

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА СССР
ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОХРАНЫ ПРИРОДЫ И ЗАПОВЕДНОГО ДЕЛА

На правах рукописи

АРТЕМЬЕВ АЛЕКСАНДР ВЛАДИМИРОВИЧ

УДК 598.8 (470.22)

БИОЛОГИЯ ЛЕСНЫХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ
В ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Специальность 03.00.08 - зоология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 1985

1985.5
Работа выполнена в Петрозаводском государственном университете им. О.В. Куусинена и в Институте биологии Карельского филиала АН СССР.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Э.В. ИВАНТЕР

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Г.Н. СИМКИН
кандидат биологических наук
В.Т. БУТЬЕВ

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Защита состоится _____ 1985 г. на заседании
Специализированного совета К.120.63.01 при Всесоюзном научно-
исследовательском институте охраны природы и заповедного дела
МСХ СССР.

Адрес: 113628, Москва, М-628, п/о ВИЛАР, Знаменское-
Садки, телефон 541-71-32.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всесоюз-
ного научно-исследовательского института охраны природы и за-
поведного дела МСХ СССР.

Автореферат разослан _____ 1985 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат географических наук

Л.В. Кулешова

БИБЛИОТЕКА
Карельского филиала
Академии наук СССР

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Всестороннее изучение биологии воробьиных птиц, составляющих основу орнитокомплексов лесных массивов таежного северо-запада СССР, имеет большое теоретическое и прикладное значение. Большинство орнитологических исследований в лесных экосистемах охватывает сезон размножения или миграций и лишь отдельные работы посвящены изучению послегнездовой жизни. Несмотря на то, что после вылета птенцов из гнезд численность популяции достигает своего годового максимума, этот период годового цикла является одним из наименее исследованных даже у массовых видов птиц. Без детального изучения послегнездовой жизни птиц невозможна правильная оценка их роли в лесных биоценозах, разработка методов борьбы с вредителями лесного хозяйства и мероприятий по охране орнитофауны, а также решение ряда важных проблем медицинской зоологии.

Цель и задачи исследования. Цель работы - проведение сравнительного анализа основных явлений послегнездовой жизни воробьиных птиц с разными типами годовых циклов, а также выявление путей и механизмов их адаптации к конкретным условиям существования на северо-западе РСФСР.

Основная задача заключалась в выполнении комплексного исследования всех явлений послегнездовой жизни птиц от вылета птенцов из гнезд до завершения послебрачной и постивенильной линек и отлета /перелетных видов/ из области гнездования. В число решаемых задач входило уточнение сроков размножения рассматриваемых видов, подробное изучение послебрачной и постивенильной линек, подвижности и особенностей территориального поведения взрослых и молодых особей на протяжении всего послегнездового периода. Большое внимание было уделено разработке практических рекомендаций по привлечению и охране птиц-дуплогнезdnиков в лесах исследуемого региона.

Научная новизна работы. Впервые с применением массового отлова и индивидуального мечения проведено подробное изучение основных явлений послегнездовой жизни 4-х видов воробьиных птиц, широко распространенных в лесных экосистемах таежного северо-запада РСФСР.

На большом фактическом материале определены сроки начала размножения, появления потомства, вылета птенцов из гнезд, послебрачной и постивенильной линек и отлета /перелетных видов/ из

области гнездования или рождения. Обнаружена взаимосвязь основных явлений послегнездовой жизни разных видов с особенностями их годовых циклов. Выявлены различия территориального поведения взрослых и молодых птиц и прослежена связь их подвижности с состоянием оперения. Получены принципиально новые данные об отношении сеголетков к территории в период юношеской линьки. На конкретном материале проведен подробный анализ адаптивных особенностей биологии птиц, связанных со спецификой физико-географического положения исследуемого региона. Определено взаимное соотношение таких биологических явлений, как размножение, линька и миграция в индивидуальных годовых циклах птиц изученных видов.

Практическое значение. Основные результаты работы могут использоваться при разработке методов биологической защиты растений, оценке роли птиц как переносчиков арбовирусов в предмиграционный период; планировании и проведении природоохранных мероприятий, составлении курсов лекций по орнитологии для студентов ВУЗов. В процессе исследований разработан метод отлова открытогнездящихся дендрофильных птиц /Зимин, Артемьев, 1981/, рекомендуемый к широкому использованию другими орнитологами.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались или представлялись на Всесоюзной конференции молодых ученых "Экология гнездования птиц и методы ее изучения" /Самарканд, 1979/, на IX Симпозиуме "Биологические проблемы Севера" /Сыктывкар, 1981/, на конференции молодых ученых-биологов "Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР" /Петрозаводск, 1982/, на XI Прибалтийской орнитологической конференции /Таллин, 1983/.

Публикации. Основные результаты работы изложены в 6 опубликованных и 2 сданных в печать научных статьях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав основного текста, выводов и списка литературы. Общий объем работы 252 страницы, включая 143 страницы основного текста, 29 рисунков и 62 таблицы. Список литературы состоит из 303 названий, из них 218 на русском и 85 на иностранных языках.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов для исследований были выбраны зарянка, мухоловка-пеструшка, большая синица и зяблик, широко распространенные в лесных биоценозах таежного северо-запада РСФСР, и по

плотности гнездового населения относящиеся к числу обычных или доминирующих видов. Выбор этих видов был обусловлен существенными различиями их годовых циклов, и в первую очередь, отношением к миграции и характеру размножения.

Работа выполнена на базе лаборатории зоологии Института биологии Карельского филиала АН СССР. Основной материал был собран на территории южной Карелии на стационарах Шокшинский и Маячино /Прионежский и Олонецкий районы/ в весенне-осенний период 1971-1984 г.г. Большую помощь в сборе материала оказали сотрудники Института биологии КФ АН СССР: В.Б.Зимин, Н.В.Лапшин, Т.Д.Хохлова, В.Г.Анненков и А.П.Рипатти.

Основной особенностью методики было проведение массового отлова птиц на территории постоянных пробных площадей, их индивидуального мечения и последующей регистрации. В основу работы легли наблюдения за птицами с точно известной судьбой, прослеженной от начала размножения или рождения до исчезновения из контролируемого района. Ежегодно контролировали территорию площадью 1 км². Здесь проводились систематические поиски гнезд, мечение птенцов, регулярный отлов птиц разными способами и наблюдения за маркированными особями. Привлечение дуплогнездников осуществлялось путем развески искусственных гнездовий /от 160 до 441 в год/ на территории до 10 км².

Отлов взрослых птиц в период размножения проводился паутинными сетями, модернизированными западками /Зимин, Артемьев, 1981/, ловушками для дуплогнездников /Михальсон, Чаун, 1958/. В послегнездовой период птицы отлавливались паутинными сетями, выставляемыми регулярно в количестве 20-50 на контролируемой территории, плотностью 5-8 штук на 1 га. В июле-сентябре 1979-1984 г.г. сети постоянно находились в рабочем положении и снимались только во время затяжных дождей или сильных ветров. Зяблики и большие синицы отлавливались на зерновых прикормках специальными ловушками /Зимин, 1973/.

Все пойманные птицы метились стандартными алюминиевыми кольцами, а особи, гнездящиеся или появившиеся на свет на территории пробных площадей, дополнительно маркировались цветными кольцами или окрашиванием участков оперения. Определение пола и возраста проводилось по комплексу признаков /Виноградова и др., 1976; Svensson, 1975/. Пойманные птицы подвергались прижизненному анализу /Бломенталь, Дольник, 1962; Гагинская, Рыжко-

вич, 1973; Дольник, 1975/. Линьку описывали по известной методике /Носков, Гагинская, 1969, 1973/, а для зябликов и молодых зарянок использовались схемы стадий линьки, предложенные Г.А.Носковым /1975/ и И.Б.Савинич /1983/. Все результаты подвергались статистической обработке общепринятыми методами /Лакин, 1971; Ивантер, 1979/.

Общая продолжительность полевых исследований составила 57 месяцев. Обследовано 249 гнезд зарянки, 658 - мухоловки-пеструшки, 126 - большой синицы и 163 - зяблика. На них помечено соответственно 247, 1091, 120 и 26 взрослых птиц и 1003, 2242, 728 и 281 птенцов. Прослежены перемещения 72 выводков изучаемых видов. После перехода сеголетков к самостоятельной жизни получены сведения о 149 зарянках, 153 мухоловках-пеструшках, 44 больших синицах и 16 зябликах из числа помеченных птенцами.

Глава 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа выполнена на территории южной Карелии, относящейся к зоне таежных лесов, подзоне средней тайги. Климат района исследований характеризуется коротким прохладным летом, избыточным увлажнением и неустойчивой погодой в течение всех сезонов года. Период с температурой воздуха выше $+5^{\circ}$ составляет в среднем 160, $+10$ - 111, $+15$ - 45 дней в году /Романов, 1961/. Большое значение для птиц имеет продолжительность светового дня, достигающая в июне-июле 18-19,5 часов в сутки.

В главе приводится подробное описание климата и растительности в районе исследований. Контролируемые территории включали в себя как участки спелого леса, так и молодняков 13-25-летнего возраста, что позволило выявить местообитания, предпочитаемые птицами в послегнездовой период.

Глава 3. БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

В главе приводятся данные по биологии размножения и послегнездовой жизни птиц изученных видов. Результаты собственных исследований сопоставляются с литературными сведениями по другим частям ареалов. Глава состоит из 4-х видовых очерков, построенных по единому плану.

Зарянка. В южной Карелии размножается бициклично, наиболее раннее начало гнездования - 11 мая /1979 г./, позднее - 20 июля /1978 г./. Основная масса первых кладок /48,4% от общего числа гнезд/ появляется во второй-третьей декадах мая, вторых

/28,9%/ - спустя месяц. Вылупление птенцов отмечается с 28 мая по 4 августа /первый пик - 1-20 июня, второй - 1-20 июля/. Ежегодно 80-90% сеголетков появляется на свет в течение 40 дней.

Выводки вылетают из гнезд через 9-15, в среднем - $12,2 \pm 0,2$ суток после вылупления. Величина первых и ранних выводков /начало кладки до 10 июня/ достоверно больше, чем вторых и поздних и в день вылета составляет в среднем $5,8 \pm 0,1$ и $5,2 \pm 0,1$ птенца. До распадаения выводки держатся не далее 200 м от оставленных гнезд, в среднем в $67,8 \pm 9,2$ м. Обнаружено, что самки начинают вторые кладки до перехода к самостоятельной жизни сеголетков из первых гнезд, в среднем через $16,7 \pm 0,8$ суток после их вылупления.

Распадение выводков происходит по достижении молодыми птицами возраста 23-34 суток. Вскоре после этого сеголетки начинают активные перемещения в разных направлениях от мест рождения и в подавляющем большинстве покидают контролируемую территорию. Основная масса молодых птиц из первых выводков /43%/ отлавливается с 11 по 31 июля, из вторых /59%/ - через месяц. Сеголетки наиболее подвижны в возрасте 30-50 суток и поэтому пик летних перемещений ежегодно регистрируется через 30-50 дней после вылупления птенцов в большинстве первых гнезд, обычно во второй-третьей декадах июля.

В первое лето жизни молодые зарянки проходят частичную пост-ювенильную смену оперения. Сроки ее начала в Карелии растянуты с 14 июля по 2 сентября, а индивидуальная продолжительность в природе составляет 40-60 суток. Сходные данные получены И.Б. Савинич /1983/ на севере Ленинградской области. Сеголетки из первых выводков обычно приступают к линьке в 41-50-дневном, а птицы из вторых - в 31-40-дневном возрасте.

Обнаружено, что территориальное поведение молодых зарянок связано с состоянием их оперения. Во время линьки подвижность сеголетков резко снижается. Птицы, сменяющие оперение на большинстве птерилий /2-3 стадии/, составляют лишь 7% среди отловленных паутинными сетями в течение июля-сентября. Это связано с тем, что приступающие к линьке особи занимают ограниченные участки, площадью до 4 га, и держатся на них до ее завершения. Известно, что во время осенней миграции остановки зарянок связаны с необходимостью пополнения жировых резервов или с неблагоприятными погодными условиями /Nieboer, Winkelman, 1980;

Меншун , 1983/. Наши исследования показали отсутствие такой взаимосвязи в летний период. Установлено, что доля задерживающихся в районе мечения особей зависит только от относительного количества птиц, находящихся на I-3 стадиях линьки $r = 0,5/$. Для молодых зарянок характерна строгая оседлость в период интенсивной регенерации оперения, причем большинство птиц занимает территории на ее начальных стадиях. Длительность пребывания отдельных особей на таких участках связана со степенью завершенности их линьки $r = -0,9/$ и составляет в среднем от 24 /1 стадия линьки/ до 5 суток /5 стадия/.

В период завершения смены оперения сеголетки покидают свои территории и включаются в осеннюю миграцию. Последние местные птицы отмечались в районе рождения до 30 сентября. Большинство молодых зарянок начинает отлет до завершения линьки: в первой-второй декадах сентября в отловах преобладают линные особи /более 60% / и лишь к концу месяца их доля снижается до 47%.

Взрослые птицы, успешно завершившие выкармливание птенцов, отличаются строгой территориальностью и держатся поблизости от мест размножения /не далее 550 метров/ до отлета. Самцы отмечались в среднем в $90,6 \pm 25,1$ м от оставленных гнезд, а самки - в $188,1 \pm 39,6$ м. В гнездовой области зарядки проходят полную послебрачную смену оперения. Сроки ее начала растянуты у самцов с 17 июля по 2 августа, у самок - с 28 июля по 18 августа. Линные самцы преобладают в отловах паутиными сетями с первой декады августа /76%/, самки - со второй /87%/. Первая завершившая смену оперения особь отмечена 8 сентября. На меченых птицах обнаружена прямая зависимость сроков окончания линьки от начала последнего цикла размножения $r = 0,8/$. Индивидуальная продолжительность смены оперения составляет 2-2,5 месяца. Особи, завершающие линьку, покидают свои участки обитания и приступают к осенней миграции. Последние местные птицы отмечались в районе гнездования до 5 октября. В сентябрьских отловах перелинявшие птицы составляют лишь 23% обследованных, то есть основная масса зарядок южной Карелии начинает отлет до завершения линьки.

Мухоловка-пеструшка. Начало размножения этого вида растянуто с 13 мая /1983 г./ по 28 июня /1982 г./. Основная масса птиц приступает к гнездованию с 21 мая по 5 июня /71,8% всех кладок/. Вылупление птенцов отмечается с 3 июня по 14 июля, основной массы /в 73,8% гнезд/ - во второй-третьей декадах июня. Ежегодно

78-90% сеголетков появляется на свет в течение 10 дней. Птенцы вылетают из гнезд в возрасте 12-20, в среднем $15,1 \pm 0,3$ суток. Величина выводка в спелых и припевающих лесах больше, чем в молодняках и в день вылета составляет в среднем $5,8 \pm 0,1$ и $5,1 \pm 0,1$ слетка соответственно. В литературе имеются сведения о том, что выводки этого вида покидают гнездовые участки родителей и вскоре начинают отлет на зимовки /Лихачев, 1953; Карпович, 1962/. Наблюдения за мечеными птицами показали, что сеголетки до перехода к самостоятельной жизни не удаляются свыше 1 км от места рождения. Контролируемые выводки постоянно держались в пределах территории, посещаемой взрослыми птицами в период размножения. Сходные данные получены В.И. Голованом /1982/ в Ленинградской области. По нашим наблюдениям удаление выводков от гнезд составляет в среднем $305,9 \pm 51,7$ м.

Выводки распадаются при достижении сеголетками 26-28-дневного возраста. Вскоре после этого наблюдается массовый разлет молодых птиц, достигающий максимума в третьей декаде июля, к началу августа интенсивность перемещений несколько снижается, а затем снова возрастает во второй декаде этого месяца, что соответствует пику осенней миграции в исследуемом регионе. Основная масса местных сеголетков /61,4%/ отловлена с 20 по 31 июля, через 30-40 дней после вылупления, что свидетельствует о резком возрастании их подвижности после распада выводков.

Смена оперения молодых птиц обычно начинается в 30-дневном возрасте и завершается через месяц. Первая линяющая птица отмечена 12 июля, а последняя, не приступившая к линьке особь - 18 августа. Начиная со второй декады июля большинство сеголетков сменяет оперение. Первые перелинявшие особи отмечены 17 августа. В период интенсивной линьки /первая декада августа/ молодые птицы продолжают перемещаться без остановок на ограниченных территориях, однако интенсивность пролета в это время несколько снижается. Известно, что перелетное беспокойство сеголетков этого вида может начинаться на ранних этапах линьки /Gwinnler, Schwabl-Benziger, 1981/. Очевидно, этим можно объяснить то, что в Карелии уже в июле основная масса молодых птиц /84,2%/ движется на юг. Подавляющее большинство сеголетков начинает отлет до завершения смены оперения. Полностью перелинявшие птицы во второй декаде августа составляют 5,1% обследованных, в третьей - 15,4%, а в сентябре - 34,8%.

Взрослые птицы держатся поблизости от мест размножения /не далее 500 м/ до отлета. После распадаения выводков родители отмечались в среднем в $196,3 \pm 55,4$ м от оставленных гнезд. Обнаружено, что птицы, теряющие кладки или птенцов в начале репродуктивного сезона, не удаляются свыше 700 м от места неуспешного гнездования. Отсутствие значительных по масштабу перемещений связано с дефицитом времени, так как птицы должны максимально быстро приступать к восстановлению кладки, чтобы укладываться в оптимальные для размножения сроки. Наши данные опровергают существующее в литературе мнение /Silverin, 1983/ о том, что самки этого вида не размножаются повторно после потери птенцов. Отмечено 3 случая начала кладок после гибели I-дневных птенцов. Ослабление территориальных связей наблюдается у птиц, теряющих гнезда в конце репродуктивного периода. Такие особи обычно исчезают с гнездовых участков.

В гнездовой области мухоловки-пеструшки проходят полную послебрачную смену оперения. Она может начинаться до завершения размножения, наиболее ранние сроки I3 /самец/ и I4 /самка/ июня. Во второй декаде июня линяющие самцы составляли 9,4% обследованных, самки - 1,3%; в третьей - 25,4 и 4,5%; в первой декаде июля - 57,3 и 36,9%; во второй - 94,4 и 66,7%; в третьей - 100 и 66,7%, к началу августа смена оперения шла у всех птиц. Индивидуальная продолжительность линьки составляет 40-50 дней, у размножающихся особей ее начальные стадии несколько замедляются. Отлет большинства птиц /92,3%/ начинается до завершения смены оперения. Последняя местная мухоловка-пеструшка отмечена в районе размножения 18 августа.

Большая синица. Сроки начала гнездования этого вида растянуты с 26 апреля /1983 г./ по 18 июля /1971 г./ 66,7% пар, успешно завершивших первый цикл размножения, приступают ко второму. Большинство первых кладок /48,6% от общего количества гнезд/ появляется в первой-второй декадах мая, вторых - с II по 30 июня /25,7%. Вылупление птенцов растянуто с 21 мая по 5 августа, первый пик /в 53,5% гнезд/ - с 21 мая по 10 июня, второй /в 26,7% гнезд/ - 1-20 июля. Ежегодно 83-100% сеголетков появляется на свет в течение 50 дней. Выводки вылетают из гнезд через 16-19, в среднем через $17,4 \pm 0,3$ суток после вылупления. В спелых и припевающих лесах их величина в день вылета составляет $9,7 \pm 0,4$ птенца для первого и $8,0 \pm 0,4$ птенца для второго цикла размно-

жения. Самки этого вида начинают вторые кладки до распадаения первых выводков, когда возраст их птенцов составляет 12-29, в среднем $21,9 \pm 0,7$ суток. Подобное явление, отмеченное в Московской области /Лихачев, 1957/, направлено на сокращение общей продолжительности репродуктивного периода отдельных пар. Выводки держатся не далее 700 м, в среднем в $275,0 \pm 38,6$ м от оставленных гнезд.

Сеголетки переходят к самостоятельной жизни в 32-42-дневном возрасте. Вскоре у них начинается разлет в разных направлениях от мест рождения, при этом наиболее подвижны особи в возрасте 35-60 суток.

Постепенная линька птиц первых выводков начинается в 55-60-дневном возрасте, вторых - 45-50-дневном. Ее индивидуальная продолжительность составляет 50-70 дней. Первые линяющие особи встречаются с 17 июля, хотя птицы без признаков смены оперения отмечены до 7 сентября. В период интенсивной линьки активность перемещений сеголетков значительно снижается. Птицы с таким состоянием оперения составляют незначительную часть в отловах паутинными сетями /14,2%/. Сеголетки, приступающие к линьке, держатся на ограниченных территориях, причем часть особей оседает на них до ее начала /54,6% из числа птиц, обследованных до линьки/, а часть - на первых стадиях /43,3% из числа птиц, приступивших к смене оперения/. Размер участка I особи составляет 110-120 га, птицы держатся на них, присоединяясь к небольшим стадам меняющегося состава. Обычно на таких территориях они обитают в первую половину линьки, когда идет наиболее интенсивная регенерация оперения. Длительность пребывания птиц на ограниченных участках составляет в среднем $28,7 \pm 4,0$ суток. В дальнейшем сеголетки начинают активно перемещаться, и в сентябре, обычно до завершения линьки, включаются в осеннюю миграцию.

Взрослые птицы этого вида остаются на своих гнездовых участках до конца сентября, а часть из них и на зимовку. Удаление от гнезд особей, завершивших выкармливание выводков, составляет в среднем $245,0 \pm 12,3$ м. Наиболее раннее начало послебрачной смены оперения 19 июня - самец и 4 июля - самка. Сроки начала линьки зависят от времени окончания размножения / $r = 0,5$ /. В третьей декаде июня сменяли оперение 22,2% обследованных самцов, во второй декаде июля - 81,8%, а в третьей - 100%. Самки линяли позднее - в первой декаде июля у 14,3% отмечена смена маховых,

во второй - у 31,3%, в третьей - у 66,7%. В августе-сентябре у всех птиц шла смена оперения. Индивидуальная продолжительность линьки составляет 2,5-3 месяца. Птицы, участвующие в осенней миграции, покидают район размножения до завершения смены оперения.

Зяблик. В условиях южной Карелии приступает к гнездованию с 9 мая /1982 г./ по 4 июля /1977 г./. В 1971-1983 г.г. большинство кладок /60,1%/ было начато во второй-третьей декадах мая. Предположение Л.О.Белопольского /1962/ о двух циклах размножения этого вида в Карелии нашими данными не подтвердилось. Вылупление птенцов отмечалось с 25 мая по 16 июля, в большинстве гнезд /53,6%/ - 1-20 июня. 75-89% сеголетков ежегодно появляется на свет в течение 20 дней. Птенцы вылетают из гнезд через 8-14 дней после вылупления, обычно, в возрасте $11,6 \pm 0,4$ суток. Величина выводка в молодняках меньше, чем в спелых лесах и в день вылета составляет $3,5 \pm 0,2$ и $4,1 \pm 0,2$ слетка соответственно. Выводки отмечались не далее 450 м от гнезд, в среднем в $215,0 \pm 48,3$ м.

Сеголетки переходят к самостоятельной жизни в 28-34-дневном возрасте. Через 30-40 дней после вылупления большинство из них покидает район рождения и приступает к активным перемещениям по территории. Пик пролета, отражающий разлет сеголетков от гнезд, отмечается в третьей декаде июля.

В южной Карелии постювильная линька этого вида происходит в те же сроки, что и на севере Ленинградской области /Носков, 1975/. Ее начало растянуто с 17 июля по 2 сентября. Сеголетки приступают к смене оперения в 35-50-дневном возрасте и завершают ее через 50-70 суток.

Активность перемещений сеголетков в период линьки несколько снижается. Птицы, сменяющие оперение на большинстве птерилий /2-5 стадии линьки/, в меньшем числе отлавливаются на пролете вдоль побережья Ладожского озера, а также чаще задерживаются в районе мечения, чем особи не начавшие и только начинающие и завершающие линьку. Применение постоянно действующих зерновых прикормок показало, что большое значение для сеголетков имеет наличие обильного и доступного корма. В период холодной и дождливой погоды до 57% птиц из числа отловленных за декаду задерживалось на них. Очевидно это было связано со снижением активности насекомых в природе и переходом зябликов на корма растительного происхождения. Во время линьки у сеголетков наблюдается чередование перемещений с продолжительными остановками /в среднем по 15 дней/ в местах с

благоприятной экологической обстановкой. Такая форма территориального поведения в сочетании с широкой пищевой пластичностью позволяет птицам быстро реагировать на изменение внешних условий и, вероятно, является оптимальной для данного вида.

Молодые зяблики начинают отлет на места зимовки до завершения линьки. Среди 79 пролетных птиц, обследованных в период начала осенней миграции - в первой декаде сентября, только у 5% особей закончилась смена оперения, а у остальных она продолжалась.

Взрослые зяблики в гнездовой области проходят полную послебрачную линьку. Наиболее ранние сроки ее начала отмечены 4 /самец/ и 12 июля /самка/. В первой декаде июля линные самцы составляют 42,9% обследованных, во второй - 84%, в третьей - 100%. Во второй декаде июля сменяет оперение 40% обследованных самок, в третьей - 73,3%, а в августе все птицы находятся на разных стадиях линьки. До начала интенсивной регенерации оперения часть птиц этого вида участвует в перемещениях. Следует отметить, что значительное количество зябликов остается поблизости от мест размножения до отлета. В августовских отловах паутинными сетями местные птицы составляют 43% / $n=63$ /, они держатся поблизости от своих гнезд или от мест первой регистрации, в среднем в $102,0 \pm 16,9$ м. Осенняя миграция начинается на завершающих стадиях линьки: среди 27 особей, обследованных 1-10 сентября, ни у одной не закончилась смена оперения. Последние местные птицы отмечены в районе гнездования 19 сентября.

Глава 4. СРАВНИТЕЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ЖИЗНИ ВОРОБЕЙНЫХ ПТИЦ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Период вождения выводков. Обнаружено, что в период вождения выводков птицы разных видов предъявляют сходные требования к таким компонентам среды обитания, как наличие укрытий и благоприятная трофическая обстановка. Для всех видов отмечено предпочтение стаций с хорошими защитными, микроклиматическими и кормовыми условиями: приручейных ельников с хорошо развитым подростом и подлеском, границ недорубов и молодняков с участками густого подроста и травостоя. Основным фактором, ограничивающим дальность перемещений выводков, является то, что биотопы с оптимальной экологической обстановкой всегда имеются поблизости от оставленных гнезд, так как это является одним из обязательных условий выбора

птицами местообитаний весной /Hilden, 1969/. Дальность перемещений выводков ограничивается также привязанностью взрослых птиц к территории, участием их во втором цикле размножения или послебрачной линьке, невысокими летными способностями сеголетков. Индивидуальная продолжительность вождения выводков различалась у представителей исследуемых видов в связи с разными темпами постэмбрионального развития первогодков. Переход сеголетков к самостоятельности обычно совпадает с завершением формирования несущей поверхности крыла и отрастанием гнездового оперения туловища.

Постювениечная линька. Межвидовые различия объема и индивидуальной продолжительности линьки, а также возраста сеголетков в момент ее начала связаны со сроками пребывания птиц на родине. Бнутрипопуляционные различия в характере постювениечной смены оперения определяются растянутостью периода вылупления птенцов. У сеголетков, появившихся на свет в поздние сроки, происходит ускоренное формирование дефинитивного наряда за счет трех взаимосвязанных процессов: переноса линьки на более ранний возраст, уменьшения ее объема и интенсивного течения. В результате этого они получают значительный выигрыш во времени по сравнению с птицами из первых гнезд. Так, у зарянок, отличающихся по срокам рождения на 36 дней, разница в сроках начала линьки сокращается до 23 дней, у больших синиц - с 54 до 31 дня, зябликов - с 35 до 17 дней, мухоловок-пеструшек - с 27 до 21 дня. Наши данные, полученные в природе на сеголетках с точно известным возрастом в целом подтверждают результаты экспериментов, выполненных на разных видах птиц умеренных широт /Носков, 1970; Шумаков и др., 1972; Рынкевич, 1977; и др./, позволяющие считать линьку механизмом синхронизации индивидуальных годовых циклов первогодков, появившихся на свет в разные сроки.

Территориальное поведение молодых птиц. Вскоре после распада выводков у молодых птиц исследуемых видов начинаются активные перемещения, ведущие к перераспределению их по территории. В результате разлета в разных направлениях большинство сеголетков покидает ближайшие окрестности мест рождения, хотя отдельные особи могут оставаться здесь до отлета. В первые же дни после распада выводков молодые птицы отмечены в 11-13 км от оставленных гнезд /зарянка - в 42-дневном возрасте, мухоловка-пеструшка - в 32-дневном, большая синица - в 58-дневном, зяблики - в 40-50-дневном/. В связи с тем, что на большем удалении отлова птиц не

производилось, эту дистанцию нельзя считать максимальной. Анализ летних перемещений показывает, что они не связаны с изменением трофической обстановки или с повышенной плотностью населения в районе рождения, так как после ухода большинства местных сеголетков с контролируемых площадей на них в массе появляются птицы с других территорий и часть из них задерживается здесь до отлета. Г.А.Носковым /1968/ у оседлых видов был обнаружен особый тип перемещений - миграция расселения молодняка, начинающаяся после распада выводков. В настоящее время установлено, что у многих перелетных птиц выбор места будущего гнездования происходит в первое лето жизни /Соколов, 1981; и др./. Следовательно, и у них летние перемещения сеголетков являются начальным этапом расселения по территории. По данным 1979-1984 г.г. возврат первогодков мухоловки-пеструшки и большой синицы /территория 10 км²/ составил 1,6% / п=1822/ и 1% / п=510/ от числа помеченных птенцов; зяблика и зарянки /территория 1 км²/ - 1,2% / п=168/ и 0% / п=773/. Это является косвенным подтверждением больших масштабов летних перемещений сеголетков и свидетельствует о том, что эволюция территориальных отношений у птиц исследуемых видов шла, согласно терминологии А.С.Мальчевского /1968/, по дисперсному типу развития.

Во время интенсивной линьки подвижность сеголетков снижается. В этот период наблюдается специфичное для каждого вида отношение молодых птиц к территории от строгой оседлости у зарянки до полного ее отсутствия у мухоловки-пеструшки. Такое поведение сеголетков определяется видовыми особенностями биологии и характером годовых циклов.

Послебрачная линька и территориальное поведение взрослых птиц. В условиях южной Карелии птицы, приступающие к размножению в поздние сроки, испытывают дефицит времени для прохождения линьки и вынуждены начинать смену маховых перьев до вылета птенцов. Совмещение этих фаз годового цикла характерно для основной массы больших синиц, имеющих вторые кладки, а также для значительной части мухоловок-пеструшек. Реже подобное явление наблюдается у зяблика и зарянки. Представители этих видов даже при поздних сроках гнездования успевают пройти послебрачную линьку до отлета, начав ее после вылета птенцов. Самцы чаще самок совмещают смену оперения с размножением, что, вероятно, связано с различиями в физиологии и неодинаковой ролью родителей в воспитании потомства.

Из 23 самцов большой синицы, отловленных у гнезд в период возможного начала линьки, у 73,9% отмечена смена маховых перьев, среди самцов мухоловки-пеструшки - у 26% / $n=384$ /, зарянки - 3,6% / $n=55$ /, зяблика - у 3 птиц из 6. Доля линяющих самок была у первых видов 41,9% / $n=31$ / и 10,4% / $n=404$ /, а у последних видов таких птиц не обнаружено / $n=57$ и $n=8$ /. Несмотря на то, что при совместном прохождении размножения и смены оперения наблюдается их взаимное угнетение /замедление темпов смены и асимметричный рост перьев, прекращение кормления птенцов интенсивно линяющими самцами/ - совмещение этих фаз годового цикла не оказывает на птиц отрицательного действия. На примере мухоловки-пеструшки доказано, что от этого не повышается ни смертность самих взрослых птиц, ни их потомства. Успешность выкармливания птенцов линяющими родителями составляет 95%, нелиняющими - 94,5%. Возврат на места гнездования самцов, совмещающих эти фазы годового цикла, составляет 48,8% / $n=43$ /, самок - 26,1% / $n=23$ /, а не совмещающих - 43,2% / $n=222$ / и 20,4% / $n=309$ /. В целом, частичное взаимное наложение размножения и линьки имеет адаптивное значение для жизни в условиях короткого северного лета.

Анализ поведения взрослых птиц показывает, что особи разных видов, успешно завершившие размножение, держатся поблизости от мест гнездования до отлета. В период интенсивной регенерации оперения они мало летают и предпочитают станции с густыми зарослями подроста и подлеска. В исследуемом регионе отмечены июльские перемещения взрослых зарянок /Резвый, Савинич, 1978/ и зябликов. Вероятно, в них участвуют птицы, теряющие кладки и птенцов в конце сезона размножения. Подтверждением этому служит исчезновение таких особей с контролируемых территорий, а также значительные ежегодные колебания интенсивности пролета.

Общие особенности послегнездовой жизни. Прослеживается отчетливая зависимость продолжительности репродуктивного периода, послебрачной и постивенильной линек от сроков пребывания в области гнездования. По этим показателям рассмотренные виды можно расположить в следующем порядке: мухоловка-пеструшка, зяблик, зарянка, большая синица. Для мухоловки-пеструшки, отличающейся от других видов наиболее коротким периодом пребывания в гнездовой области, характерны самые сроки размножения и минимальная индивидуальная продолжительность постивенильной и послебрачной линек. Среднее положение занимает зяблик и зарянка и противоположное -

большая синица. Ряд общих особенностей биологии изучаемых видов связан со спецификой географического положения района исследований. Условия обитания птиц в Карелии значительно отличаются от более южных частей их ареалов. В связи с этим у рассматриваемых видов птиц наблюдаются такие приспособления к короткому северному лету, как частичное наложение двух циклов гнездования, совмещение размножения и линьки, линьки и миграции.

Привлечение и охрана птиц-дуплогнездников в лесах Карельской АССР. Одной из задач исследования была дальнейшая разработка и совершенствование методов привлечения птиц-дуплогнездников в таежные биоценозы. Использование разных типов гнездовий и способов их развески позволило выявить наиболее перспективные пути повышения численности птиц в лесах Карелии. Наши исследования подтвердили данные В.Б.Зиминой /1973/ о предпочтении дуплогнездниками сверленных дуплянок по сравнению с дощатыми синичниками. Для сверленных гнездовий характерны более богатый видовой состав гнездового населения и высокая заселенность. Несмотря на предпочтение птицами дуплянок, лесохозяйственными организациями Карелии обычно используются дощатые синичники. Наш опыт применения этого типа гнездовий позволил выявить способы развески, при которых их заселенность птицами значительно увеличивается. В качестве оптимального варианта предлагается размещение искусственных гнездовий группами по 20-30 штук на площадках 2-3 га. При таком способе развески заселенность дощатых синичников птицами увеличивается вдвое. В сосновых лесах на участках групповой развески искусственных гнездовий плотность населения птиц повышается на 4-5 пар на 1 га, то есть в 2,5-3 раза по сравнению с обычной. В работе даны практические рекомендации лесохозяйственным организациям Карелии по охране и привлечению птиц-дуплогнездников в таежных биоценозах.

ВЫВОДЫ

1. Сопоставление размножения и других явлений годового цикла разных видов птиц показало, что в исследуемом регионе они проходят в близкие и достаточно ограниченные сроки, что связано с относительно небольшой продолжительностью северного лета. Характерные межвидовые различия обусловлены спецификой гнездования и дальностью миграций.

2. Длительность пребывания выводков в гнездах исследуемых видов не отличается от соответствующих показателей для других

БИБЛИОТЕКА

Карельского филиала
Академии наук СССР

частей ареалов. Прослеживается отчетливая взаимосвязь между продолжительностью выкармливания птенцов и видовым стереотипом гнездования. Сеголетки из ранних и поздних выводков оставляют гнезда в одинаковом возрасте. "Преждевременный" вылет выводков имеет место у всех видов и является защитной реакцией птиц на воздействие хищников, проявляющейся независимо от сроков размножения.

3. Для всех видов установлено постоянное пребывание выводков вблизи гнезд, в пределах "кормовой территории" родителей. Распадение выводков и переход сеголеток к самостоятельной жизни происходит у зарянки в возрасте 23-34, мухоловки-пеструшки - 26-28, большой синицы - 32-42 и зяблика - 28-34 суток. Обнаружено, что самки зарянки и большой синицы начинают вторые кладки задолго до распада первых выводков. Частичное взаимное наложение двух циклов гнездования ведет к сокращению общей продолжительности репродуктивного сезона отдельных пар и, вероятно, является адаптивным приспособлением к бициклическому размножению в условиях короткого северного лета.

4. Анализ послегнездовых перемещений сеголетков позволяет считать это явление начальным этапом расселения, характерным для всех исследуемых видов. В первые дни дальность разлета достигает 10 и более км, но с наступлением линьки перемещения молодых или почти полностью прекращаются /зарянка, большая синица/, или по крайней мере становятся менее интенсивными /мухоловка-пеструшка, зяблик/. Низкая величина возврата первогодков свидетельствует о дисперсном типе территориальных отношений: гнездовое население обновляется в основном за счет молодых птиц, родившихся на других территориях.

5. Видовые особенности поственильной смены оперения определяются сроками пребывания птиц на родине. Для всех видов отмечено ускоренное развитие дефинитивного наряда первогодков, появившихся на свет в поздние сроки, за счет переноса линьки на более ранний возраст, уменьшения ее объема и увеличения интенсивности. В результате этого у разных особей одного вида происходит относительно синхронное завершение поственильной смены оперения, несмотря на сильную растянутость репродуктивного периода.

6. Подвижность молодых птиц во время интенсивной линьки снижается. В этот период наблюдается специфичное для каждого вида отношение сеголетков к территории от строгой оседлости у зарянки до полного ее отсутствия у мухоловки-пеструшки.

7. Индивидуальные сроки послебрачной линьки отчетливо скоррелированы со сроками гнездования. Совмещение линьки с гнездованием наблюдается у всех видов, но в разной степени. Оно отмечено у большинства больших синиц, участвующих во втором цикле размножения, а также у значительной части мухоловок-пеструшек. Менее характерно это явление для зяблика и зарянки. Особи, приступающие к размножению в поздние сроки, испытывают дефицит времени на осуществление линьки и поэтому начинают смену оперения до вылета птенцов из гнезд. Частичное совмещение названных фаз годового цикла не оказывает на птиц отрицательного действия и имеет адаптивное значение для существования в условиях короткого лета.

8. Взрослые птицы изученных видов отличаются строгой территориальностью на протяжении почти всего времени пребывания в области гнездования. Особи, успешно завершившие выкармливание птенцов, держатся поблизости от мест размножения до отлета. Ослабление территориальных связей наблюдается только у части зарянок и зябликов, не приступивших или только приступающих к послебрачной линьке. Вероятно, в большей степени это характерно для птиц, потерявших кладки или птенцов в конце периода размножения.

9. Взрослые и молодые птицы рассматриваемых видов начинают осенью миграцию до завершения послебрачной и постиверильной линек. Подобное явление, характерное и для многих других птиц таежного северо-запада РСФСР, связано с коротким периодом благоприятных условий в исследуемом регионе.

10. В итоге исследований разработана и рекомендована для лесного хозяйства Карельской АССР система конкретных мероприятий по привлечению птиц-душилогнездников в таежные биоценозы северо-запада СССР. Предлагается апробированный на практике групповой способ развески искусственных гнездовий - по 20-30 штук на площадках 2-3 га. Как показал опыт применения этого метода в сосновых лесах южной Карелии, использование групповой развески позволяет увеличить плотность гнездового населения птиц в 2,5-3 раза.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Артемьев А.В. Послегнездовые перемещения молодых мухоловок-пеструшек. - Тезисы Всесоюз. конф. молодых ученых "Экология гнездования птиц и методы ее изучения", Самарканд, 1979, с. 19-20.
2. Артемьев А.В. Совмещение линьки и гнездования у мухоловки-пеструшки. - В сб.: Биологические проблемы Севера. IX Сим-

- позиум. Тезисы докладов, ч.2, Сыктывкар, 1981, с.5.
3. Зимин В.Б., Артемьев А.В. О методах отлова открытогнездящихся дендрофильных птиц. - В сб.: Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981, с.32-37.
 4. Артемьев А.В. О территориальном поведении молодых зябликов. В сб.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР. Тезисы конфер. молодых ученых-биологов. Петрозаводск, 1982, с.4-6.
 5. Артемьев А.В., Головань В.И. О территориальном распределении молодых мухоловок-пеструшек. - В сб.: Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983, с. 29-34.
 6. Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Артемьев А.В. Эффективность различных методов контроля возврата птиц на места кольцевания. - Тезисы докладов XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1983, с.91-93.

Артёмьев