

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

На правах рукописи

З И М И Н

Владимир Борисович

УДК 598.2:591.52 + 591.54 + 591.16

ЭКОЛОГИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ
СЕВЕРО - ЗАПАДА СССР

03.00.08 - ЗООЛОГИЯ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Ленинград

Работа выполнена в Институте биологии Карельского филиала
АН СССР

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Р. Л. Потапов
доктор биологических наук Л. Н. Добринский
доктор биологических наук Р. Л. Беме

Ведущее учреждение: Ленинградский ордена Ленина государственный университет

Защита диссертации состоится "28" февраля 1990 г в
14. час. на заседании специализированного совета Д.002.63.01
по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук
при ордена Трудового Красного Знамени Зоологическом институте
АН СССР по адресу: 199034 Ленинград, Университетская набережная,
д. 1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического
института АН СССР

Автореферат разослан "24" января 1990 г.

Ученый секретарь
специализированного совета.

163540К



Актуальность проблемы. Большинство орнитологических исследований выполнено на птицах, обитающих в центральных частях ареала, тогда как биология птиц на периферии областей распространения остается изученной совершенно недостаточно. Нельзя признать удовлетворительно разработанной и теорию формирования границ ареала, расселения и сокращения областей распространения птиц, а также вопросы, касающиеся колебания границ ареалов, строения и функционального значения периферийных поясов. Все эти и подобные им направления исследований в настоящее время особенно актуальны в связи с интенсивной антропогенной трансформацией естественных местообитаний, оказывающей огромное влияние на фауну, ее видовой состав и соотношение представителей различных фаунистических комплексов. На исследуемой территории ряд видов птиц находится на грани исчезновения, что требует постоянного контроля за состоянием их численности и разработки методов ее восстановления.

Несмотря на заметное расширение объема работ по кольцеванию птиц, пока остается невыясненной территориальное происхождение особей, из которых формируются периферийные поселения за границами областей постоянного размножения вида.

Особый интерес представляет изучение особенностей биологии птиц, обитающих вблизи от северных границ ареала в условиях непродолжительного лета, при круглосуточном световом дне, низкой плотности населения, на максимальном удалении от мест зимовок и т.д.

Цель и задачи исследования. Основная цель настоящего исследования - обобщение и анализ фактических данных, собранных на территории, изобилующей границами ареалов птиц, для обоснования проблемы формирования границ ареала, расселения за его пределы, стратегии жизни на периферии областей распространения, специфики годовых циклов и путей преодоления дефицита времени, неизбежно возникающего по мере продвижения птиц в более высокие широты.

Для достижения цели предполагалось решение следующих основных задач: исследовать структуру периферийных поясов ареала и определить их биологическую сущность, степень постоянства периферийных поселений, причины фаунистических изменений; выявить основные факторы, ограничивающие распространение птиц; изучить особенности годовых циклов птиц у границ ареала, сроки и продуктивность размножения, линьку, миграции; установить способность к полициклическому гнездованию у птиц, для которых оно известно в центре ареала; определить соотноше-

ние гнездового консерватизма и дисперсии путем массового кольцевания и ежегодного контроля гнездового населения птиц стационарно обследуемых территорий; для чего были усовершенствованы и разработаны новые методы массового и индивидуального отлова птиц на гнездах и гнездовых участках, а также во время послегнездовых перемещений. При низких уровнях численности птиц для получения достоверных данных в количестве, необходимом для анализа репродуктивных показателей, пришлось специально разрабатывать оригинальные способы отскакивания гнезд (Зимин, 1986), изготовления искусственных гнездовий для дуплогнездящихся птиц (Зимин, 1966 в; 1969 а; 1973 а) и укрытий для гнезд открытогнездящихся птиц (Зимин, 1966 б; 1976 б; 1988 в; Зимин, Ивантер, 1974). Более 20 типов искусственных укрытий для гнезд открытогнездящихся птиц подготовлены для защиты в качестве изобретений и на некоторые из них к моменту написания автореферата получены положительные решения.

Научная новизна. В итоге 28-летних исследований разработано новое направление, основанное на многолетнем стационарном контроле маркированного гнездового населения и прижизненном описании особей, многократно отлавливаемых в течение жизни и каждого периода пребывания на родине. Изучено строение периферийных областей ареала и определены принципиальные отличия их от области постоянного гнездования вида, а также годовые циклы птиц северных популяций, их территориальные связи и степень их постоянства. Теоретически обоснована диалектика формирования границ ареала под действием естественного отбора. Определены пути преодоления птицами северных широт дефицита времени в годовом цикле. Предложены гипотезы, объясняющие географическую, биотопическую, возрастную, сезонную и годовую переменчивость величины кладки, ее связь с высотой над уровнем моря; причины возникновения и механизм действия полициклического размножения; сущность полигинии и синхронизации годовых циклов с сезонным развитием биогеоценозов. Разработано и используется в практике полевых орнитологических исследований около 100 новых и модернизированных автором методов. Теоретически обоснованы возможности привлечения лесных открытогнездящихся птиц, управления их численностью и размещением по территории.

Практическая ценность. Рекомендательный в работе комплексный метод стационарного контроля местного населения птиц имеет прямое практическое применение. В частности, этот метод был использован для выя-

вления негативного воздействия арборицида 2,4-Д на фауну (Зимин, Кузьмин, 1980). Результаты этой работы послужили основой для существенного сокращения объема использования гербицидов в лесном хозяйстве Карельской АССР.

По результатам исследований структуры ареала и особенностей формирования периферийных поселений птиц разрабатывается метод ранней диагностики неблагополучия вида, особенно актуальный в условиях современного антропогенного пресса на природу для своевременного выявления и устранения причин начавшейся депрессии численности (Зимин, 1986, 1988 г).

Практически используются оригинальные способы привлечения птиц-дуплогнездянок, полудуплогнездянок и открытогнездящихся; методы обнаружения гнезд, отлова птиц на гнездах, гнездовых участках, прикормках. Описание новых типов искусственных укрытий для гнезд лесных птиц и рекомендации по их применению в лесном, охотничьем, садово-парковом хозяйстве, а также в зоопарках и при исследовательской работе приведены в популярной брошюре автора (Изд-во "Карелия, план выпуска 1990 г) и заявках на изобретения.

Материалы монографии являются теоретической основой для проведения природоохранных мероприятий, регуляции численности птиц, управления их поведением и размещением. Результаты кольцевания могут использоваться в авиационной и медицинской орнитологии.

Апробация работ. Результаты исследований докладывались на II, У, УШ, IX Всесоюзных орнитологических конференциях (Москва, 1959; Ашхабад, 1969; Кишинев, 1981; Ленинград, 1986), на I и II Всесоюзных конференциях по миграциям птиц (Москва, 1975; Алма-Ата, 1978), на VI и VII Всесоюзных зоогеографических конференциях (Кишинев, 1975; Москва, 1979), на УШ Всесоюзной конференции по природной очаговости болезней животных и охране их численности (Киров, 1972), на Всесоюзной конференции по биологическим методам защиты растений (Москва, 1976), на IV, V, VI, IX, X, XI Прибалтийских орнитологических конференциях (Рига, 1961, 1981; Тарту, 1963; Вильнюс, 1966, 1976; Таллинн, 1983), на VII Симпозиуме " Биологические проблемы Севера " (Петрозаводск, 1976); на научных и научно-производственных конференциях и сессиях Института леса и Института биологии Карельского филиала АН СССР (Петрозаводск, 1963, 1968, 1972, 1974, 1978; Костамукша, 1976), а также на Всесоюзных и межреспубликанских совещаниях по проблемам применения гербицидов.

Часть материалов экспонировалась на ВДНХ СССР (1978, 1983, 1988 гг). Экспозиция "Метод ранней диагностики неблагополучия вида в ареале (на примере птиц)" 1988 г удостоена серебряной медали, а экспозиция 1983 г - бронзовой.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 79 статей и 4 монографии, три из которых - в соавторстве.

Объем и структура работы. Диссертация представлена в виде монографии : В. Б. Зимин " Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР ". Ленинград, изд-во "Наука", 1988. 184 с. Книга состоит из введения, семи глав с подразделами, списка использованной литературы (424 названия, из них 176 на иностранных языках) и включает 39 таблиц и 47 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ СССР

Наиболее характерной чертой исследуемого региона является обилие растений и животных, встречающихся здесь у границ распространения. Так, среди 258 видов птиц Карелии 107 (41.5 %) обитают у северных пределов ареалов. Еще ряд видов птиц находят на этой территории южные, восточные и западные границы областей распространения. Обилие границ ареалов и птиц, предпринимающих более или менее регулярные попытки расширения областей гнездования, предопределило основные направления и задачи исследования.

Прежде всего важно было определить причины сосредоточения границ ареалов на исследуемой территории и их непостоянства. С этой целью был выполнен анализ широтных изменений в составе растительности и климатических показателях в плане их негативного или позитивного воздействия на птиц.

На фоне естественных широтных флористических изменений (сокращение видового разнообразия растений в направлении с юга на север, намечающаяся тенденция к смене сосны елью и др.) особо подчеркивается влияние на птиц современной антропогенной трансформации среды обитания:

- смены коренных таежных древостоев производными типами насаждений с преобладанием лиственных деревьев, развитием кустарникового полога и т.п.,
- изменения общего облика ландшафта - расчленения сплошных массивов

вов леса на открытые (с/х угодья, необлесившиеся вырубки) и полуоткрытые станции (разновозрастные молодняки на вырубках и коммуникационных линиях);

- возникновения пестроты и мелкоконтурности угодий;
- расширения и укрупнения с/х производства (обширные пашни, дуга);
- осушения болот и заболоченных древостоев.

Антропогенные преобразования в таежной зоне способствовали существенному " обюжнению " ее орнитофауны в основном за счет проникновения на север многих представителей орнитокомплекса европейских широколиственных лесов (Нейфельдт, 1958; Ивантер, 1962, 1969; Зимин, Ивантер, 1969, 1974, 1986; Зимин, Лапшин, 1975; Зимин, 1976 а, Зимин, Кузьмин, 1980), происходящего на фоне сокращения площади местобитаний и численности аборигенов тайги.

Антропогенная трансформация среды обитания провоцирует расселение птиц в более северные широты. Кроме возникновения новых типов растительных сообществ этому способствует увеличение общей продолжительности периода пребывания птиц на местах размножения: более ранние сроки весенних фенологических явлений становятся предпосылкой для более раннего прилета и начала размножения на всем пространстве ареала. Помимо этого многие виды птиц, приспособившиеся к питанию семенами сорняков, пищевыми отбросами, отходами на животноводческих и звероводческих фермах, свалках и т.п., в изобилии имеющих как на родине, так и на всей трассе пролета, получают возможность смещения сроков отлета и осенних миграций на более позднее время или даже остаются зимовать на или вблизи от мест размножения. Но освоение северных широт сопряжено и с возрастающей неустойчивостью климатических факторов, поэтому более ранний прилет или начало размножения нередко оборачиваются массовой гибелью взрослых птиц, кладок, птенцов.

Исследуемая территория расположена в зоне активной циклонической деятельности, поэтому неустойчивость внешних факторов, проявляющаяся здесь в любое время года, вместе с незначительной продолжительностью вегетационного периода оказывают существенное влияние на распространение птиц и многие стороны их биологии. В неустойчивой среде обитания относительная неодновременность прохождения каждой фазы годового цикла разными особями приобретает важное значение и поддерживается естественным отбором не только у птиц, но и у всех других животных, а также у растений. Благодаря этому свойству

достигается более полное и рациональное использование ресурсов, предотвращающее обострение внутри- и межвидовой конкуренции.

Следует подчеркнуть также, что в неустойчивой среде обитания строгая запрограммированность дат начала и окончания каждого этапа годового цикла птиц оказалась нецелесообразной. Более рациональным было развитие сначала грубой настройки годовой программы, при которой каждый этап годового цикла будет приурочен лишь к определенному сезону. Но таким образом достигается только потенциальная готовность, например, к размножению, конкретная дата начала реализации которого определяется уже динамикой условий среды в местах обитания каждой особи (гнездовой пары).

Сокращающаяся к северу продолжительность вегетационного периода вместе с возрастающей дальностью миграций существенно увеличивают напряженность весенне-осенних этапов годового цикла птиц, расселяющихся (или обитающих) севернее основного ареала. Их закрепление на новых рубежах во многом будет зависеть от того, насколько успешно они справятся с преодолением возрастающего дефицита времени. Изучение годовых циклов птиц традиционными методами и всесезонным многолетним контролем состояния маркированных особей позволило выявить, что вблизи от северных границ ареала индивидуальные затраты времени на воспитание потомства сохраняются на видовом уровне, и проблема дефицита времени решается: сокращением периода от прилета на родину до начала гнездования, выпадением отдельных стадий предгнездового поведения; совмещением периодов формирования яиц со строительством гнезда, откладки яиц с окончанием выстилки лотка, первого и второго циклов размножения, гнездования и линьки, последовательных стадий линьки, линьки и миграций; сокращением объема линьки, ее полным или частичным переносом на период зимовки; формированием летних промежуточных миграций в направлении зимовки.

Еще одной специфической чертой исследуемой территории является особый суточный режим освещенности. Зимой минимальная продолжительность дня уже на 66° с.ш. составляет менее 3 час, а в третьей декаде июня солнце вообще не заходит за горизонт. В полосе $60 - 61^{\circ}$ с.ш. в этот период оно скрывается лишь на 4 часа, но при этом освещенность оказывается достаточной для того, чтобы большинство видов дневных птиц могли кормиться. Это дает птицам, обитающим в зоне белых ночей, существенные преимущества. В пору размножения и линьки продолжительность ночного покоя ограничивается здесь лишь естественной потребностью в сне(на иже затраты времени на сон жестко

фиксированы длительностью ночи), который при необходимости может прерываться для непродолжительной кормежки (пополнения запасов энергии). С низкими затратами энергии на покой возникает возможность более эффективно использовать излишки образующихся резервов: в зоне белых ночей птицы начинают размноженис в более ранние, чем на шге, фенологические зроки - при низкой температуре среды и незначительном разнообразии и обилии кормов, совмещают энергоемкие этапы годового цикла; способны выкормить более многочисленные выводки, так как даже при относительном "недокорме" птенцов в больших выводках энергетические резервы птенцов не успевают израсходоваться полностью за время короткого ночного перерыва в кормлении.

Низкая плотность гнездового населения птиц в северных периферийных поясах ареала дополняет специфику исследуемой территории. Выделяются два основных следствия низкой плотности - с одной стороны появляется возможность максимально реализовать видовой уровень плодовитости (не сдерживаемый плотностью), с другой - не адаптированные к жизни в условиях перенаселенности птицы северных популяций на зимовках могут оказаться менее конкурентоспособными по сравнению с птицами из более южных зон.

В данной главе монографии приводится также описание сложного строения периферии ареала и пространственно-временных характеристик выделяемых структурных единиц, отражающих последовательные этапы расселения вида.

Отдельно рассматривается значение изменений климата для распространения птиц. Показано, что экспансия различных видов птиц на Северо-Западе СССР имела место не только в периоды потепления климата в этом регионе. Характеризуя роль потепления как положительную, необходимо отметить, что расселение птиц может быть успешным лишь в том случае, когда положительными климатическими аномалиями будет охвачена не только периферия ареала, но и территории, по которым пролегают пролетные трассы. Асинхронность в динамике климата этих зон (имеющая место по данным климатологов) является серьезным препятствием для освоения птицами новых территорий, более удаленных от мест их зимовок. Поэтому роль локальных потеплений климата для расширения ареала у птиц не следует преувеличивать.

Глава II. СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Изучение продолжительности различных этапов годового цикла у птиц, обитающих вблизи от северных пределов распространения в условиях короткого вегетационного периода — одна из важных задач северной орнитологии. При классическом разобчении всех этапов годового цикла, характерном для птиц в центре и на юге ареала, зарянке например, на размножение линьку и подготовку к миграции требуется 160, а весничке — 120 сут. На местных маркированных особях установлено, что от начала гнездования до отлета на зимовку птицы этих видов в Карелии затрачивают соответственно 120 и 90 сут. Разница между реально наблюдаемыми и расчетными затратами обозначена как дефицит времени.

Как показали исследования, выполненные в дополнение к традиционным методам также на меченых птицах, продолжительность отдельных фаз размножения (постройка гнезда, откладка яиц, инкубация и выкармливание птенцов) у птиц северных популяций сохраняется на видовом уровне. Незначительный выигрыш во времени достигается за счет сокращения объема и увеличения скорости линьки, и основными путями преодоления дефицита времени является выпадение и сокращение отдельных промежуточных фаз и совмещение смежных этапов годового цикла (стр. 8). у некоторых видов птиц (зяблик, зарянка, скворец и др.) в исследуемом регионе развиты также летние миграции (Носков и др., 1974), в которых принимают участие и молодые, и взрослые особи, не начавшие линьки или находящиеся на первых стадиях смены оперения.

Широтное запаздывание сроков размножения птиц оказывается не столь равномерным, как это следует из правила Гопкинса. Заметный перелом в темпах запаздывания намечается в зоне 60–62° с.ш., где даты начала откладки яиц смещаются на поздние сроки более резко, чем в средних широтах. Такое же замедление в названной зоне характерно для климатических показателей и сроков различных фенологических явлений, а также для общей продолжительности вегетационного периода, что может быть одной из причин концентрации северных границ распространения многих птиц (и других животных и растений) на исследуемой территории.

В широтной изменчивости сроков гнездования птиц обращает внимание одна особенность: при совершенно отчетливом запаздывании сроков начала размножения по направлению к северу, его окончание всюду в северном полушарии и у большинства видов приходится примерно на один

и тот же календарный период - первую половину июля. В зоне с умеренным и холодным климатом этот период характеризуется наибольшей стабильностью внешних условий. С другой стороны это период становления самостоятельности молодых особей у большинства видов птиц (крайне уязвимый этап онтогенеза) и начала линьки - высокоэнергетического процесса. Если такое совпадение не случайно, то в дополнение к гипотезе Дэка можно заключить, что сроки размножения птиц эволюционировали в направлении максимального соответствия периодов становления самостоятельности молодняка и наиболее стабильных в году внешних условий.

Гипотеза Дэка свидетельствует лишь о совпадении периодов массового вылупления птенцов и пика обилия пищи, пригодной для их выкармливания, но не объясняет почему эти периоды совпадают и как птицы заблаговременно могут предугадать это, если их размножение начинается на совершенно иных видах кормов. Здесь важно иметь в виду, что биоценотически взаимосвязанные объекты в процессе эволюции длительное время развивались под воздействием одних и тех же факторов среды, и наблюдаемая нами современная достаточно строгая синхронность их фенологического развития достигается однозначностью реакции взаимозависимых организмов на изменение внешних условий. Сходными оказываются у них и темпы развития, так что у всех взаимосвязанных компонентов биоценоза наиболее ответственные этапы годовых циклов приходятся на одинаковые календарные и фенологические периоды. В зависимости от хода весны пики взаимосвязанных фаз и обилия биоценотически связанных организмов смещаются на примерно равные промежутки времени. Благодаря этому в разные годы промежутки между пиками обилия весенних кормов, обеспечивающих начало откладки яиц, и периодом массового появления пищевых объектов, которыми выкармливаются птенцы, будут примерно равными по продолжительности. В неустойчивой среде обитания, разумеется, может происходить и некоторая десинхронизация явлений годового цикла птиц и объектов их питания, но она не бывает абсолютной. Этому препятствует всеобщая растянутость любых фаз у беспозвоночных животных, растений и птиц, а также трофическая пластичность, благодаря которой птицы легко перейдут с основных кормов на второстепенные.

Размножение потенциально готовых к нему птиц начинается после того, как суммарное количество поступающей в организм с пищей энергии, кроме затрат на жизнеобеспечение, оказывается достаточным

для формирования половых продуктов и проявления всех видов активности, связанной с гнездованием.

На севере размножение начинается при более низких внешних температурах, на более ранних фенофазах весны и, соответственно, при относительном недостатке и однообразии кормов. Более глубокое, чем на юге, негативное влияние перечисленных факторов в северных широтах компенсируется низким суммарным расходом энергетических резервов на период ночного покоя, продолжительность которого в период белых ночей определяется минимальной физиологической потребностью в сне, а не длительностью темного времени суток, как на юге. Этого оказывается достаточно для того, чтобы в зоне белых ночей размножение начиналось в более ранние фенологические (но не календарные) сроки при ограниченных пищевых ресурсах.

В монографии подробно анализируются сроки размножения 36 видов воробьиных птиц исследуемого региона, основанные на результатах наблюдений за 10 тыс. гнезд; географические, биотопические, возрастные, годовые различия; температурные пороги начала гнездования; факторы, определяющие даты окончания репродуктивного периода, а также индивидуальная изменчивость дат откладки яиц мечеными особями на протяжении контролируемого периода их жизни. Обсуждаются уникальные адаптации чижей и чечеток к зимнему и ранне-весеннему размножению, проходящему на значительном удалении от основных гнездовых областей, при низких температурах и на существенно более коротком фотопериоде. Усложнение годового цикла и полизональное многократное размножение, прерываемое промежуточными миграциями, оказывается выгодным для потребителей семян хвойных деревьев и позволяет максимально использовать неустойчивую и неравномерно распределенную по ареалу кормовую базу, полнее реализовать репродуктивные возможности и значительно повышать общий уровень воспроизводства.

На основании анализа географической широтной изменчивости климатических и фенологических показателей, сроков размножения, годовых циклов и степени постоянства гнездового населения птиц в периферийных частях ареала предложена принципиальная схема формирования северных границ областей распространения (Рис. I).

Период с условиями, благоприятными для гнездования, линьки и миграций птиц быстро сокращается по направлению к северу (на рис. I незаштрихованная часть). Птицы смогут благополучно попасть на места зимовки, если общие затраты времени (T) весенне-осенние

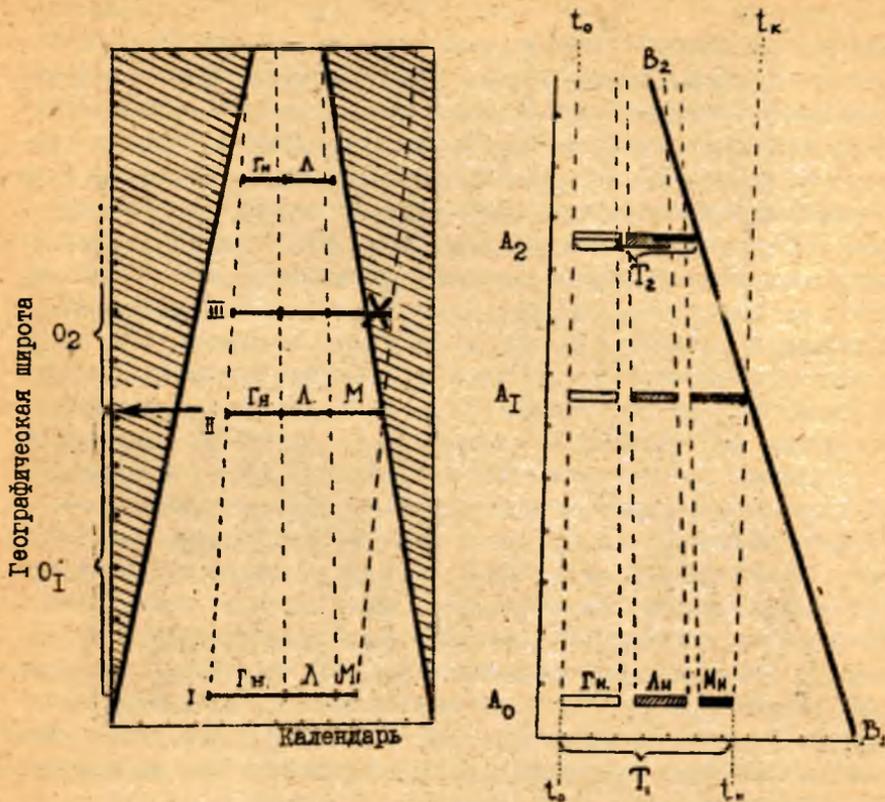


Рис. 1. Принципиальная схема формирования периферийных областей и северных границ ареала.

А - формирование областей постоянного (O_1) и нерегулярного (O_2) гнездования: стрелка - северная граница O_2 , крест в позиции III - элиминация особей при несоответствии времени T суммарной продолжительности периода благоприятных условий на местах размножения и трассе пролета; Б - северные границы распространения птиц, адаптированных (A_2) и неадаптированных (A_1) к дефициту времени в годовом цикле.

этапы годового цикла окажутся меньше или будут равны продолжительности периода благоприятных условий ($A - A_1$) на родине и трассе пролета (суммарно). Этот участок ареала очевидно будет ограничивать область постоянного гнездования вида, в которой стабильность численности будет поддерживаться за счет собственных внутривидовых ресурсов. Севернее границы этой области T оказывается меньше продолжительности периода благоприятных условий (на родине и трассе пролета суммарно) и обитающие здесь птицы будут постоянно попадать в критические погодные ситуации и вероятнее всего погибнут. Участок ареала $A_1 - A_2$ соответствует его периферийным областям, в которых также возможно успешное гнездование, требующее всего около 1.5 мес (для воробьиных), но из-за недостатка времени на последующие этапы годового цикла попытка освоения новых, более северных, широт окажется безуспешной. Население птиц в области $A_1 - A_2$ не бывает стабильным, что подчеркивается большинством орнитологов для северных областей распространения, и с большей или меньшей степенью регулярности формируется заново за счет дисперсии птиц, родившихся в областях постоянного размножения. Последнее доказывают результаты многолетнего контроля и мечения птиц, выполненные на наших стационарах. Лишь совершенствуя механизмы преодоления дефицита времени или обладая соответствующими преадаптациями, позволяющими сократить суммарные затраты времени T на гнездование, линьку и миграции, птицы смогут закрепиться на более северных рубежах (A_1), и только тогда их население начнет поддерживаться за счет собственных внутривидовых ресурсов.

Суммируя все изложенное выше, можно сформулировать наиболее общий принцип формирования границ распространения птиц - сущность формирования границ ареала заключена в диалектике борьбы двух направлений действия естественного отбора, с одной стороны поддерживающего стремление к расселению, а с другой - ограничивающего расселение рамками условий, к которым вид адаптирован на данном этапе эволюции. Разумеется, известное влияние на распространение животных оказывают и многие другие факторы (климатические, географические, антропогенное преобразование среды и т.д.), но они имеют все же второстепенное, более частное значение.

Глава III. ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ И ЕЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Эволюция величины кладки птиц, ее меж- и внутривидовая изменчивость - одна из центральных проблем орнитологии, которая до сих пор остается окончательно не решенной. На это указывает, в частности, обилие различных взглядов на эволюцию величины кладки. Наибольшее признание среди орнитологов получила генеральная гипотеза Лэка (Lack, 1954), в наиболее общем виде отражающая причины изменчивости величины кладки: число яиц соответствует числу птенцов, которое взрослые особи могут выкормить в конкретных условиях. Эта гипотеза учитывает лишь внешние проявления наблюдаемой изменчивости, но не дает представления о внутренней мотивации и не имеет физиологического обоснования. К тому же Лэк, по нашему мнению, преувеличивал значение трофического фактора, связь которого с величиной кладки более характерна для стенофагов и хищных птиц, но слабо или вообще не проявляется у полифагов.

Анализ межвидовых различий в плодовитости у североευропейских воробьиных птиц выявил две основные тенденции: величина кладки зависит от степени ее укрытости (дуплогнездящие, купольники, открытогнездящиеся) и теплоизоляции. Первая тенденция подтверждается как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне: средняя величина кладки (7.35 ± 0.28) и доля крупных ($n \geq 7$ яиц) кладок - 77.5% - у сибирского подвида малой мухоловки, гнездящейся в дуплах, достоверно выше, чем у птиц европейского подвида, размещающих гнезда открыто или в полудуплах - 5.14 ± 0.07 и 5.0%. Вторая тенденция более или менее отчетливо проявляется лишь среди закрытогнездящихся птиц, но не подтверждается для птиц, строящих открытые гнезда.

Материалом для изучения внутривидовой изменчивости величины кладки и выводка послужила история более 10 тысяч гнезд преимущественно лесных воробьиных птиц таежного Северо-Запада СССР, для которых была известна величина полной кладки и судьба выводка. Так как с 1970 г мы стремились к максимально возможной полноте контроля местного гнездового населения птиц наших стационаров, часть анализа выполнена на индивидуально маркированных особях, история жизни, размножения и линьки которых прослежена на протяжении 2-5 лет после кольцевания. Это позволило оценить один и тот же материал с двух разных позиций (традиционным путем и по индивидуальной изменчивости) и способствовало уточнению выводов, касающихся возрастной, сезонной и годовой вариабельности размера кладки и выводка.

Из-за поздних сроков начала размножения возрастные различия в величине кладки у птиц северных широт проявляются крайне слабо. Изучение индивидуальной изменчивости этого показателя выявило, что в большей мере, чем возраст, число яиц в кладке связано с календарной датой ее начала.

В монографии рассмотрена также биотопическая, годовая, сезонная и географическая изменчивость величины кладки наиболее массовых видов лесных воробьиных птиц; предприняты попытки их объяснения, выявления причинных связей, факторов, способствующих или препятствующих проявлению variability в плодовитости.

Среди различных аспектов внутривидовой изменчивости величины кладки наибольшее внимание привлекает ее сезонная вариабельность, четко проявляющаяся у абсолютного большинства видов, повсеместно и ежегодно. Различают два типа сезонной изменчивости размера кладки (Кломп, 1966; Perrins, 1966): I-ый тип характеризуется постепенным сокращением числа откладываемых яиц от начала к концу репродуктивного периода, II-ой - нарастанием величины кладки от минимальных значений до максимальных и последующим снижением к концу сезона (рис. 2). Но почему кривая I-го типа имеет такой странный вид, совершенно необычный для динамики сезонных биологических процессов, развитие которых всегда начинается с минимальных значений? Почему одни птицы сохранили эту характерную схему (II-ой тип), а другие нет? На примере трех видов воробьиных птиц показано, что величина кладки у представителей южных популяций изменяется по II-ому, а у северных по I-ому типу. Кроме того, при необычно ранних сроках начала размножения даже на севере у птиц появляются маленькие кладки, т.е. I-ый тип частично трансформируется во II-ой (рис. 2 б). Следовательно, I-ый тип сезонной изменчивости размера кладки по-существу является редуцированным II-ым или обычным типом сезонной динамики биологических процессов с нереализованными начальными этапами.

Очевидно, в доледниковый теплый период репродуктивный сезон начинался много раньше и был более продолжительным. Величина кладки в течение этого сезона изменялась по схеме, обычной для развития сезонных явлений, подчинявшихся главным образом годовой динамике фотопериода. После глобального похолодания птицы не могли полностью реализовывать репродуктивные возможности, а размножение сместилось на более поздние календарные сроки. При этом часть видов (и популяций) сохранила способность к более полной реализации репродуктивной программы (II-ой тип Кломпа-Перрина), а у других

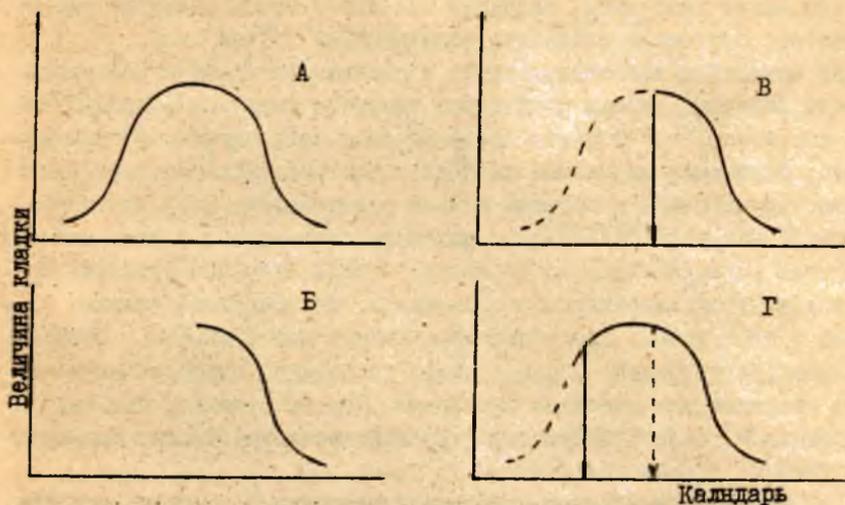


Рис. 2. Первый (Б) и второй (А) типы сезонной изменчивости величины кладки и трансформация первого типа во второй при необычно ранних сроках размножения (Г). В - первый тип изменчивости с нереализованными репродуктивными возможностями. Стрелка указывает дату начала размножения.

из-за вынужденно поздних сроков начала гнездования и развития более или менее длительных миграций начальные этапы развития репродуктивного состояния оказались подавленными (I-ый тип).

На основании изложенного выше и анализа географической изменчивости величины кладки предложена гипотеза развития репродуктивного состояния (РС) и его соотношения с миграционным состоянием у птиц, обитающих на разных широтах и соответственно различающихся дальностью миграций и сроками начала размножения. Репродуктивное состояние начинает развиваться после фотостимуляции у всех птиц одного вида одновременно, но на первых этапах скрытого развития может подавляться миграционным состоянием, ингибирующее влияние которого у птиц разных широт имеет различную длительность и зависит от дальности миграций. После прилета на родину начало размножения может сдерживаться внешними факторами. Соответственно, при начале реализации РС на его минимальных уровнях величина кладки изменяется в течение сезона гнездования по схеме $\min I - \max - \min II$. Если же начало размножения становится возможным на пике развития РС, то величина кладки будет изменяться по схеме $\max - \min$ (рис. 3).

Предложенная принципиальная схема развития РС у птиц, обитающих в разных широтных поясах, удовлетворительно объясняет существование географической, сезонной, биотопической, возрастной, годовой вариабельности величины кладки, ее связи с высотой над уровнем моря.

Ни для одного вида воробьиных птиц на исследуемой территории не выявлено сколько-нибудь существенной связи величины кладки с плотностью гнездового населения — при минимальных (в ареале) показателях последней плодовитость оказывается максимальной для данного вида птиц. Даже в периоды подъема численности ее уровень не достигает тех значений, после которых плотность населения начинает действовать как фактор, ограничивающий размер кладки.

Проявлению связи плотности населения птиц и величины кладки в северных широтах препятствуют кроме того практически неограниченные возможности для рассредоточения птиц за счет освоения второстепенных для вида гнездовых стаций (у границ ареала птицы населяют преимущественно наиболее типичные для вида стации).

Кроме того вообще сомнительно, чтобы у воробьиных птиц-полифагов регуляция численности осуществлялась посредством изменения величины кладки, которая в значительной мере зависит от дат начала размножения, т.е. фактически от состояния весенней погоды, отлича-

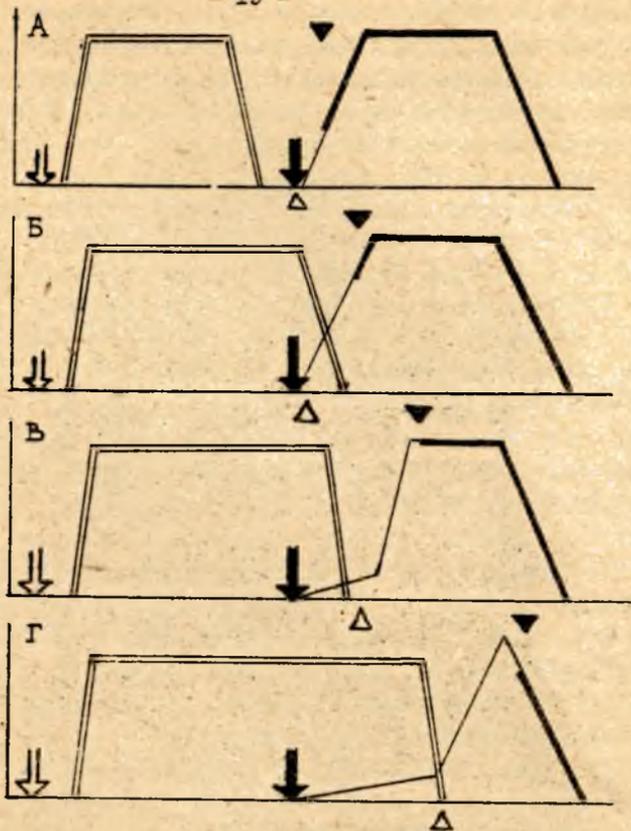


Рис. 3. Принципиальная схема формирования репродуктивного состояния птиц, обитающих в разных широтных зонах.

А - Г - различные широтные зоны от крайнего юга (А) до северной периферии ареала (Г). \Downarrow - период фотостимуляции; \downarrow - период начала формирования репродуктивного состояния; Δ - фотопериод P_0 (по: Дольник, 1975); \blacktriangledown - начало благоприятных условий для размножения; --- - динамика развития не реализуемой (тонкая линия) и реализуемой (жирная линия) части репродуктивного состояния; === - динамика развития миграционного состояния. По вертикали - относительный уровень сезонных состояний, по горизонтали - календарь.

щейся крайней неустойчивостью. К тому же у воробьиных птиц годовые колебания величины кладки, обычно выражающиеся в десятых долях, не могут существенно повлиять на общий уровень воспроизводства, а увеличение размера выводка нередко (особенно на юге) сопровождается ростом птенцовой смертности.

Глава IV. МОНО- И ПОЛИЦИКЛИЧЕСКОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Способность некоторых видов птиц к воспитанию дополнительных выводков - один из путей приведения в соответствие плодовитости и ежегодной смертности - к настоящему времени изучена совершенно недостаточно. Отсутствие четких критериев определения полициклического размножения привело к существенным ошибкам и неточностям. Лерль (Löhrl, 1970) проанализировал разделение птиц на группы, различающиеся числом выводков за один репродуктивный сезон, и пришел к убеждению в необходимости основательной ревизии всех старых сведений. Это мнение целиком справедливо и для птиц, обитающих на территории СССР.

Благодаря разработке методов отлова птиц на гнездах и индивидуальному мечению, двукратное выведение потомства в течение одного репродуктивного сезона было строго доказано для 14 видов, менее строго для 12, предполагается по косвенным данным еще у 16 видов птиц исследуемой территории. Кроме того, способность к факультативной полициклики подтверждена еще для пяти видов.

Для абсолютно строгого прямого доказательства полициклики, прежде всего необходимого для принципиального выявления способности к этому у исследуемого вида (например, на севере ареала), необходимо выполнение двух основных требований:

- повторного обнаружения маркированных птиц с новым гнездом или выводком после успешного воспитания птенцов в первом (n - ном) гнезде;
- повторной регистрации достигших самостоятельности меченых молодых птиц из предыдущего выводка.

Косвенным доказательством полициклики являются отлов кормящей птенцов или слетков самки с готовым к откладке яйцом; регистрация строительства нового гнезда или актов спаривания при наличии гнездовых птенцов или выводка. Все прочие пути выявления способности птиц к полициклики не позволяют сделать достаточно обоснованных заключений.

Необходимо различать также облигатную и факультативную поли-

цикличность размножения. Последняя встречается у ограниченного числа особей в популяции и не играет, в отличие от первой, существенной роли в повышении уровня воспроизводства. Редкая встречаемость факультативной полициклии - свидетельство того, что на данном этапе эволюции она не дает виду особых преимуществ, а его продуктивность в достаточной мере сбалансирована со смертностью.

При облигатной полициклии размножения дополнительные выводки в Карелии, например, воспитывают 35-100 % гнездовых пар (зарянка, пищуха, большая синица). Факультативная полициклии (абсолютно строго доказанная) отмечена, например, для веснички у 0.1 % исследованных гнездовых пар ($n > 800$, данные Н.В. Лапина).

Для определения биологической сущности и причин возникновения полициклии в эволюции птиц две группы видов, различающихся числом выводков за один репродуктивный период, сравнивали по некоторым показателям (ежегодная смертность, численность, величина ареала, стремление к расширению области распространения и спектра местобитаний, прохолостание, дальность и сроки миграций, места размещения зимовок). Логично было ожидать, что обе группы птиц прежде всего различаются уровнем смертности, но она оказалась практически равной - 33-71, в среднем 53.7 % среди моноциклистов и 34-72, в среднем 54.7 % у полициклистов (расчет по: Паевский, 1974).

Наиболее существенные отличия обнаружались лишь в местах размещения зимовок - у абсолютного большинства птиц с полициклическим гнездованием они расположены в более северных широтах, чем у их моноциклических родственников. Лишь немногие виды птиц, гнездящиеся дважды за репродуктивный период, являются одновременно и дальними мигрантами. Из гнездящихся на исследуемой территории это ласточки-городская и деревенская и овсянки - крошка и ремез, т.е. как раз те виды, которые последними из дальних мигрантов покидают родину и могут периодически попадать в критическое положение на трассах пролета к зимовкам. Таким образом и миграции, и зимовки птиц с полициклическим гнездованием проходят в более суровых и крайне неустойчивых условиях. Нерегулярные непредсказуемые ухудшения погоды, нередко сопровождающиеся тяжелыми и продолжительными снегопадами, на трассах миграции и на местах зимовки приводят к столь же неперiodическому росту смертности. В этой связи примечательно, что среди птиц, численность которых подвержена резким ежегодным колебаниям, преобладают виды с облигатной полициклией размножения. Примеры быстрого восстановления численности хорошо известны, например, для

большой синицы, тогда как депрессии численности пухляка или ополовника, имеющих большую величину кладки, но воспитывающих только по одному выводку за год, растягиваются нередко на 5-6 и более лет.

Примечательна также широкая вариабельность доли гнездовых пар, участвующих в дополнительном размножении. Так, у большой синицы в европейской части ареала этот показатель колеблется от 2 до 100 %, причем его изменчивость проявляется и в пределах одной местности - в разные годы, в зависимости от биотопа и возраста птиц. В юго-восточном Приладжье относительное число зарянок, воспитывающих дополнительные выводки, в разные годы изменялось от 37 до 80 %, и этот показатель был связан обратной зависимостью с плотностью гнездового населения $r = -0.86 \pm 0.23$. Подобная связь известна для большой синицы в Голландии (Kluijver , 1951) и в Финляндии ($r = -0.60$, рассчитано по: Naartman ,1969), а впервые была установлена для домового крапивника (Kendeigh, Baldwin, 1937).

Суммируя изложенные выше факты, можно заключить, что полицикличность размножения как одна из форм репродуктивной стратегии могла возникнуть в эволюции птиц (и других животных) не как противодействие повышенной ежегодной смертности вообще, а как результат естественного отбора на способность к быстрому восстановлению численности после ее резких снижений в результате аритмических ухудшений условий существования, т.е. как способ компенсации неожиданно возрастающей смертности животных, обитающих в неустойчивой среде.

Глава V. Совмещение линьки и гнездования.

Последовательные этапы годового цикла у птиц южных и умеренных широт считаются полностью разобщенными, т.е. каждый последующий этап не может начаться до окончания предыдущего (Groebbel, 1932; Koch, de Vont, 1952; Payne , 1972 и др.). Применение массового отлова и приближенного описания птиц выявило многочисленные исключения из этого правила (Бломенталь, Зимин, 1966; Зимин, Лапшин, 1974; Ковшарь, 1977; Губин, 1983 и др.). Установлено, что по крайней мере в северных широтах и высокогорье птицы способны совмещать смежные этапы годового цикла - первое и второе размножение, размножение и линьку, линьку и миграции.

К настоящему времени среди воробьиных птиц, гнездящихся на исследуемой территории и имеющих полную послебрачную линьку на родине, ее совмещение с размножением выявлено для 20 видов (причем в этом отношении изучена пока незначительная часть видов и список их

постепенно пополняется в т.ч. и за счет птиц с частичной послебрачной линькой).

Анализ явления совмещения линьки с размножением выполнен на двух видах птиц, по которым собран наиболее массовый материал, - мухоловке-пеструшке и веснячке.

Среди 208 ♂♂ и 328 ♀♀ веснячки, отловленных на гнездах, линяли соответственно 70 и 18 особей, а у мухоловки-пеструшки к смене оперения до вылета птенцов из гнезд приступили 100 из 384 ♂♂ и 42 из 404 самок.

Сроки начала совмещенной с гнездованием линьки (СЛ) у мухоловки-пеструшки - 13.VI, у веснячки - середина июня (20.VI самец находился на II-ой стадии). Нелиняющие особи у первого вида регистрировались до 4.VI, у второго - до 3.VII (самка с 10-сут птенцами).

В исключительных случаях СЛ продвигалась до VI стадии, но чаще всего птицы ограничивались сменой одного-двух маховых перьев (70.4% у мухоловки-пеструшки, 71 % - у веснячки). Третьей стадии достигали 22.2 и 17.1 %, а IV-ой - 7.4 и 11.3 % самцов, соответственно. Многие самцы, не прерывающие замены пера после завершения III-IV-ой стадий СЛ, прекращали кормить птенцов.

По повторным отловам линяющих птиц было определено, что на завершение одной стадии СЛ мухоловки-пеструшки затрачивали 6 - 10 сут . Совмещение двух первых стадий линьки с гнездованием дает птицам примерно трехнедельный выигрыш во времени по сравнению с особями, приступающими к смене оперения после распада выводка.

В соотношении со сроками размножения намечается правило: чем позднее птицы приступают к размножению, тем больше вероятность его совмещения с началом линьки. Для самцов мухоловки-пеструшки, в гнездах которых кладка начата после 10.VI, совмещение линьки с размножением становится обязательным. Для самцов веснячки такой рубеж наступает после 15.VI.

СЛ может начаться на любом этапе гнездования (число случаев):

	веснячка	мухоловка-пеструшка
откладка яиц	1 ♂, 2 ♀♀	1 ♂, 2 ♀♀
насиживание	19 ♂♂, 12 ♀♀	24 ♂♂, 14 ♀♀
выкармливание птенцов	50 ♂♂, 4 ♀♀	29 ♂♂, 7 ♀♀

СЛ не оказывала негативного влияния на успешность размножения и величину возврата взрослых птиц на родину, не зависела от возраста птиц. СЛ не была также привилегией каких-то отдельных особей - в разные годы жизни одни и те же меченые птицы начинали линять и во

время гнездования, и после вылета птенцов из гнезд.

При незначительном объеме сменяющегося оперения и невысокой скорости роста пера СЛ, очевидно, не требует больших дополнительных энергетических затрат. В зоне белых ночей эти затраты, кроме того, могут компенсироваться незначительным потреблением энергии во время короткого ночного сна. В этой связи обращает внимание период наиболее частого совмещения периода с размножением, характеризующийся максимальной в году продолжительностью дня, трофическим благополучием, стабильностью внешних факторов и отсутствием конкуренции за пищу при низкой плотности гнездового населения.

Глава VI. ФОРМЫ БРАЧНЫХ ОТНОШЕНИЙ И РОЛЬ ПОЛИГИНИИ В РАЗМНОЖЕНИИ ТАЕЖНЫХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Наиболее распространенной формой брачных отношений среди таежных воробьиных птиц на исследуемой территории является моногамия. Однако по мере накопления сведений по индивидуальному мечению птиц на гнездах постепенно выявляется все большее число видов, у которых на время размножения образуются многочленные семьи. Факультативная полигиния на Северо-Западе СССР обнаружена у веснички (Лашин, 1975, 1983), мухоловки-пеструшки (Зимин, Лашин, 1976), нескольких видов славок (Музаев, 1980 а; 1980 б; 1983), дубровника (Рымкевич, 1977), лесной завирушки (Яковлева, 1983), зарянки (Зимин, 1988), а также у белой трясогузки, крапивника, горихвостки-лысушки, трепшотки и обыкновенной овсянки.

Анализ полигиничных связей выполнен в основном на мухоловке-пеструшке, у которой отловом на гнездах ежегодно контролировалось до 95 % гнездовых пар ($n = 352$), и весничке (по: Лашин, 1983 с дополнениями). Доля бигамных самцов у мухоловки-пеструшки в разные годы варьировала от 4.8 до 10 % и в среднем составила 6.5 %, - у веснички - 5-17 % (Лашин, 1983).

В процессе исследований проверена теория Вернера-Орианса (Verner, Willmann, 1966; Oriana, 1969), суть которой заключается в том, что полигиничными становятся самцы, обладающие качественно лучшими территориями. Имеющийся в нашем распоряжении материал с одной стороны подтверждает названную гипотезу, с другой - опровергает ее. Так, средняя многолетняя заселенность искусственных гнездовых, хотя бы раз занимавшихся полигиничными самцами мухоловки-пеструшки, оказалась достоверно выше, чем в остальных, в которых гнездились только моногамные семьи - 54.3 ± 4.8 и 34.3 ± 2.3 %, соответственно. Вся площадь стационаров была разделена пикетированными

визирами на квадраты 50 x 50 м, и все гнезда и гнездовые участки ежегодно картировались с достаточной точностью. За пятилетний период только на двух гнездовых участках веснички полигиния отмечена в течение двух и трех лет, тогда как на 19 остальных регистрировалась только по одному разу.

При ежегодной вариации заселенности искусственных гнездовых мухоловкой-пеструшкой от 10 до 32 % и доли бигамных самцов от 0 до 23 % (по отдельным участкам развески дуплянок) никакой связи между этими показателями не обнаружено ($r = 0.075$). У веснички при колебаниях плотности гнездового населения от 22 до 200 пар/км² (по отдельным пробным площадям) отмечена слабая и не достоверная корреляция ($r = 0.39$) с долей бигамных самцов (0 - 20 %). Также не подтвердилась и связь частоты возникновения полигинии с растянутостью гнездового периода.

У мухоловки-пеструшки в полигиничных семьях "вторые" по статусу самки приступали к откладке яиц на 3-32, в среднем на 14 сут позднее первых, после того, как 66.5 % моногамных семей уже приступили к размножению, (у веснички - 5 - 20, в среднем 12 сут и 78.3 %), т.е. "вторые" самки чаще всего начинают гнездиться после пика откладки яиц в популяции. Более низкая продуктивность размножения "вторых" самок, обычно подчеркиваемая исследователями полигинии, обусловлена не их неполноценностью, а более поздними сроками размножения и известной сезонной изменчивостью величины кладки, которая за репродуктивный период снижается у веснички на 1.4, а у мухоловки-пеструшки - почти на 2 яйца. С учетом этого по основным репродуктивным показателям - величине кладки и выводка, успешности размножения - "вторые" самки в полигиничных трио ни в чем не уступают первым.

Среди бигамных самцов, гнездовая жизнь которых контролировалась в течение 2-4 лет, каждый из них становился обладателем двух самок только по одному разу, чаще всего в возрасте "a+1". То, что одни и те же особи в течение жизни были и полигамными, и моногамными свидетельствует об отсутствии у них каких-то уникальных качеств, особенно привлекательных для самок.

В отличие от самок, самцы после полигиничного размножения благополучно возвращались на родину, т.е. воспитание двух выводков не оказывало негативного воздействия на их выживаемость.

В монографии рассмотрены и некоторые другие аспекты полигинии, а также предпосылки для ее возникновения. Одной из них, важнейшей

по мнению Н.В.Лащина(1983), является относительная необремененность самцов заботами о строительстве гнезда, насиживании кладки, обогреве птенцов и кормлении самки, а также сохранение высокого уровня половой активности в течение большей части репродуктивного периода. Развитию полигинии благоприятствуют также относительная непрочность семейных и территориальных связей, способность самок самостоятельно выкормить выводок и неоднократно восстанавливать утерянные кладки. Внешние проявления готовности к размножению у самцов, после того как их самки приступают к насиживанию, вводят в заблуждение самок, еще не нашедших партнера или потерпевших неудачу при первой попытке гнездования. Вероятнее всего активные самцы воспринимаются самками как холостые, и именно это провоцирует образование полигиничных семейных групп.

Существование таких явлений как полигиния и прохолостание у птиц одного вида, обитающих в одной местности, отмечается большинством исследователей и вероятнее всего не может быть случайным. Следовательно, полигиния могла возникнуть в эволюции птиц как один из механизмов репродуктивной изоляции особей, по каким-то признакам не соответствующих требованиям самок к партнеру по размножению, отклоняющемуся от популяционных(видовых) норм, т.е. как способ сохранения чистоты генофонда и целостности вида.

С другой стороны полигиния поддерживается естественным отбором в качестве одного из путей оптимального использования репродуктивных возможностей, как особая стратегия размножения, обеспечивающая более высокий уровень воспроизводства без повышения напряженности годового цикла и увеличения затрат времени на размножение. Последнее особенно важно для дальних мигрантов с кратковременным репродуктивным периодом.

Глава VII. ПРЕОДОЛЕНИЕ НЕГАТИВНЫХ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЗИТИВНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ПТИЦАМИ, ОБИТАЮЩИМИ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СССР

В данной главе монографии суммированы заключения из предыдущих разделов, сгруппированных так, чтобы они отражали основные пути преодоления птицами негативного и использование позитивного воздействия внешней среды у северных пределов распространения. Чтобы не дублировать содержание этой главы в разделе "Выводы", целесообразно объединить их и ограничиться только кратким изложением основных заключений:

1. Периферийные поселения птиц, размещающиеся севернее областей постоянного гнездования вида, ежегодно формируются практически заново за счет дисперсии особей из основного ареала.

2. Основная причина непостоянства периферийных поселений птиц - недостаточный уровень адаптированности к дефициту времени, неизбежно возрастающему в годовых циклах при расселении за пределы областей постоянного размножения.

3. Истинную экспансию, характеризующуюся закреплением вида на новых рубежах, выражающимся в способности поддержания стабильной численности за счет собственных внутрипопуляционных ресурсов, следует отличать от недостаточно эволюционно подготовленных попыток расширения ареала, проходящих без закрепления на новых территориях и поддерживаемых более или менее постоянным притоком птиц извне.

4. В сложной структуре периферийных поясов ареала отражена сущность контроля границ распространения птиц со стороны естественного отбора, заключающаяся в диалектике борьбы двух противоположных направлений его действия:

- с одной стороны естественный отбор поддерживает стремление вида к расширению ареала, что выражается в существовании областей постоянного и эпизодического гнездования;

- с другой - отбор ограничивает расселение рамками условий, к которым вид адаптирован на данном этапе эволюции.

5. Возрастающий на северной периферии ареала дефицит времени, необходимого на размножение, линьку и миграции, преодолевается путем полной или частичной редукции промежуточных и совмещения смежных этапов годового цикла.

6. Совмещение энергоемких этапов годового цикла и последовательных фаз внутри них становится возможным благодаря особому суточному балансу энергии, связанному со спецификой освещенности в северных широтах, - кратковременность периода ночного покоя, который при необходимости может прерываться для непродолжительной кормежки и пополнения запасов энергии.

7. Количество энергии, поступающей с пищей за день, существенно превышает ее чистый расход за период кратковременного ночного покоя, продолжительность которого в зоне белых ночей ограничивается лишь физиологическими потребностями в сне, а не освещенностью, как в южных широтах. Это дает птицам северных широт определенные преимущества и обеспечивает:

- фенологически более раннее, чем на юге, начало гнездования,

проходящее при более глубоком негативном влиянии внешних факторов (низкая температура, недостаточный уровень развития кормовой базы, меньшее разнообразие кормов и т.д.):

- совмещение гнездостроения с формированием яиц, выводящих путей и наседных пятен;
- совмещение первого и второго циклов размножения;
- совмещение гнездования и линьки, линьки и миграции, последовательных стадий смены оперения;
- лучший выживаемость птенцов в крупных выводках (одна из предпосылок к увеличению величины кладки на севере) - даже при относительном "недокорме" за короткий период ночного покоя энергетические резервы птенцов не успевают израсходоваться до детального уровня.

8. Реальные сроки начала размножения определяются этологическим, экологическим и энергетическим обеспечением потенциально готовых к нему птиц. Размножение начинается лишь тогда, когда суммарное количество поступающей в организм энергии, кроме обычных затрат, становится достаточным для формирования половых продуктов и проявления всех видов активности, связанных с гнездованием.

9. Свойственная всем птицам пластичность в сроках начала размножения - существенное эволюционное достижение, обеспечивающее более успешное воспроизводство в неустойчивой среде обитания. Именно отсутствие жестко фиксированных дат начала откладки яиц позволяет птицам гибко реагировать на непостоянство внешних факторов.

10. Различия в сроках окончания репродуктивного периода у большинства видов птиц гораздо менее существенны, чем в датах его начала. Крайне уязвимый этап онтогенеза - период становления самостоятельности молодняка - всюду приходится на часть года с наиболее стабильными благоприятными внешними условиями, что однозначно проявляется как на внутривидовом, так и на межвидовом уровнях. Это не может быть случайным совпадением и должно поддерживаться естественным отбором: определенные преимущества получают птицы, у которых переход молодых особей к самостоятельной жизни осуществляется с наименьшими потерями, что наиболее вероятно при стабильно теплой погоде, обилии и разнообразии кормов, их постоянной доступности, а также при относительно длинном кормовом дне. Данное заключение дополняет гипотезу Дэка о приуроченности сроков размножения птиц к периоду года с максимальным обилием пищи, пригодной для выкармливания птенцов.

11. Синхронизация годовых циклов птиц с сезонной циклическостью развития биоценозов обусловлена длительной совместной эволюцией взаимосвязанных объектов, выработавших однозначные реакции на изменение внешних факторов. Пики фенотипов у различных растений и животных чередуются в определенной последовательности. Вариации в календарных сроках и степени сближенности пиков однозначно регулируются состоянием погоды. Размножение птиц-полифагов может начинаться на пике одних кормов, а выкармливание птенцов - на других, но последовательность появления первых и вторых, как и промежутки между ними, из года в год будут смещаться достаточно синхронно, поэтому массовое выупление птенцов чаще всего будет совпадать с пиками пищевых объектов, пригодных для их выкармливания.

12. Снижение доступности пищи при весенних и ранне-летних похолоданиях является не прямой, а косвенной причиной повышения птенцовой смертности. Гибель наступает в результате гипотермии и снижения скорости обмена веществ, в результате чего приносимая взрослыми птицами пища не усваивается птенцами, не обладающими способностью к самостоятельной терморегуляции.

13. Полизональное полициклическое размножение чижа и чечетки, начало которого приходится на март-апрель, позволяет этим птицам максимально использовать репродуктивные возможности при неустойчивой и неравномерно распределенной по ареалу кормовой базе и значительно повышать общий уровень воспроизводства.

14. Известные типы сезонной изменчивости величины кладки не являются видоспецифичными, как это считалось ранее. Кривая, характеризующая I-ый тип изменчивости, по-существу является частично редуцированной кривой II-го типа с нереализованной левой (начальной) частью. Первый тип изменчивости величины кладки в большей мере соответствует исходному типу, претерпевшему в процессе эволюции различных видов птиц существенную трансформацию в соответствии с изменением внешних условий, развитием резко выраженной сезонности климата и сезонных миграций. Современные типы сезонной изменчивости величины кладки - это лишь результат разной степени редукции единого типа сезонной изменчивости, свойственного всем биологическим процессам и развивающегося по типу кривой нормального распределения. На этой основе предложена принципиальная схема формирования репродуктивного состояния птиц, удовлетворительно объясняющая существование всех внутривидовых вариаций в величине кладки.

15. Особая форма репродуктивной стратегии, необходимая для хи-

ни в неустойчивой среде обитания, - полицикличность размножения - возникла в эволюции птиц (и других животных) как способ компенсации непредсказуемо и аритмически возрастающей смертности. Биологическая сущность такой компенсации состоит в обратной зависимости между плотностью населения и относительным числом особей, участвующих в дополнительном размножении. Возникновение указанной связи диалектически оправдано: с одной стороны обеспечивается быстрое восстановление численности, с другой - сдерживается ее чрезмерное увеличение.

16. Полигиния - один из реальных путей увеличения уровня воспроизводства у птиц с кратковременным репродуктивным периодом и может рассматриваться как частный случай полициклии, когда один и тот же результат - два (или более) выводков за сезон - достигается усилиями не двух, как при полициклии, а трех или более партнеров по размножению (полигиния, полиандрия), но без существенных дополнительных затрат времени на гнездование.

Полигиния могла возникнуть в эволюции птиц как один из механизмов репродуктивной изоляции особей, по каким-то признакам уклоняющимся от видовых(популяционных) норм. В данном случае полигиния выполняет роль барьера, способствующего сохранению чистоты генофонда и целостности вида.

17. Совмещение линьки с размножением наиболее известно для птиц северных широт и горных популяций, но не является их прерогативой, а принципиально возможно в любых широтах при поздних сроках размножения и достаточной энергетической обеспеченности.

18. Ежегодные колебания численности птиц, обитающих у северных пределов ареала, в большей мере определялись интенсивностью дисперсии из областей постоянного размножения, а также неустойчивостью погоды на зимовках, трассах миграции и исследуемой территории, чем основными демографическими параметрами предыдущего сезона.

19. Известная взаимосвязь плотности населения птиц с величиной кладки в исследуемом регионе не подтвердилась ни на одном из исследованных видов воробьиных птиц, что может быть обусловлено низкой плотностью гнездового населения, даже максимальные значения которой не достигают того рубежа, после которого плотность начинает действовать как фактор, ограничивающий величину кладки. Регуляция численности посредством изменения числа откладываемых яиц у воробьиных птиц вообще сомнительна, т.к. реально наблюдаемые годовые вариации среднепопуляционной величины кладки слишком незначительны, чтобы

сколько-нибудь существенно повлиять на общий уровень воспроизводства, а увеличение размеров выводка как правило сопровождается снижением птенцово́й смертности (особенно в жизньных широтах).

20. На основании изучения строения границ ареала и территориальных связей птиц периферийных поселений разрабатывается метод ранней диагностики неблагоприятия вида в ареале (Зимин, 1986; 1988). Устойчивые тенденции в динамике периферийных поселений птиц и в северных частях областей постоянного гнездования являются надежными индикаторами общего состояния вида внутри основного ареала.

СПИСОК РАБОТ,
опубликованных по теме диссертации

1. Миграции птиц у западного побережья Белого моря // Тез. докл. 2-ой Всесоюз. орнитол. конф. М., 1959. Т.2. С. 87-88. В соавторстве с Н.Н.Скоковой, В.В.Бянки, С.В.Скалиновым, А.И.Флеровым, В.Д.Курочкиным и В.Н.Павловым
2. Материалы по биологии размножения щура и свиристеля // Тр. Кандалякшского гос. заповедника. Мурманск, 1960. Вып.3. С. 107-112.
3. Осенний пролет птиц в средней Карелии // Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, 1961. С. 189-198. В соавторстве с Э.В. Ивантером и В.И.Марковым
4. Осенний пролет птиц в средней Карелии // Тез. докл. 4-ой Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1960. С. 38-40. В соавторстве с Э.В. Ивантером
5. Особенности гнездования лесных птиц как основа для разработки мероприятий по их привлечению // Тез. докл. научной конф., посвященной итогам работ ин-та Леса Карельского филиала АН СССР за 1962 год. Петрозаводск, 1963. С. 61-62.
6. Широтные географические различия в соотношении и сроках линьки, предмиграционного жиротложения и начала осенней миграции у зяблика // Тез. докл. 5-ой Прибалт. орнитол. конф. Тарту, 1963. С. 19-21. В соавторстве с Т.И.Блументаль, В.Р.Дольняком, Г.А.Носковым, Л.П.Урядовой и Г.Шильдмахером
7. О гнездовании лесной завирушки (*Frunella modularis* L.) в Карелии // Учен. зап. Карельского пед. ин-та. Петрозаводск, 1966. Т. 19, вопр. ботан., химии, зоол., геогр. С. 96-100.
8. Пролет птиц на восточном берегу Ладожского озера осенью 1962 года // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, 1965. № 3. С. 28-50.

9. О возможностях привлечения открытогнездящихся птиц // Материалы 6-ой Всесоюз. орнитол. конф. Вильнюс, 1966 б. С. 72-74.

10. Опыт привлечения дуплогнездящихся в таежные леса Карелии // Материалы 6-ой Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1966 в. С. 69-71.

11. Попытка применения стационарной ловушки для отлова птиц во время миграции // Материалы 6-ой Прибалтийской орнитол. конф. Вильнюс, 1966 г. С.74-75.

12. Широтные географические различия в особенностях размножения и линьки у трех видов воробьиных птиц в Прибалтике // Материалы 6-ой Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1966. С. 15-17. В соавторстве с Т.И.Блументаль

13. Факторы, влияющие на размещение гнезд дятлов в карельской тайге // Тез. докл. конф. молодых биологов Карелии. Петрозаводск, 1968. С. 112-113.

14. Особенности размещения гнезд дуплогнездящихся в лесах заповедника "Кивач" // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1968. С. 104-109.

15. Значение фауны дровостоя для гнездования птиц // Тр. заповедника кивач. Петрозаводск, 1969 б. Вып. I. С. 103-114.

16. Распределение птиц по биотомам в период миграций // Материалы 5-ой Всесоюз. орнитол. конф. Ашхабад, 1969 в. Кн. 2. С. 239-241.

17. Заповедник Кивач // Заповедники Советского Союза. М., 1969. В соавторстве с Ф.С. Яковлевым

18. Фаунистический обзор наземных позвоночных заповедника Кивач // Тр. заповедника Кивач. Петрозаводск, 1969. Вып. I. С. 22-64. В соавторстве с Э.В.Ивантером

19. К вопросу о влиянии гербицидов на полезную фауну // Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве европейского Севера СССР. Л., 1971. С. 92-97.

20. Экология размножения мухоловки-пеструшки в южной Карелии // Экология. 1972 а. № 5. С. 23-29.

21. Особенности гнездования обыкновенного крапивника (*Troglodytes troglodytes* L.) в Карелии // Зоол. журн. 1972 б. Т. 51, вып. 5. С. 770-772.

22. Значение культур сосны для гнездования птиц сосново-лиственных молодняков южной Карелии // Тез. докл. Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972 в. С. 185-186.

23. О влиянии способа рубки леса на охотничьих животных // Тез. докл. 8-ой Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Киров, 1972. С. 185-186. В соавторстве с П.И.Даниловым и М.Д.Некрасовым
24. Итоги работ по привлечению птиц-дуплогнездников // Тр. гос. заповедника Кивач. Петрозаводск, 1973 а. Вып. 2. С. 40-63.
25. Осенние миграции птиц в заповеднике Кивач // Тр. гос. заповедника Кивач. Петрозаводск, 1973 б. Вып. 2. С.64-125.
26. Особенности гнездостроения открытогнездящихся дендрофильных птиц южной Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 7-32.
27. Значение способа создания культур сосны для гнездования птиц // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С.33-35. В соавторстве с Н.П.Атрощенко
28. О влиянии способов рубки леса на охотничьих животных // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С.180-184. В соавторстве с П.И.Даниловым и М.Д.Некрасовым
29. Привлечение птиц-дуплогнездников в молодняки с культурами сосны // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С.185-187. В соавторстве с В.Г.Анненковым и Н.В.Лапшиным
30. Совмещение сроков размножения и линьки у некоторых воробьиных птиц южной Карелии // Тез. докл. Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 250-летию Академии наук СССР. Петрозаводск, 1974. Зоология, паразитология, физиология и биохимия животных. С. 21-22. В соавторстве с Н.В.Лапшиным
31. К биологии обыкновенной чечевицы в Карелии // Тез. докл. Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 250-летию Академии наук СССР. Петрозаводск, 1974. Зоология, паразитология, физиология и биохимия животных. С. 19-21. В соавторстве с В.Г.Анненковым и Н.В.Лапшиным
32. Птицы. Петрозаводск, 1974. 256 с. В соавторстве с Э.В. Ивантером
33. Общая характеристика миграций птиц в Карельской АССР // Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., 1975. Т.2. С.21-23.
34. Миграции птиц на Ладожском озере // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Таллин, 1975. № 8. С. 3-50. В соавторстве с Г.А.Носковым и С.П.Резвым
35. Экологические русла расселения птиц в Карелии // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев, 1975. С.94. В соавторстве с Н.В.Лапшиным

36. Орнитофауна хвойно-лиственных молодняков южной Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976 а. С. 38-44.
37. Привлечение открытогнездящихся птиц // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976 б. С. 15-28.
38. Влияние различных способов осветления лиственно-хвойных молодняков на орнитофауну // Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы лиственно-сосновых молодняков. Петрозаводск, 1976. С. 138-147. В соавторстве с В.Г.Анненковым и Н.В.Лапшиным
39. Влияние обработки лиственно-сосновых молодняков арборицидами на успешность гнездования птиц // Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы лиственно-сосновых молодняков. Петрозаводск, 1976. С. 148-159. В соавторстве с В.Г.Анненковым и Н.В.Лапшиным
40. Результаты отлова и мечения птиц в гнездовой период // Материалы 9-ой Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1976. С. 96-102. В соавторстве с Н.В.Лапшиным
41. Влияние весеннего возврата холодов на птиц Карелии // Тез. докл. 7-го симпозиума "Биологические проблемы Севера". Петрозаводск, 1976. Зоология. С. 127-129. В соавторстве с Н.В.Лапшиным и Т.Ю.Хохловой
42. Насекомоядные птицы в ограничении численности рыжего соснового пилильщика в Карелии // Тез. докл. совещания "Использование химических и биологических средств в борьбе с вредителями леса". М., 1976. С. 24-25. В соавторстве с И.П.Волковой
43. О структуре периферийной зоны ареала у птиц // Тез. докл. 7-ой Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. Т. I. С. 62-63.
44. Фаунистический обзор наземных позвоночных // Биологические ресурсы района Костамукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977. С. 109-127. В соавторстве с П.И.Даниловым, Т.В.Ивантер, Н.В.Лапшиным, В.А.Марковским и В.Г.Анненковым
45. Материалы по гнездованию большой синицы (*Parus major L.*) в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 17-31.
46. Изменения фауны и распространения наземных позвоночных животных Карелии // Тез. докл. Науч. конф., посвящ. 25-летию Института биологии Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1978. С. 45-47. В соавторстве с П.И.Даниловым
47. Материалы по численности тетеревиных птиц в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР.

Петрозаводск, 1978. С. 54-67. В соавторстве с П.И.Даниловым, Э.В.Ивантером и В.Г.Анненковым

48. Биология размножения садовой славки в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 5-16. В соавторстве с Н.В. Лапшиным и Т.Ю.Хохловой

49. Основные результаты работы Ладожского орнитологического стационара // Тез. докл. 2-ой Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978. Т. I. С. III-III3. В соавторстве с Г.А.Носковым

50. Изменение зоогеографической структуры и пути формирования современной фауны наземных позвоночных Карелии // Тез. докл. 7-ой Всесоюз. зоогеограф. конф. М., 1979. С. 20-23. В соавторстве с П.И.Даниловым и Э.В. Ивантером

51. Распределение внесенных при уходе за лесом арборицидов в природных объектах и влияние их на фауну // Сб. статей по итогам договорных научно-исследовательских работ за 1976-1977 гг МПХ РСФСР. М., 1979. С. 103-112. В соавторстве с М.К.Ильиной и И.А.Кузьминым

52. Экологические последствия применения гербицидов в лесном хозяйстве. Л., 1980. 175 с. В соавторстве с И.А.Кузьминым

53. Разобщенность гнездовых и кормовых участков обыкновенных чечевич на Северо-Западе РСФСР // Тез. докл. 8-ой Всесоюз. орнит. конф. Кишинев, 1981 а. С. 87.

54. Возрастная и сезонная изменчивость размеров у некоторых воробьиных птиц // Экология птиц Приладожья. Л., 1981 б. С. 151-161. (Тр. Биол. НИИ ЛГУ; № 32).

55. К экологии обыкновенной чечевичи (*Сarpodacus erythrinus* Pall.) в Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981 в. С. 13-31.

56. Некоторые особенности биологии воробьиных птиц Карелии, обитающих у границ ареала // Тез. докл. 10-ой Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1981 г. Т. 2. С. 54-57.

57. О методах отлова открытогнездящихся дендрофильных птиц // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 32-37. В соавторстве с А.В.Артемьевым

58. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л.; 1981. С. 3-86. В соавторстве с Г.А.Носковым, С.П.Резвым, Т.А.Рымкевич, Н.В.Лапшиным и В.И.Голованом

59. Современное распространение и численность орлана-белохвоста в Карелии и Мурманской области // *Ornis Karelica*, 1981. Т. 7, № 2. С. 45-54. В соавторстве с D.Койвусаари, И.Нууя и Р. Палокангас

60. Pohjois-Euroopan merikotkat: Karjalan ASNT:n ja Muurmannin alueen merikotkatilanteen kehitys vuoteen 1980 // *Ornis Karelica*, 1981. V.7, № 2. С. 35-44. With J. Koivusaari, I. Nuuja, R. Palokangas

61. Некоторые приемы, облегчающие поиск гнезд лесных наземно-гнездящихся воробьиных // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983 г. С. 5-11.

62. О полицикличности размножения птиц // Тез. докл. II ой Прибалт. орнитол. конф. Таллин, 1983 г. С. 20-23.

63. Роль птиц в жизни леса // Лесоведение и охрана природы. Петрозаводск, 1983 г. С. 87-91.

64. Формирование орнитофауны хвойно-лиственных молодняков при разных способах осветления культур сосны // Состояние лесных биогеоценозов после обработки 2,4-Д. Петрозаводск, 1983 г. С. 52-68.

65. Сроки и динамика сезонных явлений годового цикла у дрозда-белобровика в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. II-29. В соавторстве с Л.С.Захаровой и Т.Ю.Хохловой

66. Эффективность различных методов контроля возврата птиц на места кольцевания // Тез. докл. II-ой Прибалт. орнитол. конф. Таллин, 1983. С. 91-93. В соавторстве с Н.В.Лапшиным и А.В.Артемовым

67. Расширение ареала обыкновенного скворца на севере европейской части СССР // Научные основы охраны и рационального использования птиц. М., 1984. С.158-169. Работы Центральной орнитологической станции, № 6. В соавторстве с А.Д.Поляковой, В.В.Бланки, А.А.Естафьевым и О.И.Семновым-Тян-Шанским

68. Птицы // Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 3-157.

69. Мониторинг в периферийных зонах ареала как способ ранней диагностики неблагополучия вида у птиц // Тез. докл. 9-ой Всесоюз. орнитол. конф. и I-го съезда Всесоюз. орнитол. об-ва. Л., 1986. С. 240-242.

70. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц в северных зонах ареала // Тез. докл. 9-ой Всесоюз. орнитол. конф.

и I-го съезда Всесоюз. орнитол. об-ва. Л., 1986. С. 242-243. В соавторстве с А.В.Артемьевым, Н.В.Лапшиным и Т.Ю.Хохловой

71. Территориальное поведение зарянок в послегнездовой период по наблюдениям в юго-восточном Приладожье // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 5-29. В соавторстве с А.В.Артемьевым

72. Птицы. Петрозаводск, 1986. 240 с. Изд-ние 2-ое. В соавторстве с Э.В.Ивантером

73. Животный мир. В кн.: Карельская АССР. Природа, хозяйство. Петрозаводск, 1986. С.71-88. В соавторстве с П.И.Даниловым, Ю.А.Смирновым, М.П.Лобковой и Т.К.Бобровских

74. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л., 1988 а. 184с.

75. Случай полигиния у зарянки (*Erithacus rubecula* L.) в Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988 б. С. 23-28.

76. О гнездовании зарянки (*Erithacus rubecula* L.) в искусственных укрытиях // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988 в. С. 29-36.

77. Метод ранней диагностики неблагоприятия вида в ареале. Петрозаводск, 1988 г. С.3 с.

78. Костамукшский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. М., 1988. С. 90-100. Т. I. В соавторстве с Н.А.Белюсовой, П.И.Даниловым, Г.Т.Коршуновым и О.Л.Кузнецовым

79. Ладожскому орнитологическому стационару 20 лет. Петрозаводск, 1988. 3 с. В соавторстве с А.В.Артемьевым, Н.В.Лапшиным и Т.Ю.Хохловой