытия. Происходит так потому, что более 90 % гнезд в естественных нишах мы находили только на стадии выкармливания птенцов.

Таблица 5

Сравнение успешности размножения зарянки в естественных и искусственных гнездовых укрытиях («Маячино», 1991—2003 гг.)

	Гнездовые укрытия:					p
	искусственные			естественные		
	абс.	N гнезд	%	абс.	%	
Яиц под контролем	1973			955		
Из них:						
«болтунов»/»задохликов»	67		3,4±0,4	39	4,1±0,6	n.st.
Яиц с поврежденной скорлупой	4					
Яиц, провалившихся в подстилку	1					
Утерянных в процессе насиживания	2					
Выкатившихся из гнезда и ниши	1					
Разорено	186		9,4±0,6	23	2,6±0,5	<0,01
В том числе:						
с неоконченной кладкой	33					
с полной кладкой	153			23		
Гибель самки:						
в период инкубации	39					
в период постройки гнезда (N гнезд)		1				
Брошено:	49		2,5±0,3	4	0,4±0,2	<0,01
в период постройки гнезда (N гнезд)		6				
после разрушения стенок и крыши ниши	10					
после разрушения дна гнезда <i>Sorex</i> sp.		1				
в начале откладки яиц	7					
с полной кладкой	19					
после появления яйца кукушки	2					
при затяжном похолодании	8					
выброшено самкой кукушки	3			3		
Общие потери на стадии инкубации	349		17,7±0,9	69	7,2±0,8	<0,01
Вылупилось птенцов	1624			886		
Из них:						
погибло из-за разорения гнезда	171		10,5±0,8	96	11,1±1,0	n.st.
погибло в процессе развития	71		4,4±0,5	32	3,6±0,6	n.st.
погибло в период затяжного похолодания	39					
из-за гибели самки (с птенцами 1—6 дней)	14		0,9±0,2	5	0,6±0,2	n.st.
выброшены кукушонком	11		0,7±0,2	11	1,2±0,4	n.st.
не смогли вылететь из дуплянки	2					
выброшены самкой кукушки	6					
всего погибло	314		19,3±1,0	144	16,2±1,2	n.st.
вылетело из гнезд	1310			742		
Успешность инкубации			82,3±0,9		92,8±0,8	<0,01
Успешность выкармливания			80,7±1,0		83,7±1,2	n.st.
Общая успешность			66,4±1,1		77,7±1,3	<0,01

Более того, большинство таких гнезд обнаруживается уже с птенцами, обладающими самостоятельной терморегуляцией. Именно на этих стадиях развития птенцов зарянки тревожатся у гнезд наиболее активно, тогда как на более ранних стадиях часто не реагируют на присутствие человека даже в непосредственной близости от гнезда.

То есть если гнезда в ИГУ контролируются нами с самого начала постройки или откладки яиц, то при работе только с естественными укрытиями начальные стадии гнездования, а соответственно, и гнездовые потери чаще всего остаются просто невыявленными. В большинстве случаев причины снижения успешности строительства гнезд, формирования кладки и ее инкубации не выявляются и теряются для нас при ненайденных гнездах.

В периоды похолоданий, например, в естественных нишах не было найдено ни одного гнезда с погибшими птенцами, не выявлено случаев гибели самок в периоды постройки гнезд и инкубации. Как правило, остается точно неизвестной и смертность птенцов на первых этапах их развития, далеко не всегда выявляются в естественных укрытиях и случаи разорения гнезд с яйцами и маленькими птенцами. Можно сравнить, к примеру, среднюю величину выводка в ИГУ и естественных укрытиях. В первых она оказалась равной $3,9 \pm 0,15$ слетка, а во вторых — $4,62 \pm 0,18$. Но разница в основном образовалась из-за разного числа выявленных случаев разорения. Величина же успешного выводка (без учета потерь от разорения) в обоих случаях оказалась примерно равной $5,32 \pm 0,06$ слетка в ИГУ и $5,54 \pm 0,1$ слетка в естественных укрытиях (n.st).

Таким образом, параллельное изучение успешности размножения зарянки в естественных укрытиях и ИГУ показало, что при работе только с гнездами в естественных укрытиях часть гнездовых потерь на ранних этапах гнездового цикла явно недоучитывается. При этом, следовательно, показатели успешности размножения (и общие, и успешности инкубации) оказываются явно завышенными.

Надо полагать, что этот вывод справедлив не только для зарянки, но и для многих других птиц, чьи гнезда хорошо укрыты и не обнаруживаются столь же легко, как у большинства других открытогнездящихся дендрофильных и кустарниковых птиц.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. Физико-географическая характеристика	6
Географическое положение. Особенности климата	6
Продолжительность вегетационного периода	22
Специфика биологии птиц, обитающих у границ ареала	24
Преодоление неустойчивости средовых факторов	31
Специфика суточной освещенности	33
Температура воздуха в репродуктивный период	38
Состояние среды обитания в период размножения	51
Связь с растительностью	65
Глава 2. Материал и методика исследований	71
Пробные площади	72
Количественные учеты	73
Методика отыскания гнезд	74
Методы отлова и объемы кольцевания	80
Глава 3. Распространение и характер встречаемости зарянки на северо-западе России	94
Распределение по территории региона	94
Изменчивость D зарянки в Карелии по данным учетов относительной численности	98
Распределение по типам местообитаний	99
Плотность гнездового населения	102
Биотопическое распределение и плотность гнездового населения зарянки в более южных широтных зонах ареала в Восточной Европе	113
Глава 4. Состав гнездового населения зарянки в Карелии	117
Возрастные различия в сроках размножения	124
Величина кладки	127
Величина выводка	128
Участие птиц разного возраста в воспитании дополнительных выводков	131
Промежуток между двумя последовательными попытками размножения	132
Успешность размножения птиц разного возраста	133
Опыт предыдущего размножения	134
Глава 5. Сроки прилета и размножения	136
Сроки прилета на родину	136
Сроки размножения	145
Возрастные различия в сроках размножения	155
Годовая изменчивость сроков размножения	161
Биотопические различия в сроках начала размножения	162
Географические различия в сроках размножения	165
Общие затраты времени на размножение	170

Глава 6. Величина кладки	181
Изменчивость величины кладки	187
Точность определения важнейших параметров размножения	187
Величина полной кладки	188
Сезонная изменчивость величины кладки	194
Совмещение первого и второго циклов размножения	201
Годовая вариабельность величины кладки	205
Влияние возраста на величину кладки	211
Ежегодная и сезонная изменчивость величины выводка	213
Биотопические различия в величине кладки	218
Глава 7.Mono- и бициклическое размножение	219
Моноциклическое размножение	219
Сроки начала откладки яиц	220
Величина кладки и выводка	225
Успешность размножения	233
Возраст партнеров по размножению	234
Облигатная бициклия размножения	238
Вклад в воспроизводство популяции при моноциклическом и бициклическом размножении	239
Плотность гнездового населения и частота бициклического размножения	243
Успешность весеннего размножения	245
Оценка готовности самок к продолжению размножения после весеннего размножения	245
Промежутков между первым и вторым размножением	250
Индивидуальная изменчивость промежутка	251
Возрастные различия в величине промежутка	260
Величина промежутка на территориях разного качества	262
Температура воздуха и величина промежутка	263
Годовая вариабельность величины промежутка между первым и вторым гнездованием	268
Возрастные и половые различия зарянок, участвующих в бициклическом размножении	271
Постоянство гнездовых пар	272
Субъективность оценки частоты бициклического размножения	274
Возможна ли трициклия гнездования у зарянок Приладожья?	284
Глава 8. Совмещение гнездования с линькой	293
Глава 9. Успешность размножения	297
Разорение гнезд	301
Влияние погоды	305
Нежизнеспособные птенцы	309
«Болтуны» и «задохлики»	313
Гнездовые потери	318

Оценка общих параметров успешности размножения	325
О точности определения параметров успешности размножения	332
Вклад в воспроизводство популяции	337
Вклад в воспроизводство популяции зарянками разного возраста	344
Полигиния	346
Качество территории	348
Гибель взрослых особей в репродуктивный период	349
Гнездовые потери от паразитирования обыкновенной кукушки	350
Глава 10. Сукцессия растительности и ее влияние на зарянку	355
Изменение условий существования птиц под влиянием сукцессии растительности	356
Плотность гнездового населения	359
Успешность гнездования	363
«Болтуны» и «задохлики». Птенцовая смертность	364
Послегнездовые явления годового цикла и сукцессия растительности	367
Миграции расселения молодняка и осенние миграции	367
Формирование осеннего населения	371
Глава 11. Качество территории	375
Два способа оценки качества территории	377
Влияние сукцессии растительности	382
Плотность гнездового населения на территориях разного качества	
Изменения качества территории	391
Глава 12. Особенности размещения гнезд и основные требования к гнездовому месту	401
Размещение гнезд в таежных лесах	401
Высота размещения гнезд	409
Ориентация входа в укрытие и другие особенности размещения гнезд	416
Требования зарянки к гнездовому месту	418
Глава 13. Размножение в искусственных гнездовых укрытиях	422
Устройство гнездовой камеры	424
Особенности размещения отдельных типов ИГУ	428
Способы создания ИГУ, находящихся на стадии проверки их пригодности для гнездования зарянки	432
Заселяемость различных типов ИГУ	433
Использование ИГУ для управления численностью и размещением зарянки	435
Сравнение успешности размножения зарянки в естественных и искусственных гнездовых укрытиях	438

Научное издание

В. Б. Зимин

ЗАРЯНКА НА СЕВЕРЕ АРЕАЛА

Том 1

Распространение. Численность. Размножение

*Печатается по решению Ученого совета
Института биологии Карельского научного центра РАН*

Фото на обложке А. Френкеля

Редактор Е. В. Азоркина
Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Сдано в печать 28.12.09. Формат 60x84¹/₁₆. Гарнитура Times.

Печать офсетная.

Уч.-изд. л. 23,6. Усл.-печ. л. 25,8. Изд. № 89.

Тираж 300. Заказ 876

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50