А.Ф. КОВШАРЬ



ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СУБВЫСОКОГОРЬЕ

ACADEMY OF SCIENCES OF THE KAZAKH SSR
INSTITUTE OF ZOOLOGY

A. F. KOVSHAR

PECULIARITIES OF THE BIRDS REPRODUCTION IN SUBALPINE

On the material of Passeriformes in the Tien Shan

ALMA-ATA · 1981

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

А. Ф. КОВШАРЬ

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СУББЫСОКОГОРЬЕ

На материале Passeriformes
в Тянь-Шане

АЛМА-АТА · 1981

УДК 598.81/84:591.56(235.216)

Ковшарь А. Ф. Особенности размножения птиц в субвысокогорье (на материале *Passeriformes* в Тянь-Шане). — Алма-Ата: «Наука» КазССР, 1981. — 260 с.

Книга посвящена выявлению эколого-этологических адаптаций у птиц к размножению в условиях короткого и своеобразного в климатическом отношении горного лета. Она является продолжением и логическим завершением изданной ранее монографии «Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня». На основе многолетних (1959—1978 гг.) исследований, проведенных автором в хребтах Западного и Северного Тянь-Шаня, впервые детально, на массовом материале, изучена биология размножения многих горных видов птиц. Применение новейших методик позволило получить качественно новые сведения о размножении птиц в горах.

Книга предназначена для специалистов-зоологов и биологов широкого профиля, работников системы охраны природы, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов, учителей биологии средней школы.

Табл. 68, ил. 19, библ. 425.

Ответственный редактор

доктор биологических наук, профессор *А. С. МАЛЬЧЕВСКИЙ*

Kovshar A. F. Peculiarities of the Birds Reproduction in Subalpine (on the material of *Passeriformes* in Tien Shan). — Alma-Ata, «Nauka» of Kasakh SSR, 1981. — 260 p.

The book is dedicated to revealing the bird's ecologo-ethological adaptations to the reproduction under conditions of the short mountain summer with the original climate. It appears as the continuation and the logical completion of the monograph «Song-birds in the subalpine of Tien Shan (essays of a summer life of the Type species)» (Kovshar, 1979) which has been previously published.

For the first time the biology of the reproduction of many mountain species of the birds was investigated in detail on the mass material, on the basis of the author's researches carried in the mountain ridges of Western and Northern Tien Shan during many years (1959—1978). Using of the new methods most of which are original provided an opportunity to obtain the knowledge on the birds reproduction in the mountains which is new in respect to quality.

68 tabl., 19 pict., 425 ref.

Editor-in-Chief

Dr. of biological sciences, professor *A. S. MALCHEVSKY*

К $\frac{21008—038}{407(07)—81}$ 76.81.2005000000

© Издательство «Наука» Казахской ССР, 1981 г.

ОТ АВТОРА

Изучение адаптаций организмов к неблагоприятным условиям внешней среды — одна из наиболее актуальных общебиологических проблем, интерес к которой особенно возрос в настоящее время, в период интенсивного освоения ранее недоступных территорий нашей планеты. Наибольший интерес для выяснения путей и направлений адаптивного процесса представляет изучение образа жизни животных в районах, где факторы среды постоянно выходят за пределы оптимальных значений, например в высоких широтах, на аридных территориях или в высокогорьях.

Благодаря работам Ю. О. Раушенбаха, Н. И. Калабухова, А. Д. Слонима, С. С. Шварца и их учеников накоплен огромный материал по адаптациям млекопитающих, который позволил сделать весьма широкие обобщения. Совсем недавно В. Н. Большаковым (1972) выполнено интересное исследование приспособлений мелких млекопитающих к горным условиям. Птицы в этом отношении изучены меньше, хотя и являются удобной моделью для исследования адаптивного процесса. Особого внимания заслуживает монография Н. Н. Данилова (1966) об адаптациях птиц к условиям существования в Субарктике. Целая серия публикаций посвящена размножению птиц в пустынях Средней Азии (Сопыев, 1965, 1967; Лаханов, 1967; Пономарева, 1971, 1972, 1974).

По горным районам аналогичных работ нет, только вопросы плодовитости птиц в горах вызвали в последние годы оживленную дискуссию (Степанян, 1959, 1970; Иванов, Чунихин, 1961; Чунихин, 1962; Потапов, 1966а, б; Беме, 1968; Ковшарь, 1971, 1972б, 1977д). Обобщающих же сводок нет. Между тем, как указывает А. А. Насимович (1964), «для эколога изучение высокогорий позволяет лучше понять адаптивные возможно-

сти животных, структуру ценозов и взаимоотношения их членов, эволюцию организмов» (с. 5). Полученные при этом знания не только представляют большой теоретический интерес, но и имеют несомненное практическое значение, так как дают ключ к освоению высокогорий человеком. О возрастающих масштабах этого освоения свидетельствуют доклады специального полевого собрания XXIII Международного географического конгресса, посвященные изучению верхней границы горных лесов («Высокогорная геоэкология», М., 1976).

В нашей стране «в течение длительного времени изучение приспособлений живых организмов к высокогорным условиям было исключительно монополией физиологов» (Большаков, 1972, с. 5). Между тем поведенческие реакции целостного организма, которые являются наиболее универсальным механизмом адаптаций на популяционном уровне и служат первым этапом приспособления животных (Калабухов, 1950), до сих пор остаются наименее исследованными. Этому до последнего времени мешала чрезвычайно слабая изученность аутэкологии птиц в горных условиях, о чем красноречиво свидетельствуют основные сводки по авифауне нашей страны, изданные 20—25 лет назад (Птицы Советского Союза, 1951—1954; Птицы СССР, 1951—1960 и др.). Даже в конце 60-х годов сведения по биологии многих, в том числе фоновых, видов птиц в условиях Тянь-Шаня были явно недостаточны для общего анализа, а у некоторых типично горных птиц они ограничивались описанием одного-двух, редко нескольких гнезд (Долгушин, 1965; Ковшарь, 1969).

Основная цель настоящей работы — восполнить этот пробел: изучить на массовом, систематически и по обширной программе собранном материале различные стороны биологии размножения птиц в горных условиях, выявить эколого-этологические адаптации их к размножению в условиях короткого и своеобразного по климату горного лета. Объектом исследования избраны певчие птицы (отряд *Passeriformes,* подотряд *Oscines*), составляющие основу авифауны гор как по числу видов, так и по количеству особей. Именно у них приспособления к выращиванию потомства достигли наибольшего совершенства и разнообразия. Положительным моментом явилось также наличие аналогичного исследования в равнинных условиях: по некоторым лесным птицам в Ленинградской и Воронежской областях (Мальчевский, 1959), что дало возможность сопоставить особенности размножения общих или очень близких видов (лесной конек, обыкновенная горихвостка, черный дрозд, обыкновенная чечевица и др.).

Основные материалы собраны автором в Таласском (1959—1966 гг.) и Заилийском Алатау (1967, 1971—1978 гг.), использованы также результаты наблюдений в Кунгей-Алатау

(1968 г.) и литературные сведения по другим хребтам Тянь-Шаня. В полевой работе приняли участие сотрудники заповедника Аксу-Джабаглы и лаборатории орнитологии Института зоологии АН КазССР, а также студенты Казахского, Карагандинского, Харьковского и Томского университетов и юннаты республиканского Дворца пионеров. Наиболее существенную помощь на протяжении ряда сезонов оказали *А. С. Левин, Б. П. Жуйко, В. В. Лопатин, Р. Г. Пфеффер, О. В. Белялов* и *А. М. Ивасенко.* Насекомых в пробах пищи птенцов определили *А. А. Анциферова, П. А. Лер, И. Д. Митяев, В. В. Шевченко, М. П. Мальковский, В. Л. Казенас, Р. Б. Асанова* и *Х. А. Айбасов,* моллюсков — *Т. Н. Соболева.* Основные научные консультации с 1959 по 1966 г. получены от лауреата Государственных премий СССР и Казахской ССР, доктора биологических наук *И. А. Долгушина*, а с 1966 г. — от доктора биологических наук *К. А. Юдина*. Ряд ценных замечаний по рукописи сделал профессор *А. С. Мальчевский.* Всем принявшим участие в данной работе автор глубоко признателен за помощь.

В результате 19-летних, большей частью стационарных наблюдений на массовом материале изучены различные стороны биологии размножения многих горных видов птиц, а для некоторых из них сделаны первые научные описания: гнезд (красный вьюрок — Гаврилов, Ковшарь, 1967, 1968), яиц (краснокрылый чечевичник, красный вьюрок — Ковшарь, 1962а, 1964а; Гаврилов, Ковшарь, 1967, 1968), пуховых птенцов (краснокрылый чечевичник, рыжешейная синица, желтогрудый князек, джунгарская гаичка, черногрудая красношейка, красноспинная и седоголовая горихвостки, гималайская и бледная завирушки — Ковшарь, 1964а, 1966а, 1972а, 1974а), подъязычных мешков для переноса корма (краснокрылый чечевичник — Ковшарь, Некрасов, 1965, 1967).

Применение новейших, в значительной мере оригинальных методик позволило получить качественно новые сведения о размножении птиц в горах. Таковы данные по гнездовому консерватизму и дисперсии, по интенсивности пения и взаимоотношениям полов, по количественному и качественному составу птенцового корма, по выкармливанию чужих птенцов. Впервые установлена полицикличность размножения певчих птиц в субвысокогорье и вскрыт ее этологический механизм; показано, что в субвысокогорье у некоторых птиц в течение одного лета бывает не только два, но даже три успешных репродуктивных цикла и достигается это благодаря четкому разделению функций между самцом и самкой. На основании результатов работ полоса субвысокогорья, характеризующая-

ся сравнительно мягкой экологической обстановкой и достаточно высокой эффективностью размножения птиц, выделена из состава настоящего высокогорья с его экстремальными условиями.

Основные материалы по биологии отдельных видов опубликованы в книге «Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня» (Ковшарь, 1979а). Предлагаемая читателю новая книга является ее логическим завершением и содержит анализ и обобщение полученных данных. Отчетливо сознавая, сколь несовершенна эта первая попытка выяснить общие закономерности размножения птиц в сложных условиях субвысокогорья, автор будет признателен за все замечания и пожелания, присланные по адресу: 480032, Алма-Ата, Академгородок, Институт зоологии.



ГЛАВА 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые работы с 1959 по 1967 г. проведены в хребте Таласский Алатау (Западный Тянь-Шань), на территории заповедника Аксу-Джабаглы, где обследовано около 800 гнезд певчих птиц. Полученные материалы вошли в монографию «Птицы Таласского Алатау» (Ковшарь, 1966а) и в ряд более частных публикаций (Ковшарь, 1962а, б, в; 1964а, б; 1965а, б, в, г, д; 1966б, в; 1967а, б; 1968; 1969; 1970; Ковшарь, Некрасов, 1967; Ковшарь, Рукина, 1968; Иващенко, Ковшарь, 1969, 1972; Ковшарь, Гаврилов, 1973; Ковшарь и др., 1976).

В 1967 г. вместе с Э. И. Гавриловым был собран материал в Большом Алматинском ущелье Заилийского Алатау (на высотах 2500—3300 м над ур. м.), некоторые результаты этих работ опубликованы (Гаврилов, Ковшарь, 1967, 1968а, б, 1972; Gavrilov, Kovshar, 1969, 1970). В 1968 г. проведены полевые работы в восточной части хребта Кунгей-Алатау, в районе оз. Кульсай, на высотах 2000—2800 м над ур. м.

С 1971 по 1978 г. в Б. Алматинском ущелье Заилийского Алатау на высотах 2500—3000 м над ур. м. в весенне-летний период (с апреля по сентябрь, всего 783 сут) выполнены стационарные исследования, а в другие сезоны года (с сентября по март, всего 78 сут) — также периодические наблюдения. Место это было выбрано по ряду причин. Во-первых, оно достаточно типично для переходной полосы от лесного пояса к альпийскому и в силу разнообразия ландшафта имеет самую богатую фауну гнездящихся птиц. Во-вторых, именно в этом ущелье с 1964 по 1969 г. собран значительный материал, что дало возможность сравнить данные за 60-е и 70-е годы. В-третьих, место это легко доступно (автомобильная дорога идет до высоты 3300 м над ур. м.) и здесь (2500 м над ур. м.) расположен стационар Института зоологии АН КазССР.

Таблица 1

Количество гнезд, найденных в субвысокогорье Заилийского, Таласского и Кунгей-Алатау

Вид птицы	Заилийский Алатау		Таласский Алатау		Кунгей—Алатау	Всего
	1964—1970 гг.	1971—1976 гг.	1960—1966 гг.	1967—1973 гг.	1968 г.	
Горная трясогузка	14	70	4	—	1	89
Маскированная трясогузка	8	68	9	7	—	92
Лесной конек	7	60	4	7	1	79
Горный конек	3	4	8	77	1	93
Обыкновенная оляпка	—	11	6	4	1	22
Бурая оляпка	—	6	7	3	1	17
Крапивник	33	47	—	—	—	80
Гималайская завирушка	7	8	2	13	1	31
Бледная завирушка	24	131	4	24	1	184
Черногорлая завирушка	78	169	—	—	1	248
Черногрудая красношейка	19	79	5	17	1	121
Красноспинная горихвостка	45	95	—	—	—	140
Седоголовая горихвостка	27	87	—	11	2	127
Горихвостка-чернушка	—	—	6	29	—	35
Обыкновенная горихвостка	2	23	—	—	—	25
Черноголовый чекан	—	12	2	28	—	42
Обыкновенная каменка	2	9	1	—	—	12
Синяя птица	1	3	11	8	1	24
Черный дрозд	9	27	13	34	—	83
Деряба	45	97	51	14	1	208
Серая славка	—	—	16	27	10	53
Индийская пеночка	14	64	6	9	—	93
Зарничка	82	371	—	4	3	460
Зеленая пеночка	11	80	—	—	—	91
Желтоголовый королек	9	37	—	—	1	47
Расписная синичка	20	—	—	—	1	21
Джунгарская гаичка	8	24	—	—	—	32
Рыжешейная синица	—	—	8	2	—	10
Московка	27	24	—	—	2	53
Обыкновенная пищуха	3	14	—	—	—	17
Красношапочный вьюрок	11	28	8	—	1	48
Седоголовый щегол	4	14	26	17	1	62
Краснокрылый чечевичник	—	—	8	7	—	15
Гималайский вьюрок	37	153	1	1	—	192
Обыкновенная чечевица	10	34	1	3	—	48
Арчовая чечевица	29	44	—	—	—	73
Клест-еловик	3	66	—	—	—	69
Арчовый дубонос	33	73	3	2	3	114
Всего	625	2032	210	348	35	3250

Всего обследовано более 2 тыс. гнезд певчих птиц (табл. 1). Данные по Заилийскому Алатау за 1964—1969 гг., частично опубликованные в сводке «Птицы Казахстана» (т. III—V, 1970, 1972, 1974), любезно предоставлены Э. И. Гавриловым, М. А. Кузьминой и Э. Ф. Родионовым, за 1970 г. ряд интересных сведений сообщен С. Д. Кустановичем. По Таласскому Алатау за 1967—1968 гг. использованы наблюдения А. А. Ивашенко, а за 1971—1973 гг. — Б. М. Губина. Наиболее обширные материалы собраны в Заилийском Алатау. Здесь найдено и описано свыше 2500 гнезд 38 видов певчих птиц; проведено около 3000 ч наблюдений за строительством гнезд, насиживанием яиц и выкармливанием птенцов; получено более 2500 проб пищи птенцов.

Наиболее характерная черта применяемых нами методик — прижизненное изучение объекта. Это особенно важно в наше время, когда вопрос охраны природы стоит особенно остро. Все основные сведения получены путем длительных и регулярных наблюдений у гнезд. При этом применялись в основном общепринятые методики полевых зоологических исследований (Новиков, 1953), однако часть из них была несколько изменена, а некоторые разработаны заново. Кроме того, в процессе использования все методики были максимально детализированы и постепенно сложились в единую систему, прошедшую многолетнюю апробацию и зарекомендовавшую себя в данных условиях наилучшим образом.

Поиски гнезд осуществляли путем наблюдений за поведением встреченных пар во время ежедневных экскурсий. Для выяснения ряда вопросов, связанных со строительством гнезд, насиживанием яиц и выкармливанием птенцов, у гнезд проводили учеты-наблюдения продолжительностью 4 ч, обычно с 6 до 10 ч, в необходимых случаях и после полудня. Кроме того, наблюдения над выкармливанием птенцов вели в течение дня (от рассвета до заката), учетчики сменялись через каждые 4 ч. Во время этих наблюдений фиксировали время прилета к гнезду (и отлета) самца и самки, характер деятельности каждого из них (учитывали интенсивность пения самца), приносимые ими объекты (строительный материал, корм), направление и дальность полетов за ними, взаимоотношения хозяев гнезда, их отношения с соседями, другие формы поведения, а также все изменения погодных условий. Наблюдения у гнезд нередко осуществляли из палаток-скрадков. Для записи активности взрослых птиц некоторых закрытогнездящихся видов (джунгарская гаичка, гималайский вьюрок, обыкновенная горихвостка) у гнезд устанавливали самодельные актографы с жердочными контактами, смонтированные на основе метеорологических самописцев.

Длительность строительства гнезда, насиживания яиц и вы-

кармливания птенцов выявляли регулярными осмотрами-проверками гнезд. Частота посещений зависела от целей и определялась для каждого случая индивидуально. При этом выполнялись два основных требования: получение максимальной информации от каждого гнезда и сведение к минимуму фактора беспокойства, что позволяло при минимальных затратах рабочего времени получить вполне достоверные сведения.

В результате была создана так называемая система проверок, когда каждое посещение находящегося под наблюдением гнезда заранее планируется. Любое найденное гнездо получало порядковый номер, заносилось в список проверок, где сразу же проставлялась дата следующего посещения, после которого устанавливалась дата следующего, и т. д. Если гнездо найдено строящимся и целью проверки является установление даты откладки первого яйца, критерием для назначения сроков очередной проверки гнезда служили степень готовности гнезда и м и н и м а л ь н о е число яиц в кладке данного вида. Для выяснения продолжительности насиживания в гнезде с точно известными сроками начала и окончания кладки дата очередной проверки устанавливалась исходя из минимального значения искомой величины.

Например, найдено почти законченное гнездо пеночки-зарнички, строительство гнезда у которой, по литературным данным, занимает 4—8, насиживание яиц — 11—14 и пребывание птенцов в гнезде — 11—15 сут. Для него система проверок строится следующим образом: первое посещение (установление даты начала откладки яиц) — через 4 сут (минимальное число яиц в полной кладке); второе (выяснение величины полной кладки в случае положительного результата первого посещения) — через 1—2 сут после предполагаемого завершения м а к с и м а л ь н о й для данного вида кладки; третье (выяснение длительности насиживания) — к установленной дате откладки последнего яйца прибавляется минимальный из известных сроков насиживания у данного вида, в нашем примере — 11 сут. Тот же принцип применяется и для установления точной даты вылета птенцов. При отрицательном результате первой проверки (яиц в гнезде еще нет) ее повторяют снова через тот же промежуток времени (число суток, равное минимальной кладке данного вида), во всех остальных случаях их повторяют каждый день, до получения положительного результата. Гнезда посещали во второй половине дня, чаще ближе к вечеру, когда можно учесть и результаты жизнедеятельности птиц в данный день. Чрезвычайно важно не нарушать обстановки вокруг гнезда и находиться около него минимум времени, лучше всего проверять его как бы мимоходом и в отсутствие ворон и сорок, зорко следящих за каждым шагом человека.

Такая система только на первый взгляд кажется сложной. В действительности она вполне естественна, логична и не представляет особых затруднений в использовании.

Для количественной характеристики пения птиц нами разработана методика выявления двух показателей — вокальной активности и интенсивности пения (Ковшарь, 1977в). При установлении последнего показателя за основу взят принцип подсчета числа песен в единицу времени (Новиков, 1949), но подсчет вели не суммарно, а индивидуально для каждого поющего самца (подробное описание методики дано в главе 4).

Впервые в условиях Тянь-Шаня было широко применено цветное индивидуальное мечение: в дополнение к кольцу с номером на лапку птице надевали цветные метки в наборе. Разработанная нами оригинальная система мечения взрослых птиц и гнездовых птенцов позволяет избегать повторения одних и тех же комбинаций цветов: взрослым самцам и кольцо и метку надевали на правую лапку, самкам — на левую, гнездовым птенцам — на разные лапки (Ковшарь, 1976). В некоторых случаях для более легкого различения самцов и самок у видов, не имеющих полового диморфизма в окраске, применяли окрашивание спиртовыми растворами родамина (красный цвет) и пикриновой кислоты (желтый цвет). Отлов взрослых птиц паутинными сетями и лучками производили на гнездах, реже на солонцах и у водопоев.

Пуховый наряд птенцов описывали по общепринятой схеме (Нейфельдт, 1970). Пробы их пищи у насекомоядных брали согласно методике лигатур (Мальчевский, Кадочников, 1953), у зерноядных — по упрощенному способу (Ковшарь, 1962). Для накладывания лигатур применяли мягкую изолированную проволоку сечением 0,5—1 мм, более удобную в обращении, чем нитка, которую необходимо закреплять узлом. Свободно перекрещенные концы проволочной лигатуры располагаются в одну линию, но в противоположные стороны. Ослабление повязки в случае необходимости достигается легким нажатием на эти концы. Этот апробированный нами еще в 1960 г. способ достаточно надежен и прост.

Содержимое пробы после описания на месте по схеме (номер гнезда и название вида птицы, номер пробы, дата, время суток, пол принесшей корм птицы, количество пищевых объектов в пробе) фиксировали в 70% спирте для последующего определения специалистами.

Гнезда измеряли и описывали в поле, затем их коллектировали и спустя несколько месяцев в лабораторных условиях взвешивали по фракциям. На всех экскурсиях вели визуальные наблюдения состояния погоды, для общей характеристики погодных условий использовали данные гидрометеостанции «Большое Алматинское озеро».

№ 327

Вид *Regulus regulus*

28 апреля

Место *Б. Алматинское озеро, 2350 м*

1973 год

Биотоп *Граница ельника и каменистой россыпи на пологом сев.-вост. склоне*

Расположение гнезда *На тонкой елочке (выс. 8 м) с узкой и редкой кроной, от земли 7 м. Под веткой, в 0.7 м к юго-западу от ствола и 0.5 м от края ветки*



Описание гнезда: *Почти полный шар, срезанный в верхней трети. Из стеблей трав и полос луба, внутри много пуха и перьев.*

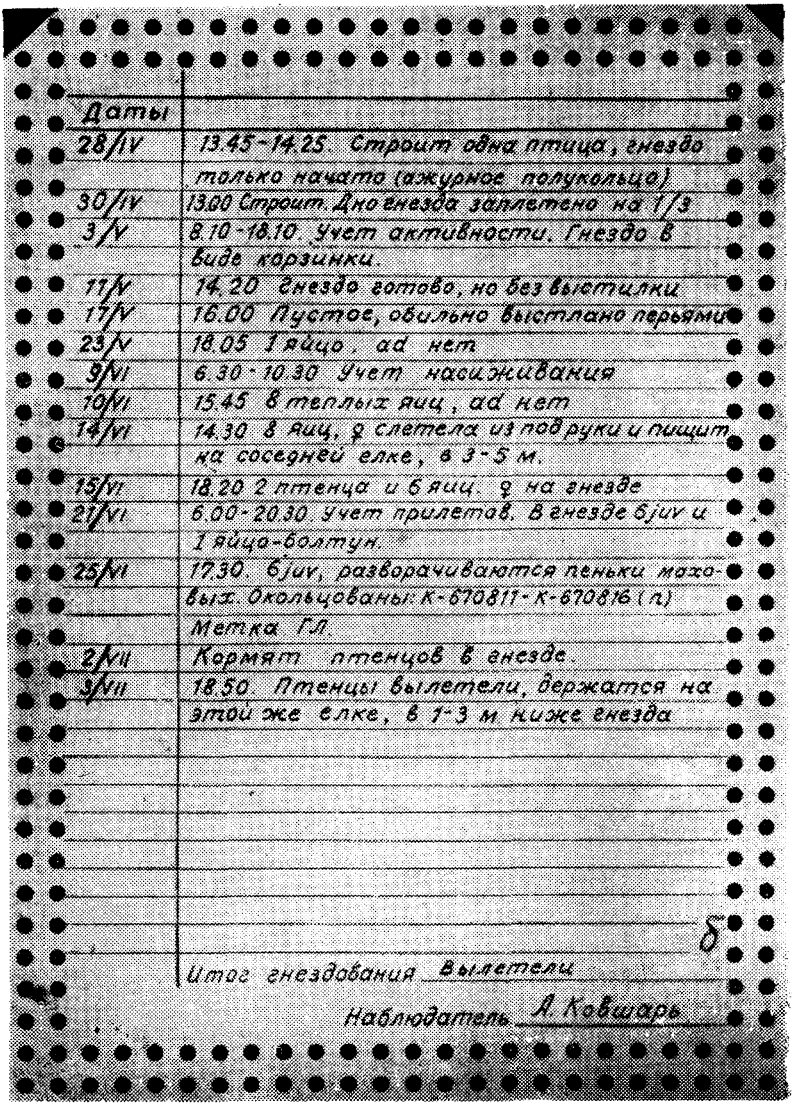
Размеры: *лотка – не измерялся*

гнезда – Д= Н= d= h=

Яйца: *Обычной формы и окраски. Не измерялись.*

Птенцы: *15.06.1973 г. – короткий темный пух на затылочной и надглазничной птерилиях.*

Рис. 1. Образец заполненной



Даты	
28/IV	13.45-14.25. Строит одна птица, гнезда только начата (ажурное полукольца)
30/IV	13.00 Строит. Дно гнезда заплетено на 1/3
3/V	8.10-18.10. Учет активности. Гнездо в виде корзинки.
11/V	14.20 Гнездо готово, но без выстилки
17/V	16.00 Пустое, обильно выстлано перьями
23/V	18.05 1 яйцо, ad нет
9/VI	6.30-10.30 Учет насиживания
10/VI	15.45 6 теплых яиц, ad нет
14/VI	14.30 6 яиц, ♀ слетела из под руки и пищит на соседней елке, в 3-5 м.
15/VI	18.20 2 птенца и 6 яиц. ♀ на гнезде
21/VI	6.00-20.30. Учет прилетав. В гнезде 6juv и 1 яйцо-болтун.
25/VI	17.30. 6juv, разворачиваются пеньки маховых. Окольцованы: К-670811-К-670816 (л) Метка Г.Л.
2/VII	Кормят птенцов в гнезде.
3/VII	18.50. Птенцы вылетели, держатся на этой же елке, в 1-3 м ниже гнезда

Итог гнездования Вылетели

Наблюдатель А. Ковшарь

гнездовой карточки

Основой документации является гнездовая карточка (рис. 1), в которую переносят из записной книжки все результаты наблюдений за данным гнездом. Форма карточки разработана проф. И. А. Долгушиным с сотрудниками. На лицевой стороне перфокарты формата А5 (207×147 мм) с двойной краевой перфорацией нанесены следующие рубрики: номер гнезда, год, видовое название, место, биотоп, расположение гнезда, описание гнезда, размеры гнезда, яйца, птенцы. Для заполнения каждой рубрики имеется от 1 до 7 строк. Кроме того, есть чистое поле (30 мм по высоте) для схематической зарисовки места и способа расположения гнезда. Обратная сторона карточки вертикальной чертой разделена на две графы: узкая слева — даты, широкая справа — содержание наблюдений. У нижнего обреза карточки — две рубрики: итог гнездования и наблюдатель. Как видно, лицевая сторона карточки служит для фиксации сведений статического характера, а оборотная — динамического. Именно на оборотную сторону заносили результаты всех посещений гнезда. Если изложение их было объемистым, то использовали чистый лист бумаги, обозначив на нем номер дополняемой карточки. На самой карточке делали сокращенную запись-отсылку, например: «23/VI 1975 г., 5—9 ч — См. учет» или «19/VII 1976 г., 8—11 ч — взято 28 проб». Сюда же заносили номера колец и описания цветных меток птенцов и взрослых птиц. Таким образом, гнездовая карточка — основной документ, где содержится вся информация (или отсылка к ней) по данному гнезду.

Дополнительной документацией служат листы учетов-наблюдений у гнезд, листы с предварительным описанием проб пищи птенцов, ведомости кольцевания, журнал мечения птиц, журнал и картотека встреч меченых птиц, так называемая разноска — папка, в которой на отдельных для каждого вида птиц листах в хронологическом порядке накапливаются сведения, не вошедшие ни в один из перечисленных видов документации.



ГЛАВА 2

УСЛОВИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ ПТИЦ

СУББЫСОКОГОРЬЕ КАК ПЕРЕХОДНАЯ ПОЛОСА ОТ ЛЕСНОГО ЛАНДШАФТА К АЛЬПИЙСКОМУ

Высотная поясность — наиболее характерная особенность горных территорий. Огромное влияние на ее формирование помимо *абсолютной высоты* оказывает *инсоляционная экспозиция* склона. При общем широтном направлении большинства хребтов Тянь-Шаня наиболее резкие различия наблюдаются в высотно-поясной структуре южных и северных склонов, имеющих разный гидротермический режим.

Немаловажное значение имеет также циркуляционная экспозиция, т. е. отношение склона к преобладающим влажным воздушным массам. Здесь наибольшие различия отмечаются между периферийными и внутренними хребтами Тянь-Шаня, между западными и восточными частями одного хребта (Таласский, Киргизский и особенно Терскей-Алатау). Некоторые хребты (Каратау, Чу-Илийские горы) простираются далеко вглубь пустынь и испытывают очень большое влияние пустынного климата. Наконец, в ряде мест равнины вклиниваются в глубь горных поднятий и, постепенно поднимаясь, достигают абсолютных высот порядка 2000 м над ур. м.

Все эти обстоятельства привели к огромному разнообразию высотно-поясной структуры горных хребтов и даже отдельных их участков, о чем свидетельствуют многочисленные модификации схем высотной поясности, предлагаемые различными авторами (Семенов, 1867; Северцов, 1873; Попов, 1941; Выходцев, 1956; Гвоздецкий, 1959 и др.).

Но, несмотря на мозаичность условий, в Тянь-Шане достаточно хорошо выражены и общие закономерности. Так, хвойные леса из ели тянь-шаньской, как правило, развиты на северных склонах, а южные более каменисты и заняты преимущественно кустарниковыми и степными формациями. В целом в Тянь-Шане и соседних с ним горных системах лесистость

хребтов уменьшается с северо-востока на юго-запад. В этом же направлении сдвигается вверх нижняя граница леса.

Хвойные леса занимают в Тянь-Шане площадь в несколько сотен тысяч га. Наиболее типичные массивы елового леса сосредоточены на северных склонах Заилийского и Кунгей-Алатау [1], в хребтах Кетмень, Терской-Алатау и в восточной части Киргизского хребта. Елово-арчовые леса распространены в хребтах Внутреннего Тянь-Шаня (Нарынтау, Атбаши и др.). Елово-пихтовые леса свойственны лишь для восточной части Таласского, Чаткальского и Ферганского хребтов, где встречаются сравнительно небольшими массивами по ущельям рек на высотах 2500—3100 м над ур. м. В Западном и некоторых хребтах Внутреннего Тянь-Шаня значительные площади в местах, где отсутствуют ельники, заняты своеобразными арчовыми лесами, вернее редколесьями.

На северных склонах Заилийского Алатау высотная поясность выражена настолько ярко, что может быть использована в качестве классического примера [2]. Безлесные, в значительной мере освоенные «прилавки» предгорий на высотах 1100—1200 м над ур. м. уступают место лиственному лесу, который с 1400—1600 м сменяется еловыми лесами, простирающимися до 2700—2800 м. Выше расположен пояс арчового стланика и субальпийских лугов, переходящих на высотах около 3000—3100 м в лужайки и скалы альпийского пояса, последние выше снеговой линии покрыты вечными снегами и ледниками.

Несмотря на кажущуюся четкость границы высотных поясов очень извилисты, постепенны и могут составлять переходную полосу шириной до 300—400 м. Особенно нерезка верхняя граница леса, где наблюдается довольно глубокое взаимопроникновение основных элементов двух соседних поясов — хвойного леса и арчового стланика. Так, на северном склоне Заилийского Алатау ельник, постепенно редея, достигает высоты 2800 и даже 2900 м над ур. м., хотя во многих местах не поднимается выше 2600 м; арчовый же стланик по лесным полянам и рединам спускается, по крайней мере, до 2400—2300 м. В интервале высот от 2300 до 2900 м над ур. м. идет как бы постепенная замена ельников арчевниками, а выше — столь же постепенная деградация самих арчевников. На высотах 2700—2900 м над ур. м. среди обширных субальпийских лугов северных склонов нередко встречаются участки сплошных зарослей арчи, представляющие собой труднопроходимые пере-

[1] См. иллюстрации в книге «Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня» (Ковшарь, 1979а).

[2] Наиболее четко выражена поясность в центральной части хребта, в районе бассейнов рек Большая и Малая Алматинки, Талгар и Тургень; к западу и востоку уменьшается лесистость и увеличивается остепненность северного склона (Соседов, 1976).

плетения толстых стволов и ветвей самой арчи и лиственных кустарников высотой до 1,5—2 м. Выше заросли арчи все более редеют и сама арча становится низкорослой (высотой всего 20—30 см), форма ее в виде лепешки. Уже на высотах 3000—3100 м над ур. м. арчевники исчезают, но отдельные кусты арчи могут быть встречены и на высотах 3400—3500 м в расщелинах скал альпийского пояса. На высоте около 3000 м в Заилийском Алатау проходит граница субальпийского и альпийского поясов: одновременно с исчезновением арчевников субальпийские луга, высота травостоя которых постепенно снижается, уступают место низкотравным альпийским лугам с многочисленными выходами камней и скалами.

Так происходит постепенный переход от леса к настоящему высокогорью, лишенному какой бы то ни было древесно-кустарниковой растительности. Переход этот занимает не только весь субальпийский пояс, но и верхнюю часть лесного — с той высоты, до которой в него проникает арча и связанные с ней растения и животные. Следовательно, основной эдификатор этой переходной полосы — кустарниковые виды арчи и, прежде всего, наиболее широко распространенная в Тянь-Шане и других горах Средней Азии туркестанская арча (*Juniperus turkestanica* Kom.). Следует подчеркнуть, что приведенная картина свойственна северным склонам всех хребтов Северного, Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня, покрытым еловым лесом, и только абсолютные высоты в отдельных хребтах несколько различны.

Будучи промежуточным звеном между лесом и высокогорьем, переходная арчовая полоса не может быть отнесена в полной мере ни к тому, ни к другому. Но и собственного места в системе предгорье — среднегорье — высокогорье (Исаченко, 1965) она не имеет. Еще А. Н. Краснов (1888) включил арчовый стланик в свой пояс хвойных деревьев, подчеркнув тем самым его близость к настоящему лесу. В последнее время ряд авторов (Кыдыралиев, 1961; Кузнецов, 1962 и др.) стали относить к высокогорью не только арчовый стланик, но и верхнюю часть пояса елового леса, проводя границу между ним и среднегорьем чисто условно по горизонтали 2000 м. При этом в фауну птиц высокогорья попадают такие типичные дендрофилы, как клест-еловик, желтоголовый королек, обыкновенная пищуха и многие другие, что отнюдь не способствует выявлению специфичности лесных и высокогорных орнитологических комплексов.

Учитывая все сказанное, мы предложили для переходной полосы[3] от леса к высокогорью термин «субвысокогорье»

[3] Термин «полоса» в данном контексте не является морфологическим подразделением высотного пояса в понимании О. Е. Агаханянца (1965) и Р. И. Злотина (1975).

(Ковшарь, 1977а), который наиболее близок к схеме высотной ярусности гор предгорье — среднегорье — высокогорье (Исаченко, 1965). Поскольку переход от леса к высокогорью и в других горных системах осуществляется посредством полосы кустарников, понятие «субвысокогорье» может быть применено не только к Тянь-Шаню. Оно включает в себя помимо собственно субальпийского пояса в понимании большинства авторов также верхнюю часть лесного. Следует оговориться, что субвысокогорье несколько шире субальпийского пояса даже в самом широком его понимании как «полосы контакта флоры и растительности лесного и альпийского поясов» (Рубцов, 1941; Быков, 1976), поскольку в субальпийский пояс эти авторы включают лишь верхнюю границу леса. Субвысокогорье же простирается гораздо дальше — до нижних пределов распространения зарослей арчи. Например, на северных склонах Заилийского Алатау, где верхняя граница пояса елового леса проходит на высотах 2700—2800 м над ур. м, нижней границей субвысокогорья можно считать 2300—2400 м, а верхней — около 3000 м.

Окрестности стационара, расположенного на берегу Б. Алматинского озера (2500 м над ур. м.), где проведена основная часть наших наблюдений, представляют собой верхнюю границу пояса елового леса. Они достаточно типичны для субвысокогорья Тянь-Шаня. На северных склонах восточной оконечности хребта Кунгей-Алатау наблюдается аналогичная картина, только вследствие большего, чем в Заилийском Алатау, увлажнения здесь у верхней границы леса хорошо представлены моховые ельники, а субальпийские луга имеют более высокий и густой травостой. Кроме того, здесь в гораздо большей степени, чем в Заилийском Алатау, развиты заросли лиственных кустарников.

Иной характер растительности в субвысокогорье Западного Тянь-Шаня, где лесной пояс представлен ксерофитными арчовыми редколесьями. Достаточно типично выражено это в западной части хребта Таласский Алатау. Здесь разреженные, паркового характера насаждения из двух видов древовидной арчи (*Juniperus serawschanica* Kom., *J. semiglobosa* Rgl.) на высоте 2000—2100 м над ур. м. сменяются арчовым стлаником из *Juniperus turkestanica* Kom., который поднимается до высоты 3000—3100 м. Характерная особенность высокоствольных и стелющихся арчевников Западного Тянь-Шаня — обилие лиственных пород, в основном различных видов жимолости, шиповника, кизильника, курчавки и др. Субальпийские луга здесь сильно остепнены, а на склонах южных экспозиций и на крутых формах рельефа широко развиты типчаковые степи. Эти две особенности позволяют проникать в субвысокогорье целому ряду видов кустарниковых и степных птиц.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПЕРИОДА РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СУБВЫСОКОГОРЬЕ ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ

Для климата всей обширной территории Тянь-Шаня свойственны континентальность, засушливость и климатическая высотная зональность (Чупахин, 1964), выражающаяся прежде всего в падении температуры воздуха и увеличении количества осадков с поднятием в горы. Северный Тянь-Шань (в том числе и его периферийный хребет Заилийский Алатау), лежащий на пути северо-западных и западных воздушных масс, имеет более влажный климат, чем внутренние районы Тянь-Шаня (Климат Казахстана, 1959; Злотин, 1976).

Рассмотрим характеристику двух основных элементов гидротермического режима весенне-летнего периода для района наших работ в Заилийском Алатау.

От предгорий до вершины хребта с апреля по июль идет постепенное возрастание температуры, однако с высотой оно заметно запаздывает. Так, на уровне Б. Алматинского озера средняя температура июня (9,1°) ниже, чем апреля на уровне Алма-Аты (10,5°). Важный показатель сроков наступления весны — переход через 0° средней суточной температуры воздуха. Так, в Алма-Ате это происходит в среднем 10 марта, на станции Мынжилки (3000 м над ур. м.) — 2 мая (разница 53 сут), а в окрестностях Б. Алматинского озера в годы нашей работы — 7—22 апреля, т. е. примерно на месяц позже, чем в Алма-Ате, и на 2—3 нед раньше, чем в альпийском поясе.

Следующей характерной чертой температурного режима субвысокогорья является уменьшение температурных колебаний в течение суток (табл. 2).

Таблица 2

Средняя суточная амплитуда температуры воздуха в весенне-летний период, °С

Станция	Высота над ур. м., м	Месяц				
		IV	V	VI	VII	VIII
Река Или, ж.-д. станция	453	15,6	16,0	16,9	18,1	18,8
Алма-Ата	848	11,1	11,0	11,3	12,4	12,7
Медео	1529	9,0	9,0	9,1	9,6	9,2
Б. Алматинское озеро	2516	8,9	7,7	7,6	7,7	7,7

Даже максимальные суточные амплитуды в субвысокогорье (15,2° — 12 апреля 1972 г. и 15,1° — 20 апреля 1974 г.) не достигают средних ее значений для пустынной зоны. Наибольшие суточные контрасты температуры в субвысокогорье

наблюдаются в апреле, особенно во второй декаде этого месяца, о чем свидетельствуют как среднедекадные показатели (10,7° в 1972 г. и 9,7° в 1974 г.), так и приведенные даты максимальных амплитуд. Летом нередки дни, когда суточная амплитуда температуры воздуха равна всего 4—5 и даже 2,7°. Для альпийского пояса, напротив, характерны большие суточные колебания температуры (Чупахин, 1964; Злотин, 1976). Все это свидетельствует о мягком температурном режиме у верхней границы леса.

Годовая сумма осадков на северном склоне Заилийского Алатау увеличивается с высотой, достигая максимума (около 1400—1800 мм в разные годы) на высоте 3500 м над ур. м (Токмагамбетов, 1976). В субвысокогорье, на высоте 2500 м, годовая сумма осадков колеблется от 461 до 1199 мм, в среднем 794 мм.

В период гнездования птиц (апрель — август) в субвысокогорье выпадает осадков почти вдвое больше, чем в предгорьях: в среднем 530 мм — на Б. Алматинском озере и 294 мм — в Алма-Ате. Кроме того, дожди и снегопады в горах захватывают не только весну (апрель — май), но и значительную часть лета. Как по общей сумме осадков, так и по их распределению в теплое время года субвысокогорье ближе к лесному поясу, чем к альпийскому.

Таковы в самых общих чертах некоторые основные направления изменений климата с высотой. Однако жизнь птиц связана не столько с многолетними климатическими показателями, сколько с конкретными погодными условиями данного года. Поэтому ниже приводим краткую характеристику погодных условий четырех лет нашей работы, по данным гидрометеостанции «Большое Алматинское озеро».

Температура воздуха. Наиболее близким к средним многолетним показателям температуры был 1971 г. (табл. 3). Лето следующего 1972 г. было более холодным, особенно июнь и июль. 1973 и 1974 гг. очень сходны между собой и отличаются от двух предыдущих жарким июлем, температура которого гораздо выше средних многолетних. Заметно различаются погодные условия этих двух лет в мае: температура в 1973 г. близка к средней многолетней, в 1974 г. — почти в 1,5 раза выше. За исключением 1972 г. апрель во все годы нашей работы был теплым, а в 1974 г. — наиболее теплым за 40 лет. Существенно различаются сроки наступления весны в разные годы. Так, в 1974 г. устойчивый переход средних суточных температур через 0° наблюдался 10 апреля, в 1973 г. — даже 7 апреля, а в 1972 г. — только 22 апреля. Косвенный показатель общего хода весны — даты освобождения озера ото льда: в 1971 и 1972 гг. — 12 мая, в 1973 г. — 18 мая, в 1974 г. — 14 мая. Более

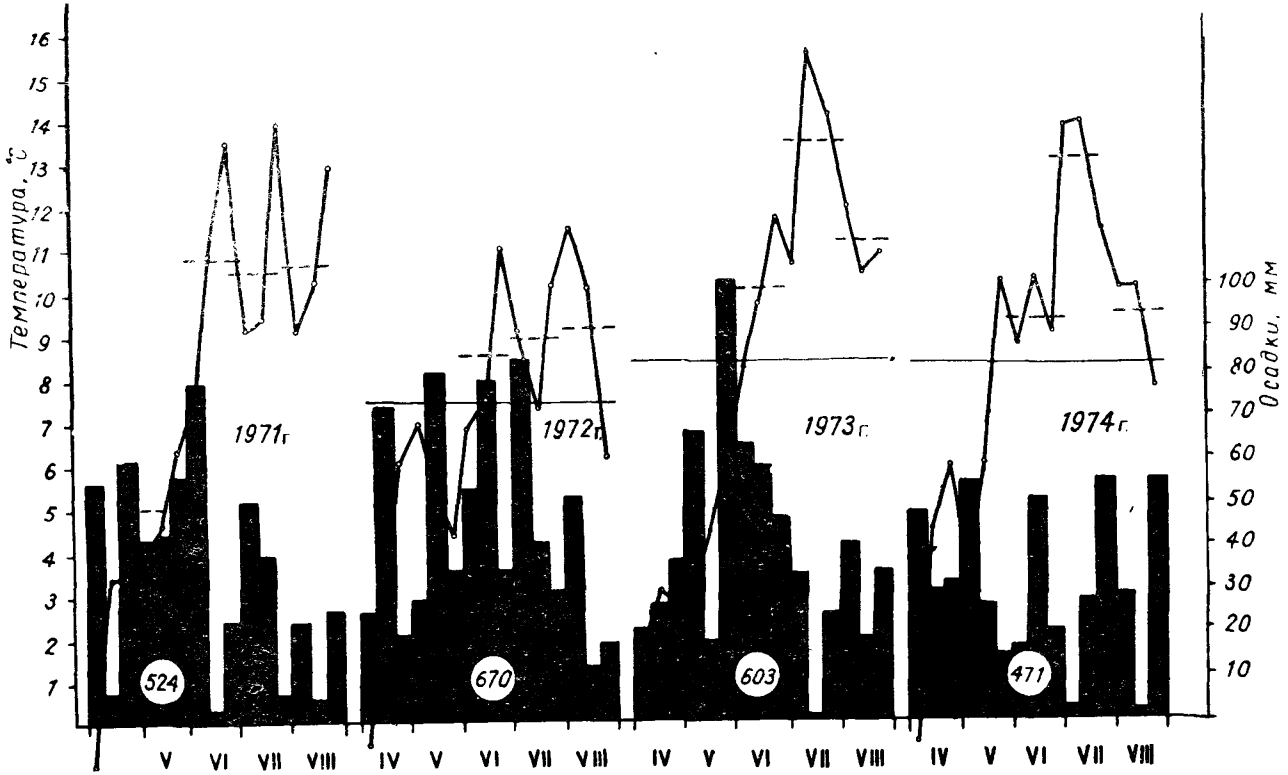


Рис. 2. Среднедекадная температура воздуха и сумма осадков за декаду (по данным ГМС, Б. Алматинское озеро). Числа в кружочках — сумма осадков за апрель — август, пунктирной линией указана среднемесячная температура воздуха, сплошной — средняя за сезон

детальные различия по перечисленным показателям приведены на рисунке 2.

Значительно дольше, чем в другие годы, наблюдались в 1972 г. заморозки (19 июня и даже 11 июля, тогда как в 1971 г. — 30 мая, в 1973 г. — 22 мая). Абсолютный безморозный период в этом году составил всего 44 сут — минимальный для последних 40 лет. В среднем безморозный период в окрестностях Б. Алматинского озера равен 93 сут (с 10 июня по 12 сентября), максимальный — 139 сут (наблюдался в 1953 г.). Для сравнения укажем, что в Алма-Ате (848 м над ур. м.) среднее число безморозных суток — 181 (с 25 апреля по 14 октября), а на станции Мынжилки (3036 м над ур. м.) — всего 53 (с 23 июня по 16 августа) (Климат Казахстана, 1959).

Таблица 3

Средняя месячная температура воздуха в окрестностях Б. Алматинского озера

Год	Месяц					Средняя за год
	IV	V	VI	VII	VIII	
1971	1,9	5,0	10,8	10,5	10,5	2,0
1972	0,9	5,6	8,5	8,9	9,1	0,2
1973	2,5	4,6	10,0	13,4	11,1	1,9
1974	3,3	6,7	9,3	13,0	9,4	1,6
Средняя многолетняя	0,7	5,3	9,1	11,4	10,6	1,1
Максимум	3,3	8,2	10,8	14,8	12,8	2,4
Минимум	−2,8	2,4	6,9	8,9	7,7	−0,4

Атмосферные осадки. По общей сумме весенне-летних осадков наиболее близок к средним многолетним показателям 1971 г., в котором за апрель — август выпало 524,3 мм осадков, что составило 73,5% годовой суммы (731,2 мм). В следующие два года, особенно в 1972 г., сумма осадков *за* сезон была гораздо выше, а в 1974 г. — гораздо ниже нормы. Вообще сумма осадков за апрель — август на высоте 2500 м над ур. м. подвержена значительным колебаниям — от 287,5 (1943 г.) до 768,7 мм (1946 г.).

Существенные различия имеются и в распределении осадков в течение сезона. Здесь снова выделяется 1972 г. Так, за весну — лето 1971 г. было три «сухих» декады, сумма осадков в каждой из которых не превышала 5 мм, в 1973 г. — одна, в 1974 г. — две, а в 1972 г. — ни одной (см. рис. 2).

Погодные условия характеризуются также числом дней с осадками. В субвысокогорье в период гнездования птиц, с апреля по август, более половины дней (в среднем 59,1%) бы-

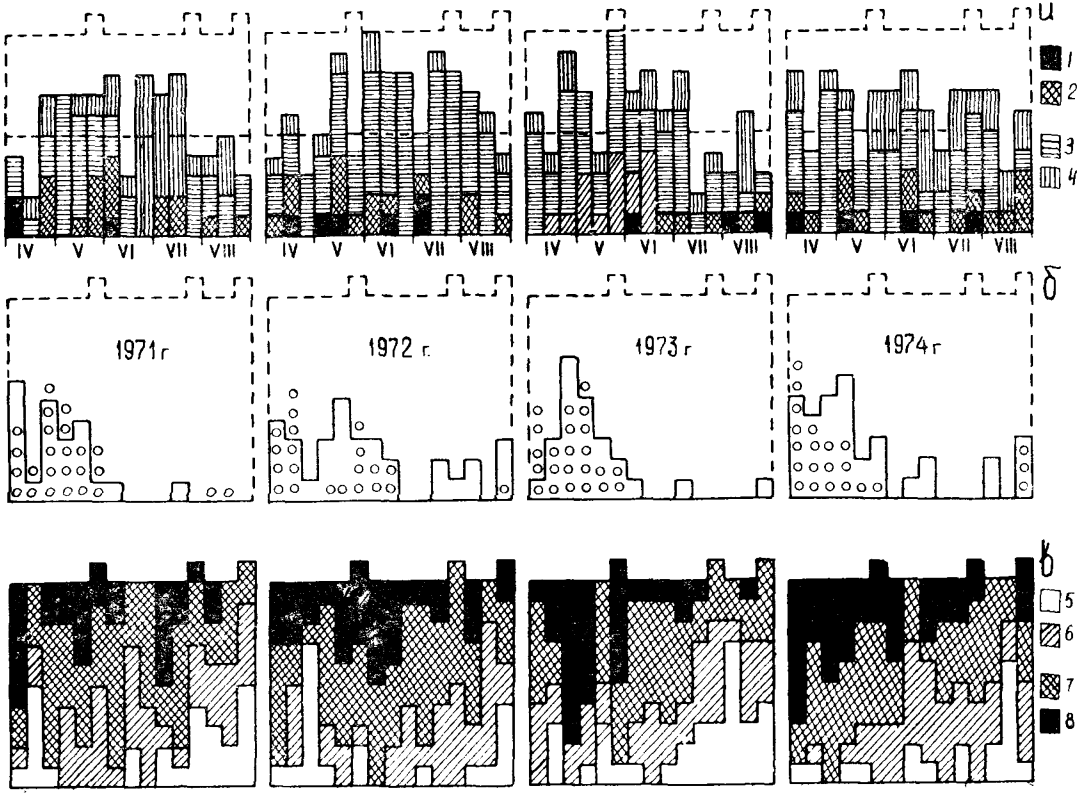


Рис. 3. Число дней: *а* — с осадками (*1* — осадки более 20 мм/сут, *2* — от 10 до 20, *3* — от 1 до 10, *4* — менее 1 мм/сут); *б* — с туманами (обведены сплошной линией) и снегопадами (указаны кружочками); *в* — ясных (*5*), с облачностью — до 5 баллов (*6*), от 6 до 10 баллов (*7*), полностью пасмурных — 9—10 баллов (*8*)

вает с осадками. Наиболее характерны осадки до 10 мм/сут вчетверо реже выпадает по 10—20 и совсем редко — по 20—30 мм/сут. Максимальное число осадков выпало 16 апреля 1972 г. (34,8 мм/сут, снегопад) и 7 августа 1973 г. (35,5 мм/сут; дождь).

Характер осадков летом в субвысокогорье самый различный (рис. 3) — снегопады и туманы почти совпадают по времени.

Нередко снегопады бывают в июне, а в некоторые годы (1946, 1949, 1955, 1958, 1959, 1960), по данным ГМС «Большое Алматинское озеро», и в июле. За последние 33 года промежуток между окончанием весенних и началом осенних снегопадов равнялся 32—109, в среднем 79 сут. В годы нашей работы он был наименьшим в 1972 г. (с 19 июня по 26 августа), наибольшим — в 1973 г. (30 мая — 7 сентября).

Облачность. В первой половине сезона преобладает пасмурная погода, во второй — слабооблачная (см. рис. 3, *в*). Абсолютно ясные дни — явление редкое (от 18 до 31 за сезон, или 12—20%), бывают они в основном в конце сезона — в июле и августе.

Следовательно, свойственная для всей обширной территории Тянь-Шаня большая сумма часов солнечного сияния (Климат Казахстана, 1959) вовсе не характерна для границы лесного и субальпийского поясов в весенне-летний период. Причина этого — в повышенной облачности на этой высоте, часто выпадающих осадках и нередких в первую половину лета туманах, что нашло свое отражение в одном из названий субальпийского пояса — «пояс облаков» (Щукин, Щукина, 1959).

Ветер. Горным ущельям присуще явление горно-долинной циркуляции воздушных масс. В Б. Алматинском ущелье преобладают ветры двух основных направлений — северо-восточного и юго-западного (рис. 4, *а*). Восточные и западные ветры — явление редкое, наблюдаются они в основном в период смены основных направлений.

Горно-долинная циркуляция заключается в том, что в ночное время преобладают ветры с верховья ущелья, в дневное время — долинные, направленные в сторону гор.

Преобладает слабый ветер со скоростью не более 3 м/с (рис. 4, *б*). Максимальная его скорость за летние сезоны 1971—1974 гг. — 8 м/с (отмечена всего трижды). Как и направление, скорость ветра довольно четко меняется в течение суток: наибольшей величины достигает в полуденные часы (с 12 до 15 ч), наименьшей (в 1,5—2 раза ниже) — в ночное время.

Резюмируя все сказанное, погодные особенности весенне-

летнего сезона каждого года можно характеризовать следующим образом:

1971 г. — средний по температуре и осадкам; весна средняя по срокам, без значительных похолоданий; середина июня довольно сухая и жаркая, такие же третья декада июля и вторая декада августа;

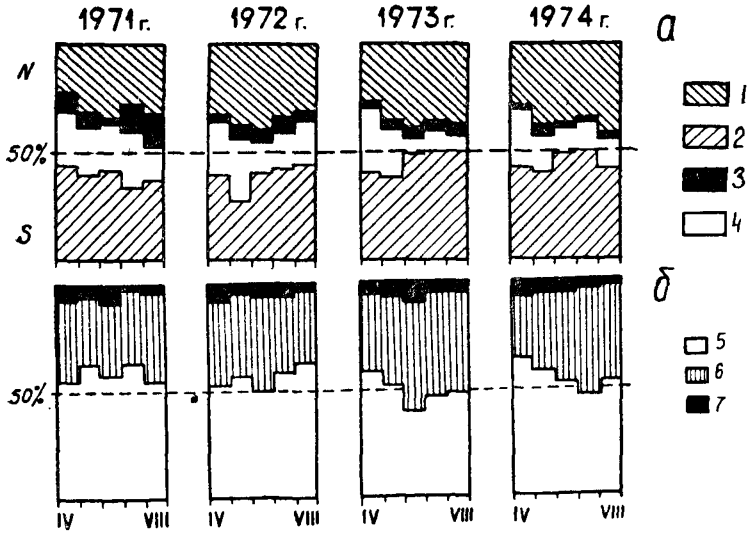


Рис. 4. Повторяемость направлений (*А*) и скоростей (*Б*) ветра в котловине Б. Алматинского озера в апреле — августе 1971—1974 гг. (в процентах от общего числа случаев за месяц): *1* — северные направления (в том числе северо-восточное); *2* — южные направления (в том числе юго-западное); *3* — иные направления (западное и восточное); *4* — затишье; *5* — скорость ветра 0—1 м/с; *6* — *2*—3 м²/с; *3* — 4 м/с и более

1972 г. — наиболее холодный и влажный из всех четырех лет; все декады с осадками; начало весны позднее; май холодный и влажный, снегопады были даже в середине июня;

1973 г. — самый теплый и ветренный; осадков немного больше нормы, большинство их выпало в конце мая — июне; ранняя весна, сухая и жаркая вторая половина лета;

1974 г. — по температуре близок к предыдущему, но самый засушливый из всех четырех лет (осадков меньше нормы); весна наступила в обычные сроки, в начале мая были похолодания, а затем — довольно сухое и теплое лето.

В целом метеорологические условия периода гнездования птиц у верхней границы леса при всем их своеобразии нельзя назвать экстремальными. Несмотря на сравнительно низкие летние температуры и избыток влажности, здесь наиболее мягкий на всем вертикальном профиле температурный режим

с плавным суточным ходом температуры. В комплексе с более разнообразной, чем на соседних высотных уровнях, экологической обстановкой мягкий гидротермический режим обеспечивает высокую биологическую продуктивность субальпийского пояса, на что указывает также Р. П. Зимина (1972), изучавшая экологию мелких млекопитающих. Поэтому мы считаем неверным отнесение верхней границы леса к высокогорью, характеризующемуся, как известно, экстремальными условиями. Предложенный термин «субвысокогорье» подчеркивает самостоятельность и своеобразие данной высотной полосы, дающей приют целой армии лесных обитателей из числа позвоночных и беспозвоночных животных.



ГЛАВА 3

ЛЕТНИЙ КОМПЛЕКС ПЕВЧИХ ПТИЦ

СОСТАВ КОМПЛЕКСА В ЦЕЛОМ ПО ТЯНЬ-ШАНЮ И В ЕГО ОТДЕЛЬНЫХ ХРЕБТАХ

В высотных пределах субвысокогорья на гнездовье отмечено 74 вида, или более половины всех видов певчих птиц, гнездящихся в Тянь-Шане. Правда, 14 из них поднимаются в пределы субвысокогорья исключительно редко, но и оставшиеся 60 видов убедительно свидетельствуют о богатстве фауны этой переходной полосы.

Рассмотрим экологические группировки певчих птиц, населяющих пределы субвысокогорья в различных хребтах Тянь-Шаня (табл. 4).

Наиболее богато в субвысокогорье представлен лесной комплекс певчих птиц (22 вида, или 29,7%), особенно в хребтах, где имеются еловые леса (Кетмень, Кунгей, Заилийский, Киргизский и восточная часть Терскей-Алатау). Во всех перечисленных хребтах встречаются 17 видов этой группы (77,3%). На общность фауны птиц лесного и субальпийского поясов хребта Терскей-Алатау указывал Л. С. Степанян (1970), сгруппировавший вместе эти два пояса в противовес альпийскому и предгорьям. Слабо представлены дендрофилы в субвысокогорье Западного Тянь-Шаня, лесной пояс которого занят арчовым редколесьем, и нацело отсутствует этот комплекс в безлесной западной части хребта Терскей-Алатау. Лишь 6 видов из 22 встречаются во всех хребтах.

Кустарниковые виды составляют 20,2% всех гнездящихся в субвысокогорье, в том числе 16% — в «еловых» хребтах Северного и Внутреннего Тянь-Шаня и 23,2% — в «арчово-лиственных» Западного Тянь-Шаня. Общие виды для всех хребтов — индийская пеночка, бледная завирушка, арчовый дубонос, обыкновенная чечевица, сюда же можно условно отнести арчовую чечевицу, которая в южных хребтах Западного Тянь-Шаня замещается очень близким видом *C. grandis*.

Таблица 4

Экологические группировки певчих птиц, гнездящихся в субвысокогорье Тянь-Шаня

Вид птицы	Хребет								
					Терской				
	Кетмень	Кунгей	Заилийский	Киргизский	Восточный	Западный	Таласский	Пскемский, Угамский	Чаткальский
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Лесные									
Крапивник — *Troglodytes troglodytes* L.	+	+	+	+	+	—	?	—	—
Деряба — *Turdus viscivorus* L.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Черный дрозд — *T. merula* L.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Земляной дрозд — *Zoothera dauma* Pall.*	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная горихвостка — *Phoenicurus phoenicurus* L.	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Красноспинная горихвостка — *Ph. erythronotus* Ev.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Седоголовая горихвостка — *Ph. coeruleocephalus* Vig.	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Зеленая пеночка — *Phylloscopus trochiloides* Sund.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Зарничка — *Ph. inornatus* Blyth.	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Желтоголовый королек — *Regulus regulus* L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Князек — *Parus cyanus* Pall.*	—	—	?	+	—	—	—	—	—
Желтогрудый князек — *P. flavipectus* Sev.*	—	—	—	+	—	—	?	?	?
Рыжешейная синица — *P. rufonuchalis* Blyth*	—	—	—	+	—	—	+	+	—
Московка — *P. ater* L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Джунгарская гаичка — *P. songarus* Sev.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Обыкновенная пищуха — *Certhia familiaris* L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Черная ворона — *Corvus corone* L.	+	+	+	+	+	—	(+)	(+)	(+)
Сорока — *Pica pica* L.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Кедровка — *Nucifraga caryocatactes* L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Красношапочный вьюрок — *Serinus pusillus* Pall.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Седоголовый щегол — *Carduelis caniceps* Vig.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Клест-еловик — *Loxia curvirostra* L.	+	+	+	+	+	—	—	—	—

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кустарниковые									
Чернолобый сорокопут — *Lanius minor* Gm.*	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Рыжехвостый сорокопут — *L. phoenicuroides* Schalov	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Соловей-белошейка — *Irania gutturalis* Guerin.*	—	—	—	?	—	—	?	+	+
Индийская пеночка — *Herbivocula griseola* Blyth.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ястребиная славка — *Sylvia nisoria* Bechst.*	—	—	—	—	—	+	+	?	—
Горная славка — *S. althaea* Hume.*	—	—	—	—	—	—	?	+	+
Певчая славка — *S. hortensis* Gm.*	—	—	—	—	—	—	+	?	?
Серая славка — *S. communis* Lath.	+	+	—	+	—	+	+	+	+
Расписная синичка — *Leptopoecile sophiae* Sev.	—	+	+	+	+	—	—	—	—
Бледная завирушка — *Prunella fulvescens* Sev.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Черногорлая завирушка — *P. atrogularis* Br.	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Арчовый дубонос — *Mycerobas carnipes* Hodgs.	+	+	+	+	+	—	+	+	(+)
Обыкновенная чечевица — *Carpodacus erythrinus* Pall.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Арчовая чечевица — *C. rhodochlamys* Br.	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Коноплянка — *Acanthis cannabina* L.	—	—	(+)	+	—	+	+	+	+
Луговые									
Лесной конек — *Anthus trivialis* L.	+	+	+	+	+	—	+	(+)	—
Горный конек — *A. spinoletta* L.	+	+	+	+	+	+	+	(+)	—
Черноголовый чекан — *Saxicola torquata* L.	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Черногрудая красношейка — *Calliope pectoralis* Gould.	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Варакушка — *Cyanosylvia svecica L.**	—	—	+	—	?	—	—	—	—
Обыкновенный сверчок — *Locustella naevia* Bodd.	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Просянка — *Emberiza calandra* L.*	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Желчная овсянка — *E. bruniceps* Br.	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Околоводные									
Маскированная трясогузка — *Motacilla personata* Gould.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Горная трясогузка — *M. cinerea* Tunst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Обыкновенная оляпка — *Cinclus cinclus* L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Бурая оляпка — *C. pallasii* Temm.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Синяя птица — *Myophonus caeruleus* Scop.	—	+	+	+	+	—	+	+	+
Каменистых обнажений									
Городская ласточка — *Delichon urbica* L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Скалистая ласточка — *Ptyonoprogne rupestris* Scop.	+	—	—	+	+	+	+	+	+
Пестрый каменный дрозд — *Monticola saxatilis* L.	+	—	—	+	—	+	+	+	+
Синий каменный дрозд — *M. solitarius* L.*	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Горихвостка-чернушка — *Phoenicurus ochruros* Gm.	+	?	?	+	—	+	+	+	+
Краснобрюхая горихвостка — *Ph. erythrogaster* Guld.**	+	(+)	+	+	+	+	?	—	—
Альпийская завирушка — *Prunella collaris* Scop.**	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Гималайская завирушка — *P. himalayana* Blyth.	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Клушица — *Pyrrhocorax pyrrhocorax* L.	—	+	+	+	+	+	+	+	+
Альпийская галка — *P. graculus* L.**	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Горная овсянка — *Emberiza cia* L.	—	—	—	+	—	+	+	+	+
Гималайский вьюрок — *Leucosticte nemoricola* Hod.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Каменный воробей — *Petronia petronia* L.	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Пустынно-степные									
Полевой жаворонок — *Alauda arvensis* L.	—	—	—	—	—	+	+	+	—
Двупятнистый жаворонок — *Melanocorypha bimaculata* M.*	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Тонкоклювый жаворонок — *Calandrella acutirostris* Hume.	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Рогатый жаворонок — *Eremophila alpestris* L.	+	?	—	(+)	—	+	+	+	+
Полевой конек — *Anthus campestris* L.	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Обыкновенная каменка — *Oenanthe oenanthe* L.	—	+	+	+	+	+	+	+	+
Плешанка — *Oe. pleschanka* Lepechin.*	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Плясунья — *Oe. isabellina* Cretschm.	+	+	—	+	—	+	+	+	+

Окончание таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Краснокрылый чечевичник — *Rhodopechys sanguinea* Gould.	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Скалистая овсянка — *Emberiza buchanani* Blyth.	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Снежный вьюрок — *Montifringilla nivalis* L.	—	—	—	—	—	+	+	+	+

Примечание. По Заилийскому, Таласскому Алатау и Кунгей-Алатау использованы собственные наблюдения, частично опубликованные (Ковшарь, 1966а, 1972а, 1979а). Сведения по другим хребтам взяты из литературы (Корелов, 1956а, 1956б; Железняков, Колесников, 1958; Степанян, 1959; Кузнецов, 1962). Из принятых нами шести экологических группировок птиц наиболее однородны первые две, объединяющие древесно-кустарниковых обитателей, и группа околоводных или прибрежных видов. Остальные группы более искусственны, особенно обитателей каменистых обнажений, однако дробить их на более мелкие вряд ли целесообразно. Звездочкой отмечены виды птиц, чрезвычайно редко поднимающиеся на гнездовье в субвысокогорье, двумя звездочками — редко гнездящиеся в нем представители высокогорья. Скобки обозначают очень низкую численность вида в субвысокогорье, знак «+» — гнездование, «—» — отсутствие, «?» — предположение о гнездовании.

Из луговых обитателей общими для всех хребтов (кроме засушливой западной части хребта Терскей-Алатау) являются черноголовый чекан и, видимо, лесной и горный коньки, не найденные пока в Чаткальском хребте, наименее детально обследованном. Правда, численность обоих коньков резко падает уже в Пскемском и Угамском хребтах.

Обитающие по берегам горных рек и ручьев трясогузки и оляпки проникают в пределы субвысокогорья во всех хребтах, и только синяя птица отсутствует в Кетмене, находящемся уже за пределами ее ареала, и в засушливой западной части хребта Терскей-Алатау.

Группа петрофилов, населяющих каменистые обнажения, лучше представлена в хребтах Западного Тянь-Шаня, а также в Киргизском Алатау, очень сходном с северным склоном Таласского. Общими для всех хребтов являются в этой группе всего 2 вида — городская ласточка и гималайский вьюрок, второй из которых связан не столько с камнями, сколько с субальпийским лугом.

Очень показательным оказался пустынно-степной комплекс, в который мы отнесли также обитателей ксерофильных каменистых обнажений (краснокрылый чечевичник, снежный вьюрок, скалистая овсянка). Из 11 видов (15% всех отмеченных в субвысокогорье) лишь один (обыкновенная каменка) встречается во всех хребтах. Кроме него на северных склонах некоторых лесистых хребтов встречены только 2 вида этой группы — плясунья и рогатый жаворонок. Зато в Западном

Тянь-Шане и на безлесной западной половине Терской-Алатау комплекс этот представлен великолепно: 8 видов из 11 являются общими для всех этих хребтов, а в Пскемском и Угамском хребтах отмечены все 11.

Всего в субвысокогорье хребтов, имеющих еловые леса, отмечено на гнездовье 56 видов певчих птиц, 38 из них встречаются во всех этих хребтах. В субвысокогорье Таласского, Угамского, Пскемского и Чаткальского хребтов отмечено также 56 видов, из которых только 20 (35,7%) обитает и в предыдущих хребтах.

Различия видового состава птиц по хребтам показаны в таблице 5. Как видно, в субвысокогорье хребтов с хорошо развитыми ельниками преобладают древесно-кустарниковые птицы. Вместе с луговыми они составляют 63,4—72,7% всех гнездящихся здесь птиц, тогда как обитатели каменистых обнажений и пустынно-степные — всего 15,9—26,9%. Лучшее соотношение в пользу древесно-кустарниковых птиц в Заилийском Алатау, худшее — в Киргизском, на переходный характер которого указывал еще Н. А. Северцов (1873).

Таблица 5

Состав фауны певчих птиц, гнездящихся в пределах субвысокогорья различных хребтов Тянь-Шаня

Хребет	Число видов (по экологическим группировкам)							Графы 2+3+4, %	Графы 6+7, %
	лесных	кустарниковых	луговых	околоводных	каменистых обнажений	пустынно-степных	всего		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кетмень	17	7	5	4	8	2	43	67,4	23,2
Кунгей	17	8	5	5	6	2	43	69,7	18,6
Заилийский	19	8	5	5	6	1	44	72,7	15,9
Киргизский	20	9	4	5	11	3	52	63,4	26,9
Терской (восточный)	17	7	4	5	7	1	41	68,3	19,5
Терской (западный)	—	6	1	4	11	9	31	22,5	64,5
Таласский	9	10	6	5	11	9	50	50,0	40,0
Пскемский, Угамский	7	10	5	5	10	11	48	45,8	43,7
Чаткальский	6	10	2	5	9	9	41	43,9	43,9

Иные соотношения видов птиц лесо-луговых и сухих открытых пространств в хребтах Западного Тянь-Шаня. Здесь они равны примерно единице (табл. 5, графы 9 и 10), да и в самом смешанном древесно-кустарниковом комплексе преобладают уже не лесные, а кустарниковые птицы. Это в полной мере отражает кустарниково-парковый характер высокоствольных арчевников.

Особый интерес представляет авифауна субвысокогорной полосы совершенно безлесной западной части хребта Терскей-Алатау. Как и следовало ожидать, фауна здесь гораздо беднее, чем в восточной, лесистой, части: лесные виды отсутствуют, из луговых встречается только горный конек, а общее соотношение кустарниково-луговых и скально-пустынно-степных видов явно в пользу последней группы (22,5:64,5), т. е. обратное тому, что наблюдается в восточной части этого хребта (68,3:19,5). Пример этот лишний раз подтверждает, что различия в составах авифаун в Тянь-Шане обусловлены разной экологической обстановкой. Ею же определяются и высотные пределы распространения того или иного вида, лучшее подтверждение этому находим в хребте Терскей-Алатау. Так, по данным Л. С. Степаняна (1959), полевой конек, пестрый каменный дрозд, обыкновенная каменка, плясунья, горихвостка-чернушка, жулан и другие виды распространены на всем протяжении этого хребта. Однако в восточной, лесной, его части они не проникают в горы дальше предгорий (около 2000 м над ур. м.), тогда как в западной поднимаются гораздо выше: пестрый каменный дрозд — до 2800, полевой конек — до 2900, жулан и обыкновенная каменка — до 3000, горихвостка-чернушка — до 3500, а плясунья — даже до 4000 м над ур. м.

Необходимо отметить непостоянство высотных границ у целого ряда видов птиц, чаще всего вызванное значительными изменениями численности. Так, в Б. Алматинском ущелье Заилийского Алатау в 1964—1965 гг. черногрудая красношейка, численность которой была не очень высокой, не гнездилась ниже высоты 2600 м, а в 1971—1973 гг. она была более чем обычна и гнездилась вплоть до самого берега озера (2500 м над ур. м.). В Таласском Алатау арчовый дубонос в годы повышенной численности гнездится и в древовидных арчевниках, а в годы низкой численности — только в арчовом стланике субальпийского пояса (Шульпин, 1953; Ковшарь, 1966а). Особый интерес представляют значительные перемещения некоторых птиц по вертикали в отдельные годы, например: в Заилийском Алатау краснобрюхой горихвостки вниз, к границе леса, а домового воробья, большой синицы и тянь-шаньского князька — вверх, в пределы субвысокогорья, из нижележащих поясов. Неудачные попытки гнездования касатки и большой синицы на высоте 2500 м над ур. м. свидетельствуют об экологическом пределе гнездования этих видов у верхней границы леса.

Резюмируя сказанное о субвысокогорном комплексе певчих птиц, отметим его гетерогенность, и не только экологического порядка, но и исторического. Наряду с видами, наиболее характерными именно для этих высот и, вероятно, давно здесь обитающими, в субвысокогорье гнездится немало пришельцев

из других, соседних высотных уровней и даже из предгорий и подгорной равнины. Для целей сравнительного анализа мы делим субвысокогорный комплекс на три основные группы — высокогорные, субвысокогорные и низкогорные (в том числе и равнинные виды). Это достаточно наглядно иллюстрирует пример субвысокогорного комплекса певчих птиц северного склона Заилийского Алатау (рис. 5).

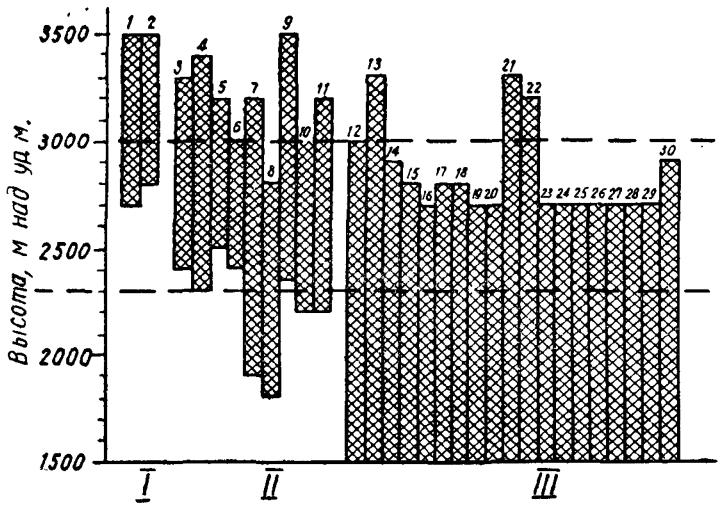


Рис. 5. Высотное распределение некоторых птиц на северном склоне Заилийского Алатау:

I — высокогорные: *1* — горный конек; *2* — гималайская завирушка;

II — субвысокогорные: *3* — бледная завирушка; *4* — красноспинная горихвостка; *5* — черногрудая красношейка; *6* — расписная синичка; *7* — индийская пеночка; *8* — красношапочный вьюрок; *9* — гималайский вьюрок; *10* — арчовая чечевица; *11* —арчовый дубонос;

III — низкогорные и равнинные: *12* — горная трясогузка; *13* — маскированная трясогузка; *14* — лесной конек; *15* — обыкновенная оляпка; *16* — бурая оляпка; *17* — крапивник; *18* — черногорлая завирушка; *19* — седоголовая горихвостка; *20* — черный дрозд; *21* — деряба; *22* — зарничка; *23* — зеленая пеночка; *24* — желтоголовый королек; *25* — джунгарская гаичка; *26* — московка; *27* — пищуха; *28* — седоголовый щегол; *29* — клест-еловик; *30* — обыкновенная чечевица

I. Высокогорные виды. Из обитателей высокогорья, не связанных на гнездовании ни с настоящим лесом, ни с кустарником, в вертикальных пределах субвысокогорья постоянно гнездятся всего два вида — горный конек и гималайская завирушка, оба не ниже 2800 м над ур. м., т. е. занимают только верхнюю границу субвысокогорья. Здесь же, в скалах у верхней границы переходной полосы, гнездится клушица, которая в

некоторых хребтах Тянь-Шаня, например в Кетмене, спускается даже до верхней границы леса. Остальные представители авифауны альпийского пояса (альпийская завирушка, красноброхая горихвостка, стенолаз, альпийская галка) гнездятся в пределах субвысокогорья чрезвычайно редко, скорее в виде исключения. В целом эта группа наименее значима в составе субвысокогорного орнитологического комплекса.

II. Собственно субвысокогорные виды — ядро комплекса. Это 9 видов, живущих в основном выше верхней границы леса: бледная завирушка, черногрудая красношейка, красноспинная горихвостка, расписная синичка, индийская пеночка, красношапочный и гималайский вьюрки, арчовый дубонос и арчовая чечевица. Конечно, не все они одинаково свойственны субвысокогорью. Так, бледная завирушка, красноспинная горихвостка и гималайский вьюрок поднимаются на гнездовье довольно высоко в альпийский пояс, а индийская пеночка и красношапочный вьюрок спускаются далеко вниз, в пояс хвойного леса (см. рис. 5). Однако на Тянь-Шане все они характерны прежде всего для полосы субвысокогорья, о чем свидетельствует наиболее высокая численность их именно в этих высотных пределах.

III. Низкогорные и равнинные виды — наиболее обширная и разнородная по своему составу группа. Сюда относятся все остальные виды, гнездящиеся в пределах субвысокогорья: прежде всего лесные птицы (крапивник, деряба, черный дрозд, черногорлая завирушка, седоголовая горихвостка, зеленая пеночка, зарничка, желтоголовый королек, все синицы, обыкновенная пищуха, кедровка, сорока, черная ворона, седоголовый щегол, клест-еловик — всего 18 видов), обитатели кустарников (обыкновенная чечевица, коноплянка), опушек, лугов и высокотравных полян (лесной конек, черноголовый чекан), а также каменистых обнажений (городская ласточка, пестрый каменный дрозд) и русел горных рек (горная и маскированная трясогузки, обыкновенная и бурая оляпки, синяя птица). Многие из них — настоящие горные птицы (подгруппа III-а, условно названная «низкогорные виды»: синяя птица, обе оляпки, горная трясогузка, черногорлая завирушка, седоголовая горихвостка), остальные — широко распространенные виды, обитающие также далеко за пределами гор (подгруппа III-б, или «равнинные виды»: маскированная трясогузка, лесной конек, крапивник, оба дрозда, пеночки, синицы, королек, пищуха, седоголовый щегол, клест-еловик, обыкновенная чечевица). Объединяет их только то, что все они обитают в основном в лесном поясе и, проникая в субвысокогорье снизу, как правило, не достигают его верхних пределов, прекращая гнездование у верх-

ней границы леса. Только деряба, зарничка и маскированная трясогузка немного проникают в пределы альпийского пояса. Большинство видов подгруппы III-б образует в Тянь-Шане местные подвиды, обитающие либо преимущественно, либо исключительно в горах: лесной конек, крапивник, московка, джунгарская гаичка (принимается многими систематиками за особый подвид пухляка; на наш взгляд, это случай, близкий к ситуации «вид-подвид»), желтоголовый королек, пищуха, клест-еловик. Это обстоятельство свидетельствует об относительной давности проникновения указанных широко распространенных видов в горные районы.

Анализ изменчивости тех или иных сторон биологии размножения проведен по этим основным группам путем сопоставления II (собственно субвысокогорные виды) и III (в основном III-б — широко распространенные лесные виды).

СМЕНА СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ АВИФАУНЫ И ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

Формирование и распад летнего орнитологического комплекса в субвысокогорье изучали мы в Заилийском Алатау в 1971—1976 гг.; в других хребтах специальных исследований на этих высотах не проводилось, имеются лишь фрагментарные сведения о сроках прилета и отлета того или иного вида.

В окрестностях Б. Алматинского озера нами отмечено 78 видов воробьиных птиц, что составляет 65,5% списка авифауны этого района. По характеру своего пребывания в субвысокогорье эти 78 видов подразделяются на шесть групп:

1) встречаются круглый год — 18 видов, или 23,2%;
2) только гнездятся — 22 вида, или 28,2%;
3) спускаются из альпийского пояса — 8 видов, или 10,2%;
4) поднимаются из нижних поясов — 8 видов, или 10,2%;
5) встречаются на пролете — 16 видов, или 20,5%;
6) прилетают на зиму — 6 видов, или 7,7%.

Следовательно, гнездовую фауну певчих птиц составляют 40 видов, из которых почти половина встречается здесь круглый год, остальные 22 вида на зиму улетают или откочевывают.

Процесс формирования летнего комплекса длится с момента прилета на гнездование первого, наиболее раннего вида (дрозд-деряба, 16—17 марта) до появления самого позднего (зеленая пеночка, 19—30 мая). В третьей декаде марта прилетают гималайский вьюрок, красноспинная горихвостка, маскированная трясогузка и горный конек; в первой декаде апреля — крапивник и горная трясогузка; во второй декаде апреля — седоголовая горихвостка, зарничка, обыкновенная каменка, воронок; в третьей декаде апреля — лесной конек, индий-

ская пеночка, синяя птица, черноголовый чекан, черногрудая красношейка; в первой половине мая — обыкновенная горихвостка и обыкновенная чечевица, а завершает прилет в третьей декаде мая зеленая пеночка.

Прилет гнездящихся птиц растянут на 2,5 мес, но основная часть видов прилетает в апреле: к 1 мая гнездовая фауна воробьиных птиц укомплектована на 87,5%. Заметим, что к концу мая прилетают все гнездящиеся в районе птицы, в том числе и неворобьиные, из которых наиболее поздно появляются большая горлица (28 апреля — 12 мая), перепел (18 мая) и кукушка (9—11 мая).

Одновременно с прилетом гнездящихся птиц происходит отлет зимующих и пролет. Наиболее поздняя встреча зимующего серого сорокопута 23 марта, чернозобого дрозда 17 мая. Во второй половине апреля субвысокогорьем пролетает теньковка, в конце апреля — горихвостка-чернушка. В первой половине мая встречаются каменка-плешанка, туркестанский жулан, варакушка, славки — серая и мельничек (обе встречаются до конца месяца); во второй половине мая отмечены желчная овсянка, обыкновенный сверчок, европейский жулан и садовая камышевка (последняя встреча 1 июня).

Как видно, весенний пролет в субвысокогорье происходит в основном в мае. В это же время здесь отмечен и ряд видов из соседних поясов — верхних (краснобрюхая горихвостка — 21 апреля и 15 мая) и нижних (полевой воробей — 8 апреля, южный соловей — 28 мая). До конца мая встречаются также не гнездящиеся здесь представители других отрядов: удоды (с 30 марта периодически до 29 мая), щурки (23 мая), сарычи (22 мая). Таким образом, окончательно летний аспект авифауны в районе Б. Алматинского озера устанавливается к 1 июня.

С этого времени в течение 2 мес в субвысокогорье встречаются только гнездящиеся здесь певчие птицы. Лишь на кормежку на субальпийские луга ежедневно прилетают гнездящиеся в скалах альпийского пояса клушицы да изредка залетают из предгорий ласточки-касатки.

С начала августа аспект авифауны постепенно меняется в основном за счет появления ряда кочующих и пролетных видов. Первыми 2—4 августа появляются варакушки и сорокопуты-жуланы (встречаются до 26—31 августа), затем — серые славки, скалистые овсянки, каменки (плясунья и плешанка), обыкновенный сверчок и другие, всего 11 видов за первую половину августа. Вообще в течение августа появляется 16 видов не гнездящихся здесь воробьиных птиц, причем некоторые из них (славки — серая и мельничек, серая мухоловка, чернозобый дрозд и деревенская ласточка) сразу же становятся многочисленными, фоновыми видами. В августе же появляется и ряд видов птиц, относящихся к другим отрядам: чирки (сви-

стунок и трескунок), болотный лунь, черныш, черный стриж, удод и вертишейка.

Отлет гнездящихся птиц начинается гораздо позже. Первыми в третьей декаде августа исчезают черногрудые красношейки (наиболее позднее наблюдение 26 августа). Обыкновенная горихвостка и зеленая пеночка встречаются до последних дней августа. В первой половине сентября отлетают лесной конек, городская ласточка, индийская пеночка, маскирован-

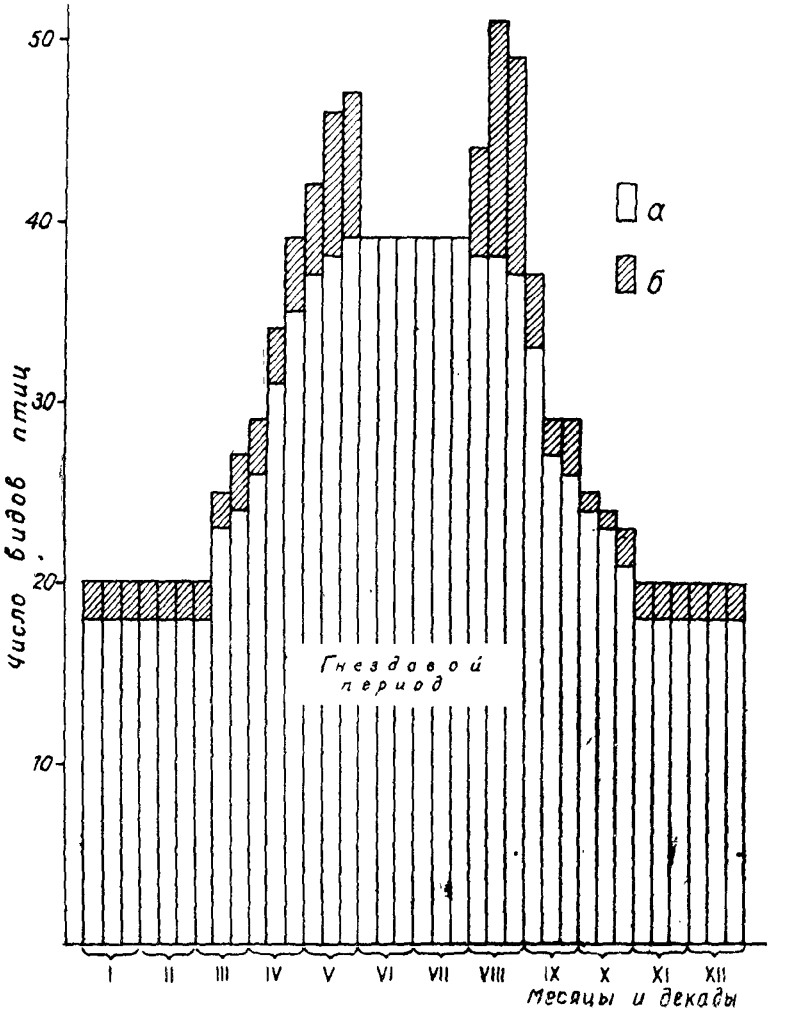


Рис. 6. Формирование и распад летнего комплекса певчих птиц в окрестностях Б. Алматинского озера (*а* — гнездящиеся, *б* — не гнездящиеся виды)

ная и горная трясогузки, седоголовая горихвостка; во второй половине сентября — обыкновенная чечевица и горный конек; в октябре — зарничка, красноспинная горихвостка, крапивник, деряба и черный дрозд.

В отдельные годы, при наличии в достаточном количестве доступного корма и особенно семян ели и ягод рябины, некоторые виды могут встречаться у верхней границы ельников всю зиму. Например, зимой 1974/75 г. в окрестностях Б. Алматинского озера изредка встречались одиночные дерябы и черные дрозды, а гималайские вьюрки попадались небольшими группами. В остальные три зимних сезона (1971—1974 гг.) ни один из них ни разу не встречен.

Как видно из рисунка 6, формирование летнего орнитологического комплекса идет около 70—80 сут — со второй декады марта до конца мая. Примерно столько же времени длится переход от летнего орнитокомплекса к зимнему, занимающий период с 1 августа до конца второй декады октября.

Обращают на себя внимание следующие два момента (см. рис. 6). Во-первых, и весной и осенью есть определенный, сравнительно небольшой период, когда происходит основная ломка одного аспекта авифауны и формирование другого: весной — вторая и третья декады апреля и первая мая, осенью — первые две декады сентября. В первом случае за 30 сут прилетает 11 видов (50%) гнездящихся певчих птиц, во втором отлетает 10. Во-вторых, основной пролет и весной и осенью происходит на фоне почти полного гнездового комплекса: весной — после прилета основной части гнездящихся видов, осенью — до их отлета.

Летний орнитокомплекс, состоящий только из гнездящихся видов, существует всего 2 мес — с начала июня до первых чисел августа, что в 2,5 раза меньше, чем длительность зимнего аспекта авифауны (с третьей декады октября по вторую марта, всего 140—150 сут). Следовательно, летний орнитокомплекс, занимающий 16% годового цикла, значительно короче не только зимнего (40%), но и периодов весенних и осенних миграций (по 22% годового цикла каждый).

Однако период размножения певчих птиц, как это будет показано дальше, длится около 130 сут, т. е. вдвое дольше времени существования летнего орнитокомплекса (во второй декаде апреля, когда строят гнезда дрозды, летний комплекс сформирован только на 77,5%). Размножение начинается с середины периода весенних миграций и происходит одновременно с ними: в третьей декаде мая, когда у дроздов уже вылетают птенцы первого выводка, пролетные виды составляют 17% орнитокомплекса. Еще выше доля пролетных видов в августе (в первой декаде — 13,6, второй — 24,5, третьей — 25,5%), когда многие птицы еще кормят птенцов второго выводка.



ГЛАВА 4.

ПЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ ПАР

О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ПЕНИЯ

Пение — характерная черта подавляющего большинства представителей отряда воробьиных птиц, которых выделяют в подотряд певчие птицы (*Oscines*). Существуют различные взгляды на биологическое значение пения птиц.

Еще Ч. Дарвин (1871) считал пение птиц одной из форм полового отбора: биологический смысл пения самцов он видел в привлечении самки наиболее активным самцом. Примерно в то же время было высказано другое мнение о пении птиц как средстве запугивания соперника (Altum, 1868). Эту концепцию развил G. Lucanus (1907) и особенно H. Howard (1920, 1929), создавший теорию гнездовой территории птиц. По мнению последнего автора, пение самцов певчих птиц служит в первую очередь для отпугивания особей того же вида в целях максимального сохранения кормовых запасов вблизи гнезда, необходимых для выкармливания птенцов. Иными словами, пение птиц — средство против возможного перенаселения. Эта теория получила очень широкую поддержку, сторонниками ее были такие крупные ученые, как E. M. Nicholson (1927), J. S. Huxley (1938), А. Н. Промптов (1944) и др. Высказывались также гипотезы о том, что пение птиц, отпугивающее самцов-соперников, является средством сохранения моногамии (Смогоржевский, 1950; Lack, 1953), что оно служит для терморегуляции семенников (Васильев, 1947, 1948) или выражает избыточную энергию, накопившуюся в организме самца (Беме, 1952). Все эти взгляды в свое время были подвергнуты резкой критике А. С. Мальчевским (1959), трактующим пение в первоначальном, дарвиновском понимании как приспособление, облегчающее встречу полов. В том же направлении высказывались В. М. Лоскот (1959), В. И. Аникин (1966) и др. Однако ряд более поздних исследований, посвященных в основном

биологии зарянки — *Erithacus rubecula* (Bremond, 1962, 1964, 1968), чернозобой овсянки — *Amphispiza bilineata* (Heckenlively, 1967) и некоторых других видов, свидетельствует о достаточно хорошо выраженной территориальной функции песни этих видов.

В настоящее время, благодаря накоплению большого фактического материала по биологии отдельных видов и широкому развитию специальных исследований по биоакустике, вскрыт чрезвычайно богатый и разнообразный мир акустических взаимоотношений у птиц. Выяснено, что у воробьиных птиц кроме основной, демонстративной песни имеется несколько дополнительных (Borror, 1968). В частности, у некоторых птиц имеются брачные и территориальные песни (Morse, 1970), токовые и «ненаправленные» (Immelman, 1968) и т. д. Например, у черного дрозда кроме обычной песни есть другая, состоящая из отдельных строф, которая используется как средство общения между самцом и самкой во время насиживания. При ее исполнении самка оставляет гнездо, тогда как при обычной песне или криках тревоги она остается на кладке (Stork, 1971). Показано, что иногда одна и та же песня может выполнять разные функции: привлечение самки, защита территории, образование пары и синхронизация поведения партнеров (Thielcke, 1970). Наблюдениями над развитием песни обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*) в онтогенезе установлено, что ювенильная песня, которую молодые самцы начинают исполнять в первую осень, лишена определенной функции, а на второй стадии образования полной песни, ранней весной, она имеет уже четко развитую сексуально-привлекательную функцию, но еще не выражает территориальную; обе эти функции развиваются независимо (Diesselhorst, 1971).

Учитывая сказанное, можно считать наиболее приемлемой в настоящее время мультифункциональную концепцию пения птиц (Симкин, 1972а). При этом особого внимания заслуживает значение песни для активации и синхронизации репродуктивных циклов в сообществах и популяциях птиц (эффект Дарлинга). В этом отношении пение может рассматриваться как одно из звеньев сложной системы акустических связей, понимаемых «как специфический механизм упорядочения, синхронизации и регулирования жизнедеятельности в биологических макросистемах» (Симкин, 1972б). В наибольшей степени эта функция песни проявляется в так называемых «центрах пения» — местах концентрации поющих самцов, способствующих их взаимной стимуляции и автостимуляции, что приводит к синхронизации репродуктивных циклов (Симкин, 1972б). Высказанные мысли ни в коей мере не противоречат первоначальному, дарвиновскому пониманию биологического значения пения птиц, так как ведущей функцией песни по-прежнему

является привлечение самки, информация о готовности самца вступить в размножение.

Наши наблюдения в субвысокогорье Тянь-Шаня полностью подтверждают эти положения. Особо следует подчеркнуть неприменимость в горных условиях теории гнездовой территории. Прежде всего об этом свидетельствует несоразмерность площадей охраняемых территорий и мест сбора корма. Например, дрозд-деряба в Заилийском Алатау активно охраняет участок в радиусе не более 30—50 м от гнезда, тогда как за кормом для птенцов летает на расстояние 500—800 м и дальше. Аналогичные примеры показывают многие другие гнездящиеся в субвысокогорье певчие птицы — трясогузки (маскированная и горная), горихвостки (красноспинная, седоголовая) и даже пеночки и синицы, которых принято считать кормящимися обычно около гнезд. Так, зарнички в Заилийском и Кунгей-Алатау охраняют территорию радиусом не более 8—15 м, а корм собирают в радиусе 50—70 и даже 100 м; рыжешейные синицы в Таласском Алатау летают за кормом для птенцов на расстояние до 300—400 м от гнезда. Все это говорит о том, что самцы певчих птиц охраняют не кормовые ресурсы, а ближайшие окрестности гнезда и самку. Большинство наблюдавшихся нами стычек между самцами происходило именно из-за самки. Особенно показательны в этом отношении случаи, когда самец-хозяин начинает преследовать вторгшегося самца только после того, как тот запел.

Обращают на себя внимание большие индивидуальные различия в территориальном поведении большинства видов: одни особи не трогают своих собратьев, даже в 10—15 м от гнезда с кладкой или птенцами, другие особи того же вида ведут себя чрезвычайно агрессивно вдали от гнезда, иногда на местах кормежки или отдыха.

Несколько особняком стоят птицы, самцы у которых не поют. К ним относятся три вида: гималайский вьюрок, арчовая чечевица и арчовый дубонос — характернейшие представители фауны субвысокогорья. У первого из них демонстративную песню заменяют токовые позы в сочетании с призывными криками. С апреля по июнь это самая подвижная и самая крикливая птица в субвысокогорье, причем и позы и позывки достигают поразительного разнообразия. У арчовой чечевицы и арчового дубоноса нет ярко выраженных токовых поз, а вместо громкой демонстративной песни у них иногда можно слышать очень тихое и невнятное бормотание, которое правильнее было бы назвать подпесней (у арчовой чечевицы оно чрезвычайно похоже на подпесню обыкновенной чечевицы). По-видимому, сексуально-привлекательную функцию у этих птиц выполняет громкий призывный крик, исполняемый довольно регулярно представителями обоего пола. Сходная картина наблюдается

еще у 2 видов, обитающих в сплетениях ветвей деревьев и кустарников, — желтоголового королька и расписной синички. Песни обоих видов очень тихие, слышны не далее 20—30 м у королька и еще ближе у расписной синички, причем у последней они исполняются чрезвычайно редко (Гаврилов и др., 1968; Neufeldt, 1970). В то же время призывные крики оба вида издают постоянно и слышны они на большем расстоянии. И еще у 2 видов демонстративную функцию выполняет преимущественно призывный крик. Речь идет о горной и маскированной трясогузках, которые, хотя и имеют демонстративную песню, но пользуются ею, во всяком случае в условиях субвысокогорья, настолько редко, что она вряд ли может оказать реальную помощь в привлечении самки. Зато призывные крики обоих видов достаточно громкие, в течение всего апреля и мая слышны почти беспрерывно.

Возвращаясь к демонстративной песне, нельзя не отметить ее чрезвычайную вариабельность у большинства видов. При этом помимо индивидуальной изменчивости наблюдаются различия в песнях одного и того же самца. В сущности, каждый самец имеет определенный репертуар песен, причем частота использования тех или иных вариантов время от времени меняется. Так, по нашим наблюдениям в Заилийском Алатау, репертуар отдельных самцов лесного конька, индийской пеночки и черногрудой красношейки состоял из 5, а обыкновенной горихвостки, зеленой пеночки и московки — из 6 вариантов. Вариабельность пения свойственна этим видам и в других частях ареала. Так, у лесного конька в Норвегии насчитано 12 различных типов песен, при этом репертуар каждого самца оказался довольно устойчивым изо дня в день (Bjerke, 1971). Самцы московок в разных частях Европы и Северной Африки (Марокко) имеют в индивидуальном репертуаре до 6 вариантов песен (Thielcke, 1973). Разнообразие песенного репертуара, как выяснилось в последнее время, свойственно многим видам певчих птиц в самых различных условиях: у американского крапивника *Thryomanes bewickii* каждый самец имеет в среднем 16 типов песен (Kroodsma 1974), у синицы *Parus atricristatus* (Техас, США) — до 9 (Lemon, 1968), у *Parus inornatus* — до 10 типов песен у одного самца (Dixon, 1969). Как видно, это явление широко распространено и в условиях субвысокогорья развито не менее, чем в других местах.

То же можно сказать об имитации, пересмешничестве (Промптов, 1944; Мальчевский, 1962, 1965). В субвысокогорье она наблюдается у целого ряда видов птиц, в том числе и у таких, для ближайших родственников которых это явление не свойственно, например лесной конек и черногрудая красношейка.

Пение самок, известное для 53 видов птиц, в том числе 37 видов певчих (Gerber, 1955; Аникин, Парахин, 1965), в субвысокогорье наблюдается очень редко (за исключением седоголового щегла и красношапочного вьюрка, у которых самки поют регулярно). Нам удалось отметить его по разу у зеленой пеночки и черногрудой красношейки. Кроме того, также по разу наблюдали пение самкоподобных особей черноголового чекана и желтоголового королька, пол которых не установлен. Во всех этих случаях пение было сходно с самцовым, но более тихое.

КАЛЕНДАРНЫЕ СРОКИ ПЕНИЯ

В субвысокогорье Заилийского Алатау регулярное пение птиц начинается в середине марта, когда запевают только что появившиеся дрозды-дерябы (табл. 6). Правда, песни целого ряда оседлых видов (отмечены звездочкой) можно слышать и в погожие зимние дни, однако регулярное пение большинства из них также начинается, как правило, в марте.

Подавляющее большинство перелетных птиц начинает петь сразу же после прилета; только у зарнички, прилетающей в середине апреля, первую песню можно слышать лишь в конце апреля или даже в начале мая (в предгорьях и у нижней границы леса, на высоте до 1500 м, зарнички поют уже в конце первой декады апреля).

Большинство видов прекращает петь в первой половине июля, и только обыкновенная чечевица, пеночки и завирушки заканчивают пение в середине — второй половине августа. Индийская пеночка в некоторые годы поет еще в первой декаде сентября, а клест-еловик — всю осень и зиму. Наименьшая продолжительность пения у поздно прилетающей обыкновенной горихвостки (всего около 2 мес), наибольшая — у оседлых синиц и завирушек (6—7 мес). По годам календарная продолжительность пения меняется мало, особенно стабильна она у пеночек, королька, обыкновенной чечевицы.

В общем регулярное пение длится в субвысокогорье 4—5 мес — практически весь период размножения. В марте и апреле птицы распеваются, наиболее «песенный» месяц май, к концу июня вокальная активность многих птиц идет на спад. В июле и августе песни еще более редки, чем в марте и апреле. Примером могут служить наши специальные наблюдения в 1974 г. в Заилийском Алатау: пик активности пения в этом году приходился на вторую половину мая, с 15 по 31 мая ежедневно мы регистрировали пение 15—17 видов птиц, многие из которых пели чрезвычайно интенсивно. Но уже 18 июня птицы пели очень мало, а с 1по 5 июля песен вообще не было. В дальнейшем в июле и августе отмечены лишь немногочис-

ленные песни обыкновенной чечевицы, седоголового щегла и бледной завирушки и то далеко не каждый день: 15 и 23 июля не зарегистрировано ни одной песни за 2 и 6 ч экскурсии утром у верхней границы ельника. Таким образом, наиболее регулярное пение птиц наблюдается только в первой половине сезона размножения.

Таблица 6

Продолжительность периода пения некоторых певчих птиц в окрестностях Б. Алматинского озера в 1971—1974 гг.

Вид птицы	Крайние даты песни		Продолжительность пения в разные годы, сут			
	первой	последней	1971	1972	1973	1974
Лесной конек	19/IV	11/VII	74	66	81	83
Горный конек	31/III	1/VII	—	—	—	93
Обыкновенная оляпка*	16/III	8/VIII	—	92	—	145
Бурая оляпка *	16/IV	4/VI	—	—	42	50
Крапивник	6/IV	27/VII	—	80	88	106
Гималайская завирушка	28/IV	26/VII	—	—	—	90
Бледная завирушка*	4/I	26/VIII	—	—	174	227
Черногорлая завирушка *	23/III	3/VIII	—	—	121	132
Черногрудая красношейка	28/IV	22/VII	—	—	83	79
Красноспинная горихвостка	28/III	21/VII	—	72	95	91
Седоголовая горихвостка	16/IV	18/VII	77	65	93	90
Обыкновенная горихвостка	6/V	23/VII	45	55	32	71
Черный дрозд	29/III	27/VII	—	—	—	121
Деряба	16/III	5/VII	—	—	102	112
Индийская пеночка	27/IV	7/IX	134	131	120	124
Зарничка	27/IV	29/VIII	—	116	116	124
Зеленая пеночка	19/V	12/VIII	74	75	73	81
Желтоголовый королек*	2/III	22/VIII	—	120	133	129
Джунгарская гаичка*	17/III	30/IX	—	—	129	186
Московка*	16/III	30/IX	—	—	191	192
Красношапочный вьюрок*	23/III	6/VIII	—	—	128	128
Обыкновенная чечевица	12/V	18/VIII	84	95	98	86

* Песни оседлых видов.

В августе, когда взрослые самцы, начав линять, замолкают, пробуют петь перелинявшие или заканчивающие линьку молодые самцы-первогодки в возрасте всего 2—3 мес. В Заилийском Алатау мы отметили около 30 случаев пения молодых самцов у 10 видов: маскированной трясогузки, лесного конька, дерябы, красноспинной, седоголовой и обыкновенной горихвосток, московки, джунгарской гаички, черногорлой и бледной завирушек. Самая ранняя песня молодого самца отмечена 5 августа (1971 г., джунгарская гаичка и черногорлая

завирушка), самая поздняя — 29 сентября (1974 г., деряба). В отличие от взрослых молодые чаще всего издают щебет, среди которого иногда угадываются контуры будущей видовой песни. В тех же случаях, когда молодой самец исполняет настоящую песню, узнать его нетрудно по неуверенному, тихому и дрожащему голосу. Осеннее пение молодых самцов — явление не такое уж редкое и вполне закономерное (Gnielka, 1969).

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПЕНИЯ

Суточная активность и интенсивность пения самцов певчих птиц — важные показатели их физиологического состояния, готовности к размножению. Между тем до недавнего времени этим интересным вопросам было посвящено всего несколько работ (Промптов, 1940; Новиков, 1949; Смогоржевский, 1950; Гептнер, 1958), и только в последние 10—15 лет проведен ряд специальных исследований в европейской части СССР и на Кавказе (цикл работ М. Н. Денисовой, А. С. Давыдовой, В. И. Подаруевой и М. Г. Гасан-Гусейнова). В азиатской части СССР, в частности на Тянь-Шане, подобные исследования не проводились.

Следует подчеркнуть, что как методическая сторона изучения данного вопроса, так и само содержание понятий «активности» или «интенсивности пения» птиц слабо разработаны. Так, в большинстве упомянутых работ М. Н. Денисовой, А. С. Давыдовой и других исследователей термины активность и интенсивность пения употребляются как синонимы, а выражается это обобщенное понятие количеством самцов, участвующих в пении, числом песен в единицу времени или самим временем, в течение которого поет птица. Между тем число поющих самцов характеризует не столько интенсивность пения, сколько их численность. Недостаточно отражает само явление и время, в течение которого отмечалось пение данного вида, так как при этом не учитывается разница в числе песен, спетых самцом за одинаковые отрезки времени, а различия эти, как показывает опыт, могут быть очень значительными — в десятки раз. Наилучшим показателем интенсивности пения может служить число песен в единицу времени, что было предложено Г. А. Новиковым (1949), а затем продемонстрировано на некоторых видах певчих птиц В. Г. Гептнером (1958). Единственный, но очень существенный недостаток метода, которым пользовался В. Г. Гептнер, — большая трудоемкость подсчета всех песен в течение дня.

С учетом сказанного мы предприняли попытку дифференцированного подхода к понятиям «интенсивность» и «активность пения» (Ковшарь, 1977в). Оставляя за первым значение частоты пения, т. е. числа песен в единицу времени, под актив-

ностью пения мы понимаем степень участия самцов в этом процессе в то или иное время суток. Иными словами, термин «активность» употребляется только в контексте «суточная активность» или «сезонная активность».

Для количественного выражения активности пения предлагается показатель: среднее число случаев пения[1] за 10 ч экскурсии в данное время суток. Такой показатель наиболее приемлем, так как за 1 ч в субвысокогорье у многих видов зачастую не удается встретить ни одного поющего самца, а более 10 ч менее удобны для расчетов. За четыре летних сезона, с апреля до сентября, автор провел в общей сложности 2815 ч экскурсий (в том числе в ельнике — 1244, в елово-арчовом биотопе — 1189, на лугах с арчой — 382), на которых отметил 7794 случая пения 26 видов певчих птиц.

Все экскурсии проведены одним человеком, производившим записи одинаково для каждого вида птиц и для любого часа светлого времени суток, что позволяет считать результаты сравнимыми (табл. 7).

Как показывает таблица 7, активность пения птиц в течение дня не постоянна. У большинства видов она наиболее высокая утром, затем снижается, достигая минимума с 12 до 13 ч (зарничка, соловей-красношейка, индийская и зеленая пеночки), или на час позже (деряба, бледная и черногорлая завирушки), а у некоторых видов есть еще дополнительные спады в 16—17 ч (зарничка и соловей-красношейка), 10—11 и 18—19 ч (дрозды). У ряда видов (дрозды — деряба и черный, обыкновенная горихвостка и обыкновенная чечевица) достаточно хорошо выражен также вечерний пик активности, после 18 ч. Гораздо слабее выражен этот пик у лесного конька, у которого вечерняя активность после дневного спада едва достигает среднесуточного уровня. Еще слабее выражен вечерний подъем активности пения у черногрудой красношейки и пеночки-зарнички. Показательно, что 3 вида гнездящихся в высокогорье пеночек — зарничка, зеленая и индийская — имеют различный суточный режим активности пения. У завирушек — черногорлой и бледной — помимо утреннего и вечернего пиков активности пения есть еще заметное поднятие ее перед вечером. Наконец, у большой группы птиц активность пения в течение дня изменяется довольно незначительно и практически не имеет утреннего пика. Особенно заметно это у синиц, королька и крапивника, в меньшей мере — у седоголовой и красноспинной горихвосток.

[1] Случай пения — любое по интенсивности вокальное выступление, отделенное от предыдущего и последующего достаточно длительным промежутком молчания. Это понятие близко к понятию «поющий самец», но более верно, так как далеко не всегда на экскурсии удается установить, новый самец запел или тот, который пел раньше.

Таблица 7

Суточный режим активности пения некоторых птиц в окрестностях Б. Алматинского озера (2500 м над ур. м)

Вид птицы	Число случаев пения	Средний показатель вокальной активности в различные часы суток																Средний за сутки
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Лесной конек	392	5,2	5,9	4,1	3,2	2,8	1,8	1,7	1,9	1,1	1,3	0,6	0,4	0,6	0,4	1,5	2,6	2,3
Крапивник	233	0,8	2,4	1,2	1,3	2,0	1,9	2,2	0,8	0,4	0,8	1,6	0,8	1,0	0,6	0,7	1,8	1,3
Деряба	702	20,4	7,7	5,5	4,4	4,9	2,4	3,8	3,1	2,6	3,8	3,7	4,0	6,0	3,2	9,3	17,6	4,8
Черный дрозд	102	0,8	0,4	0,4	0,1	0,4	1,0	1,1	0,5	0,5	0,7	0,9	0,8	0,6	0,8	1,9	2,3	0,7
Черногрудая красношейка	338	8,8	8,0	6,7	5,9	5,6	5,2	3,5	1,9	4,0	3,3	1,5	0,5	4,2	3,5	2,6	2,8	4,4
Обыкновенная горихвостка	307	22,4	9,6	5,3	3,7	3,2	2,4	3,9	3,4	2,6	2,1	4,1	3,1	2,0	2,8	2,5	1,8	4,4
Красноспинная горихвостка	63	0,3	0,4	0,1	0,4	0,2	0,2	0,5	0,2	0,3	0,9	0,5	0,5	—	—	0,1	0,6	0,3
Седоголовая горихвостка	396	0,8	3,2	3,1	2,6	3,0	2,5	2,2	1,6	1,3	1,6	1,4	2,7	2,8	1,8	2,3	6,2	2,4
Зеленая пеночка	578	2,7	5,3	5,1	5,2	3,9	4,6	4,0	1,8	2,5	3,6	2,9	4,7	2,2	2,0	2,4	1,7	3,7
Пеночка-зарничка	732	2,0	8,1	5,7	3,6	3,3	2,8	1,9	1,1	1,7	1,8	1,2	0,8	1,3	0,9	1,2	2,6	2,7
Индийская пеночка	506	2,1	4,6	5,0	4,2	4,5	4,2	3,1	2,2	2,7	2,0	1,7	2,3	1,6	1,6	4,0	2,6	3,5
Королек	187	0,3	0,4	0,8	0,8	1,1	0,9	0,9	1,1	0,5	0,8	0,1	0,2	0,7	0,4	1,2	1,0	0,8
Джунгарская ганчка	233	1,2	1,0	1,0	0,9	0,8	1,2	1,3	1,0	1,2	0,4	0,3	0,7	1,0	0,5	1,2	0,5	0,9
Московка	502	3,4	1,9	2,1	1,8	1,6	2,1	2,7	2,2	2,2	2,1	3,0	3,2	1,1	1,9	1,8	1,0	2,0
Черногорлая завирушка	707	1,6	4,8	4,2	4,3	4,0	2,8	2,9	2,1	1,5	2,5	1,7	2,2	1,7	1,2	2,6	4,3	3,0
Бледная завирушка	992	13,6	9,7	7,3	6,0	5,1	5,0	5,2	4,8	4,6	6,2	8,8	5,4	5,8	5,9	10,8	40,0	6,4
Обыкновенная чечевица	292	2,1	5,0	2,9	1,9	1,7	0,7	0,7	0,3	0,2	0,4	0,1	0,1	0,7	0,3	2,2	3,7	1,4
Красношапочный вьюрок	158	1,2	2,9	1,4	0,9	0,4	0,3	0,4	0,2	0,7	—	0,3	0,2	0,1	0,4	0,1	0,5	0,6
Клест-еловик	164	1,4	1,7	1,9	1,2	2,6	3,0	1,7	1,4	1,8	1,9	1,9	0,9	0,8	1,0	1,6	1,1	1,8

Таким образом, в условиях субвысокогорья птицы поют в течение всего светлого времени суток, причем активность пения меняется незначительно по сравнению с певчими птицами, населяющими равнинные леса, где их пение сконцентрировано на утреннее время. Причина этого явления — климатические условия субвысокогорья. Во-первых, здесь даже в июне не бывает очень высоких температур, заставляющих обитателей

Таблица 8

Время пробуждения (первая песня) **певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау** (1975 г.), ч-мин

Вид птицы	20/IV	10/V	20/V	6/VI	21/VI	6/VII	20/VII
Горная трясогузка	—	5—14*	—	—	4—44*	—	5—24*
Маскированная трясогузка	5—45*	5—14*	—	4—32*	4—46*	5—15*	5—09*
Лесной конек	—	5—00	4—28	4—28	4—27	4—42	5—07*
Крапивник	—	4—57	4—45	4—44	4—15	5—15*	5—09
Бледная завирушка	5—12	4—45	4—45	4—39	4—22	4—06	5—04
Черногорлая завирушка	5—20	4—50	4—45	4—07	4—11	4—13	4—21
Черногрудая красношейка	—	4—36	4—32	4—05	4—16	—	—
Красноспинная горихвостка	—	4—57*	4—46	—	—	4—45	—
Седоголовая горихвостка	5—31	—	—	—	4—10	—	4—57*
Обыкновенная горихвостка	—	—	4—34	3—47	4—03	4—23	5—41*
Черный дрозд	—	4—52	—	4—40	4—20	4—38	—
Деряба	5—15	4—45	4—37	4—22	4—22	4—37	4—20*
Индийская пеночка	—	5—22	—	4—40	—	4—59	5—14
Барничка	—	5—07	4—51	4—26*	4—16	4—40	5—12*
Желтоголовый королек	5—50	—	—	—	5—02	—	5—19*
Джунгарская гаичка	5—51	—	4—53	—	—	—	5—53*
Московка	5—46	5—01	4—51	5—02	5—15	—	5—53
Красношапочный вьюрок	6—58	—	—	5—06	5—01	4—56	5—15
Седоголовый щегол	—	5—17	—	4—47	4—36	5—12	5—22
Гималайский вьюрок*	5—22	4—55	4—57	4—32	4—11	4—38	5—07
Обыкновенная чечевица	—	—	5—10	4—56	4—22	4—35	4—42
Арчовая чечевица*	5—34	5—06	4—56	—	4—36	5—02	5—05
Клест-еловик	5—51*	4—55	—	5—13	—	—	5—18
Арчовый дубонос *	5—36	5—27	5—00	—	4—57	4—51	5—08
Черная ворона*	5—33	5—03	5—02	4—37	4—23	4—43	4—59

* Отмечен первый крик (или виды, не имеющие песни).

равнин замолкать на большую часть дня. Во-вторых, многочисленные осадки, нередко в виде града и снежной крупы, занимают значительную часть времени, в том числе и утреннего, вследствие чего птицы вынуждены использовать благоприятную для пения погоду в другое время суток. Такое рассредоточение поющих самцов во времени производит впечатление

очень низкой активности пения птиц в горах, более низкой, чем на самом деле.

Особый интерес представляет суточная продолжительность вокальной активности певчих птиц в субвысокогорье. Для выяснения времени пробуждения птиц мы в 1975 г. провели в в окрестностях Б. Алматинского озера 7 специальных дежурств — 20 апреля, 10 и 20 мая, 6 и 21 июня, 6 и 20 июля. В каждую из перечисленных дат от трех до пяти участников в разных точках ущелья (в интервале высот 2400—2700 м над ур. м.) с 3 до 7 ч записывали точное время первой песни (для непоющих видов или вне сезона вокальной активности — первого крика) всех обитающих здесь видов. Полученные результаты (табл. 8) свидетельствуют о довольно позднем пробуждении певчих птиц в субвысокогорье. Даже в июне, в период максимальной продолжительности дня, подавляющее большинство видов начинает петь между 4 и 5 ч утра, тогда как в средней полосе европейской части СССР и в Западной Европе пение начинается между 3 и 4, а нередко даже между 2 и 3 ч (Гептнер, 1958; Новиков, 1959; Schnetter, 1967 и др.).

Наши наблюдения подтверждают вывод о том, что пасмурная погода мало влияет на сроки начала пения (Leopold, Eynon, 1961), а скорость ветра и температура практически не влияют (Lomholt, 1971).

В субвысокогорье Заилийского Алатау только у 2 видов отмечено начало пения до 4 ч — у обыкновенной горихвостки (3 ч 47 мин, 6 июня 1975 г.) и не относящейся к певчим птицам обыкновенной кукушки (3 ч 53 мин и 3 ч 31 мин, 20 мая и 6 июня). Оба вида относятся к широко распространенным и отнюдь не характерным для субвысокогорья, а обыкновенная горихвостка, кроме того, недавний вселенец в Тянь-Шане.

Прекращается пение между 20 и 21 ч. Таким образом, общая суточная продолжительность вокальной активности большинства видов — около 16 ч, что на 1—2 ч меньше, чем в лесной зоне. Особенно велика разница в продолжительности суточной активности птиц в Субарктике, где птицы в летнее время активны 19—21, а иногда и 24 ч, что установлено наблюдениями в Скандинавии (Palmgren, 1932; Vlijm, 1961), на Кольском полуострове (Новиков, 1949; Касаткин, 1963), на полярном Урале и Южном Ямале (Данилов, 1966).

Интенсивность пения, как сказано выше, выражается числом песен в час. Но поскольку самцы большинства видов очень редко поют непрерывно столь длительное время, для выяснения максимальных возможностей того или иного вида данные, полученные за 15 мин, экстраполированы на 1 ч. Такие сведения являются как бы теоретическим (расчетным) максимумом для данного вида, а все конкретные данные о числе песен за час могут быть выражены в процентах от этого максимума.

Последний показатель мы называем относительной интенсивностью пения, он дает возможность сравнивать разные виды. Относительная интенсивность пения большинства видов певчих птиц у верхней границы леса в Заилийском Алатау 50—90% (табл. 9) и только у синиц и клеста она ниже 50%.

Таблица 9

Максимальная интенсивность пения некоторых птиц в окрестностях Б. Алматинского озера
(Заилийский Алатау, 2500 м над ур. м.)

Вид птицы	Число песен в единицу времени				Число данных	
	Учеты по 15 мин		Учеты по 1 ч			
	абс.	в пересчете на 1 ч	абс.	часть от расчетной, %	учеты по 15 мин	учеты по 1 ч
Лесной конек	192	768	453	58,9	46	105
Крапивник	81	324	164	50,6	20	41
Бледная завирушка	172	688	404	58,7	33	137
Черногорлая завирушка	142	568	436	76,7	15	10
Черногрудая красношейка	155	620	542	87,4	32	24
Красноспинная горихвостка	138	552	410	74,3	10	10
Седоголовая горихвостка	149	596	360	60,4	21	8
Обыкновенная горихвостка	152	608	535	88,0	40	46
Дерябa	320	1280	1117	87,2	25	9
Индийская пеночка	112	448	310	69,2	35	17
Зарничка	111	444	382	86,0	165	176
Зеленая пеночка	123	492	343	69,7	30	182
Желтоголовый королек	150	600	442	73,6	24	9
Джунгарская гаичка	65	260	65	25,0	19	26
Московка	196	784	270	34,4	8	9
Обыкновенная чечевица	203	812	523	64,4	29	14
Клест-еловик	107	428	107	25,0	16	17

Максимальная интенсивность пения птиц в субвысокогорье Тянь-Шаня достаточно высока. В ряде случаев она не ниже, чем у тех же видов в равнинной части ареала. Так, лесной конек в Подмосковье исполняет до 418 (Гептнер, 1958), а обыкновенная горихвостка на Украине — до 342 песен/ч (Смогоржевский, 1950). Но у ряда видов в лесной зоне интенсивность пения заметно выше: у зеленой пеночки в Ленинградской области — 478 песен/ч (Мальчевский, 1959), у крапивника в Вологодской области — 1857 песен за 18 ч (Адольф, 1970). В то же время вокальная активность и интенсивность пения певчих птиц у верхней границы леса в Тянь-Шане выше, чем в суровых условиях высокогорья, например на Памире, где сильный

ветер и низкая температура, а также бедная звуковая среда отнюдь не способствуют интенсивному пению (Потапов, 1966а).

Интенсивность пения зависит от многих причин, но решающим является то обстоятельство, на фоне каких других занятий поет данный самец. Иными словами, пение каждого самца всецело связано с остальной его деятельностью и деятельностью самки в это время, т. е. с фазой репродуктивного цикла (Ковшарь, 1977в). У большинства видов наивысшая активность наблюдается до начала строительства гнезда, во время образования пар и ухаживания самца за самкой, что и понятно, если учесть, что основное биологическое значение пения — привлечение самки.

С началом устройства гнезда интенсивность пения, как правило, резко снижается, а у некоторых видов падает до нуля (во всяком случае, во время работы самки). Совершенно не поют в это время дерябы, горихвостки, лесные коньки, очень мало поют пеночки (зарничка — менее 7, зеленая — до 13%), черногрудые красношейки (до 8%), крапивники (до 12%). Только самцы черногорлых и бледных завирушек поют во время строительства гнезда довольно интенсивно. Во время откладки и насиживания яиц самцы одних видов (дерябы, зарнички) практически не поют, других поют помногу, особенно у крапивников (до 30%), горихвосток, завирушек, черногрудой красношейки (до 50%). В этот период наблюдаются большие различия даже у близких видов. Так, самцы деряб во время насиживания самками кладок не поют совершенно, а черных дроздов поют и немало; практически молчат зарнички, но зеленые пеночки поют с интенсивностью до 41%.

Во время выкармливания гнездовых птенцов самцы большинства видов замолкают и только у обеих завирушек и индийских пеночек регулярно слышны одиночные песни; изредка запевают в это время зеленые пеночки (тогда как зарнички не поют совсем). У выводков, покинувших гнезда, поют самцы многих видов, в том числе и тех, которые имеют только один репродуктивный цикл, например индийская и зеленая пеночки. Различия между зеленой пеночкой и зарничкой и здесь налицо: первая поет при выводке (до 23%), вторая начинает петь только после его распада.

Интересный пример показывает бледная завирушка. Будучи полицикличным видом, она имеет очень длительный период пения — с марта по конец августа, интенсивность его за это время меняется несколько раз. В отличие от предыдущих видов во время постройки гнезда завирушка регулярно поет (12,8—22,5 и даже 47,2%). Примерно такая же относительная интенсивность пения ее при откладке яиц (13,2% в одном гнезде в день откладки первого яйца), а при насиживании — даже

несколько выше (32,0 и 38,9% в двух гнездах). Во время выкармливания птенцов первой кладки интенсивность пения не превышает 22%, но после вылета их из гнезда повышается у некоторых самцов до 49,7%. При последующих репродуктивных циклах общая интенсивность пения снижается, однако хорошо заметно ее повышение перед началом каждого нового

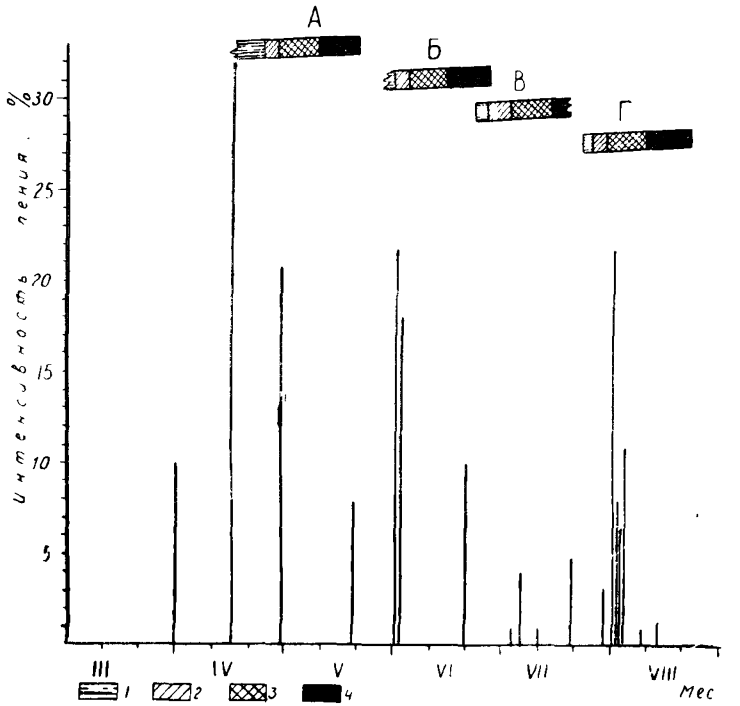


Рис. 7. Относительная интенсивность пения меченого самца бледной завирушки (Б. Алматинское озеро, 1974 г.): *А—Г* — репродуктивные циклы; *1*— строительство гнезда; *2* — откладка яиц; *3* — насиживание яиц; *4* — выкармливание птенцов

гнездования. Некоторой иллюстрацией могут служить наблюдения за одним меченым самцом, который в течение лета 1974 г. четыре раза участвовал в размножении с одной и той же самкой и, кроме того, выкормил еще два чужих выводка (рис. 7). Как видно, интенсивность его пения в течение всего сезона периодически повышалась в начале каждого нового гнездования, кроме третьего, начало которого наложилось на окончание второго цикла.

Все эти данные, полученные при наблюдениях за мечеными самцами у гнезд, свидетельствуют о тесной связи интенсивности пения птиц с фазой репродуктивного цикла. При этом не-

которые виды очень быстро реагируют на гибель гнезда резким подъемом интенсивности пения. Как удалось нам выяснить экспериментально, самцам зарничек, у которых погибли гнезда с большими птенцами (самцы не пели уже в течение длительного времени), необходимо менее суток, чтобы начать петь с интенсивностью 67—70%, т. е. почти такой же, как накануне первого гнездования. Столь же быстро распеваются самцы других видов. Например, самец бледной завирушки, у которого погибло гнездо с птенцами третьего выводка (начало августа), уже через сутки пел с максимальной для этого вида интенсивностью.

Таким образом, интенсивность пения является показателем фазы репродуктивного цикла данного самца. Несмотря на индивидуальные различия, у каждого вида имеется свой ритм изменений интенсивности пения, что необходимо иметь в виду при фаунистических работах, особенно при проведении количественных учетов птиц по голосам. Так, при проведении учетов в субвысокогорье в конце апреля — начале мая в них может совершенно не попасть седоголовая горихвостка, самцы которой совсем умолкают на время строительства гнезд, а занятые этой работой самки ведут себя чрезвычайно скрытно. Имеются указания (Slagsvold, 1973) на существенные искажения результатов количественных учетов певчего дрозда (*Turdus ericetorum*) в еловом лесу близ Осло за счет изменений интенсивности пения самцов в течение сезона размножения.

Связь интенсивности пения с фазами размножения присуща певчим птицам не только в субвысокогорье. На нее в общих чертах указывали многие авторы, изучавшие лесных певчих птиц (Смогоржевский, 1950; Мальчевский, 1959; Нейфельдт, 1960; Schubert, 1967 и др.). В лесном поясе Восточного Кавказа это наблюдал М. Г. Гасан-Гусейнов (1973), обративший внимание на разнообразие типов связи сезонных циклов интенсивности пения с фазами репродуктивного цикла.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ

Как известно, певчие птицы моногамы, и пары у них образуются обычно на один сезон. Однако в настоящее время все более выясняется, что общепринятая классическая схема «прилет самцов — прилет самок — токование — образование пар» далеко не всегда соответствует действительности. Еще K. Lorenz (1931) предположил, что гнездовой цикл птиц начинается осенью. Как показал E. D. Johnson (1961), у черноголового чекана на Норманских островах (Ла-Манш) пары формируются в конце октября, а в начале марта связь между партнерами на короткое время вновь ослабевает, что, по мнению автора,

способствует формированию новых пар из совместимых по своему физиологическому состоянию индивидуумов; однако большинство пар остается прежними. В Ленинградской области образование пар у молодых хохлатых синиц (*Parus cristatus*) наблюдали уже в июле (Бардин, 1975). Осеннее образование пар — обычное явление для большинства уток фауны СССР (Дубовик, 1969).

По-видимому, осенью формируются пары и у ряда оседлых и кочующих видов певчих птиц субвысокогорья. Так, расписные синички зимой и ранней весной держатся преимущественно парами, зачастую вдали от мест гнездования (Гаврилов и др., 1968). Также парами в течение зимы встречаются обыкновенные и бурые оляпки, джунгарские гаички и московки. У оседлых бледных завирушек пары формируются к концу зимы: самая ранняя пара в окрестностях Б. Алматинского озера встречена 2 марта, а через 2 нед практически все бледные завирушки в этой местности держались парами, в том числе меченый прошлогодний молодняк.

У большинства перелетных певчих птиц первые пары можно встретить через 1—2 нед после прилета передовых, но представители ряда видов появляются в пределах субвысокогорья уже парами. В Заилийском Алатау мы отмечали это у деряб, седоголовых горихвосток и горихвосток-чернушек, в Таласском Алатау — у синих птиц. Горихвосток-чернушек в субвысокогорье Заилийского Алатау мы встречали парами на пролете в апреле, что подтвердило предположение А. И. Иванова (1969) о формировании пар у этого вида на пролете. Судя по тому, что у зеленой пеночки уже через неделю после прилета можно находить строящиеся гнезда, пары у этого вида частично образуются еще на пути к местам гнездования. У остальных видов перелетных певчих птиц первые пары отмечены через 5—15 сут после появления передовых птиц, независимо от календарных сроков прилета данного вида. Так, у прилетающих в середине марта максированной трясогузки и красноспинной горихвостки самые ранние пары отмечены через 10 и 8 сут; у прилетающих в апреле горной трясогузки — через 5—10, лесного конька и индийской пеночки — через 10—15 сут; у появляющихся в мае черногрудой красношейки, обыкновенной горихвостки и обыкновенной чечевицы — через 10 сут. Наиболее продолжительное время между прилетом и встречей первой пары известно для пеночки-зарнички, которая у верхней границы леса в Заилийском Алатау появляется в разные годы 16—18 апреля, а самая ранняя пара (в 1974 г.) встречена только 7 мая, т. е. через 21 сут после прилета.

Приведенные даты указывают лишь на начало периода формирования пар. Сам этот период очень сильно растянут и занимает, как правило, несколько недель. Одна из причин это-

го — неодновременные сроки прилета различных особей. В Заилийском Алатау на постоянных маршрутах мы не раз замечали очень позднее появление поющих самцов. Так, на одном участке у нижней границы гнездования самец черногрудой красношейки появился только 5 июня, когда большинство пар уже имели кладки, а некоторые — даже птенцов; на следующий год на этом же участке поющий самец появился только 31 мая; в обоих случаях через несколько дней здесь были встречены пары. Подобные примеры наблюдали мы также у черноголовых чеканов, лесных коньков и др. Нередко причиной позднего образования пары является внезапная гибель партнера или даже ослабление связи между самцом и самкой вследствие разорения гнезда. В результате у многих видов период образования пар растягивается на весь гнездовой сезон.

Сведений о скорости образования пары очень мало, буквально отдельные примеры. В Заилийском Алатау самец бледной завирушки, потерявший самку в середине апреля 1975 г., обзавелся новой в течение 10 сут: он изгнал самца, с которым эта самка уже облюбовала место для гнезда. Здесь же самец черногрудой красношейки, выпущенный 18 мая у верхней границы леса, в 500 м от ближайших пар своего вида, пел 2 нед, пока на этом участке не появилась самка. Почти такой же срок указывает Л. С. Степанян (1959) для синей птицы: 28 мая в Терскей-Алатау он взял кладку и добыл самца, а 9 июня оставшаяся самка с новым самцом строила гнездо на этой же скале. Эти примеры свидетельствуют как о наличии резерва холостых самцов и самок, так и о возможностях насильственного замещения партнеров в отдельных парах.

Вообще взаимоотношения полов у певчих птиц, по-видимому, гораздо сложнее, чем принято считать. Различные представители одного и того же вида, в зависимости от обстоятельств, дают примеры то удивительной привязанности членов пары, то не менее удивительного непостоянства. Сохранение пары на следующий сезон наблюдали мы в Заилийском Алатау у 7 видов: обыкновенной и бурой оляпок (по разу), бледной завирушки (4 пары из 20 меченых), зарнички (2 из 30), джунгарской гаички (2 случая), московки (5) и арчового дубоноса (1). Одна пара обыкновенных оляпок, гнездившаяся вместе два года, на третий год распалась, самец и самка гнездились с новыми партнерами. То же наблюдали у некоторых особей бледных завирушек, зеленых пеночек и др. Как правило, пара сохраняется в течение сезона при всех повторных гнездованиях, но нередки случаи замены одного из партнеров уже после первого гнездования, особенно неудачного, что наблюдали в Заилийском Алатау у 7 видов: маскированной трясогузки (3 случая), лесного конька (2), бледной завирушки

(3), черногрудой красношейки (1), красноспинной горихвостки (часто) и зарнички (1); в Таласском Алатау то же отмечено у пары горных коньков (Губин, Губина, 1976).

Особенно непостоянны пары у красноспинной горихвостки, у которой не сохранилась на следующий год ни одна из 25 помеченных пар; у нее же наиболее часто происходит обмен партнерами при втором репродуктивном цикле. Наибольшая привязанность друг к другу членов гнездовой пары наблюдается у синиц (джунгарская гаичка и московка) и бледной завирушки. Однако, как уже говорилось, даже у этих видов исключения не так уж редки. Наши наблюдения над бледной завирушкой в Заилийском Алатау обнаружили некоторую, правда, очень слабую тенденцию к более раннему гнездованию сохранившихся пар по сравнению с вновь образовавшимися, как это известно для некоторых неворобьиных птиц: моевок (Coulson, 1972), олуш (Nelson, 1972) и др.

Значительно усложняют общую картину наблюдающиеся время от времени ослабления связи между партнерами. У полицикличных видов это особенно заметно в период между окончанием первого и началом второго цикла, о чем свидетельствует не столь уж редкая смена партнеров в это время у ряда видов. Такое ослабление наблюдается даже у бледной завирушки, но не всегда оно приводит к разрыву, о чем свидетельствует следующий пример. В 1971 г. меченые самец и самка докармливали вылетевший выводок с 6 по 13 июня, при этом самец много пел и ухаживал за самкой. Но уже 14 июня меченая самка встречена в паре с другим самцом, который энергично ухаживал за ней и предпринимал многократно попытки спаривания, а на следующий день в такой же обстановке в 300 м от этого места мы встретили меченого самца с другой самкой. Тем не менее, спустя 2 нед, обе меченые завирушки загнездились вместе, пара сохранилась. Наконец, именно у этого вида мы наблюдали единственный достоверный случай полигинии.

Еще не так давно считалось, что отряду воробьиных свойственна исключительно моногамность, и все немногочисленные сообщения о полигинии у *Phoenicurus phoenicurus* (Ruiter, 1941), *Phylloscopus sibilatrix* (Svärdson, 1944), *Muscicapa striata* (Gosnell, 1949), *Muscicapa hypoleuca* (Haartman, 1949), *M. albicollis* (Löhrl, 1949), *Corvus frugilegus* (Chappel, 1949) и других расценивались как редкие случаи аномального поведения отдельных особей. Однако за последние 15—20 лет в связи с применением методики цветного мечения накопилось довольно много фактов о случаях полигинии у целого ряда видов певчих птиц: *Hirundo rustica* (Mohr, 1958), *Saxicola torquata* (Johnson, 1961), *Turdus merula* (Boer, 1966), *Parus montanus* (Smith, 1967), *Emberiza schoeniclus* (Bell, Harnby, 1969),

Troglodytes troglodytes (Brackbill, 1970), *Thryomanes bewickii* (Kroodsma, 1972), *Cinclus mexicanus* (Price, Bock, 1973), *Cisticola juncidis* (Motai, 1973), *Emberiza calandra* (Gyllin, 1965, Glieman, 1973) и др. Как видно из этого перечня, полигиния не свойственна какому-либо одному семейству певчих птиц.

В специальном обзоре L. Haartman (1969) дан список 45 видов европейских воробьиных, для которых описана факультативная полигиния, причем у 5 из них (просянка, ремез, крапивник, мухоловки — пеструшка и белошейка) она наблюдается не так уж редко. У воробьиных птиц Северной Америки полигиния и промискуитет регулярно встречаются у 14 видов из 290, нерегулярно — у 16 и предположительно — у 2 (Verner, Willson, 1966).

Для Тянь-Шаня случаи полигинии у певчих птиц до сих пор не были известны. В Заилийском Алатау в 1975 г. мы наблюдали, как меченый самец бледной завирушки трижды за сезон гнездился с 2 самками, гнезда которых располагались всего в 50 м одно от другого. Он спаривался с обеими самками (других самцов у этих гнезд ни разу не видели) и кормил вместе с ними все 6 выводков (5 успешных), причем корм приносил по очереди то к одному гнезду, то к другому. По-видимому, такая активность оказалась предельной для этого самца, о чем свидетельствует большое количество неоплодотворенных яиц: у одной из самок 4 из 5 яиц второй кладки, у другой — 2 из 5 яиц третьей кладки. В итоге за летний сезон самец-полигам выкормил 8 слетков с одной самкой (первая и третья кладки) и более 5 (максимум 10) птенцов с другой (величина второго выводка точно не установлена). Для сравнения можно указать, что этот же самец с одной самкой в 1973 г. выкормил 13, а в 1974 г. — 12 птенцов, при этом в 1973 г. птенцы вылупились из всех 17 яиц, в 1974 г. неоплодотворенным оказалось только одно из 18 снесенных этой самкой яиц, т. е. за эти два года «болтуны» составили всего 2,8%, тогда как в 1975 г., при полигинии, — не менее 23%.

Все это свидетельствует о невысокой эффективности полигинии, как средства интенсификации размножения в условиях субвысокогорья,

Случай полигинии мы наблюдали также у обыкновенной горихвостки: в 1972 г. в пос. Озерном (Заилийский Алатау, 2500 м над ур. м.), где все лето пели 2 самца, найдено 3 гнезда, птенцы из которых вылетели 16, 29 июля и 1 августа; в 2 гнездах их выкармливали оба родителя, а в третьем — 1 самка. Заслуживает внимания и факт выкармливания птенцов в 2 гнездах самцом зарнички, однако был ли он отцом обоих выводков или же просто помогал одинокой самке после вылета своих птенцов, неизвестно.

Полиандрия, отмеченная у 31 вида птиц, принадлежащих к

6 отрядам, крайне редка среди певчих птиц — выявлена всего у 7 видов (Jenni, 1974). Для Тянь-Шаня случаи настоящей полиандрии неизвестны. У бледных завирушек в 6 гнездах птенцов выкармливали по 2 самца и 1 самке (птиц отлавливали), однако факты эти, на наш взгляд, нельзя связывать с типом брачных отношений и следует расценивать как избыточную потребность в кормлении птенцов у самцов певчих птиц вообще и этого вида в частности. Конечно, не исключено, что самки у ряда видов певчих птиц по очереди спариваются с несколькими самцами, а самцы — с несколькими самками, но это уже не полиандрия, а промискуитет. Высказывалось даже предположение, что для лучшей оплодотворяемости яиц нужны не только большое количество спермы, но и полиспермия (Желнин, 1959). Можно полагать, что дальнейшие тщательные наблюдения над индивидуально помеченными особями вскроют более широкое, чем принято считать, распространение этого типа брачных отношений у певчих птиц, в том числе в субвысокогорье.



ГЛАВА 5

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ГНЕЗДОВОЙ БИОЛОГИИ

ГНЕЗДОВОЙ КОНСЕРВАТИЗМ И ДИСПЕРСИЯ

Вопрос о территориальных связях птиц — один из центральных в орнитологии. В течение длительного времени накопилось много фактов, свидетельствующих о большом постоянстве мест гнездования птиц — явлении, получившем у орнитологов название «гнездовой консерватизм». Важное значение этой консервативной стороне поведения птиц придавал H. Howard (1920), создавший теорию гнездовой территории. Г. П. Дементьев (1940) вслед за ним считал, что не только каждая взрослая птица из года в год гнездится в одном и том же узком районе, но и молодые, выживающие к весне, следующей за их рождением, также гнездятся в непосредственной близости от родительских гнезд. В этом он видел экологическую изоляцию отдельных популяций. На этой основе возникло целое учение о локальных или элементарных популяциях у птиц (Исаков, 1948, 1949; Поливанов, 1954, 1957; Воронцов, 1961, 1962, 1964 и др.). Сторонники этой концепции исходят из наличия у птиц так называемых микропопуляций, т. е. наследственно обусловленного возвращения взрослых особей на территорию прошлогоднего гнездования, а молодых птиц — на места своего рождения. «Пополнение популяции идет за счет молодежи, как собственной, так и пришлой, причем доминирующую роль играет первая» (Поливанов, 1957, с. 252). В своем кратком выражении теория микропопуляций предполагает их генетическую изоляцию.

Резкую критику концепции локальных популяций у певчих птиц предпринял А. С. Мальчевский, посвятивший этому вопросу целую серию работ (1946, 1957, 1959, 1968, 1969, 1973, 1974а, 1974б, 1977). Он считает, что у преобладающего большинства певчих птиц наряду со строгим территориальным консерватизмом старых особей наблюдается постоянная диспер-

сия молодняка, которая не так бросается в глаза, как первое явление, и до сих пор мало известна, поскольку изучение ее связано с большими методическими трудностями.

Лишь в последние десятилетия в связи с широким внедрением кольцевания и особенно индивидуального мечения птиц накоплен большой материал о территориальных связях певчих птиц, подтверждающий, что подвижность молодых особей в пределах гнездовой области — не менее характерная черта их биологии, чем гнездовой консерватизм старших поколений. Накопленные факты подтверждают мнение А. С. Мальчевского, что оба процесса — консерватизм и дисперсия — являются двумя взаимно связанными сторонами микроэволюции. Наибольшее число фактов имеется по некоторым массовым видам лесных певчих птиц умеренного пояса, преимущественно по европейским видам.

Наши материалы, полученные при помощи индивидуального цветного мечения в Заилийском Алатау, показывают, что большинство видов певчих птиц в субвысокогорье имеют примерно те же показатели возврата на места рождения или предыдущего гнездования, что и их сородичи в лесной зоне (табл. 10). При этом выяснилось, что явление гнездового консерватизма почти в одинаковой мере свойственно как оседлым или откочевывающим недалеко, так и настоящим перелетным видам. Среди первых в наибольшей степени оно выражено у бледной завирушки (48,4% — у взрослых особей и 8,2% — у молодых), арчовой чечевицы (соответственно 47,3 и менее чем 0,1%) и арчового дубоноса (37,5 и 7,5%); среди перелетных — у маскированной трясогузки (62,5 и 8,0%), горной трясогузки (40,0 и 1,3%) и зарнички (28 и 6%).

Очень редко, по-видимому, возвращаются на места своего рождения молодые зеленые пеночки (ни одного возврата от 123 меченых). У остальных видов отсутствие данных можно объяснить недостаточным количеством исходного материала. В среднем молодняк возвращается на место своего рождения в пять-шесть раз реже, чем взрослые птицы на места прошлогоднего гнездования.

Среди взрослых птиц у большинства видов самцы чаще, чем самки, возвращаются на места прежнего гнездования. Особенно показательны в этом отношении обе трясогузки, лесной конек, обыкновенная горихвостка, зеленая пеночка, арчовый дубонос. Подобная тенденция отмечалась для многих видов в других местах: у тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus*) в Финляндии (Haukioja, 1971), у мухоловки-пеструшки (*Muscicapa hypoleuca*) в Прибалтике (Михельсон, Чаун, 1957), у древесной славки (*Dendroica kirtlandii*) в США (Berger, Radabaugh, 1968) и др.

О степени привязанности к гнездовой территории свиде-

Таблица 10

Верность месту предыдущего гнездования и месту рождения у некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Помечено, шт.			Верность месту, %			
	взрослых		птенцов	взрослых			птенцов
	самцов	самок		самцов	самок	вместе	
Горная трясогузка	6	9	78	83,3	11,1	40,0	1,3
Маскированная трясогузка	3	5	100	100,0	40,0	62,5	8,0
Лесной конек	5	12	78	60,0	0,0	17,7	1,3
Обыкновенная оляпка	1	1	3	100,0	100,0	100,0	0,0
Бурая оляпка	1	1	1	100,0	100,0	100,0	0,0
Крапивник	3	4	35	33,3	50,0	42,8	0,0
Бледная завирушка	30	34	208	53,3	44,1	48,4	8,2
Черногорлая завирушка	8	11	135	12,5	18,2	15,8	1,5
Черногрудая красношейка	15	17	135	26,6	11,8	18,7	2,2
Красноспинная горихвостка	30	29	195	33,3	20,7	27,1	3,6
Седоголовая горихвостка	9	17	130	0,0	11,8	7,7	0,7
Обыкновенная горихвостка	5	7	57	40,0	14,3	25,0	0,0
Черный дрозд	1	0	32	100,0	—	100,0	3,1
Деряба	1	1	86	10,0	100,0	50,0	3,5
Зарничка	37	38	215	35,1	21,0	28,0	6,0
Зеленая пеночка	8	11	123	25,0	9,1	15,8	0,0
Джунгарская гаичка*	14	19	78	35,7	26,3	30,3	1,3
Московка*	19	27	171	36,8	33,3	34,7	1,2
Обыкновенная пищуха	1	2	4	0,0	50,0	33,3	0,0
Красношапочный вьюрок*	101	77	20	15,8	3,9	10,7	10,0
Седоголовый щегол*	105	74	15	3,8	1,7	3,8	0,0
Гималайский вьюрок*	220	120	324	7,7	4,1	6,5	1,5
Обыкновенная чечевица*	71	68	28	9,8	8,8	9,3	3,6
Арчовая чечевица	31	24	42	51,6	41,6	47,3	0,0
Арчовый дубонос	20	20	40	60,0	15,0	37,5	7,5
Всего	746	628	2333	—	—	—	—
Среднее	—	—	—	19,7	14,2	17,2	3,0

* Вид, сведения по которому получены в основном при помощи обычного кольцевания, без индивидуального мечения.

тельствует не только процент возврата, но и расстояние, на котором поселяются вернувшиеся особи. С этой точки зрения старые птицы консервативнее молодых (табл. 11 и 12). У большинства исследованных нами видов взрослые птицы гнездятся не далее 100—200 м от своих прошлогодних гнезд (75% случаев), тогда как возвратившийся молодняк чаще всего (83,5% случаев) — в 300—1000 м от места рождения. К сожалению, специфика горных условий и стационарная работа в одном ущелье не позволяли нам контролировать значительную территорию для выяснения размаха дисперсии молодняка.

Таблица 11

Расстояние между новыми и прошлогодними гнездами взрослых особей у некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (2400—2700 м над ур. м.)

Вид птицы	Число встреч на растоянии (м) от места мечения					
	100	200	300	500	700—1000	1500—2000
Горная трясогузка	3	1	1	—	—	1
Маскированная трясогузка	4	—	—	—	1	—
Лесной конек	3	—	—	—	—	—
Обыкновенная оляпка	3	—	—	—	1	—
Бурая оляпка	2	—	—	—	—	—
Крапивник	6	—	—	—	—	—
Бледная завирушка	27	6	2	1	4	1
Черногорлая завирушка	1	—	1	—	—	1
Черногрудая красношейка	6	—	—	—	—	—
Красноспинная горихвостка	8	4	1	—	1	2
Седоголовая горихвостка	1	1	—	—	—	—
Обыкновенная горихвостка	3	—	—	—	—	—
Черный дрозд	—	1	—	—	—	—
Деряба	1	1	—	—	—	—
Зарничка	14	2	2	6	—	—
Зеленая пеночка	3	1	—	—	—	—
Джунгарская гаичка	6	3	—	1	—	—
Московка	6	6	3	3	—	—
Арчовый дубонос	6	—	1	1	2	—
Всего	103	26	11	12	9	5
То же, %	62,0	15,7	6,7	7,2	5,4	3,0

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что даже немногочисленные возвратившиеся на места гнездования молодые птицы, как правило, поселяются дальше от прошлогодних гнезд, чем взрослые. И если последние часто занимают те же гнездовые участки (а иногда и гнезда), то молодняк в лучшем случае возвращается на соседние, нередко значительно удаленные от места рождения. При этом зачастую происходят значительные смещения по вертикали, что способствует генному обмену между сообществами на различных высотах.

Когда же устанавливаются прочные территориальные связи у молодых птиц, впервые приступающих к размножению? Прежде широко распространенное мнение о том, что это происходит весной, непосредственно перед началом размножения, в последние годы находит все больше серьезных возражений. Так, доказано, что у оседлых и кочующих видов, проводящих зиму в умеренных широтах, связь с будущей гнездовой территорией устанавливается уже с осени, когда они во время послегнездовых кочевок находят наиболее подходящие условия.

Таблица 12

Мера дисперсности (расстояния первых гнезд от родительских) **у молодых особей некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау** (2400—2700 м над ур. м.)

Вид птицы	Число встреч на расстоянии (м) от места мечения						
	200	300	500	700	1000	2000	3000
Горная трясогузка	—	1	—	—	—	—	—
Маскированная трясогузка	—	1	—	—	7	—	—
Лесной конек	—	—	—	—	1	—	—
Бледная завирушка	—	2	1	5	6	2	—
Черногорлая завирушка	—	1	—	—	1	—	—
Черногрудая красношейка	—	—	—	1	—	2	—
Красноспинная горихвостка	—	—	—	—	1	3	2
Седоголовая горихвостка	—	—	—	1	—	—	—
Черный дрозд	—	—	1	—	—	—	—
Деряба	—	—	2	1	—	—	—
Зарничка	1	3	6	1	2	—	—
Джунгарская гаичка	—	1	—	—	—	—	—
Московка	—	—	2	—	—	—	—
Арчовый дубонос	—	—	2	—	1	—	—
Всего	1	9	14	9	19	7	2
То же, %	1,7	14,7	22,9	14,7	31,2	11,5	3,3

Биологический смысл таких кочевок не ограничивается более полным удовлетворением пищевых запросов подрастающего поколения; они служат молодым птицам также для осмотра и выбора мест для будущего гнездования. Молодые большие синицы в Ленинградской области занимают будущие гнездовые участки осенью (Смирнов, 1969), а пухляки (*Parus montanus*) в Псковской области — даже в июле (Бардин, 1975). Можно допустить, что подобным же образом происходит закрепление территории у молодых московок, джунгарских гаичек, бледных завирушек и некоторых других оседлых и полуоседлых птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня.

Относительно перелетных видов мнения о времени установления территориальных связей молодыми птицами противоречивы. Одни авторы (Мальчевский, 1969) по-прежнему считают, что это происходит весной, на местах их первого размножения; другие, опираясь на накопившиеся факты, полагают, что перелетные птицы, как и оседлые, выбирают будущие гнездовые участки осенью, во время послегнездовых кочевок. Это показано для мухоловки-белошейки (*M. albicollis*), тростниковой овсянки, некоторых дроздов рода *Turdus* и др. (Löhrl, 1959; Hirt, 1969; Haukioja, 1971; Нанкинов, 1973). Специаль-

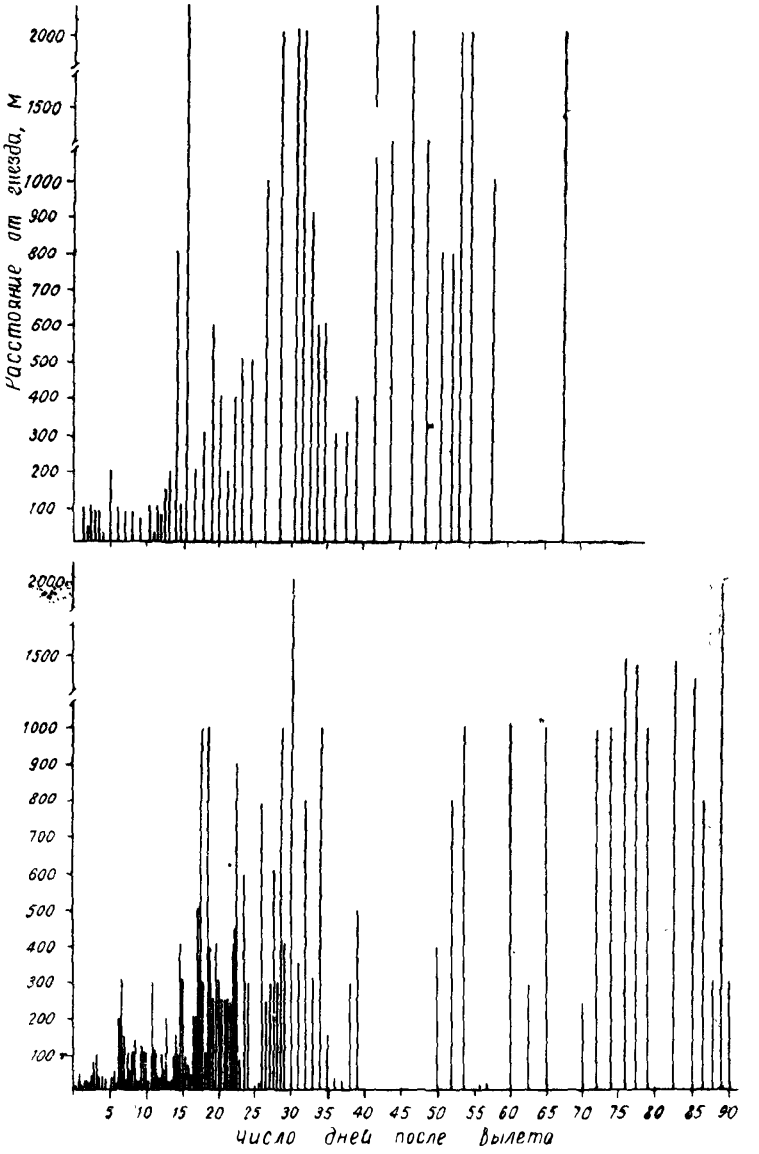


Рис. 8. Послегнездовые перемещения: *А* — молодых красноспинных горихвосток (49 встреч); *Б* — бледных завирушек (117 встреч) в субвысокогорье Заилийского Алатау в 1972—1975 гг.

ные наблюдения в Калининградской области показали, что у обыкновенного скворца, зяблика, веснички, пересмешки иястребиной славки закрепление будущей гнездовой территории за молодыми птицами происходит через 2—5 нед после их вылета из гнезда (Соколов, 1975). Следовательно, размах будущей гнездовой дисперсии зависит от масштаба послегнездовых кочевок у данного вида.

В субвысокогорье Заилийского Алатау послегнездовые кочевки наиболее полно прослежены у 2 видов — оседлой бледной завирушки и перелетной красноспинной горихвостки (рис. 8), по другим видам данные более фрагментарны (табл. 13). Как видно, картина довольно пестрая, значительны различия не только видовые, но и индивидуальные. Однако существуют и общие закономерности. У большинства видов мелких насекомоядных птиц, у которых родители подкармливают молодняк в среднем около 2 нед, неразбившиеся выводки в течение этого времени держатся в основном в пределах 700 м от гнезда. Две черты территориального поведения свойственны им в этот период. Во-первых, в большинстве случаев выводок перемещается в то место, откуда родители чаще всего носили корм гнездовым птенцам. Во-вторых, опустевшее гнездо в течение 10—15 сут служит как бы центром, вокруг которого происходят перемещения выводка: удаляясь в течение дня иногда на значительные расстояния, птенцы к вечеру неизменно оказываются вблизи гнезда, хотя в нем и не ночуют. Такие случаи отмечены у многих видов, особенно характерны они для горных трясогузок, выводки которых мы встречали днем в 200—300, а вечером в 10—30 м от своих гнезд. У единственной загнездившейся в пределах субвысокогорья пары тянь-шаньских князьков выводок в первый же день переместился на 800 м, но вечером все птицы были около гнезда, то же повторялось в течение следующей недели. Молодые арчовые дубоносы, которых самцы подкармливают более 2 мес, через 65 сут после вылета встречены как в 2,5 км, так и в 15 м от гнезда.

Примерно через 0,5 мес после оставления гнезд выводки у большинства мелких певчих птиц распадаются, и молодняк самостоятельными одиночками начинает кочевать более широко. Так, у бледной завирушки среднее расстояние встреч меченых молодых особей в течение 2,5 мес после вылета из гнезда меняется следующим образом (в скобках указано число встреч меченых особей):

До 5 сут	(15)	— 35 м	
6—10 »	(18)	— 88 »	
11—15 »	(21)	— 111 »	
16—20 »	(14)	— 333 »	
21—25 »	(11)	— 295 »	
26—30 сут	(9)	— 409 м	
31—45 »	(10)	— 526 »	
46—60 »	(7)	— 602 »	
61—75 »	(7)	— 980 »	
76—90 »	(6)	— 1033 »	

Таблица 13

Послегнездовые перемещения молодых птиц, меченных на гнездах в Заилийском Алатау (2400—2700 м над ур. м.)

Вид птицы	Число дней после вылета	Число встреч меченых	Расстояние от гнезда, м		
			мин.	макс.	среднее
Горная трясогузка	1—15	8	10	300	120
	16—30	4	6	1000	301
	48	1	150	—	—
Маскированная трясогузка	1—15	24	8	300	60
	16—30	15	20	3000	618
	31—60	16	8	5000	1578
Крапивник	17—26	4	150	600	462
	53—65	3	800	800	800
Черногорлая завирушка	1—15	5	10	100	62
	45—60	5	500	2000	1400
	78	1	300	—	—
Черногрудая красношейка	1—15	10	4	200	81
Седоголовая горихвостка	1—15	15	15	300	94
	16—30	6	30	500	322
	31—60	6	300	500	400
Деряба	1—15	10	10	700	128
	16—30	5	100	2500	1070
	77	1	400	—	—
Индийская пеночка	4; 14	2	200	400	300
Зарничка	1—15	9	10	600	73
	16—30	5	200	600	480
Зеленая пеночка	1—15	14	10	200	69
Московка	2; 8	2	100	250	175
	27	1	2000	—	—
Гималайский вьюрок	9—14	4	100	1500	625
	17; 25	2	300	900	600
Обыкновенная чечевица	19—26	3	300	400	366
Арчовая чечевица	18—26	4	10	10	10
Арчовый дубонос	23—30	4	15	2500	878
	34—60	10	20	2500	760

Как видно, настоящие послегнездовые кочевки начинаются сразу же после распада выводков, и размах их постепенно нарастает в течение 2 мес, достигая к концу срока своего максимума, о чем свидетельствуют неоднократные встречи меченых молодых птиц на зимовке в пределах 0,5—1 км от родительских гнезд, а иногда и ближе.

Аналогичная картина наблюдается у перелетной красноспинной горихвостки, материал по которой гораздо меньше и поэтому сгруппирован по 15-суточным интервалам:

До 15 сут	(19)	— 126 м
16—30 »	(11)	— 782 »
31—45 »	(10)	— 1020 »
46—60 »	(7)	— 1385 »

Нетрудно заметить, что здесь нарастание размаха кочевок происходит намного стремительнее, чем у оседлого вида, — бледной завирушки. То же можно сказать о седоголовой горихвостке и пеночке-зарничке (см. табл. 13). У гималайских вьюрков, «кормовые участки» которых по сравнению с насекомоядными птицами огромны, а птенцы покидают гнезда уже достаточно хорошо летающими, выводки сразу же после вылета могут удаляться на большие расстояния и кочевать затем вместе с родителями вдали от гнезда.

Как и в условиях равнинных пространств, послегнездовые кочевки молодняка ненаправлены по горизонтали и вертикали: у одних и тех же видов мы наблюдали перемещения и вверх (до 200—300 м) и вниз (до 300—400 м). Например, молодая красноспинная горихвостка, которая 16 июля 1973 г. покинула гнездо на высоте 2500 м над ур. м., 11 августа встречена в 1000 м от гнезда на высоте около 2700 м; вторая на 51 сут после вылета спустилась с 2750 до 2400 м. У некоторых видов, в том числе и гнездящихся ниже верхней границы леса и даже в предгорьях, осенью наблюдается массовый подъем на кормежку в субвысокогорье. В Тянь-Шане это известно для ласточек (особенно касатки), дроздов-деряб, черноголовых чеканов, а из неворобьиных — для сизоворонок (Ковшарь, 1978б). Однако эти чисто кормовые перемещения имеют суточную ритмику (на ночь все эти птицы, как правило, спускаются вниз) и не связаны с выбором места для будущего гнездования.

Масштабы послегнездовых кочевок тех молодых особей, за которыми удалось пронаблюдать, совпадают с мерой дисперсности при первом гнездовании (см. табл. 12 и 13). Это дает основание полагать, что установление территориальных связей молодых птиц происходит во время послегнездовых кочевок. Есть и прямые подтверждения: молодые особи красноспинной горихвостки и бледной завирушки загнездились в тех же местах, где были встречены предыдущей осенью на кочевках.

Выбранное молодой птицей место после первого успешного гнездования становится «родиной» данной особи, на которой она стремится гнездиться ежегодно. Здесь не случайно оговорено успешное гнездование, так как после гибели гнезда с птенцами или яйцами многие птицы, даже старые, гнездив-

шиеся в данном месте уже несколько лет, иногда покидают его и перемещаются на значительные расстояния. Такие случаи наблюдали мы в Заилийском Алатау у зеленой пеночки и красноспинной горихвостки, причем у последней переселение на 2 км (и поднятие на 200 м, уже в другой пояс) сопровождалось сменой партнера.

Эти примеры свидетельствуют о том, что в расселении иногда принимают участие и старые птицы, хотя и в гораздо меньшей степени, чем молодые. Смене мест гнездования у части взрослых особей способствуют также случаи образования пар на зимовках и во время кочевок.

Все изложенное свидетельствует о том, что в условиях субвысокогорья территориальные связи певчих птиц обнаруживают те же общие закономерности, что и на равнинных пространствах. Здесь в достаточной степени проявляются обе противоположные тенденции — гнездовой консерватизм старых особей, направленный на сохранение эволюционных завоеваний вида, и стремление к расселению, т. е. дисперсия молодых птиц, дающая возможность новых завоеваний и способствующая генному обмену между удаленными частями популяции. Равновесие этих двух сторон обеспечивает стабильное существование вида (Мальчевский, 1977).

РАСПОЛОЖЕНИЕ ГНЕЗД

Чрезвычайное разнообразие природных условий и недостаток фактического материала по очень многим видам птиц длительное время не позволяли провести анализ особенностей размещения гнезд певчих птиц у верхней границы леса. В настоящей главе предпринята попытка провести такой анализ для субвысокогорья Заилийского Алатау, по которому мы располагаем сведениями о 2540 гнездах 38 видов певчих птиц (табл. 14).

Разнообразие типов устройства гнезд певчими птицами в горных условиях столь велико, что разделить их, как это обычно принято, на открыто- и закрытогнездящихся практически невозможно. В сущности только 3 вида из 38, приведенных в таблице 14 (московка, джунгарская гаичка и обыкновенная горихвостка), являются дуплогнездниками и еще 2 (обыкновенная каменка и гималайский вьюрок) — типичными норниками. К ним близка маскированная трясогузка, живущая в основном под крышами домов, но некоторые ее сооружения под камнями ближе к полузакрытому типу, а на деревьях они не отличаются от открытых гнезд типичных дендрофилов. Чаще всего довольно глубоко запрятаны постройки у обеих оляпок, но в других хребтах Тянь-Шаня встречаются и открыто

Таблица 14

Распределение гнезд певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Всего гнезд	В том числе по основным местам расположения					
		на деревьях и пнях	на кустах	на траве	на земле и под землей	в камнях и на скалах	в сооружениях человека
Горная трясогузка	82	—	—	—	75	4	3
Маскированная трясогузка	74	3	—	—	1	6	64
Лесной конек	56	—	—	—	56	—	—
Горный конек	6	—	—	—	6	—	—
Обыкновенная оляпка*	9	—	—	—	9	—	—
Бурая оляпка*	5	—	—	—	5	—	—
Крапивник	124	16	—	—	100	6	2
Гималайская завирушка	15	—	—	—	15	—	—
Бледная завирушка	146	33	68	—	12	17	16
Черногорлая завирушка	224	140	84	—	—	—	—
Черногрудая красношейка	91	—	—	—	91	—	—
Красноспинная горихвостка	127	—	—	—	125	2	—
Седоголовая горихвостка	111	—	—	—	71	40	—
Обыкновенная горихвостка	21	—	—	—	2	—	19
Краснобрюхая горихвостка	1	—	—	—	—	—	1
Черноголовый чекан	12	—	—	—	12	—	—
Обыкновенная каменка	10	—	—	—	10	—	—
Синяя птица	4	—	—	—	—	3	1
Черный дрозд	39	37	2	—	—	—	—
Деряба	155	144	5	—	—	5	1
Индийская пеночка	76	2	69	5	—	—	—
Зарничка	386	—	—	—	384	2	—
Зеленая пеночка	78	—	—	—	78	—	—
Желтоголовый королек	44	44	—	—	—	—	—
Расписная синичка	22	10	12	—	—	—	—
Джунгарская гаичка	32	32	—	—	—	—	—
Московка	22	12	1	—	8	—	1
Обыкновенная пищуха	16	15	—	—	—	—	1
Красношапочный вьюрок	38	38	—	—	—	—	—
Седоголовый щегол	18	18	—	—	—	—	—
Коноплянка	2	1	1	—	—	—	—
Гималайский вьюрок	178	—	—	—	167	6	5
Обыкновенная чечевица	39	13	25	1	—	—	—
Арчовая чечевица	78	50	28	—	—	—	—
Клест-еловик	73	73	—	—	—	—	—
Арчовый дубонос	96	49	47	—	—	—	—
Сорока	5	5	—	—	—	—	—
Черная ворона	25	25	—	—	—	—	—
Всего: гнезд	2540	760	342	6	1227	91	114
видов	38	21	11	2	19	10	11

расположенные на камнях или скалах гнезда этих птиц. Также двояко устраивают свои жилища крапивник и бледная завирушка. Наконец, у целого ряда видов (горная трясогузка, оба конька, гималайская завирушка, черногрудая красношейка, красноспинная и седоголовая горихвостки и др.) наблюдается гнездование полузакрытого типа — под корнями, камнями и в земляных нишах обрывчиков, причем иногда уже почти в норах. Поэтому ниже приводится обсуждение всех видов, без деления на открыто- и закрытогнездящихся.

На древесно-кустарниковой растительности обнаружено 1102 (43,4%) гнезда 21 вида (55,2%), чуть больше — 1227 (48,3%) располагалось на земле, где селится половина всех обитающих в субвысокогорье видов певчих птиц (19 из 38). В остальных местах гнездились гораздо реже: на скалах и в камнях найдено 3,5% (10 видов), в сооружениях человека — 4,5% (11 видов) и всего 6 гнезд 2 видов птиц помещались на травянистых растениях. Почти равное соотношение дендрофильных и наземногнездящихся видов отражает ландшафтные особенности переходной полосы от лесных ценозов к высокогорным.

Интересно, что в субвысокогорье Таласского Алатау, где лесной пояс представлен арчовым лесом, богатым лиственными породами, кустарники играют относительно большую, чем в Заилийском Алатау, роль в гнездовании дендрофильных видов певчих птиц. Так, на их долю приходилось 200 из 468 (42,7%) гнезд, найденных на деревьях, кустах и высокотравье, из них на деревьях обнаружено 54,0%, а на крупнотравье — 3,7% гнезд. В Заилийском Алатау это соотношение смещено в пользу древесных пород, на которых найдено 68,6% гнезд (на кустах — 30,9, на траве — 0,6%). Это вполне соответствует более лесистому ландшафту в субвысокогорье этого хребта по сравнению с Западным Тянь-Шанем.

Однообразие тянь-шаньских ельников у верхней границы лесного пояса, где ель является единственной лесообразующей древесной породой (из лиственных пород в окрестностях Б. Алматинского озера изредка встречаются лишь небольшие деревья ив и древовидная рябина), обусловило преимущественное поселение дендрофильных видов именно на этой породе; здесь помещалось 756 гнезд из 760 найденных на деревьях (99,7%) и только 4 (0,3%) были устроены на иве и рябине (табл. 15). Явное предпочтение ели другим породам оказывают дендрофильные птицы и в таежной полосе лесной зоны, что отмечалось для ряда северных районов европейской части СССР (Новиков, 1956; Мальчевский, 1959; Никитина, Шкляров, 1961; Владышевский, 1962; Алекнонис, 1972; Зимин, 1974). Так, в лесах Карелии на елях помещалось 788 из 1358, или 58% гнезд открытогнездящихся дендрофильных видов, тогда

Таблица 15

Распределение гнезд певчих птиц на деревьях и кустарнике
(Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	На деревьях		На кустах		Всего	
	хвойных (ель)	лиственных	хвойных (арча)	лиственных	абс.	%
Маскированная трясогузка	3	—	—	—	3	4,0
Крапивник	16	—	—	—	16	12,9
Бледная завирушка	33	—	66	2	101	69,1
Черногорлая завирушка	138	2	79	5	224	100
Черный дрозд	35	2	1	1	39	100
Деряба	144	—	5	—	149	96,1
Индийская пеночка	2	—	57	12	71	93,4
Желтоголовый королек	44	—	—	—	44	100
Расписная синичка	10	—	12	—	22	100
Джунгарская гаичка	32	—	—	—	32	100
Московка	12	—	1	—	13	59,1
Обыкновенная пищуха	15	—	—	—	15	100
Красношапочный вьюрок	38	—	—	—	38	100
Седоголовый щегол	18	—	—	—	18	100
Коноплянка	1	—	1	—	2	100
Обыкновенная чечевица	13	—	7	18	38	97,4
Арчовая чечевица	50	—	28	—	78	100
Клест-еловик	73	—	—	—	73	100
Арчовый дубонос	49	—	46	1	96	100
Сорока	5	—	—	—	5	100
Черная ворона	25	—	—	—	25	100
Всего	756	4	303	39	1102	—
То же, %	29,8	0,1	11,9	1,6	43,4	—

как на преобладающей породе — сосне — только 10,5% (Зимин, 1974). Древовидная арча в Западном Тянь-Шане не столь монопольна при устройстве гнезд, как ель в Заилийском Алатау. В Таласском Алатау на высокоствольной арче помещалось 195 гнезд из 253 (77%), остальные 23% были устроены на лиственных породах: березе (28), иве (17), яблоне (7), тополе (5), клене (1).

Для ели в Заилийском Алатау характерен наиболее разнообразный состав гнездящихся птиц (21 вид), однако степень привязанности к этой породе разных видов неодинакова. Исключительно на ней гнездятся только желтоголовый королек и клест-еловик. Кроме того, у верхней границы леса в Заилийском Алатау только на ели вынуждены устраивать гнезда еще 6 видов: джунгарская гаичка, обыкновенная пищуха, красношапочный вьюрок, седоголовый щегол, сорока и черная ворона. Все эти виды в иных условиях могут гнездиться и на других породах: гнезда джунгарской гаички в том же ущелье

на высоте 1500—1700 м над ур. м. находили в дуплах осины, у которой ударная твердость древесины намного меньше, чем у ели (Севастьянов, 1962; Зимин, 1969), сороки и седоголового щегла (там же) — на различных лиственных породах, красношапочного вьюрка в Таласском Алатау — на высокоствольной и стелющейся арче и т. д. Однако близ верхней границы леса эти виды гнездятся только на ели (а джунгарская гаичка и пищуха — также в еловых пнях). Преимущественно на ели гнездятся дрозды — черный и деряба, у которых на этой породе в субвысокогорье Заилийского Алатау найдено соответственно 89,7 и 92,9% гнезд (см. табл. 15).

Еще 4 вида — черногорлая завирушка, расписная синичка, арчовая чечевица и арчовый дубонос — гнездятся примерно в равной мере на ели и на кустарнике. Все они предпочитают еловый подрост (черногорлая завирушка — 71%, арчовая чечевица — 72, арчовый дубонос — 83% всех гнезд на этой породе), хотя могут помещать гнезда и очень высоко на старых деревьях. В целом же в субвысокогорье Заилийского Алатау более характерно гнездование на старых деревьях, где найдено 504 из 756, или 66,7% всех гнезд, устроенных на этой породе. В таежных же лесах севера европейской части СССР преобладает гнездование на еловом подросте: в Ленинградской области на нем найдено 60% всех гнезд, расположенных на ели (Мальчевский, 1959), а в лесах Карелии — 60,5% (Зимин, 1974). По-видимому, различия здесь обусловлены видовым составом птиц, поскольку роль елового подроста в гнездовании типичных дендрофилов и обитателей кустарников противоположна. У таких преимущественно кустарниковых видов, как бледная и черногорлая завирушки, расписная синичка, обыкновенная и арчовая чечевицы, коноплянка и арчовый дубонос, на еловом подросте найдены 72,8% гнезд от числа всех, расположенных на елях, тогда как у остальных 14 видов — всего 8,4%. О преобладающем значении именно видовых особенностей биологии свидетельствует и то, что такие виды, как крапивник, желтоголовый королек и клест-еловик, не гнездятся на молодых елях и в лесах Карелии, где роль елового подроста в гнездовании птиц в целом значительна (Зимин, 1974). Легко объяснимо негнездование в подросте также синиц и пищухи, для которых первостепенное значение имеет толщина ствола (а для последней также толщина коры и наличие различного рода фаута). Крупным гнездам сорок и черных ворон только взрослые деревья с толстыми ветвями могут обеспечить надежную опору и маскировку. Наименее понятно тяготение к взрослым деревьям красношапочного вьюрка и седоголового щегла, которые в другой обстановке могут гнездиться на иных породах и невысоко от земли. Два вида дроздов по-разному относятся к еловому подросту: черный дрозд гнездится в нем

почти в половине случаев, тогда как деряба — редко. В этом проявляются экологические различия способов устройства гнезд в субвысокогорье и таежной зоне, для которой очень характерна четкая зависимость распределения гнезд дроздов и елового подроста (Зимин, 1974).

На кустарнике поселяется вдвое меньше видов, чем на елях (см. табл. 15). Подавляющее большинство гнезд на кустарнике устраивается на арче (88,4%), с которой особенно тесно связаны наиболее типичные представители субвысокогорья — бледная завирушка, индийская пеночка, расписная синичка, арчовый дубонос и арчовая чечевица. Это одна из наиболее важных древесных пород для гнездования птиц во всех хребтах Тянь-Шаня и других гор Средней Азии, а также в некоторых равнинных лесах, например в Белоруссии, где 62,3% гнезд помещается на можжевельнике (Никитина, Шкляров, 1961).

На лиственных кустах в субвысокогорье Заилийского Алатау помещалось всего 39 гнезд 6 видов птиц, из которых одна только обыкновенная чечевица явно предпочитает лиственные кустарники, а индийская пеночка гнездится в них часто; остальные 4 вида прибегают к такому способу устройства гнезд очень редко. На первом месте по занимаемости среди лиственных кустарников стоят различные виды жимолостей (12 гнезд), затем шиповники и таволга зверобоелистная (по 8 гнезд). По 1—2 гнезда найдено также на рябине, кизильнике, смородине, барбарисе и др. Обращает на себя внимание отсутствие строго специфичных для кустарников видов птиц: все 11 обитающих в них видов устраивают гнезда и на елях, а некоторые, кроме того, и на земле, и в камнях, и в сооружениях человека (см. табл. 14).

Высота размещения гнезд дендрофильных птиц сильно варьирует. На арче и лиственных кустарниках, высота которых не превышает 2 м, все гнезда расположены в этом диапазоне. На елях они помещаются на высоте от нескольких сантиметров (в подросте) до 25 м (на старых деревьях). Предпочитается нижняя часть кроны, до 4 м, где найдено более половины (54,8%) всех гнезд на елях; еще 23% гнезд устраивается на высоте от 4 до 8 м и почти столько же — выше 8 м (табл. 16). К сожалению, имеющиеся в литературе сведения о высоте расположения гнезд в еловых лесах севера европейской части СССР (Мальчевский, 1959; Зимин, 1974) включают также данные о гнездах на других породах деревьев и на кустарнике. При этом авторы отмечают в общем низкое расположение большинства гнезд: около 80% их как в Ленинградской области, так и в Карелии было устроено ниже 4 м.

В Заилийском Алатау из 1102 гнезд на деревьях и кустах

ниже 4 м было 775, или 70,3%, т. е. немногим меньше, чем в таежной зоне. Однако подобные «суммарные» различия могут быть обусловлены разным видовым составом и числом гнезд определенных видов. Поэтому правильнее сравнивать сведе-

Таблица 16

Высота расположения гнезд на ели тянь-шаньской
(Заилийский Алатау, 2400—2700 м над ур. м.)

Вид птицы	Кол-во гнезд на высоте, м							
	до 1	1—2	2—4	4—6	6—8	8—10	выше 10	всего
Маскированная трясогузка	—	—	3	—	—	—	—	3
Крапивник	1	2	4	6	2	—	1	16
Бледная завирушка	10	15	5	—	3	—	—	33
Черногорлая завирушка	55	47	19	8	4	3	2	138
Черный дрозд	3	8	7	7	2	1	2	30
Деряба	—	23	36	29	12	18	16	134
Индийская пеночка	1	1	—	—	—	—	—	2
Желтоголовый королек	—	—	5	9	21	5	4	44
Расписная синичка	—	—	2	1	4	—	2	9
Джунгарская гаичка	15	8	4	—	—	—	1	28
Московка	3	2	1	1	1	—	4	12
Обыкновенная пищуха	9	2	1	2	—	—	—	14
Красношапочный вьюрок	—	1	20	4	5	1	7	38
Седоголовый щегол	—	—	2	3	2	1	6	14
Коноплянка	—	1	—	—	—	—	—	1
Обыкновенная чечевица	4	7	2	—	—	—	—	13
Арчовая чечевица	5	10	18	4	4	2	1	44
Клест-еловик	—	—	2	3	13	10	44	72
Арчовый дубонос	10	15	7	9	—	2	6	49
Сорока	—	—	1	2	1	1	—	5
Черная ворона	—	—	—	—	4	7	14	25
Всего	116	142	139	88	78	51	110	724
То же, %	16,0	19,6	19,2	12,2	10,8	7,0	15,2	100

ния по видам. У обыкновенной чечевицы в Заилийском Алатау ниже 2 м было устроено 84,6% гнезд, а в лесах Карелии и Ленинградской области на той же высоте — 95,5%, у крапивника на высоте до 4 м — соответственно 92,8 и 95,5%; существенных различий здесь нет. Гнезда дрозда-дерябы и желтоголового королька в Заилийском Алатау размещаются, по-видимому, в среднем несколько ниже, чем в лесах Карелии. Так, по нашим данным, у дерябы около 44% гнезд помещаются ниже 4 м, тогда как в Карелии на этой высоте найдено только одно гнездо из 8; у желтоголового королька в Заилийском Алатау 14 гнезд из 44 (32%) устраиваются ниже 6 м, в Карелии все 6 гнезд найдены выше 6 м (Зимин, 1974). Наоборот, клесты-еловики в Тянь-Шане гнездятся гораздо выше, чем на севере: в среднем на высоте 11 м, тогда как на Кольском полуостро-

ве — 6,4 м (Коханов, Гаев, 1970). Все эти примеры показывают, сколь разнообразны приспособления каждого вида в конкретных экологических условиях. В целом у верхней границы леса в Тянь-Шане, как и в северных таежных лесах, певчие птицы предпочитают устраивать гнезда не выше 4 м.

Указанное в литературе явление уменьшения высоты гнездования дендрофильных птиц в течение лета по мере развития травяного покрова и лиственных кустарников (Львов, 1964) отмечено в Заилийском Алатау для черногорлой завирушки: в мае средняя высота гнезд у этого вида 2,6 м, а в июне — июле — всего 1,2 м (Гаврилов, 1973). Наши наблюдения подтверждают это: средняя высота майских гнезд черногорлой завирушки — 2,2, июньских — 1,5 м. Такая же тенденция отмечена нами у бледной завирушки: в мае — 1,3, в июне — 0,8 м. Однако, по-видимому, у каждого вида (или группы экологически близких видов) зависимость высоты гнезда от времени гнездования может быть выражена по-своему. Так, у арчового дубоноса, вида с достаточно растянутым гнездовым периодом, наиболее высоко размещаются гнезда в июне и июле — 2,4 и 2,8 м (тогда как в мае — на высоте 1,8, а в августе — 1,9 м).

Вторая основная категория мест расположения гнезд — на поверхности земли и в земляных укрытиях. В субвысокогорье Заилийского Алатау на земле устраивают гнезда 19 видов из 38, т. е. 50%. Половина из них гнездится только так и никогда не строит жилищ на деревьях, кустарниках или других предметах над землей. Это лесной и горный коньки, гималайская завирушка, черногрудая красношейка, черноголовый чекан, обыкновенная каменка, зеленая пеночка и др. (табл. 17). Почти исключительно на земле и в пустотах поселяются еще, по крайней мере, 4 вида — зарничка, красноспинная горихвостка, гималайский вьюрок и горная трясогузка, которые, кроме того, иногда гнездятся на скалах. Подавляющее большинство обитающих на земле видов певчих птиц помещают свои гнезда под прикрытием, которым в горах чаще всего служат камни, низкий кустарник или нависающая густая трава, а в лесных участках — выступающие корни деревьев. Под этими 4 видами укрытий в Заилийском Алатау помещалось 822 из 1227, или $^2/_3$ всех наземных гнезд. Во мху прячут гнезда в основном пеночки, изредка — крапивник и седоголовая горихвостка; разного рода земляные обрывчики и навесы дерна наиболее часто использует крапивник. Глубоко в земляных норках выводят птенцов три вида: гималайский вьюрок, обыкновенная каменка и московка; причем для первых двух это типичный способ, а для синицы — вынужденный, как следствие неспособности самостоятельно выдолбить дупло (живущая рядом джунгарская гаичка сама выдалбливает дупло и ни одного случая гнездования в земляных норках у нее не отмечено). Такая же

Таблица 17

Распределение гнезд певчих птиц на земле и под земляным укрытием (Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Открыто в траве	Полузакрыто						Закрыто		Всего	
		во мху	под кочкой	в нише обрыва	под корнями	под кустами	под камнями	глубоко в норе	под завесой воды	абс.	%
Горная трясогузка	7	—	10	1	2	2	53	—	—	75	91,4
Маскированная трясогузка	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1,3
Лесной конек	—	—	48	—	2	1	5	—	—	56	100
Горный конек	—	—	5	—	—	—	1	—	—	6	100
Обыкновенная оляпка	—	—	—	1	—	—	—	—	8	9	100
Бурая оляпка	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5	100
Крапивник	—	3	—	62	35	—	—	—	—	100	80,7
Гималайская завирушка	—	—	7	1	—	1	6	—	—	15	100
Бледная завирушка	—	—	1	—	—	9	2	—	—	12	8,2
Черногрудая красношейка	—	—	34	—	—	48	9	—	—	91	100
Красноспинная горихвостка	—	—	48	—	10	4	63	—	—	125	98,4
Седоголовая горихвостка	—	1	9	6	16	—	39	—	—	71	63,9
Обыкновенная горихвостка	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	9,5
Черноголовый чекан	—	—	10	—	—	—	2	—	—	12	100
Обыкновенная каменка	—	—	—	—	—	—	—	10	—	10	100
Зарничка	80	14	—	11	22	231	26	—	—	384	99,5
Зеленая пеночка	—	16	3	9	30	3	17	—	—	78	100
Московка	—	—	—	—	2	—	2	4	—	8	36,3
Гималайский вьюрок	—	—	—	2	4	—	—	161	—	167	93,8
Всего гнезд	88	34	175	93	123	299	225	177	13	1227	—
То же, %	3,5	1,4	6,9	3,7	4,8	11,7	8,8	7,0	0,5	48,3	—

участь постигла населяющую Западный Тянь-Шань рыжешейную синицу, для которой обитание в земляных норках и трещинах скал стало уже основным и едва ли не единственным способом. Несколько особняком стоят гнезда оляпок, которые помещаются в пустотах днищ горных потоков и скрыты завесой падающей воды.

Наземное гнездование древесно-кустарниковых птиц для субвысокогорья не характерно. Оно встречается только у бледной завирушки и то не часто (всего 8,2% гнезд этого вида), к тому же преимущественно близ верхних границ субвысокогорья, выше 2800 м над ур. м. Показательно, что не отмечено ни одного случая гнездования на земле дроздов, тогда как в других частях ареала, в частности в таежных лесах севера европейской части СССР, подобный способ устройства гнезд для представителей этого рода не редкость (Мальчевский, 1959; Зимин, 1974).

В последние годы в литературе появилось довольно много сообщений о нетипичном гнездовании некоторых видов певчих птиц (Bottomley, 1961; Dahlgren, 1962; Fric, 1962; Halkka, 1962; Oehme, 1962; Taro, 1962; Молодовский, Зимин, 1963; Рябов, 1963; Loodh, 1964; Строков, 1964; Kunze, Zang, 1972; Мартынов, 1972; Пономарева, 1972 и др.). При этом нередко речь идет о наземном гнездовании дендрофильных птиц, что связывают обычно с исчезновением леса, например гнездование на поверхности земли большой горлицы и амурского жулана на Зейско-Буреинской равнине (Дымин, 1969). В субвысокогорье Тянь-Шаня подобные случаи очень редки, что свидетельствует о нормальных условиях для устройства гнезд древесно-кустарниковых видов.

На скалах и в нагромождениях камней в пределах субвысокогорья гнездятся 10 видов певчих птиц (табл. 18), из них только для синей птицы этот способ устройства гнезд практически единственный. Из остальных 9 видов сравнительно часто поселяется на скалах седоголовая горихвостка (более $^1/_3$ гнезд), для других певчих птиц гнездование на скалах в пределах субвысокогорья — гораздо более редкое явление. К нему иногда прибегают как типичные наземногнездящиеся виды (трясогузки, красноспинная горихвостка, зарничка, гималайский вьюрок), так и кустарниковые (бледная завирушка) и даже дендрофильные (деряба). Закрытый тип гнездования в каменных пустотах встречается гораздо чаще, чем открытое расположение гнезд на полочках и уступах скал. Такое «подземное» гнездование более характерно для высокогорий, лишенных древесно-кустарниковой растительности, и, хотя и называется «регрессивной эволюцией» (Collias, 1964, 1965), поскольку тормозит совершенствование самого гнездостроения, имеет большое адаптивное значение, так как защищает содержимое гнезд

от резких колебаний температуры и от различных хищников. В высокогорье Таласского Алатау (выше 3000 м над ур. м.), по нашим наблюдениям, 18 из 20 видов певчих птиц, или 90%, гнездятся в земляных или каменных укрытиях (Ковшарь, 1966а). В Перуанских Андах на высоте около 4000 м под зем-

Таблица 18

Распределение гнезд певчих птиц на скалах и в камнях
(Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Открыто на полочках скал	Закрыто		Всего	
		в трещинах и пустотах скал	в нагромождениях камней	абс.	%
Горная трясогузка	—	—	4	4	4,8
Маскированная трясогузка	—	—	6	6	8,1
Крапивник	—	3	3	6	4,8
Бледная завирушка	4	13	—	17	11,6
Красноспинная горихвостка	—	2	—	2	1,5
Седоголовая горихвостка	13	20	7	40	36,0
Синяя птица	3	—	—	3	100
Деряба	5	—	—	5	3,2
Зарничка	—	2	—	2	0,5
Гималайский вьюрок	—	2	4	6	3,4
Всего	25	42	24	91	—
То же, %	0,9	1,7	0,9	3,5	—

Таблица 19

Распределение гнезд певчих птиц в сооружениях человека
(Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Под крышей строения	Под мостом	В штабеле кирпича	В металлической трубе	Под предметом на земле	В копне сена	Всего	
							абс.	%
Горная трясогузка	—	—	—	2	1	—	3	3,9
Маскированная трясогузка	61	—	1	2	—	—	64	86,5
Крапивник	—	—	—	—	—	2	2	1,6
Бледная завирушка	15	—	—	1	—	—	16	10,9
Обыкновенная горихвостка	18	—	—	1	—	—	19	90,5
Краснобрюхая горихвостка	1	—	—	—	—	—	1	—
Синяя птица	—	1	—	—	—	—	1	—
Деряба	—	1	—	—	—	—	1	0,6
Московка	—	—	1	—	—	—	1	4,5
Обыкновенная пищуха	1	—	—	—	—	—	1	6,2
Гималайский вьюрок	—	—	1	—	4	—	5	2,8
Всего	96	2	3	6	5	2	114	—
То же, %	3,8	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	4,5	—

лей выводят потомство не только многие виды воробьиных, но и утки, соколы, попугаи и даже дятлы (Dorst, 1962).

Типичные синантропы в субвысокогорье Тянь-Шаня отсутствуют, однако 11 видов певчих птиц могут гнездиться в различных сооружениях человека (табл. 19). Из них только для 2 — маскированной трясогузки и обыкновенной горихвостки — такое гнездование стало основным (соответственно 86,5 и 90,5% гнезд). Кроме них в жилых постройках человека сравнительно часто (10,9% гнезд) поселяется бледная завирушка, остальные виды гнездятся здесь редко, нерегулярно и преимущественно на сооружениях нежилого характера. Синантропность маскированной трясогузки особенно характерна именно для субвысокогорья, в лесном поясе и предгорьях эта птица гораздо чаще гнездится вне построек человека. Обыкновенная горихвостка, появившаяся в субвысокогорье Заилийского Алатау вероятнее всего полтора-два десятилетия назад, все это время была связана на гнездовье с человеческим жильем и только в последние годы стала осваивать близлежащие участки леса в пределах нескольких сотен метров.

Очень важный момент в распределении гнезд — экспозиция склона, влияние которой может быть как прямым (степень освещенности и обогрева самого гнезда), так и косвенным (различия в растительности). По наблюдениям в Заилийском Алатау, экспозиция склона влияет на размещение гнезд в основном косвенно, через растительные ассоциации. Так, виды, гнездящиеся главным образом на кустарнике и не связанные с настоящим еловым лесом, предпочитают южную, юго-восточную и восточную экспозиции склонов (бледная завирушка — 78,3% гнезд, черногорлая завирушка — 62,9, индийская пеночка — 70,5, обыкновенная чечевица — 83,3, арчовая чечевица — 72,2, арчовый дубонос — 65,1%), тогда как настоящие лесные птицы здесь гнездятся гораздо реже (пищуха — 42,8, джунгарская гаичка — 41,4, московка — 45,4, красношапочный вьюрок — 33,3, клест-еловик — 28,3, королек — всего 20% гнезд). Это вполне согласуется с распределением еловых лесов преимущественно по склонам северных и западных румбов. Подобная же закономерность прослеживается и у наземногнездящихся видов: не связанные с древостоем черногрудая красношейка, лесной и горный коньки предпочитают южные и восточные склоны соответственно в 89, 81 и 100% случаев. У лесных видов этот показатель значительно ниже, например: красноспинная и седоголовая горихвостки — в 63,9 и 44,0%, зарничка и зеленая пеночка — в 53,4 и 32,3%, крапивник — в 34,7% случаев. Различия в парах близких видов хорошо подчеркивают степень связи с лесом у каждого из них: седоголовая горихвостка и зеленая пеночка — более лесные птицы, чем красноспинная горихвостка и зарничка.

Особенностью распределения гнезд в субвысокогорье Заилийского Алатау является предпочтение склонов, ориентированных на восточную сторону горизонта, что прослеживается как на древесно-кустарниковых, так и на наземногнездящихся видах: на восточных и юго-восточных склонах найдено 49,4% гнезд, устроенных на кустах и деревьях, и 46,1% гнезд — на земле и скалах, тогда как на западных и юго-западных склонах — соответственно 17,1 и 18,2%.

Наиболее заметно это при раннем гнездовании, когда большинство птиц чаще предпочитают для гнездования склоны юго-восточной четверти горизонта: у лесного конька на этих склонах было устроено 84,2% гнезд в мае и 46,3% в июне — июле, у крапивника — соответственно 58 и 13%, бледной завирушки — 83 и 67, черногорлой завирушки — 66 и 57, черногрудой красношейки — 97 и 80, красноспинной горихвостки — 71 и 50, седоголовой горихвостки — 54 и 40, у дрозда-дерябы — 69 и 31%. По-видимому, температурный режим на этих склонах в мае благоприятнее для гнездования птиц, чем на западных и северных склонах, тогда как в июне и июле эти различия стираются.

Роль крутизны склона в гнездовании птиц не выяснена. Общие наблюдения позволяют предполагать, что она не имеет значения для древесно-кустарниковых птиц и вряд ли играет заметную роль в распределении наземных гнезд, которые располагаются как на почти горизонтальных площадках (в горах явление довольно редкое), так и на очень крутых склонах — до 60—70°. Наиболее предпочитаемый уклон — от 20—30 до 40—50°.

В ориентировке самих гнезд по сторонам света наблюдаются те же тенденции, что и при выборе экспозиции склона. Большинство гнезд на деревьях и кустах (в среднем 61,1%) помещается в южных и восточных частях крон. Лучше всего это выражено при гнездовании на арче и лиственных кустарниках (63,7—77,2%), слабее — при размещении гнезд на елях (59,1%). То же прослеживается и по видам, среди которых чаще всего располагают гнезда в южных и восточных частях крон именно кустарниковые обитатели: арчовая чечевица (84,6% гнезд на арче и 81,2% на елях), бледная завирушка (соответственно 71,4 и 62,9%), арчовый дубонос (около 70% на арче и елях), индийская пеночка (70,4% на арче). Первое место занимают гнезда, ориентированные на юг, второе — на юго-восток, третье — на восток.

У дуплогнездников южную и восточную ориентации летков гнезд связывают либо с мягкостью древесины на более освещенных местах (Зимин, 1969), либо с большим освещением внутренней полости дупла (Благосклонов, 1970). К сожалению, гнездящиеся в субвысокогорье московка и джунгарская

гаичка не дают материала для решения этого вопроса, поскольку нет заметного предпочтения какой-либо из частей горизонта.

У закрытых и полузакрытых гнезд, расположенных на земле, в камнях и сооружениях человека юго-восточная ориентация практически не выражена. Она характерна лишь для 3 обитателей луговых пространств с кустарником: лесного конька (80,4%), черногрудой красношейки (74,3%) и бледной завирушки (64%); у лесных жителей колеблется от 36,3 (крапивник) до 44,5% (зарничка). Интересно, что даже в парах близких видов более лесные виды имеют менее выраженную юго-восточную ориентацию гнезд, например красноспинная и седоголовая горихвостки (соответственно 54,9 и 38,1%); зарничка и зеленая пеночка (44,5 и 38,4%). Из синантропов южная и восточная ориентации гнезд преобладают только у маскированной трясогузки (30 гнезд из 47, или 64%).

От времени гнездования ориентация гнезд практически не зависит. Несколько большее, чем летом, предпочтение южных и восточных направлений входного отверстия при раннем гнездовании отмечено лишь у красноспинной (65,4 и 36,6%) и седоголовой (44,0 и 35,3%) горихвосток; едва заметное — у лесного конька (88,8% в мае и 78,3% в июне — июле) и черногрудой красношейки (78,1% в мае и 71% в июне — июле). У древесно-кустарниковых видов поздние гнезда даже чаще, чем ранние, имеют южную и восточную ориентации. Например, у дерябы на юг и восток ориентировано 42,8% гнезд, построенных в апреле, 50% майских и 65,4% июньских; у бледной завирушки — 65,8% майских и 77,1% более поздних; у черногорлой завирушки — соответственно 53 и 52,6%; у арчового дубоноса — 51,1 майских, столько же июньских, 84,6% июльских и 75% августовских (из числа устроенных на елях).

Из всего сказанного можно заключить, что в условиях субвысокогорья Заилийского Алатау ориентация гнезд в южную и восточную части горизонта имеет существенное значение для певчих птиц, населяющих открытые луговые участки и кустарниковые заросли (за исключением гнездящихся глубоко в норах, например гималайский вьюрок или обыкновенная каменка); для лесных обитателей, гнездящихся в кронах, юго-восточная ориентация гнезд имеет гораздо меньшее значение, а у гнездящихся на земле практически не выражена. К аналогичным выводам в условиях Северного Алтая пришли Э. А. Ирисов и В. А. Стахеев (1974).

Анализ приведенных материалов показывает, что в условиях субвысокогорья Заилийского Алатау лишь очень немногие виды консервативны в отношении мест расположения гнезд. Из дендрофильных к ним можно отнести желтоголового королька, клеста-еловика и, видимо, черную ворону; из назем-

ногнездящихся — обоих коньков, пеночек, оляпок, черногрудую красношейку, черноголового чекана и обыкновенную каменку; из птиц, гнездящихся на скалах, — синюю птицу. Следует подчеркнуть, что в субвысокогорье Заилийского Алатау, несмотря на довольно значительный материал по гнездованию зеленой пеночки и зарнички, не известно ни одного гнезда этих видов на деревьях или кустарниках, тогда как для других представителей этого рода (весничка, тяньковка) такие случаи известны (Oelke, 1961; Ковшарь, 1972 и др.).

Большинство видов певчих птиц проявляют в условиях субвысокогорья известную пластичность в выборе мест для устройства гнезд. Не менее 8 видов гнездятся на деревьях и кустах, столько же — на земле и скалах, а 5 видов (маскированная трясогузка, крапивник, бледная завирушка, деряба и московка) используют для устройства гнезд как древесно-кустарниковую растительность, так и поверхность земли, скалы и сооружения человека. Наиболее разнообразны места расположения гнезд у бледной завирушки, которая 45% гнезд устраивает на кустах арчи (1,4% — на лиственных кустарниках), 22,5% — на елях, 11,6% — на скалах, 11,0% — под крышами домов и других строений, 8,2% — на земле. По-видимому, такое разнообразие в какой-то мере отражает сложную историю становления этого вида (Козлова, 1952, 1966), но вместе с тем основной способ гнездования ($^2/_3$ гнезд на кустах и деревьях) близок к исходному для всего рода в отличие от высокогорных популяций данного вида, гнездящихся почти исключительно на земле (Кыдыралиев, 1962).

Как показали наблюдения за мечеными птицами, пластичность гнездовых инстинктов присуща не только популяции, но и отдельной особи. Одна самка бледной завирушки, например, за 3 сезона четыре раза гнездилась под крышей дома, пять раз — на елях (в том числе на нижних ветвях мощного старого дерева в 2,4 м от земли и на подросте, всего в 0,7 м) и по разу — в камнях и на кусте арчи. Другая самка после гибели гнезда на арче построила новое открыто на камне, а после гибели этого — третье гнездо под крышей дома.

Поскольку певчие птицы, как правило, используют гнездо единожды, они вынуждены каждый раз вить новое гнездо, даже при втором репродуктивном цикле в этом же сезоне. Использование старых гнезд — явление редкое (Исаков, Немцев, 1954; Olsson, 1963). В Заилийском Алатау мы всего пять раз наблюдали вторичное гнездование пары птиц в том же гнезде, где была первая кладка; четыре — у маскированной трясогузки и раз — у бледной завирушки; все эти гнезда помещались под крышами домов. Еще реже занимаются прошлогодние гнезда, что и понятно, так как за зиму плохо укрытые гнезда частично сгнивают, а хорошо укрытые служат убе-

жищем для самых различных паразитических беспозвоночных. Только один вид — синяя птица — в условиях большого дефицита удобных для гнездования мест регулярно занимает свои прошлогодние гнезда: в Заилийском Алатау одно гнездо синие птицы использовали ежегодно с 1971 по 1975 г. Только раз отметили мы занятие старого гнезда крапивником: в 1971 г. оно пустовало, а в 1974 г. пара крапивников вывела в нем птенцов; аналогичный случай упоминает Э. Ф. Родионов (1968, 1970).

Однако при изъятии старых гнезд освободившиеся места охотно занимаются как той же парой, так и любой другой данного вида, а в некоторых случаях и чужого вида. В Заилийском Алатау в 1971—1976 гг. мы регулярно убирали гнезда после вылета птенцов (и после гибели), в результате чего наблюдали 63 случая повторного гнездования в 47 местах представителей 17 видов певчих птиц. Чаще других освободившиеся места прошлогодних гнезд занимает бледная завирушка (15 случаев в 11 местах, в том числе: 4 — под крышей дома, 5 — на елке и 2 — на арче), реже — маскированная трясогузка (6 раз), джунгарская гаичка (5), крапивник, зеленая пеночка и обыкновенная горихвостка (по 3 раза); всего по одному случаю отмечено гнездование на старом месте у следующих 11 видов: горная трясогузка, лесной конек, обе оляпки, черногрудая красношейка, красноспинная и седоголовая горихвостки, зарничка, черный дрозд, гималайский вьюрок и арчовый дубонос. В 13 случаях из 47 (21%) использовались места прошлогодних гнезд под крышами домов, в 17 (36%) — в различного рода земляных нишах и норках, в 7 (15%) — на ветвях елей, в 4 — в дуплах, в 4 — в кустах арчи и по разу — на полочке скалы и в металлической трубе. В 11 местах птицы гнездились по три раза, в 2 — по четыре и в 2 — даже по пять раз, в остальных 32 местах — по два раза.

Подобные факты обычно приводят в качестве примера гнездового консерватизма, когда говорят, что такая-то пара в течение стольки-то лет гнездилась под крышей такого-то дома. Однако, как показывают данные кольцевания и мечения, эти факты свидетельствуют не столько о консерватизме, сколько о совпадении требований к месту гнездования у разных пар. Только в 9 случаях из 43 (21%) на старом месте загнездилась та же пара, еще в 7 случаях (16%) в новой паре один из партнеров был прежним (четыре раза самец и три раза самка), в 13 случаях (30%) оба партнера были новыми. Еще в 9 случаях (21%) прошлогоднее место занимали птицы другого вида: после бледной завирушки — черногорлая (два раза, на ветках арчи и ели), маскированная трясогузка (под крышей дома) и горная трясогузка (в металлической трубе); после маскированной трясогузки — обыкновенная горихвостка (дважды, под крышей дома); после зеленой пеночки — седо-

головая горихвостка (под корнем ели; через год снова зеленая пеночка); после джунгарской гаички — московка (частое явление); после московки — обыкновенная горихвостка (в норе обрыва). Приведенные факты свидетельствуют о большой пластичности гнездостроительных инстинктов и о совпадении требований к местам для устройства гнезд у разных видов. Последнее особенно относится к случаям повторного гнездования на ветвях елей, арчи и на земле, т. е. в местах, которые никак нельзя считать дефицитными в горных условиях, в частности у верхней границы леса.

МАТЕРИАЛ ГНЕЗД

В субвысокогорье Заилийского Алатау в 1971—1974 гг. мы определили состав 700 гнезд 25 видов певчих птиц, собранных вскоре после вылета птенцов или их гибели. Материал взвешивали по фракциям в воздушно-сухом состоянии в лабораторных условиях. Встречаемость основных[1] групп материала показана в таблице 20. Как видно, наиболее постоянными компонентами являются травянистые растения и в первую очередь — злаки (встречены во всех гнездах 14 видов птиц из 19 приведенных в таблице, еще у 2 видов злаки отмечены почти во всех гнездах, у остальных 3 — в 74—86% гнезд). Разнотравье несколько уступает злакам: 100% встречаемость — у 7 видов, 90—100% — у 6, 50—90% — у 4 видов. На третьем и четвертом местах — мох и веточки деревьев и кустарников. Корешки встречены во всех гнездах лишь у 2 видов — горной трясогузки и обыкновенной горихвостки, а у 11 видов они отмечены менее чем в половине гнезд. Еще менее постоянным компонентом являются полосы луба и коры, обязательные только в гнездах арчового дубоноса. Очень варьирует также встречаемость утепляющих материалов — шерсти, волоса, пуха и перьев.

Еще больше количественные различия между основными группами материалов, а следовательно, различна и роль их в гнездовании разных видов птиц. Рассмотрим некоторые основные группы материалов.

Из веточек деревьев и кустарников наиболее часто используются для постройки гнезд еловые (67,4% по массе от всех отмеченных в разобранных гнездах веточек), реже (13,5%) — арчовые, что и понятно, поскольку еловые веточки очень хрупкие, легко отламываются и под кронами деревьев лежат иногда сплошным слоем, тогда как гибкие и прочные веточки арчи

[1] Кроме того, в гнездах нерегулярно и в небольших количествах отмечены: листья деревьев и кустарников, кусочки гнилой древесины, чешуйки еловых шишек и др.

на земле встречаются довольно редко. Веточный материал лиственных кустарников занимает промежуточное положение (19,1%). Используется он для создания прочного наружного каркаса гнезд и играет большую роль прежде всего для крон-ников. Так, у арчовой чечевицы каркас из веточек весит в сред-

Таблица 20

Встречаемость основных групп строительного материала в гнездах певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау, %

Число гнезд	Вид птицы	Веточки	Луб и кора	Злаки	Разнотравье	Корешки	Мох	Шерсть и волос	Пух и перья
20	Горная трясогузка	80	40	100	100	100	85	65	40
20	Маскированная трясогузка	80	55	95	90	90	30	95	65
68	Бледная завирушка	95	54	100	100	71	100	97	47
58	Черногорлая завирушка	100	76	100	100	24	98	79	33
42	Черногрудая красношейка	86	52	100	88	57	83	5	9
40	Красноспинная горихвостка	65	55	100	87	63	100	40	15
44	Седоголовая горихвостка	70	50	100	100	32	100	73	82
7	Обыкновенная горихвостка	43	72	86	100	100	14	86	100
11	Черный дрозд	100	55	100	100	27	90	0	0
30	Деряба	100	47	100	97	30	80	13	0
24	Индийская пеночка	37	79	100	100	46	12	28	100
98	Зарничка	60	95	100	89	39	100	40	16
43	Зеленая пеночка	55	35	100	42	31	100	19	33
6	Красношапочный вьюрок	16	34	83	67	17	100	100	17
78	Гималайский вьюрок	24	13	100	87	82	49	100	87
19	Обыкновенная чечевица	70	21	100	84	16	0	74	0
19	Арчовая чечевица	100	53	95	79	58	5	95	16
28	Клест-еловик	100	64	100	22	22	100	97	92
27	Арчовый дубонос	100	100	74	74	7	11	0	0

нем 40,4 г и составляет около 90% средней массы гнезда, у обыкновенной чечевицы — соответственно 10,4 г и 65%, клеста-еловика — 12,9 г и 40,3%, арчового дубоноса — 21,9 и 34,7%, дерябы — 31,7 г и 34,8% массы гнезда без земли. В обязательном порядке используют еловые веточки для оформления входа в гнездо крапивник и пищуха. Однако у некоторых дендрофильных видов роль веточного материала незначительна: у черного дрозда он составляет всего 8,6% массы гнезда (без земли), у бледной и черногорлой завирушек — соответственно 11,6 и 27,5%, различия между завирушками подчеркивают более лесной облик черногорлой. Желтоголовый королек, расписная синичка и индийская пеночка вообще обходятся без веточек.

При гнездовании в укрытиях на земле веточки играют заметную роль только у красноспинной и седоголовой горихвосток (соответственно 22,7 и 20,8% массы гнезда), у обыкновенной горихвостки встречаются лишь в качестве примеси (4,6%). У остальных наземных видов роль веточек в постройке незначительна: у горной трясогузки — 11,0, маскированной — 13,3% массы гнезда; у черногрудой красношейки, черноголового чекана, обыкновенной каменки, гималайского вьюрка они практически не встречаются, а в гнездах пеночек (зеленой и зарничек) могут быть обнаружены лишь в качестве примесей.

Еще меньше роль двух других групп материалов древесно-кустарникового происхождения — корешков и полосок луба и коры. Первые в наибольшем количестве встречены только в гнездах обыкновенной горихвостки и горной трясогузки (соответственно 34,3 и 29,3% средней массы гнезд этих видов). Кроме того, корешки — неотъемлемый компонент выстилки лотка гнезд синих птиц (Ковшарь, 1967, 1970). Интересно, что в гнездах маскированных трясогузок, в отличие от горных, корешки составляют только 9,9% общей массы, что не совсем понятно, так как гнездящаяся в тех же условиях обыкновенная горихвостка использует этот материал в большом числе (см выше). У остальных 15 видов корешки встречены в количестве не более 1—2 г на гнездо, они составили менее 10% общей массы гнезд. Полоски луба и коры — наиболее важный материал для арчового дубоноса, во всех без исключения гнездах которого ими выстилается лоток (в среднем 39,4 г на гнездо, или 53% общей массы). Сравнительно часто используют полоски луба

Таблица 21

Роль травянистых растений как гнездового материала для певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау*

Вид птицы	Макс. масса, г	Средняя масса (г) по годам					Кол-во от средней массы гнезда, %
		1971	1972	1973	1974	за 4 года	
1	2	3	4	5	6	7	8
Горная трясогузка	4,2 15,9	0,4 6,7	0,5 5,0	— —	1,8 5,2	0,8 5,6	4,4 30,9
Маскированная трясогузка	43,6 34,5	— —	1,9 15,9	4,4 15,6	15,0 11,2	10,5 13,2	18,2 22,8
Бледная завирушка	36,2 27,6	1,9 12,1	1,9 13,4	6,6 6,7	6,4 8,7	5,3 9,0	13,7 23,2
Черногорлая завирушка	10,6 10,5	2,0 1,1	5,7 1,3	2,5 1,2	1,7 4,5	3,4 2,1	11,9 7,3

Окончание таблицы 21

1	2	3	4	5	6	7	8
Черногрудая красношейка	36,6 / 12,0	19,6 / 0,3	21,1 / 1,2	16,9 / 1,3	12,0 / 5,6	17,6 / 1,8	58,6 / 6,0
Красноспинная горихвостка	6,5 / 22,7	1,2 / 1,0	0,9 / 0,5	1,2 / 2,4	0,9 / 5,5	1,0 / 3,2	2,7 / 8,5
Седоголовая горихвостка	4,1 / 10,7	0,9 / 1,8	1,3 / 2,4	1,0 / 2,2	0,3 / 3,4	0,9 / 2,3	3,3 / 8,4
Обыкновенная горихвостка	3,0 / 19,6	— / —	— / —	— / —	— / —	1,8 / 5,5	4,2 / 12,8
Черный дрозд	38,9 / 33,0	21,7 / 12,8	23,3 / 6,7	23,5 / 8,6	9,7 / 28,7	21,7 / 11,2	10,8 / 5,6
Деряба	55,8 / 41,7	22,1 / 11,5	16,6 / 10,4	24,0 / 6,0	19,3 / 7,6	20,8 / 8,8	22,8 / 9,7
Индийская пеночка	31,9 / 18,4	17,4 / 5,0	20,7 / 1,6	20,6 / 3,3	8,8 / 0,8	16,9 / 2,7	48,0 / 7,2
Зарничка	18,1 / 2,0	4,2 / 0,4	4,1 / 0,5	4,3 / 0,3	5,0 / 0,1	4,1 / 0,4	26,2 / 2,5
Зеленая пеночка	2,1 / 1,1	0,9 / 0,1	0,3 / 0,0	0,5 / 0,2	0,9 / 0,1	0,6 / 0,1	3,5 / 0,6
Красношапочный вьюрок	1,8 / 1,4	0,9 / 0,8	0,7 / 0,2	0,5 / 0,0	— / —	0,7 / 0,3	6,9 / 2,9
Гималайский вьюрок	21,3 / 7,5	— / —	10,8 / 1,1	10,2 / 1,5	— / —	10,3 / 1,1	62,8 / 6,6
Обыкновенная чечевица	11,5 / 11,3	— / —	6,4 / 9,2	6,9 / 1,2	7,7 / 2,3	7,1 / 3,6	44,4 / 22,5
Арчовая чечевица	8,1 / 9,5	2,6 / 2,0	1,0 / 4,8	2,5 / 1,1	2,2 / 0,4	2,1 / 1,8	4,7 / 4,0
Клест-еловик	8,8 / 1,4	1,3 / 0,0	2,2 / 0,1	— / —	0,5 / 0,2	1,5 / 0,1	4,7 / 0,3
Арчовый дубонос	8,3 / 27,6	— / —	— / —	1,1 / 3,1	0,5 / 0,5	0,9 / 2,4	1,4 / 3,8

* Числитель — злаки, знаменатель — разнотравье.

и арчи пеночки — зарничка (12,8% общей массы гнезда) и индийская (8,2%), а также маскированная трясогузка (7,3%); остальные виды — в гораздо меньшей мере. Интересно, что в арчовых лесах Западного Тянь-Шаня роль полос луба в строительстве гнезд больше, особенно у разных видов славок и дерябы (Ковшарь, 1966).

Наиболее распространенный строительный материал гнезд певчих птиц — части стеблей и листьев травянистых растений (табл. 21). Они составили более половины средней массы гнезда у 5 видов птиц — обитателей лугов и кустарников (черногрудая красношейка, индийская пеночка, гималайский вьюрок и обыкновенная чечевица) и около 30—40% массы гнезда еще у 5 видов — обеих трясогузок, бледной завирушки, дерябы и зарнички. Меньшую роль высшие травянистые растения играют при гнездовании черногорлой завирушки, черного дрозда и всех горихвосток (10—20% массы гнезда) и совсем незначительную (менее 10%) для арчовой чечевицы, арчового дубоноса, клеста-еловика, красношапочного вьюрка и зеленой пеночки. Нетрудно заметить, что, чем более лесной вид птицы, тем меньшую роль играют в строительстве гнезда стебли и листья трав. Особенно хорошо это заметно при разделении трав на две группы — злаки и разнотравье. Первые свойственны в основном обитателям открытых пространств — будь то луга (черногрудая красношейка, гималайский вьюрок) или зарослей невысоких кустарников (индийская пеночка, обыкновенная чечевица и др.). В гораздо меньшей степени используют злаки типично лесные птицы, совсем без них обходятся синицы, желтоголовый королек и обыкновенная пищуха. Обращает на себя внимание стабильность использования злаков и разнотравья в годы с различными погодными условиями (см. табл. 21).

Следующий материал — мох, наоборот, свойствен гнездам лесных видов птиц (табл. 22). Особенно показательны в этом отношении пары близких видов, например бледная и черногорлая завирушки, зарничка и зеленая пеночка. В каждой из них второй вид как более лесной теснее связан со мхом при строительстве гнезда. Из видов, не указанных в таблице 22, следует упомянуть синиц, желтоголового королька и особенно крапивника, а также околоводных обитателей — обеих оляпок и синюю птицу. Все они в больших количествах используют мох при постройке гнезд. Практически не пользуются мхом оба вида чечевиц (у обыкновенной он вообще не обнаружен) и арчовый дубонос, а также индийская пеночка.

В качестве теплоизолирующих материалов обычно используются шерсть и волос млекопитающих, несколько реже — перья и пух птиц (табл. 23). Наиболее утеплены гнезда у индийской пеночки, красношапочного вьюрка, обыкновенной горихвостки, маскированной трясогузки, а также у крапивника,

Таблица 22

Мох как строительный материал гнезд певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Макс. масса, г	Средняя масса (г) по годам					Кол-во от массы гнезда, %
		1971	1972	1973	1974	за 4 года	
Горная трясогузка	11,3	0,5	3,1	—	3,7	2,8	15,5
Маскированная трясогузка	28,7	—	9,9	—	0,2	5,1	8,3
Бледная завирушка	34,2	4,3	7,0	10,0	8,2	8,4	21,6
Черногорлая завирушка	23,3	11,6	9,7	12,5	10,4	10,8	38,1
Черногрудая красношейка	13,6	9,0	4,0	3,4	4,5	3,9	13,0
Красноспинная горихвостка	48,5	26,0	24,8	20,0	29,6	24,6	65,6
Седоголовая горихвостка	36,6	15,3	14,6	16,5	29,6	17,8	59,0
Обыкновенная горихвостка	31,9	—	—	—	—	18,5	43,2
Черный дрозд	21,2	3,7	2,3	4,3	21,2	5,3	2,6
Деряба	80,8	6,4	20,4	7,5	2,1	7,7	3,6
Индийская пеночка	0,2	—	—	—	0,1	0,1	0,2
Зарничка	13,4	4,4	3,9	4,2	5,2	4,4	28,2
Зеленая пеночка	35,8	15,2	15,0	15,2	13,3	14,4	85,2
Красношапочный вьюрок	2,6	1,4	0,5	1,7	—	1,2	11,4
Гималайский вьюрок	10,2	—	0,9	0,2	—	1,0	6,1
Арчовая чечевица	0,1	—	0,1	—	—	0,1	0,2
Клест-еловик	12,6	3,9	4,9	—	6,3	4,8	15,0
Арчовый дубонос	1,8	—	—	0,1	—	0,1	0,1

желтоголового королька, расписной синички и обеих синиц (московки и джунгарской гаички), не приведенных в таблице 23. Как видно, это гнезда, расположенные либо на ветвях деревьев и кустов, либо в дуплах и пустотах под крышами домов. Слабо утеплены наземные гнезда (горной трясогузки, красноспинной и седоголовой горихвосток, зарнички и зеленой пеночки). Эта тенденция достаточно хорошо прослеживается и в пределах одного вида — бледной завирушки, устраивающей гнезда наиболее разнообразно; под крышами домов в них в среднем по 11,2 г шерсти в лотке, на елях — 7,5, арче — 6,2, земле — 4,1 г. По-видимому, это связано с более мягким температурным режимом у поверхности земли.

Принято считать, что гнезда ранних кладок утеплены гораздо больше, чем поздних. В действительности, наблюдается лишь слабая тенденция к уменьшению теплой выстилки и общей массы поздних гнезд (табл. 24).

При этом индивидуальные вариации очень велики, и нередко гнезда, построенные в июле и даже в августе (у завирушек), имеют бóльшую теплую выстилку, чем майские. Тенденция к упрощению гнездовой постройки при позднем гнездова-

Таблица 23

Теплоизолирующие материалы в гнездах певчих птиц субвысокогорья Заилийского Алатау*

Вид птицы	Макс. масса, г	Средняя масса (г) по годам					Кол-во от массы гнезда, %
		1971	1972	1973	1974	за 4 года	
Горная трясогузка	4,3 / 0,1	1,2 / 0,0	1,4 / 0,0	— / 0,0	1,5 / 0,0	1,2 / 0,0	6,6
Маскированная трясогузка	30,8 / 0,2	— / —	13,2 / 0,0	19,5 / 0,0	10,5 / 0,1	12,5 / 0,1	20,4
Бледная завирушка	13,5 / 0,9	5,5 / 0,0	6,8 / 0,0	6,2 / 0,0	6,8 / 0,1	6,5 / 0,0	16,7
Черногорлая завирушка	9,8 / 0,3	1,2 / 0,2	2,1 / 0,0	2,4 / 0,1	2,1 / 0,0	2,0 / 0,0	7,0
Красноспинная горихвостка	4,6 / 0,3	— / —	0,9 / 0,0	1,8 / 0,0	0,6 / 0,1	0,9 / 0,0	2,4
Седоголовая горихвостка	5,0 / 3,7	0,3 / 0,2	0,7 / 0,6	0,8 / 0,3	1,3 / 0,8	0,8 / 0,3	3,6
Обыкновенная горихвостка	19,8 / 10,4	— / —	— / —	— / —	— / —	5,6 / 4,7	24,0
Деряба	3,2 / 0,1	— / —	0,9 / —	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	0,1 / 0,0	0,0
Индийская пеночка	13,0 / 10,9	10,5 / 5,4	4,6 / 4,7	9,4 / 5,7	1,3 / 3,4	7,2 / 4,8	32,2
Зарничка	5,8 / 0,4	0,1 / 0,0	0,3 / 0,0	0,4 / 0,0	0,2 / 0,1	0,2 / 0,0	1,2
Зеленая пеночка	0,4 / 0,5	— / —	0,1 / 0,0	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	0,0
Красношапочный вьюрок	7,3 / 0,0	4,7 / 0,0	3,9 / —	3,8 / —	— / —	4,1 / 0,0	39,0
Гималайский вьюрок	7,6 / 2,2	— / —	1,4 / 0,2	1,4 / 0,3	— / —	1,3 / 0,3	9,8
Обыкновенная чечевица	1,5 / —	— / —	0,6 / —	0,5 / —	0,3 / —	0,4 / —	2,5
Арчовая чечевица	8,6 / 0,1	1,5 / 0,0	3,4 / 0,0	5,8 / 0,1	4,7 / —	3,9 / 0,0	8,6
Клест-еловик	8,5 / 0,8	1,9 / 0,3	2,0 / 0,4	— / —	1,8 / 0,1	1,9 / 0,3	7,0

* Числитель — шерсть и волос, знаменатель — пух и перья.

Таблица 24

Выстилка лотка ранних и поздних гнезд некоторых видов певчих птиц
(Заилийский Алатау)

Вид птицы	Средняя масса, г				Общая масса гнезда, г	
	шерсти и волоса		пуха и перьев			
	Май	Июнь-Июль	Май	Июнь-Июль	Май	Июнь-Июль
Горная трясогузка	1,5	1,2	0,0	0,0	19,7	17,2
Маскированная трясогузка	12,4	10,7	0,0	0,0	51,6	68,1
Бледная завирушка	6,7	6,1	—	—	43,7	37,1
Черногорлая завирушка	1,3	1,5	—	—	34,1	24,5
Красноспинная горихвостка	0,5	0,2	—	—	42,7	31,2
Седоголовая горихвостка	0,9	0,2	0,7	0,1	28,0	25,8

нии прослеживается также на меченых особях, например у бледной завирушки. Однако утепленность гнезда и здесь меняется очень мало. Годичные изменения утепленности лотков гнезд также не обнаруживают прямой зависимости от погодных условий сезона. Так, в наиболее холодном и дождливом 1972 г. у целого ряда видов птиц лотки гнезд были утеплены не лучше, а у некоторых (красноспинная и седоголовая горихвостки, индийская пеночка, арчовая чечевица) даже хуже, чем в сухом и жарком 1973 г. (см. табл. 23). Нет прямой зависимости утепленности гнезд и от экспозиции склона (табл. 25). У гнездящейся на кустах завирушки и наземногнездящихся горихвосток гнезда на южных склонах (в том числе юго-восточных и юго-западных) в среднем даже более утеплены, чем на северных.

Таблица 25

Выстилка лотка гнезд, расположенных на склонах разной экспозиции
(Заилийский Алатау)

Вид птицы	Среднее кол-во шерсти, г			
	Север	Юг	Восток	Запад
Бледная завирушка	3,8	6,7	7,4	5,6
Черногорлая завирушка	0,9	2,2	0,8	2,2
Красноспинная горихвостка	0,2	0,1	0,8	0
Седоголовая горихвостка	0,6	1,5	0,9	0,4

По-видимому, утепление лотка гнезда имеет намного меньшее функциональное значение, чем обычно принято считать. Гораздо большее влияние оказывает режим пребывания на гнезде самки, насиживающей яйца или обогревающей птенцов. Кроме того, теплоизоляционную функцию выполняет, видно,

сама стенка гнезда, так как ранние гнезда у большинства видов заметно массивнее, чем поздние. Об этом же свидетельствует увеличение размеров гнезд по мере возрастания абсолютной высоты на Алтае (Ирисов, Стахеев, 1974).

Таковы вкратце основные группы естественных материалов, из которых певчие птицы вьют гнезда в условиях субвысокогорья. Однако в местах, где проявляется деятельность человека (а в условиях субвысокогорья влияние антропогенного фактора за последние годы возросло очень сильно), многие виды используют материалы искусственного происхождения, а некоторые, наиболее синантропные, даже отдают им предпочтение, например маскированная трясогузка и обыкновенная горихвостка (табл. 26). Иногда привязанность к определенно-

Таблица 26

Встречаемость материалов искусственного происхождения в гнездах певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Число гнезд, в которых использован материал								Всего гнезд с искусственными материалами	
	бумага	вата	пакля, веревка	нитки	ткань	синтетика	металлическая фольга	проволока	абс.	%
Горная трясогузка	1	—	5	—	1	1	—	—	8	40,0
Маскированная трясогузка	13	8	10	12	11	—	—	2	18	90,0
Бледная завирушка	7	4	12	17	4	1	—	—	31	45,6
Черногорлая завирушка	—	1	3	5	—	5	—	—	10	17,2
Красноспинная горихвостка	2	—	—	—	—	1	—	—	3	7,5
Седоголовая горихвостка	—	1	1	1	—	4	—	—	6	11,3
Обыкновенная горихвостка	2	—	6	6	1	2	1	—	7	100
Черный дрозд	1	—	1	—	—	—	—	—	2	18,2
Деряба	1	1	4	4	1	2	1	—	7	23,3
Индийская пеночка	—	—	—	—	—	—	1	—	1	4,1
Зарничка	3	3	—	2	—	2	—	—	10	10,2
Зеленая пеночка	—	—	—	—	—	3	—	—	3	7,0
Желтоголовый королек	—	1	1	—	—	1	—	—	1	50,0
Московка	—	—	1	—	—	—	—	—	1	16,6
Обыкновенная пищуха	—	—	—	1	—	—	—	—	1	100
Красношапочный вьюрок	—	—	1	2	—	1	—	—	3	50,0
Гималайский вьюрок	2	5	4	4	—	—	2	—	15	19,2
Арчовая чечевица	—	—	4	2	—	3	—	—	5	26,3
Клест-еловик	11	2	—	17	1	—	—	1	18	64,2
По всем видам	43	26	53	73	19	26	5	3	150	21,4

му роду строительного материала бывает довольно прочно закреплена в стереотипе поведения. Например, одна самка маскированной трясогузки, построившая гнездо с большим количеством папиросных окурков в наружном слое, через 2 нед после его изъятия соорудила на том же месте точно такое. На вто-

ром месте после маскированной трясогузки и обыкновенной горихвостки находятся бледная завирушка, красношапочный вьюрок и клест-еловик, у которых материалы искусственного происхождения встречаются примерно в половине гнезд. Сравнительно редко используют искусственные заменители красноспинная и седоголовая горихвостки, зарничка, индийская и зеленая пеночки, а у черногрудой красношейки, обыкновенной чечевицы и арчового дубоноса такие материалы не встречены ни разу. Чаще других материалов используются нитки (29,4% случаев), пакля и обрывки веревок или шпагата (21,3%), кусочки бумаги (17,3%), реже вата и синтетические материалы (по 10,5%), ткань (7,7%) и очень редко металлические предметы (фольга и проволока, вместе 3,2% случаев, отмечены у 6 видов птиц).

КОЛИЧЕСТВО И СОСТАВ ПТЕНЦОВОГО КОРМА

Общее количество получаемого птенцами корма зависит от частоты приноса его родителями и величины разовой порции. Для выяснения частоты кормления птенцов нами проведены наблюдения в течение 2130 ч у 184 гнезд 33 видов певчих птиц (табл. 27).

Приведенные в таблице 27 сведения подтверждают общеизвестные принципиальные различия в частоте кормления птенцов у насекомоядных и зерноядных видов певчих птиц. Если первые приносят сравнительно небольшие порции корма, которые отдают одному-двум, редко большему числу птенцов, то птицы, выкармливающие птенцов семенами, приносят, как правило, помногу корма, который распределяют между всеми птенцами. При этом нередко одного приноса корма хватает на несколько кормлений, что и делает обогревающая птенцов самка в отсутствие самца, собирающего в это время новый запас корма. Подобную картину наблюдали у краснокрылого чечевичника, красношапочного вьюрка и клеста-еловика. Вследствие этого, а также из-за более длительного переваривания растительных кормов их приносят редко — в среднем раз в час-полтора. Частота прилетов с кормом таких зерноядных птиц очень стабильна и не обнаруживает зависимости от количества птенцов в выводке или их возраста. Особенно заметно это у видов, имеющих специальные подъязычные мешки для переноса большого количества мелких семян, — гималайского вьюрка, краснокрылого чечевичника и др. (Ковшарь, Некрасов, 1965, 1967), у которых количество приносимого корма регулируется степенью наполнения этих мешков. Характерно, что те зерноядные виды, у которых животные корма играют заметную роль в выкармливании птенцов, прилетают

Таблица 27

Частота кормления птенцов у некоторых видов певчих птиц в субвысокогорье Тянь-Шаня

Вид птицы	Объем наблюдений		Среднее число кормлений в час птенцов разного возраста	
	кол-во часов	кол-во гнезд	неоперенных (1—7сут)	оперенных (8—14сут)
Горная трясогузка	79	10	6,3	13,7
Маскированная трясогузка	163	15	8,7	15,1
Лесной конек	98	10	4,8	7,5
Обыкновенная оляпка	32	1	4,4	14,9
Бурая оляпка	19	2	13,5	38,5*
Крапивник	32	1	7,4	12,5
Бледная завирушка	300	20	5,1	9,1
Черногорлая завирушка	72	8	3,8	13,0
Черногрудая красношейка	79	11	6,3	12,0
Красноспинная горихвостка	95	8	6,5	10,8
Седоголовая горихвостка	63	7	5,9	6,8
Горихвостка чернушка	76	6	8,4*	15,7*
Обыкновенная горихвостка	124	9	9,1	20,9
Черноголовый чекан	20	2	3,4	7,2
Синяя птица	37	2	3,1*	7,9*
Черный дрозд	24	3	4,7	9,0
Деряба	68	4	3,0	5,5
Он же	26	2	2,5*	7,1*
Серая славка	17	2	5,3*	8,1*
Индийская пеночка	80	6	4,4	11,1
Зарничка	131	15	14,0	31,5
Зеленая пеночка	60	3	5,8	14,8
Желтоголовый королек	51	6	9,3	11,6
Он же	13	1	—	16,4**
Джунгарская гаичка	32	1	10,2	25,0
Рыжешейная синица	33	3	3,7*	5,8*
Московка	32	3	9,2	21,8
Она же	7	1	—	21,1**
Обыкновенная пищуха	30	1	8,7	15,6
Красношапочный вьюрок	4	1	1,2	—
Краснокрылый чечевичник	32	2	0,8*	1,1*
Гималайский вьюрок	72	8	2,3	1,9
Обыкновенная чечевица	21	2	0,9	—
Арчовая чечевица	33	2	—	1,1
Клест-еловик	26	2	1,0	1,4
Арчовый дубонос	49	4	2,1	3,8
Всего	2130	184	—	—

Примечание. Основная часть наблюдений проведена в субвысокогорье Заилийского Алатау; сведения, полученные в Таласском Алатау, отмечены звездочкой, в Кунгей-Алатау — двумя звездочками.

к гнезду гораздо чаще других вьюрковых, например гималайский вьюрок, арчовый дубонос.

У преимущественно насекомоядных птиц частота прилетов взрослых с кормом — показатель интенсивности кормления птенцов. Она может зависеть от многих причин: количества птенцов в выводке, их возраста, величины и числа приносимых за раз кормовых объектов, погодных условий и др. Как видно из таблицы 27, оперившихся птенцов большинство видов певчих птиц кормит в 1,5—3 раза чаще, чем неоперенных. Особенно это подтвердилось наблюдениями над одними и теми же птенцами вскоре после вылупления и незадолго до оставления ими гнезда, проведенными нами за рядом видов в Заилийском Алатау (табл. 28). Наиболее заметен подъем интенсивности кормления в первую неделю пребывания птенцов в гнездах (см. сведения о горной трясогузке, бледной завирушке, индийской пеночке), в течение второй недели у некоторых видов (индийская пеночка, желтоголовый королек) частота кормления птенцов практически не меняется.

Обращает на себя внимание зависимость частоты прилетов от размера и количества приносимых за раз кормовых объектов. Так, зарничка, которая выкармливает птенцов в основном очень мелкими объектами (тли, двукрылые), прилетает к гнезду чаще всех других птиц — до 791 раза в день. Близкий вид — зеленая пеночка, имеющая примерно тот же спектр питания (см. ниже), но приносящая большие порции и к тому же менее плодовитая, кормит птенцов реже (см. табл. 28). В Таласском Алатау нам удалось наблюдать, как пара бурых оляпок, носивших по одному мелкому объекту за один раз, покормила в гнезде 5 оперившихся птенцов 578 раз за день (Ковшарь, 1966а), тогда как белобрюхая оляпка, приносящая огромные пучки корма, прилетает к гнезду реже. Те же различия наблюдаются между обыкновенной горихвосткой, кормящей птенцов мелкими объектами, и живущими бок о бок с ней красноспинной и седоголовой горихвостками. Даже одна пара, переключившись временно на другой вид корма, способна резко изменить частоту кормления птенцов (см. табл. 28, маскированная трясогузка).

Гораздо меньше на частоту кормления влияет величина выводка. Наши наблюдения в Заилийском Алатау показывают, что, хотя при увеличении выводка возрастает и количество прилетов с кормом, второе, как правило, отстает от первого. В результате в больших выводках на долю каждого птенца приходится в среднем меньше корма, чем в маленьких. Так, у горной трясогузки каждый 11-суточный птенец получает в час: в гнезде с 3 птенцами — 4,6, с пятью — 3,1, с шестью — 2,2 порции корма; 12-суточный птенец маскированной трясогузки и лесного конька: в гнезде с 3 птенцами — соответственно по 3,7

и 3,1, с 4 — по 2,6 и 2,3 порции. Аналогичная тенденция отмечена у бледной и черногорлой завирушек, а у красноспинной горихвостки и пеночки-зарнички мы проверили это экспериментально, перекладывая птенцов в гнездах (Ковшарь, 1979а). При этом в искусственно уменьшенном выводке «кормовая

Таблица 28

Рост активности кормления птенцов за время пребывания их в гнезде
(Заилийский Алатау)

Вид птицы	Птенцы		Число прилетов с кормом за день (5-21ч)	Рост активности кормления, число раз
	кол-во	возраст, сут		
Горная трясогузка	5	2—8	88—212	2,4
Маскированная трясогузка	5	3—14	152—289	1,9
Она же (2-я кладка той же пары)	5	2—12	119—184	1,5
Обыкновенная оляпка	4	2—18	71—239	3,3
Крапивник	6	3—16	119—200	1,7
Бледная завирушка	4	2—9	49—115	2,3
Она же (другая пара)	5	3—10	70—145	2,1
Черногорлая завирушка	5	2—10	72—223	3,1
Черногрудая красношейка	4	2—13	79—244	3,1
Красноспинная горихвостка	4	2—13	101—171	1,7
Обыкновенная горихвостка	6	2—12	135—496	3,7
Деряба	4	2—11	50—101	2,0
Индийская пеночка	5	2—8	71—120	1,7
Она же (другая пара)	4	8—13	174—175	1,0
Зарничка	6	3—11	288—791	2,7
Зеленая пеночка	4	4—13	100—227	2,3
Желтоголовый королек	6	6—15	140—159	1,1
Джунгарская гаичка	6	2—19	130—400	3,1
Обыкновенная пищуха	3	10—17	131—234	1,8
Гималайский вьюрок	4	1—15	32—37	1,1

нагрузка» на одного птенца увеличивалась, а в искусственно увеличенном — уменьшалась, хотя общее направление изменений числа прилетов повторяло направление изменений величин выводков. Эти данные свидетельствуют об ограниченных возможностях увеличения выводка у данных видов в условиях субвысокогорья.

Суточная продолжительность выкармливания птенцов в Тянь-Шане около 16 ч. Многочисленные визуальные наблюдения у гнезд ряда видов и записи актографов у джунгарской гаички, гималайского вьюрка, маскированной трясогузки, обыкновенной горихвостки, индийской пеночки и других видов показали, что в Заилийском Алатау певчие птицы начинают кормить птенцов около 5 ч (редко раньше), а заканчивают

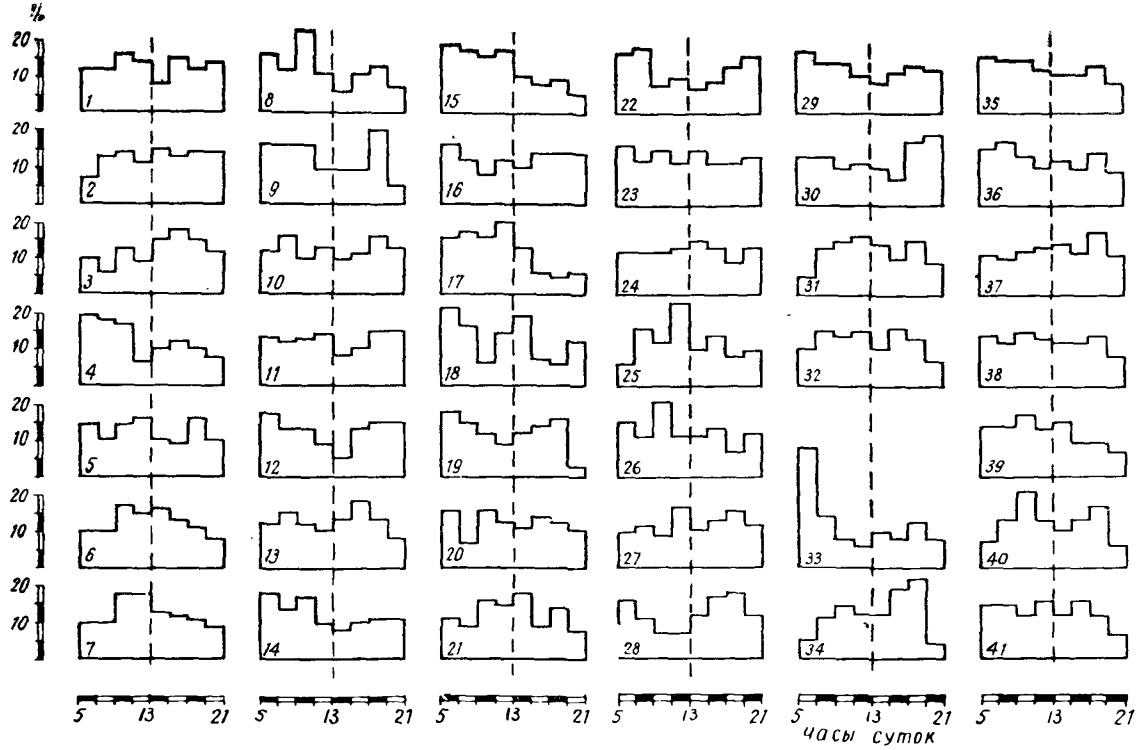


Рис. 9. Режим кормления птенцов в течение дня (число прилетов с кормом в процентах от суммы прилетов за данный день) у певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау: *1, 2* — горная трясогузка; *3—6* — маскированная трясогузка; *7* — обыкновенная оляпка; *8, 9* — крапивник; *10, 11* — лесной конек; *12—15* — бледная завирушка; *16, 17* — черногорлая завирушка; *18, 19* — черногрудая красношейка; *20, 21* — красноспинная горихвостка; *22, 23* — обыкновенная горихвостка; *24* — черный дрозд; *25, 26* — деряба; *27—30* — индийская пеночка; *31, 32* — зарничка; *33, 34* — зеленая пеночка; *35, 36* — желтоголовый королек; *37, 38* — джунгарская гаичка; *39* — московка; *40, 41* — обыкновенная пищуха

Таблица 29

Режим кормления птенцов некоторых певчих птиц в Заилийском Алатау, %

Вид птицы	Дата	Распределение прилетов с кормом по времени			
		5—9ч	9—13ч	13-17ч	17-21ч
Горная трясогузка	19/VII 1971	22,8	29,5	22,7	25,0
Она же (та же пара)	25/VII 1971	20,1	24,9	27,3	27,7
Маскированная трясогузка	30/V 1972	16,8	22,5	33,5	27,2
Она же (та же пара)	11/VI 1972	36,7	23,2	22,1	18,0
» » (другая пара)	13/VII 1972	24,4	30,3	19,2	26,1
» » (та же пара)	22/VII 1972	19,6	31,5	29,4	19,5
Обыкновенная оляпка	3/VII 1972	19,6	35,4	24,5	20,5
Крапивник	20/VII 1971	28,7	33,9	17,4	20,0
Она же (та же пара)	2/VIII 1971	32,4	24,2	18,2	25,2
Лесной конек	13/VII 1975	28,2	22,7	20,9	28,2
Он же (другая пара)	24/VI 1976	24,1	27,7	17,8	30,4
Бледная завирушка	30/VII 1971	29,7	22,2	18,5	29,6
Она же (та же пара)	6/VIII 1971	26,5	21,2	31,0	21,3
» » (другая пара)	24/VII 1972	32,4	26,8	18,2	22,6
» » (другая пара)	31/VII 1972	35,4	32,7	18,0	13,9
Черногорлая завирушка	28/VII 1971	28,7	20,5	23,4	27,4
Она же (та же пара)	5/VIII 1971	32,9	36,4	19,5	11,2
Черногрудая красношейка	21/VI 1972	37,2	20,0	25,7	17,1
Она же (та же пара)	2/VII 1972	33,4	21,3	26,6	18,7
Красноспинная горихвостка	21/VII 1971	23,7	28,7	24,8	23,8
Она же (та же пара)	1/VIII 1971	19,8	31,0	27,5	21,7
Обыкновенная горихвостка	5/VII 1972	35,5	18,5	16,4	29,6
Она же (та же пара)	15/VII 1972	27,0	25,0	25,0	23,0
Черный дрозд	31/V 1975	24,1	25,3	28,0	22,6
Деряба	15/V 1974	22,0	36,0	24,0	18,0
Она же (та же пара)	24/V 1974	26,0	32,0	24,0	18,0
Индийская пеночка	5/VII 1971	21,7	26,3	23,5	28,5
Он же (та же пара)	10/VII 1971	27,0	14,4	28,7	29,9
» » (другая пара)	3/VII 1971	31,4	24,2	19,4	25,0
	9/VII 1971	25,4	21,5	17,4	35,7
Зарничка	12/VII 1972	18,6	31,2	25,2	25,0
Она же (та же пара)	20/VII 1972	25,3	28,9	26,3	19,5
Зеленая пеночка	29/VI 1973	47,0	14,0	18,0	21,0
Она же (та же пара)	8/VII 1973	15,9	26,1	31,9	26,1
Желтоголовый королек	21/VI 1973	30,5	26,5	22,5	20,5
Он же (та же пара)	30/VI 1973	32,5	22,5	21,9	23,1
Джунгарская гаичка	12/VI 1971	21,0	24,7	26,1	28,2
Она же (та же пара)	29/VI 1971	26,5	27,5	23,5	22,5
Московка	30/VI 1972	28,3	30,4	24,6	16,7
Обыкновенная пищуха	20/VI 1972	19,3	34,1	23,7	22,9
Она же (та же пара)	27/VI 1972	28,2	27,2	26,3	18,3
Среднее по всем видам	—	26,4	26,8	24,2	22,6

между 20 и 21 ч. В краткости этого периода суточной активности и состоит одно из самых важных отличий Тянь-Шаня (и других южных гор) от северных аналогов его высокогорья и субвысокогорья — тундры, лесотундры и таежных районов, где световой день летом длиннее (Новиков, 1949, 1959; Vlijm, 1961; Касаткин, 1963 и др.), а следовательно, и возможности птиц в смысле поиска пищи больше.

В течение дня активность кормления птенцов непостоянна, что достаточно хорошо иллюстрируется 41 наблюдением в течение дня у 23 гнезд 19 видов певчих птиц в Заилийском Алатау (рис. 9). Однако концентрации числа прилетов с кормом на какое-либо одно время суток нет. В большинстве случаев на первую половину дня (до 13 ч) приходится лишь немногим более половины суточного числа прилетов с кормом (в среднем 53,3%), однако в зависимости от погодных условий даже у одной пары показатель этот может сильно варьировать, например у пары горных трясогузок — 52,3 и 45,0%; маскированных трясогузок — 39,3, 59,9, 54,7 и 51,1%; черногорлых завирушек — 49,2 и 69,3%; зеленых пеночек — 61,0 и 42,0% (табл. 29). Наибольшая доля числа прилетов в течение первой половины дня — 69,3, наименьшая — 42%.

Принято считать, что в утренние и вечерние часы частота кормления птенцов у насекомоядных певчих птиц выше, чем в остальное время. Однако в условиях субвысокогорья такой четкой зависимости не наблюдается, что иллюстрирует рисунок 9, где материал сгруппирован по 2-часовым промежуткам времени. Как видно, только в одном случае из 41 наблюдался резко выраженный утренний максимум и ни одного столь же резко выраженного вечернего, хотя в небольшой степени в предпоследние 2 ч интенсивность кормления возрастала не раз. Прослеживается в общем и снижение активности кормления в середине дня, однако степень его и точное время очень сильно варьируют.

При сопоставлении этих же материалов, обработанных по 4-часовым отрезкам времени, обращает на себя внимание тот факт, что во вторые 4 ч (с 9 до 13 ч) частота кормления не только не ниже, но в ряде случаев (и в среднем) даже выше, чем ранним утром (см. табл. 29). Столь же неожиданно и преобладание числа кормлений птенцов в третьей четверти дня по сравнению с последней. Иными словами, с 9 до 17 ч птенцы получают корм даже несколько чаще, чем в утренние и вечерние часы. Это свидетельствует о довольно равномерном питании птенцов в течение дня, что может быть сопоставлено с плавным ходом температуры в течение суток в субвысокогорье (здесь нет резко выраженных полуденных пиков). Однако равномерность кормления птенцов в субвысокогорье нельзя понимать буквально. Она прослеживается на крупных отрезках

времени (2—4 ч) и складывается, как и вообще у певчих птиц, из периодически повторяющихся частых кормлений и длительных перерывов, что хорошо заметно уже на часовых интервалах (рис. 10 — то же, что рис. 9, фиг. 23).

Определенное влияние на интенсивность кормления птенцов оказывает состояние погоды и, прежде всего, осадки. Непродолжительный дождь слабой интенсивности мало отражается на частоте прилетов взрослых птиц с кормом. Например,

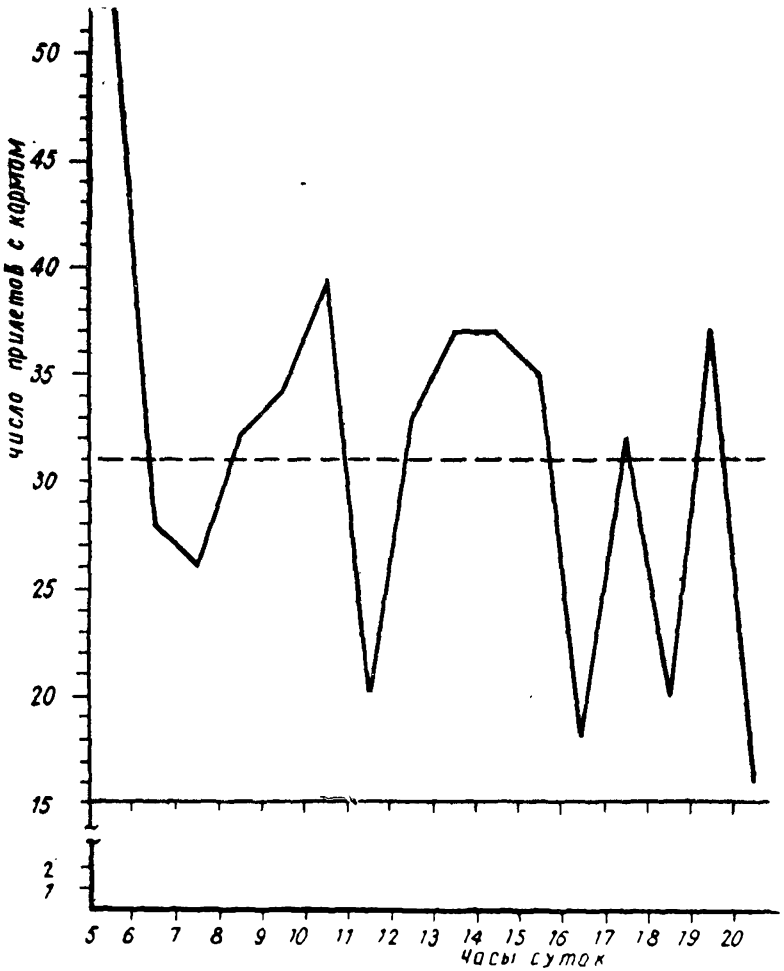


Рис. 10. Интенсивность кормления 6 птенцов обыкновенной горихвостки в возрасте 12 сут (Заилийский Алатау, 15 июля 1972 г.). Прерывистая линия — среднее число прилетов за 1 ч

30 июля 1971 г., в ясную погоду без осадков пара бледных завирушек принесла корм 4 двухсуточным птенцам 54 раза (в среднем 13,5 прилета на птенца), а 24 июля 1972 г., когда большую часть дня (с 11 до 19 ч) шел слабый моросящий дождь, другая пара бледных завирушек покормила 5 птенцов того же возраста 71 раз (в среднем 14,2 кормления на птенца). Пара горных трясогузок 19 июля 1971 г. за 7 ч ясной погоды без осадков (с 5 до 12 ч) покормила птенцов 40 раз, а за следующие 7 ч, когда погода была пасмурной, с туманом и кратковременным дождем, — 36 раз. Пара индийских пеночек 5 июля 1971 г. (пасмурно, с 13 до 20 ч периодически мелкий дождь) принесла птенцам корм 179 раз, а 10 июля при ясной погоде — 174 раза, причем за 8 ч без дождя — 86, а за такое же время с дождем — 93 раза. Желтоголовые корольки 21 июня 1973 г. (пасмурно, периодически дождь), покормили птенцов 151 раз, а 30 июня (весь день ясно) — 160 раз.

Однако обильные и продолжительные осадки могут оказывать более существенное влияние на частоту кормления. Так, обыкновенная пищуха (самка, кормившая птенцов без самца) 27 июня 1972 г. за 7 ч пасмурной погоды без дождя (с 5 до 12 ч) принесла корм птенцам 115 раз, а за следующие 7 ч (пасмурно, временами ливневый дождь) — всего 84 раза. Во время интенсивного ливневого дождя птицы вообще перестают летать за кормом, поэтому особое значение для выкармливания птенцов имеет сочетание интенсивности и продолжительности осадков. Облачность, по нашим наблюдениям, практически не влияет на частоту кормления птенцов; по-видимому, несущественна также роль ветра.

В целом погодные условия оказывают на частоту кормления меньшее влияние, чем другие факторы, например возраст птенцов. Так, пара красноспинных горихвосток 1 августа 1971 г., несмотря на пасмурную погоду с туманом и дождем, покормила птенцов 171 раз, тогда как за 10 сут до этого, в сухую ясную погоду, — всего 101 раз. Пара зеленых пеночек 29 июня 1973 г. в ясную теплую погоду принесла в гнездо корм 100 раз, а через 9 сут, в пасмурный, сырой, холодный, с периодическим дождем день, — 226 раз. Следует подчеркнуть, что после сокращения числа прилетов в особо неблагоприятных погодных условиях птицы очень быстро наверстывают упущенное при каждом улучшении погоды. Поэтому погода влияет не столько на общее число кормлений, сколько на распределение их в течение дня, что и приводит к большому разнообразию дневных режимов (см. рис. 9).

Для выяснения точного количества кормовых объектов и качественного состава пищи птенцов в субвысокогорье Заилийского Алатау в 233 гнездах 19 видов певчих птиц взято 2539 проб пищи (табл. 30). Кроме того, в Таласском Алатау

исследовано 328 проб (13 видов птиц), анализ которых дан ранее (Ковшарь, 1966а).

Наибольшее число объектов приносят птенцам бледная и черногорлая завирушки — в среднем 11,0 и 15,6 экз. беспозвоночных животных за один прилет. Это вполне согласуется со сравнительно нечастым кормлением птенцов (см. выше) и небольшой величиной кормовых объектов (см. ниже). Наименьшие порции — у крапивника и обыкновенной горихвостки (в среднем 1,4—1,6 экз. беспозвоночных в одной пробе), причем у первого вида это компенсируется сравнительно большой

Таблица 30

Количество экземпляров беспозвоночных, приносимых птенцам за прилет, и соотношение имагинальных и личиночных форм в их пище
(Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Число проб	Ср. число экземпляров беспозвоночных в пробе	Кол-во экземпляров беспозвоночных в пробах			
			всего	имаго	личинок	
					абс.	%
Горная трясогузка	196	4,5	889	657	232	26,1
Маскированная трясогузка	67	3,2	212	190	22	10,4
Лесной конек	118	2,9	339	150	189	55,7
Крапивник	32	1,4	44	40	4	9,1
Гималайская завирушка	6	6,6	40	37	3	7,5
Бледная завирушка	255	11,0	2794	2434	360	12,9
Черногорлая завирушка	239	15,6	3728	3378	350	9,4
Черногрудая красношейка	213	2,7	580	363	217	37,4
Красноспинная горихвостка	235	2,2	514	279	235	45,7
Седоголовая горихвостка	210	2,6	540	403	137	25,4
Обыкновенная горихвостка	64	1,6	100	82	18	18,0
Черный дрозд	80	5,0	403	315	88	21,8
Деряба	81	3,2	257	117	140	54,5
Индийская пеночка	84	2,1	178	142	36	20,2
Зарничка	240	4,5	1079	878	201	18,6
Зеленая пеночка	175	5,2	913	669	244	26,7
Джунгарская гаичка	124	2,7	337	223	114	33,8
Московка	26	3,3	86	69	17	19,7
Гималайский вьюрок	94	5,3	500	437	63	12,6
Всего	2539	—	13533	10863	2670	—

величиной объектов (преимущественно гусеницы, бабочки-совки, крупные двукрылые и паукообразные), а у второго — частотой прилетов. Представители остальных 17 видов насекомоядных птиц приносят в условиях субвысокогорья Заилийского Алатау в среднем 5,3 экз. беспозвоночных животных за прилет. Синяя птица в Таласском Алатау приносит птенцам одновременно до 25 беспозвоночных (в среднем 12,3). Следует отме-

тить, что количество пищевых объектов, приносимых за один раз, не является специфической чертой вида, оно всецело зависит от качественного состава корма. Так, у дрозда-дерябы в Заилийском Алатау в 81 пробе было 257 беспозвоночных животных (в среднем 3,2 на пробу), а в Таласском Алатау в 64 пробах — 182 (в среднем 2,8), причем в мае (36 проб) они приносили в среднем по 3,8, а в июне — по 1,7 экз. беспозвоночных животных за прилет.

Птенцы выкармливаются в основном взрослыми беспозвоночными, личиночные формы составляют в их пище в среднем 19,7%. Однако у некоторых видов доля их значительно выше: у джунгарской гаички и черногрудой красношейки — до 33,8—37,4%, а у красноспинной горихвостки, дерябы и лесного конька — даже до 45,7, 54,5 и 55,7%. Наименьшее значение имеют личинки в птенцовом питании завирушек, маскированной трясогузки, гималайского вьюрка и некоторых других птиц (см. табл. 30).

Качественный состав пищи гнездовых птенцов в условиях субвысокогорья весьма разнообразен (табл. 31), однако осно-

Таблица 31

Общая характеристика кормов гнездовых птенцов певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Кормовой объект	Всего экз.		Встречаемость по видам птиц	
	абс.	%	абс.	%
Класс Насекомые				
Отряд: Ногохвосты	138	1,0	6	31,6
Двухвостки	12	0,1	4	21,0
Щетинохвостки	14	0,1	6	31,6
Стрекозы	3	0,0	3	15,8
Поденки	274	2,0	3	15,8
Прыгающие прямокрылые	690	5,1	14	73,7
Веснянки	101	0,7	3	15,8
Уховертки	44	0,3	7	36,8
Равнокрылые хоботные	4043	29,9	15	78,9
Полужесткокрылые	288	2,1	11	57,9
Жесткокрылые	597	4,4	18	94,7
Верблюдки	2	0,0	2	10,5
Сетчатокрылые	42	0,3	9	47,3
Перепончатокрылые	446	3,3	17	89,5
Двукрылые	4160	30,8	19	100
Ручейники	54	0,4	7	36,8
Чешуекрылые	1375	10,2	19	100
Галлы	82	0,6	1	5,3
Класс: Многоножки	38	0,3	4	21,0
Паукообразные	770	5,7	18	94,7
Ракообразные	40	0,3	9	47,3
Тип: Моллюски	280	2,1	16	84,2
Кольчатые черви	35	0,2	6	31,6
Хордовые	5	0,0	1	5,3
Всего	13533	100	—	—

ву ее как по общему количеству экземпляров, так и по встречаемости составляют представители 7 отрядов насекомых (равнокрылые хоботные, двукрылые, чешуекрылые, прямокрылые, перепончатокрылые, жуки и клопы — все вместе 83,7%), в меньшей мере — паукообразные (5,7%) и моллюски (2,1%). Поденки, составившие 2% по числу экземпляров, обнаружены только в пробах трясогузок (как исключение у зеленой пеночки, 4 экз.), причем у обоих видов они составили по 24,5%. Столь же незначительна в общем балансе роль ногохвостов, которые хотя и составили по числу экземпляров 1%, но встречены в основном (120 из 138 экз.) у одного вида — черногорлой завирушки, где доля их также невелика (3,2%). Представители каждого из 8 оставшихся отрядов насекомых, а также классов многоножек и ракообразных (в основном мокрицы и бокоплавы) типов, кольчатые черви (дождевой червь) и хордовые (ящерица алайский гологлаз) составили менее чем по 1% общего количества кормовых объектов в пробах и являются второстепенными кормами.

Анализ основных групп кормов в пище птенцов отдельных видов (рис. 11) показывает, что двукрылые насекомые играют важнейшую роль в питании птенцов большинства видов певчих птиц (за исключением 5—6 видов, у которых они тем не менее составляют от 15 до 21%). Особенно важны двукрылые в питании птенцов маскированной трясогузки, черного дрозда и московки (около половины объектов в пробах). Среди представителей 31 семейства двукрылых более четверти по количеству экземпляров (26%) составляют комары-долгоножки (*Tipulidae*), отмеченные в питании почти всех насекомоядных птиц (не обнаружены только в пробах обыкновенной горихвостки и индийской пеночки). Следует подчеркнуть, что эти насекомые не раз отмечались в качестве основного птенцового корма в других хребтах Тянь-Шаня (Янушевич и др., 1960; Ковшарь, 1966а, 1972а и др.) и за его пределами, в частности на Алтае и в Памиро-Алае (Сушкин, 1938; Попов, 1959; Иванов, 1969 и др.).

На втором месте среди двукрылых находятся комары-толстоножки (*Bibionidae* — 11,8%), затем следуют настоящие комары (*Culicidae* — 11,5%), грибные комарики (*Fungivoridae* — 9,4%), настоящие мухи (8,9%) и ежемухи (*Larvivoridae* — 7,1%). Все вместе представители этих 6 семейств, включая и долгоножек, составляют 75% общего числа двукрылых в пробах. Мухи-журчалки (*Syrphidae* — 5%), комарики *Limoniidae* (2,9%), мошки (*Simuliidae* — 2,3%) и лжектыри (*Therevidae* — 2,1%) составляют вторую по значимости группу двукрылых; на долю представителей оставшегося 21 семейства приходится менее 13%. Роль различных семейств двукрылых в питании птенцов отдельных видов птиц показана в видовых очерках

(Ковшарь, 1979а). Здесь можно привести лишь один наглядный пример: в пробах пищи птенцов черного дрозда кроме 225 экз. комаров-долгоножек обнаружены только 4 экз. двукрылых из других 4 семейств, тогда как у бледной завирушки — 221 экз. долгоножек и 641 экз. из 20 семейств двукрылых.



Рис. 11. Состав основных кормов гнездовых птенцов некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау: *1* — двукрылые; *2* — чешуекрылые; *3* — равнокрылые хоботные (в основном тли); *4* — жуки; *5* — прыгающие прямокрылые (в основном саранчовые)

Равнокрылые хоботные, представленные в основном тлями (значительно реже цикадами), — чрезвычайно характерный компонент пищи птенцов 2 видов завирушек (бледной и черногорлой) и 2 видов пеночек (зарнички и зеленой), у которых они составляют соответственно 34,4 и 56,1, 30,6 и 46,7%. Довольно часто равнокрылых хоботных (почти в равной мере тлей и цикад) приносят птенцам гималайские вьюрки (17,6%);

у остальных 10 видов эти насекомые не играют существенной роли (от 0,5 до 8,3%). Следует учесть также очень мелкие размеры тлей, что позволяет, несмотря на большие числовые показатели количества экземпляров, считать эту группу кормов менее важной, чем чешуекрылые и даже прямокрылые и жуки.

Роль бабочек и гусениц в выкармливании птенцов также далеко не одинакова у разных видов певчих птиц. Особенно важны они как пищевые объекты для птенцов деряб (41%), лесных коньков (25,9%), горихвосток (20—32,5% у разных видов), синиц и др. Сравнительно невелико значение чешуекрылых в питании молодых трясогузок (4,6—6,7%), завирушек (3,9—5,3%), гималайских вьюрков (2%). В целом благодаря их крупным размерам бабочки и гусеницы занимают второе место в питании птенцов насекомоядных птиц.

В отличие от других отрядов насекомых чешуекрылые поедаются в основном в личиночной стадии — гусеницы (редко куколки), которые составили 67,9%. Лишь у совок преобладают имаго (80%). Почти половина приносимых птенцам чешуекрылых представлена гусеницами пядениц (40,1%), на втором месте — совки (26,9%), третьем — нимфалиды (*Nymphalidae* — 12,6%), четвертом — белянки (*Pieridae* — 9,9%), на долю представителей остальных 14 семейств приходится всего 10,5%.

Представители 3 упомянутых отрядов насекомых составили 70,9% числа экземпляров в пробах. Следующие за ними 4 отряда представлены в питании птенцов слабее. Из них жуки и их личинки чаще всего поедаются птенцами деряб (33,4%), нередко также птенцами черногрудых красношеек, московок и гималайских вьюрков (12—14%). У остальных видов певчих птиц эта группа кормов существенного значения не имеет. Среди 18 семейств жесткокрылых, отмеченных в пробах, первое место принадлежит долгоносикам (34,3%) и листоедам (24,5%), реже птенцы поедают жужелиц (13,5%), короедов (8,9%), усачей (5,0%), щелкунов (4,1%), пластинчатоусых (3,2%) и др. Доля личиночных форм среди этого отряда меньше, чем у чешуекрылых, но все же достаточно значительна — 31,1%. Особенно велик удельный вес личиночных форм среди листоедов (76,6%) и жужелиц (50,8%).

Прямокрылые, преимущественно саранчовые, свойственны в основном нелесным биотопам и играют важную роль в выкармливании птенцов у обитателей открытых пространств — лугов и кустарниковых зарослей: лесных коньков (38,3%), черногрудых красношеек (20,8%), индийских пеночек (11,8%), красноспинных (12,9%) и в меньшей мере седоголовых (10,3%) горихвосток. Они совсем не отмечены в пище птенцов черного дрозда, джунгарской гаички и зарнички, а у дерябы, зеленой пеночки и московки составили не более 1%.

Представители большого и разнообразного отряда перепончатокрылых насекомых используются в пищу практически всеми птицами, однако лишь у птенцов джунгарской гаички они (в основном крупные крылатые муравьи *Camponotus* sp.) составили 20% числа объектов в пробах; у гималайских вьюрков доля перепончатокрылых в птенцовом питании — 10%, у обыкновенной горихвостки — 9, у московки — 7, у остальных 13 видов — *не более* 5%. *Из 412 экз., обнаруженных в пробах* перепончатокрылых, относящихся к 8 семействам, более половины составили муравьи (*Formicidae* — 36,2%) и пилильщики (28,9%); реже встречались наездники (*Ichneumonidae* — 19,7, *Braconidae* — 0,2%), хальциды (9,2%) и пчелы (4,8%); настоящие осы и дорожные осы (семейства *Vespidae* и *Psammochoridae*) составили всего 1%. Личиночные формы среди перепончатокрылых поедаются только у пилильщиков, где они составляют 42%.

Клопы встречаются в пище птенцов довольно редко. Почти у половины видов птиц они вообще не отмечены, еще у 6 видов доля их составила менее 0,5%, у 4 видов (горная и маскированная трясогузки, бледная завирушка и индийская пеночка) — 1,9—3,4%. И только в питании птенцов зарнички клопы играют ощутимую роль — 16%; на долю этой пеночки пришлось 173 из 288 экз., или 60,1% всех клопов, отмеченных в пробах. В целом этот отряд существенного значения в питании птенцов не имеет. На первом месте среди 8 семейств клопов, отмеченных в питании птенцов певчих птиц, стоят слепняки (*Miridae* — 65,2%), затем следуют щитники (*Pentatomidae* — 13,8%), сем. *Neididae* (13,4%), клопы-кружевницы (*Tingitidae* — 4%), ромбовики (*Coreidae* — 2,4%) и представители еще 3 семейств: *Pyrrhocoridae, Myodochidae, Reduviidae* (все вместе — 1,2%). Личиночные формы составляют 43,7%; особенно часто поедаются личинки неидид (78,8%) и щитников (70,6%).

Пауков скармливают птенцам почти все певчие птицы субвысокогорья (совсем не отмечены они только у маскированной трясогузки, а у черного дрозда и зарнички составляют всего 1%). Наибольшее значение имеет этот класс членистоногих в питании птенцов красноспинной горихвостки (18,3%), гималайского вьюрка (16,2%) и индийской пеночки (11,8%). Нередко пауки служат пищей птенцов синиц (московки — 8,1, джунгарской гаички — 8,3%) и лесного конька (8,6%). Роль их в птенцовом питании бледной и черногорлой завирушек (6,2 и 5,2%) явно меньше, чем принято считать. В целом у верхней границы леса значение пауков в выкармливании птенцов меньше, чем в высокогорье, где они могут составлять основу птенцового корма у ряда видов насекомоядных птиц.

Другие классы членистоногих представлены в питании

птенцов слабо. Многоножки составляют заметную часть рациона (6%) только у 1 вида — седоголовой горихвостки, на долю которой пришлось около 80% всех отмеченных в пробах экземпляров этого класса. Ракообразные представлены в основном мокрицами, которые регулярно встречаются только у 3 видов горихвосток (31 экз. из 40, или 77%).

Моллюски лишь у черного дрозда составляют 9% общего количества корма, у дерябы и черногрудой красношейки — по 4%, у остальных видов — не более 2,8—2,9% (бледная завирушка и маскированная трясогузка), хотя отмечены почти у всех певчих птиц, кроме синиц. Тип кольчатые черви представлен в пробах дождевыми червями, отмеченными в питании обоих дроздов, бледной и черногорлой завирушек, черногрудой красношейки и красноспинной горихвостки. Из позвоночных животных птенцам насекомоядных птиц в условиях субвысокогорья нередко скармливаются небольшие ящерицы — алайские гологлазы (*Ablepharus alaicus*), отмеченные в пробах птенцов черногрудой красношейки. То же неоднократно наблюдали мы в Таласском Алатау (Ковшарь, 1964а, 1966а), где кроме красношеек алайских гологлазов поедали также пестрые каменные дрозды. По-видимому, и другие виды населяющих субвысокогорье певчих птиц могут использовать этих ящериц как птенцовый корм.

Таков краткий обзор основных групп кормов птенцов насекомоядных певчих птиц в условиях субвысокогорья. Более подробно характеристика питания каждого вида дана в видовых очерках (Ковшарь, 1979а). В этих материалах обращает на себя внимание еще один показатель — встречаемость определенного вида корма у разных пар. Чаще всего он совпадает с показателем количества экземпляров, характеризуя вместе с ним значение того или иного корма в птенцовом питании данного вида птицы. Например, у зарнички двукрылые (38,8% числа всех экземпляров в пробах) отмечены во всех 24 гнездах, где брали пробы (встречаемость 100%), а тли (30,6% по количеству экземпляров) — только в 19 из 24 (79,1%) гнезд. У этого же вида бабочки и гусеницы (6,6% по числу экземпляров) не уступают по значимости, например, клопам (16%), так как поедаются птенцами более постоянно (показатель встречаемости по гнездам соответственно 83,3 и 75%).

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что основными кормами гнездовых птенцов насекомоядных птиц в условиях субвысокогорья служат наиболее многочисленные и широко распространенные группы насекомых. Различия в составе корма отдельных видов обусловлены, во-первых, разной экологической обстановкой, в которой они собирают корм. Хорошим примером могут служить 2 вида дроздов — черный и дерябa; значительные различия в соотношении основных компо-

нентов корма (см. рис. 11) вызваны тем, что первый вид собирает его в лесу, под кронами деревьев и кустов, тогда как второй — преимущественно на открытых участках, нередко на субальпийских лугах выше границы леса. Джунгарская гаичка и московка даже на одном и том же микроучастке приносят птенцам неодинаковый корм, так как первая чаще, чем вторая, добывает насекомых на земле и в траве. В Таласском Алатау нечто подобное довелось наблюдать у 2 других видов синиц, собирающих корм бок о бок: рыжешейная синица (*Parus rufonuchalis* Blyth) брала его всегда в кронах арчи, тогда как желтогрудый князек (*Parus flavipectus* Sev.) — чаще на лиственных кустах и в траве.

Второе немаловажное обстоятельство — способ добывания корма. Примером могут служить 3 вида горихвосток, пробы у которых брали примерно в одних условиях (см. рис. 11); из них красноспинная горихвостка практически не ловит добычу в воздухе, а обыкновенная делает это чаще седоголовой. В итоге двукрылые насекомые играют наибольшую роль в питании птенцов обыкновенной и наименьшую — птенцов красноспинной горихвосток.

Третье обстоятельство — календарные сроки выкармливания птенцов. Их влияние лучше всего заметно у видов, имеющих растянутый период размножения. Например, черногрудые красношейки в Заилийском Алатау птенцов первого выводка (в июне) кормят в основном двукрылыми (31,3%), бабочками и гусеницами (20,6%), а также жуками (20,6%); в июле и августе птенцов второго и запоздавших первых выводков — двукрылыми (40,6%) и прямокрылыми (25,4%). Аналогичные отличия в питании первого и второго выводков наблюдали мы у красноспинной горихвостки: в июле роль гусениц в птенцовом питании снижается почти вдвое (с 42,4 до 23%), одновременно в пять-шесть раз возрастает значение прямокрылых (с 3,6 до 20,1%); в мае — июне и июле доля двукрылых (соответственно 20,0 и 20,5%) и пауков (18,4 и 18,2%) одинакова. В Таласском Алатау дрозды-дерябы в мае выкармливают птенцов преимущественно жуками и их личинками (чаще всего крупными чернотелками), а в июне — крупными певчими цикадами, саранчовыми и жуками (Ковшарь, 1966а). Кормление птенцов второго выводка у дерябы в этом хребте совпадает с массовым вылетом певчих цикад, на питание которыми в это время переходят многие виды птиц, даже не поедающих обычно насекомых (14 июня 1965 г. в зобу большой горлицы обнаружено 95 певчих цикад общей массой 25,9 г).

Такое совпадение сроков фенологических фаз птиц и их кормовых объектов имеет особенно большое значение для успешного выкармливания птенцов зерноядными видами.

Лучший пример тому — клест-еловик, весь репродуктивный

цикл которого связан с фенологией плодоношения ели тянь-шаньской (Ковшарь, 1976б). Краснокрылый чечевичник, хотя и не является таким стенофагом, как клест-еловик, выкармливает птенцов в основном семенами козлобородника (*Tragopogon* sp.) и нескольких близких родов из сем. бурачниковые — *Solenanthus, Lindelophia, Rindera* (Козлова, 1949; Шульпин, 1956; Ковшарь, 1964а, 1966а). Сроки размножения этого вида сопряжены со сроками плодоношения упомянутых растений. То же можно сказать и о других поздногнездящихся в субвысокогорье вьюрковых птицах — гималайских вьюрках, арчовых и обыкновенных чечевицах.

К сожалению, пищевые связи этих видов до сих пор слабо выяснены вследствие трудности определения очищенных от оболочек семян, но по отношению к арчовой чечевице нам удалось установить, что по крайней мере в Заилийском Алатау важное значение в питании птенцов этого вида играют семена гераней — фонового растения субальпийских лугов. Приводимые в видовых очерках конкретные сведения по питанию отдельных видов (Ковшарь, 1979а) свидетельствуют о довольно тесных трофических связях певчих птиц субвысокогорья с основными породами — арчой и елью тянь-шаньской.



ГЛАВА 6

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА

Репродуктивный цикл пары птиц начинается с постройки гнезда и заканчивается переходом молодняка к самостоятельному питанию. Он включает следующие фазы (или этапы): строительство гнезда, период между окончанием постройки и началом откладки яиц, откладку яиц, насиживание, выкармливание птенцов в гнезде и подкормку выводка до приобретения молодыми полной самостоятельности в добывании пищи. Первые 5 фаз принято называть гнездовым периодом, последнюю — послегнездовым.

Появление первого яйца, на наш взгляд, делит гнездовой период на две неравнозначные части, которые можно назвать подготовительной и основной. Смысл такого деления в том, что, по сути дела, только с появлением в гнезде содержимого оно становится жилым в полном смысле этого слова, а сам процесс размножения — непрерывным, тогда как пустое гнездо может быть оставлено птицей на любой срок и затем вновь занято без каких-либо отрицательных последствий. Соответственно продолжительность фаз подготовительной части ничем не ограничена, тогда как любая из фаз основной части (откладка, инкубация, выкармливание) имеет определенные и довольно жесткие пределы времени. Поэтому наиболее точным показателем календарных сроков размножения является не начало строительства, а время откладки первого яйца, что и принято в подавляющем большинстве современных работ, в том числе и в настоящей.

С подготовительной частью гнездового периода тесно связан выбор места для гнезда. Не являясь частью репродуктивного цикла, этот отрезок времени тем не менее неотделим от него и должен учитываться при всех расчетах времени гнездования птиц. Сложность наблюдения птиц в этот, непосред-

ственно предгнездовой, период обусловила его полную неизученность. Даже примерное время, необходимое птице на поиски удобного для гнездования места, как правило, неизвестно, и сведений по этому вопросу в орнитологических работах практически не содержится. Между тем от того, насколько удачно будет выбрано место для будущего гнезда, во многом зависит успешность гнездования данной пары, что свидетельствует о большой роли этого момента в размножении птиц.

Как показали наши наблюдения, при раннем гнездовании птицы тратят значительное время на выбор места для гнезда, тогда как при более позднем и особенно повторном гнездовании время это, даже у тех же пар, сокращается в несколько раз. Особенно хорошо заметно это у видов с растянутым периодом размножения (трясогузки, завирушки и др.). Так, маскированные трясогузки, приступающие к размножению в мае, осматривают подходящие места уже в начале апреля, к концу этого месяца начинают строительство гнезд, но поиски новых мест не прекращают в течение первой половины мая. Нередко, найдя более подходящую нишу, трясогузки начинают носить туда материал, забросив на время прежнее гнездо, но чаще просто осматривают все подходящие места почти до появления первого яйца. У горных трясогузок выбор места для раннего гнезда также бывает очень длительным. Так, в 1972 г. одна пара искала место с 24 апреля по 1 июня. За это время самец и самка начинали строить гнезда в четырех местах, по нескольку раз возвращаясь к ранее начатым, но довели постройку до конца только в одном, начатом третьим по счету, в котором самка 2 июня отложила первое яйцо. Такая рекордная продолжительность выбора места для гнезда привела к тому, что первая кладка этой пары почти совпала по времени с нормальными вторыми кладками других пар горных трясогузок. Обычно же на выбор места для гнезда при раннем гнездовании птицы тратят 1—2 нед, что наблюдали мы у черногорлых и бледных завирушек, красноспинных и седоголовых горихвосток, арчовых дубоносов и др.

Иная картина при вторичном гнездовании этих же самок в июне и июле. На выбор места в это время тратятся считанные дни, а иногда даже часы. Особенно заметно это при гибели кладок или птенцов. Нередко в таких случаях бледные и черногорлые завирушки, красноспинные и седоголовые горихвостки, горные и маскированные трясогузки начинали строить новое гнездо менее чем через сутки после гибели прежнего, в том числе и меченые самки, потратившие на поиски места для первого гнезда 7—10 сут и более. При этом довольно часто занимаются места, которые осматривались перед первым гнездованием, в том числе и те, в которых данная пара пыталась уже строить гнездо. Последнее обстоятельство позволяет предпо-

ложить, что перед первым гнездованием птицы выбирают удобные для гнезд места на весь предстоящий сезон, что дает безусловную экономию времени как при втором репродуктивном цикле, так и при вынужденных повторных гнездованиях.

Такую же тенденцию сокращения продолжительности при позднем гнездовании обнаруживают и начальные фазы собственно репродуктивного цикла, о чем свидетельствуют данные наших наблюдений над продолжительностью строительства 115 гнезд и над паузой перед откладкой первого яйца в 147 гнездах 20 видов певчих птиц в Заилийском Алатау (табл. 32).

У большинства видов с растянутым периодом размножения второе гнездо строится в полтора-два раза быстрее, чем первое. Менее заметна, но все же существует эта тенденция и у поздногнездящихся видов, таких, как пеночки и некоторые вьюрковые. Эти птицы в июле и августе строят гнезда быстрее, чем в июне. Одной из причин растянутости строительства ранних гнезд могут быть плохие погодные условия в этот период: частые похолодания, дожди, снегопады. В апреле и мае нередки случаи, когда недостроенные гнезда покрываются толстым слоем выпавшего снега, на стаивание которого уходит 1—2 сут и почти столько же — на просушку гнезда.

Вторая причина — слабая эндогенная стимуляция самок, о чем свидетельствует прямая связь между продолжительностью постройки и длительностью паузы перед началом кладки (см.

Таблица 32

Продолжительность начальных фаз репродуктивного цикла у певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Апрель-май				Июнь-июль			
	Число данных	Число дней			Число данных	Число дней		
		мин.	макс.	среднее		мин.	макс.	среднее
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Горная трясогузка	6 / 4	7 / 3	12 / 9	8,8 / 6,5	3 / 3	4 / −1	6 / 1	5,0 / 0,3
Маскированная трясогузка	5 / 4	14 / 2	23 / 17	18,0 / 6,7	4 / 2	3 / 1	5 / 4	4,2 / 2,5
Бледная завирушка	3 / 15	7 / 1	13 / 10	10,0 / 5,2	5 / 10	4 / −2	5 / 2	4,6 / 0,7
Черногорлая завирушка	4 / 13	13 / 1	18 / 10	15,5 / 6,1	2 / 2	7 / −1	8 / 1	7,5 / 0,0

Окончание таблицы 32

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Черногрудая красношейка	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	7 / 3	3 / 1	6 / 4	4,7 / 2,6
Красноспинная горихвостка	5 / 6	5 / 1	12 / 4	7,2 / 2,8	2 / —	3 / —	5 / —	4,0 / —
Седоголовая горихвостка	1 / —	10 / —	— / —	— / —	2 / 3	5 / 1	8 / 1	6,5 / 1,0
Обыкновенная горихвостка	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	3 / 2	3 / 1	9 / 1	5,6 / 1,0
Индийская пеночка	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	9 / 17	5 / 2	16 / 6	8,8 / 4,3
Зарничка	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	10 / 8	4 / 2	8 / 7	5,2 / 3,9
Зеленая пеночка	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	4 / 5	4 / 1	7 / 2	5,5 / 1,6
Желтоголовый королек	4 / 4	17 / 3	24 / 6	20,0 / 4,7	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —
Джунгарская гаичка	6 / 6	6 / —2	14 / 4	9,0 / 1,5	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —
Обыкновенная пищуха	2 / 3	11 / 2	15 / 15	13,0 / 7,0	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —
Красношапочный вьюрок	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	1 / 5	13 / —1	— / 3	— / 1,2
Гималайский вьюрок	4 / —	8 / —	21 / —	12,2 / —	2 / 10	6 / —1	7 / 11	6,5 / 4,7
Обыкновенная чечевица	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	4 / 3	4 / 1	14 / 4	8,5 / 2,0
Арчовая чечевица	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	3 / 4	7 / 1	16 / 11	10,6 / 5,5
Клест-еловик	— / — / —	— / — / —	— / — / —	— / — / —	7 / 5	3 / 1	5 / 3	4,3 / 1,8
Арчовый дубонос	4 / 3	8 / 3	12 / 7	11,0 / 4,6	3 / 5	5 / 1	6 / 4	5,3 / 2,8

Примечание. Числитель — строительство гнезда, знаменатель — пауза перед откладкой яиц.

табл. 32). В ранних гнездах первое яйцо появляется через 1—17 (в среднем 5,1) сут после окончания строительства, тогда как в июне — июле — в среднем через 2,3 сут. По видам разница еще заметнее, особенно у завирушек, горихвосток, горной трясогузки и др.

Нередко при позднем гнездовании первое яйцо самка сносит даже раньше, чем закончит выстилку лотка. Такие случаи в Заилийском Алатау наблюдали мы у горной трясогузки, бледной и черногорлой завирушек, джунгарской гаички, красношапочного и гималайского вьюрков (в таблице 32 эти случаи отмечены знаком «—»). Сокращение двух первых фаз репродуктивного цикла и снесение первых яиц в недостроенные гнезда отмечены, по наблюдениям в Заилийском Алатау, также для крапивника и расписной синички (Родионов, 1968; Гаврилов и др., 1968; наши наблюдения). Следует оговориться, что резкое сокращение продолжительности строительства и полное исчезновение паузы перед откладкой первого яйца при позднем гнездовании практически не зависят от погодных условий, что свидетельствует о превалировании эндогенной стимуляции над экзогенной. О биологическом значении самого явления сокращения начальных фаз гнездования будет сказано ниже.

На откладку яиц уходит столько же дней, сколько яиц содержится в полной кладке, поскольку в подавляющем большинстве случаев самки певчих птиц сносят по одному яйцу каждый день. Поэтому более подробно эта фаза репродуктивного цикла не рассматривается, а конкретные сведения о числе яиц в кладке приводятся в главе о плодовитости.

Продолжительность насиживания яиц прослежена на 180, выкармливания гнездовых птенцов — на 176 гнездах 23 видов птиц (табл. 33). Эти сроки не обнаруживают никакой зависимости от календарного времени гнездования. У большинства открытогнездящихся видов птенцы в гнездах находятся немногим дольше, чем время насиживания яиц, у некоторых (пеночки, черногорлая завирушка) — не дольше, а у обыкновенной чечевицы — даже меньше, что до некоторой степени можно объяснить большой доступностью гнезд и птенцов хищникам. У закрытогнездящихся видов соотношение времени насиживания яиц и выкармливания птенцов резко сдвинуто в пользу последней фазы. Подтверждая в целом общеизвестное правило о прямой зависимости сроков выкармливания птенцов от величины птицы (Дементьев, 1940; Шульпин, 1940), наши материалы показывают, что во многих случаях гораздо большее значение имеет тип гнездования. Птенцы закрытогнездящихся синиц сидят в гнездах дольше, чем у более крупных, но и более доступных врагам завирушек. Хорошо прослеживается эта тенденция и в пределах некоторых видов, например у бледной

завирушки, обладающей наиболее богатым набором типов устройства гнезд. Как правило, из гнезд завирушек, расположенных на кустах, птенцы вылетают на 1—2, а то и на 3 сут раньше, чем из гнезд тех же завирушек, укрытых в пустотах зданий.

Таблица 33

Продолжительность насиживания яиц и выкармливания гнездовых птенцов у некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Насиживание яиц				Выкармливание птенцов			
	Число данных	Продолжительность, сут			Число данных	Продолжительность, сут		
		мин.	макс.	средняя		мин.	макс.	средняя
Горная трясогузка	10	11	12	11,8	10	11	15	13,2
Маскированная трясогузка	8	11	13	11,9	13	11	17	15,6
Лесной конек	3	12	13	12,3	5	12	12	12,0
Крапивник	5	15	16	15,8	6	16	18	16,8
Бледная завирушка	19	10	12	11,2	18	10	15	13,0
Черногорлая завирушка	17	11	14	12,3	10	11	16	12,6
Черногрудая красношейка	3	13	15	14,0	5	16	16	16,0
Красноспинная горихвостка	8	14	17	15,0	10	15	18	16,2
Седоголовая горихвостка	6	13	15	14,5	5	15	17	16,2
Обыкновенная горихвостка	6	12	13	12,8	5	14	18	15,6
Деряба	1	13	—	—	10	14	17	15,7
Индийская пеночка	11	14	17	15,3	8	15	17	15,9
Зарничка	18	11	14	12,6	25	11	15	12,9
Зеленая пеночка	7	12	13	12,8	8	12	14	13,1
Желтоголовый королек	4	16	19	16,7	4	18	20	19,5
Джунгарская гаичка	7	14	16	14,8	6	20	22	21,1
Московка	2	13	15	14,0	3	19	20	19,3
Красношапочный вьюрок	7	11	13	11,4	3	14	16	14,6
Гималайский вьюрок	14	13	16	14,2	11	15	19	17,1
Обыкновенная чечевица	4	12	15	13,5	2	11	13	12,0
Арчовая чечевица	7	13	18	15,3	4	16	17	16,7
Клест-еловик	8	10	12	11,4	1	18	—	—
Арчовый дубонос	5	15	18	15,8	4	17	20	18,2

Как показано в предыдущей главе, в больших выводках каждый птенец получает в среднем меньше корма, чем в маленьких. Учитывая это, логично предположить более длительное пребывание в гнезде крупных выводков и ускоренный вылет небольших. Однако, как показали наши наблюдения в Заилийском Алатау, в действительности этого не происходит. Так, у бледных завирушек в гнездах, содержавших по 3 птенца, вылет их наблюдали через 12, 13 и 14 сут (в среднем 13,0); в гнездах с 4 птенцами — через 13, 13, 14, 14 и 15 сут (в среднем 13,8); в гнезде с 5 птенцами — через 12 сут (все приведенные гнезда размещались в кронах арчи и ели). У горной трясо-

гузки 3 птенца покинули гнездо через 15 сут, 4 птенца — через 13, 14 и 15; 5 птенцов — через 13 и 14, 6 птенцов — через 13 сут. У красноспинной горихвостки аналогичные показатели следующие: 2 птенца — через 17 сут, 3 птенца — через 16, 17 и 18; 4 птенца — через 16 и 16, 5 птенцов — через 16 и 16 сут. Не об-

Таблица 34

Продолжительность гнездового периода и всего репродуктивного цикла у некоторых певчих птиц в субвысогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Продолжительность, сут			
	гнездового периода		послегнездового периода**	всего репродуктивного цикла
	раннего (апрель—май)	позднего (июнь—июль)		
Горная трясогузка	40, 45, 63	33, 34	15	48—78
Маскированная трясогузка	40—65(8)51*	33—36(6)35	18	51—83
Крапивник	49—58(4) 55	47, 51	8	55—66
Бледная завирушка	33—49(8)38	28—32(6) 30	13	41—62
Черногорлая завирушка	40—53(7)45	31	10	41—63
Черногрудая красношейка	36, 39	35	13	48—52
Красноспинная горихвостка	40, 43, 44	40	15	55—59
Седоголовая горихвостка	—	35, 38	15	50—53
Обыкновенная горихвостка	—	32—42(6)38	17	49—59
Деряба	39, 39, 40	35, 36	18	53—58
Индийская пеночка	—	43—57(10)47	15	58—72
Зарничка	—	32—39(11)35	13	45—52
Зеленая пеночка	—	32—35(4)34	15	47—50
Желтоголовый королек	60, 63, 66	—	—	—
Джунгарская гаичка	46, 49, 66	—	17	63—83
Московка	43	—	—	—
Красношапочный вьюрок	—	33, 33, 36	16	49—52
Гималайский вьюрок	—	42—61(5)48	13	45—74
Обыкновенная чечевица	—	33, 46	15	48—61
Арчовая чечевица	—	35—47(4)40	16	51—63
Клест-еловик	—	32—40(4)33	—	—
Арчовый дубонос	44, 51, 55	39	56	95—111

* Здесь и далее указано число данных; следующее непосредственно за ним число означает среднюю продолжительность гнездового периода.

** Приведена максимальная наблюдаемая продолжительность докармливания вылетевших птенцов.

наружено четкой зависимости и у зарнички: 2 птенца находились в гнезде 13 сут, 3 птенца — 14 и 15, 4 птенца — 11—15 (6) 13[1], 5 птенцов — 12—14 (9) 13, 6 птенцов — 13—15 (6)

[1] Здесь и далее в скобках показано число данных, за ними следует средняя величина.

14 сут. У последних 2 видов мы пытались выяснить этот вопрос экспериментально, перекладывая из одних гнезд в другие одновозрастных птенцов и таким образом искусственно изменяя величину выводка. В 2 гнездах красноспинной горихвостки после этого стало 3 и 6 птенцов; оба выводка вылетели одновременно, через 17 сут. У зарнички, после перекладки 2 птенцов из одного гнезда с 5 птенцами в другое также с 5 птенцами того же возраста мы получили 2 одновозрастных выводка из 3 и 7 птенцов. Первый из них вылетел через 10, второй — уже через 6 сут после перекладки. Причина этого ускорения, на наш взгляд, — в ограниченности гнездовой камеры у пеночек. В целом прямой и четкой связи между количеством птенцов и длительностью их пребывания в гнезде не отмечено, и все колебания этих сроков имеют характер ненаправленной индивидуальной изменчивости.

Общая продолжительность гнездового периода установлена у 121 пары птиц, относящихся к 22 видам (табл. 34). Она колеблется от 1 до 1,5 мес у разных видов, причем при раннем гнездовании величина ее гораздо больше, чем при позднем. Это подтверждается и наблюдениями над мечеными особями. Так, у одной пары бледных завирушек, имевшей в 1973 г. три репродуктивных цикла, первый гнездовой период длился 40 сут, второй — 34 и третий — 28 (Ковшарь, 1975). Аналогичные примеры можно привести по другим видам: красноспинной и седоголовой горихвосткам, горной и маскированной трясогузкам и др. Сокращение гнездового периода во всех случаях происходило за счет начальных фаз (подготовительной части) — до появления первого яйца.

Последняя фаза репродуктивного цикла (послегнездовой период) у большинства видов певчих птиц в субвысокогорье занимает около 2 нед и только у некоторых растительноядных видов — стенофагов (например, арчовый дубонос) — до 2 мес (см. табл. 34). Весь репродуктивный цикл, таким образом, продолжается 1,5—2 мес, а в ряде случаев, особенно при раннем гнездовании, и дольше. При такой большой длительности репродуктивных циклов в условиях короткого горного лета любое сокращение гнездового периода при повторном гнездовании имеет несомненное адаптивное значение.



ГЛАВА 7

СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЧИСЛО РЕПРОДУКТИВНЫХ ЦИКЛОВ

В настоящей работе, как и в большинстве современных исследований на эту тему, основным показателем сроков гнездования птиц принято время откладки первого яйца, высчитанное с точностью до одной декады. Пользуясь таким способом, нам удалось установить сроки начала кладки в 2565 гнездах 38 видов певчих птиц в Заилийском Алатау и в 1959 гнездах 56 видов в Таласском Алатау (рис. 12—14). Приведенные на этих рисунках данные подтверждают закономерное запаздывание сроков гнездования с увеличением абсолютной высоты в пределах одного хребта. Так, в Таласском Алатау (рис. 12) в предгорьях, где весна начинается раньше, а к июлю растительность уже выгорает, основная масса птиц (62,4%) успевает начать кладку до 20 мая, наиболее позднее начало гнездования отмечено в первой декаде июля. В лесном поясе, на южных склонах которого весна начинается даже раньше, чем в предгорьях, а лето на северных склонах длится дольше, период гнездования птиц еще более растянут: до 20 мая здесь начинают кладку лишь 24% пар, а с 20 мая до конца июня — 71,6%; неполные кладки встречаются до конца июля. Для высокогорья с его коротким летом характерны сжатые сроки гнездования — с начала мая до начала июля, т. е. вдвое короче, чем в лесном поясе; подавляющее большинство пар откладывает яйца в период с 20 мая до конца июня (Ковшарь, 1974в).

Хорошо прослеживается запаздывание сроков гнездования у видов, занимающих несколько вертикальных поясов. Так, желчная овсянка в предгорьях (1200 м над ур. м.) начинает кладку в третьей декаде мая, а в лугостепном поясе (1900 м) — во второй декаде июня; полевой жаворонок в предгорьях — в начале апреля, а в субальпийском поясе (2200 м) — в конце мая (Ковшарь, 1966а).

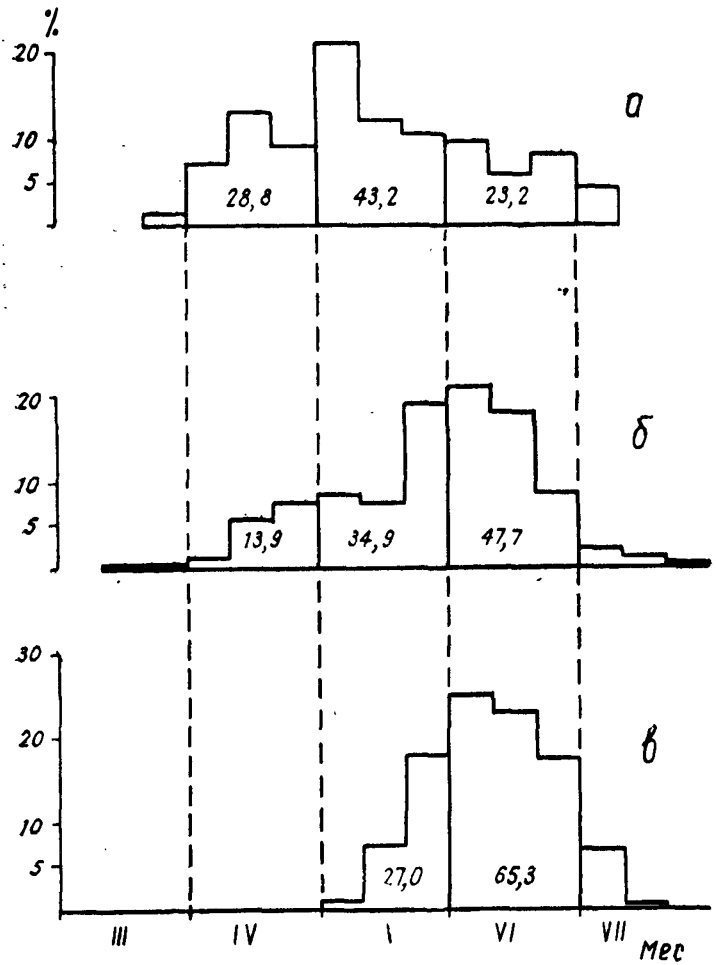


Рис. 12. Сроки размножения певчих птиц в Таласском Алатау: *а* — на высоте 1000—1500 м над ур. м. (125 гнезд); *б* — на высоте 1700—2000 м (743 гнезда); *в* — на высоте 2700—3000 м (182 гнезда). Приведен процент гнезд, в которых откладка яиц началась в данную декаду (аналогичный показатель для месяцев указан на рисунке)

В субвысокогорье Заилийского Алатау (рис. 13) начало кладки у певчих птиц растянуто с середины апреля до первой декады сентября, но основная масса пар, как и в Таласском Алатау, начинает гнездиться в мае и июне. По соотношению числа пар, загнездившихся в эти месяцы, субвысокогорье За-

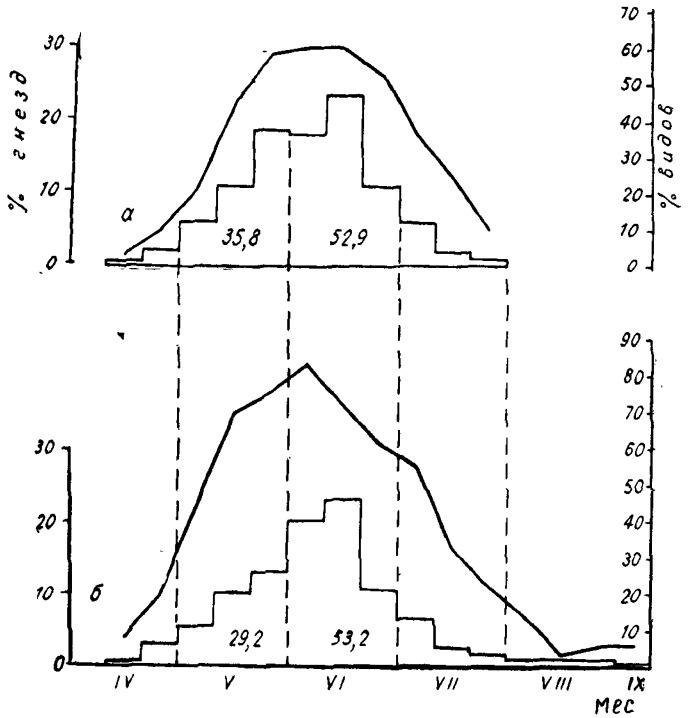


Рис. 13. Сроки размножения певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (2300—2800 м над ур. м.): *а* — в 1964—1969 гг. (584 гнезда); *б* — в 1971—1975 гг. (1668 гнезд). Обозначения те же, что на рис. 12. Кривая показывает процент видов, участвующих в откладке яиц

илийского Алатау занимает промежуточное положение между среднегорьем и высокогорьем (см. рис. 12, *б* и *в*) Таласского Алатау, причем стоит ближе к последнему. Наблюдения, проведенные в 1976 г. в Б. Алматинском ущелье одновременно у верхней и нижней границ пояса хвойного леса, показывают, что общий сезон размножения внизу начался в этом году почти на 20 сут раньше, чем вверху, и основная масса пар приступила к откладке яиц в мае, тогда как в субвысокогорье — в июне (рис. 14). Об этом же свидетельствуют сроки начала кладки у отдельных видов: горная трясогузка, лесной конек, деряба, зарничка и обыкновенная чечевица у нижней границы

леса начали откладывать яйца на декаду, зеленая пеночка — на две, а обыкновенная оляпка — даже на три декады раньше, чем у верхней границы леса. Географические различия в сроках размножения птиц в пределах Тянь-Шаня и вообще гор Средней Азии гораздо менее значительны (см. главу 10).

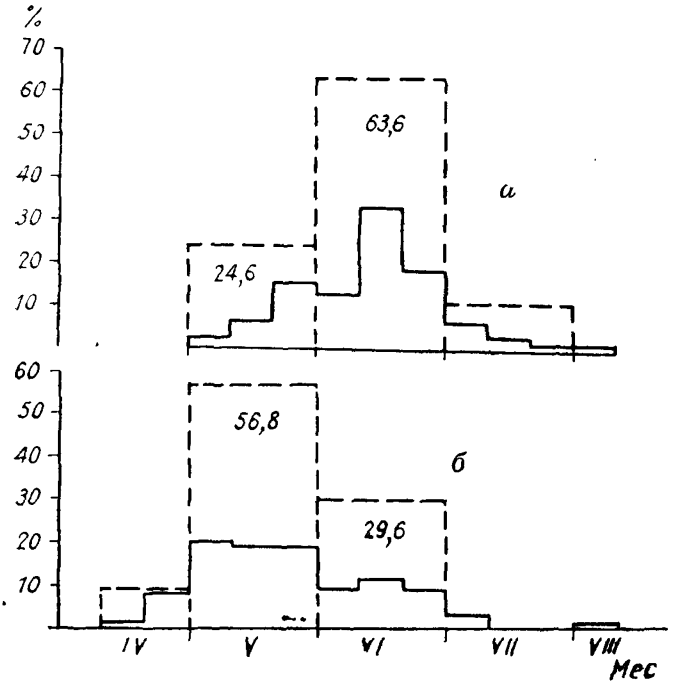


Рис. 14. Сроки откладки первого яйца в гнездах певчих птиц в Заилийском Алатау в 1976 г.: *а* — на высоте 2400—2800 м над ур. м. (195 гнезд); *б* — на высоте 1500—1800 м (118 гнезд). Обозначения те же, что на рисунках 12 и 13

Кроме абсолютной высоты на обстановку, в которой обитают птицы, а следовательно, и на сроки их размножения влияет и экспозиция склона (Ковшарь, 1966а; Гаврилов и др., 1968; Долгушин и др., 1968; Гаврилов, 1973).

Для выяснения степени этого влияния в условиях субвысокогорья мы использовали сведения о 886 гнездах 9 фоновых видов, подобранных таким образом, что среди них есть рано- и поздногнездящиеся, растительноядные и насекомоядные, а также устраивающие гнезда на земле, под землей, на ветвях кустов и деревьев (табл. 35, рис. 15). Налицо общая тенденция к более раннему гнездованию на южных склонах, где про-

цент гнезд с кладками, начатыми в апреле и мае, выше в полтора раза, чем на восточных, в два раза, чем на западных, и почти в три раза, чем на северных склонах. Однако абсолютного предпочтения южных склонов при раннем гнездовании все же нет: даже в апреле часть птиц гнездится на северных

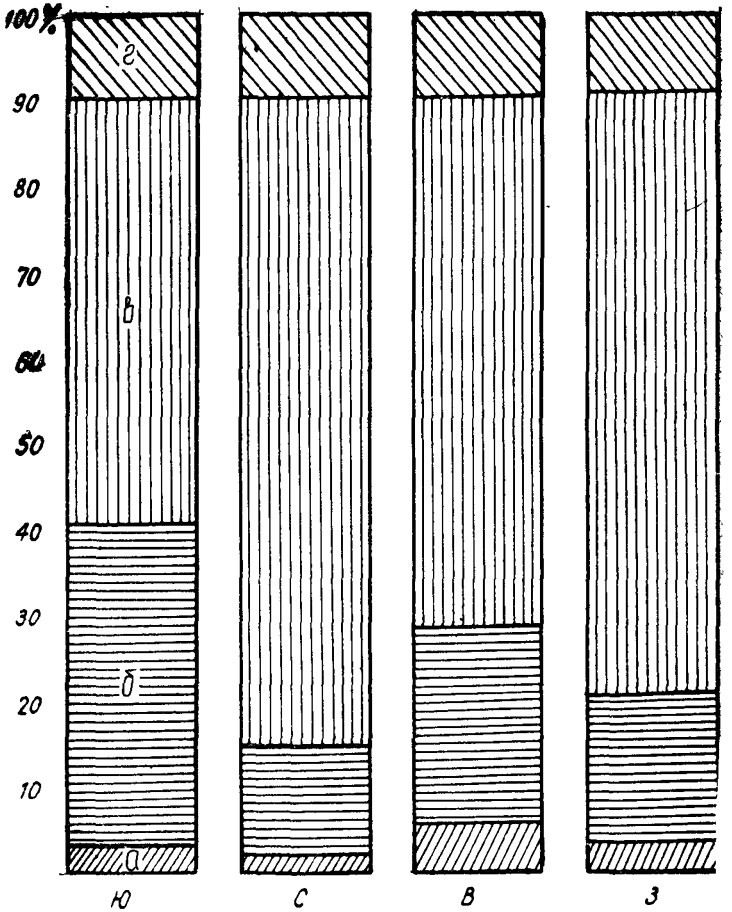


Рис. 15. Сроки гнездования некоторых певчих птиц на склонах различной экспозиции: *Ю* — южных (в том числе юго-восточных и юго-западных, всего 262 гнезда); *С* — северных (в том числе северо-восточных и северо-западных, всего 195 гнезд); *В* — восточных (294 гнезда); *З* — западных (135 гнезд); *а* — откладка яиц начата в апреле; *б* — в мае; *в* — в июне; *г* — в июле и августе

склонах, которые в это время покрыты снегом. Обращает на себя внимание одинаковая доля наиболее поздних гнезд на

Таблица 35

Сроки начала кладки у некоторых певчих птиц на склонах различной экспозиции (Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Экспозиция	Число кладок, начатых в декаду										Всего гнезд	Ранние кладки, %**
		апрель	май			июнь			июль				
			1	2	3	1	2	3	1	2	3*		
Лесной конек	Ю	—	—	4	12	6	5	3	1	—	—	31	51,6
	С	—	—	—	1	—	1	1	—	—	—	3	33,3
	В	—	—	—	4	5	7	6	—	—	—	22	18,2
	З	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	3	—
Бледная завирушка	Ю	1	3	16	5	2	3	11	2	1	—	44	9,1
	С	—	—	2	1	—	1	4	1	1	—	10	—
	В	—	3	7	1	2	3	2	2	3	4	27	7,0
	З	—	—	2	—	—	2	1	1	—	1	7	—
Черногрудая красношейка	Ю	—	—	5	16	4	5	8	4	1	—	43	48,8
	С	—	—	1	2	1	—	—	3	—	—	7	43,0
	В	—	—	3	3	3	1	4	2	—	—	16	37,5
	З	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	—
Красноспинная горихвостка	Ю	3	14	3	—	1	2	1	—	—	—	24	70,8
	С	—	2	2	1	2	1	2	5	—	—	15	13,3
	В	4	14	7	—	4	2	1	1	1	—	34	52,9
	З	—	2	3	1	—	2	1	1	—	—	10	20,0
Деряба	Ю	4	4	2	1	2	—	—	—	—	—	13	61,5
	С	4	2	2	—	4	1	—	—	—	—	13	46,1
	В	13	4	2	4	2	2	1	—	—	—	28	60,2
	З	5	1	1	2	4	1	1	—	—	—	15	40,0
Индийская пеночка	Ю	—	—	—	1	11	13	—	—	—	—	25	48,0
	С	—	—	—	—	2	6	—	—	—	—	8	25,0
	В	—	—	—	1	7	5	1	—	—	—	14	57,1
	З	—	—	—	—	1	3	1	—	—	—	5	20,0
Зарничка	Ю	—	—	—	2	16	9	3	1	—	—	31	58,0
	С	—	—	—	6	37	30	1	—	1	—	75	57,3
	В	—	—	—	11	50	29	8	8	—	—	106	57,5
	З	—	—	—	7	19	23	4	1	—	—	54	48,5
Гималайский вьюрок	Ю	—	—	—	—	4	14	2	—	—	—	20	20,0
	С	—	—	—	1	10	28	12	1	1	—	53	20,7
	В	—	—	—	1	2	28	5	1	—	—	37	8,0
	З	—	—	—	—	2	17	5	3	1	—	28	7,0
Арчовый дубонос	Ю	—	3	5	3	2	2	1	5	3	7	31	25,8
	С	—	1	—	1	1	1	1	1	1	4	11	9,1
	В	—	—	1	1	1	—	1	1	2	3	10	10,0
	З	—	—	2	2	2	2	—	1	—	2	11	18,2
Все виды	Ю	8	24	35	40	48	53	29	13	5	7	262	45,0
	С	4	5	7	13	57	69	21	11	4	4	195	35,3
	В	17	21	20	26	76	77	29	15	6	7	294	41,1
	З	5	3	8	12	29	50	16	8	1	3	135	28,8

* Включены также сведения за август.

** Условно приняты кладки, начатые в первые 20 сут гнездования данного вида.

склонах различных экспозиций (рис. 15, *ж*). По-видимому, в июле и августе роль экспозиции склона в гнездовании птиц минимальна.

Зависимость сроков гнездования от экспозиции склона у разных видов птиц неодинакова. Она достаточно хорошо выражена у гнездящихся на земле лесного конька и красноспинной горихвостки, но почему-то совсем не прослеживается у черногрудой красношейки, зарнички и гималайского вьюрка (см. табл. 35). Из видов, гнездящихся в кронах, раннее гнездование на южных склонах характерно для арчового дубоноса, в меньшей мере — для бледной завирушки и индийской пеночки и почти незаметно у дерябы, который в апреле гнездится практически одинаково часто на склонах северной и южной экспозиций. В целом роль экспозиции склона в сроках гнездования птиц гораздо меньше, чем принято считать.

Различия в сроках гнездования отдельных видов по годам показаны в таблице 36. Характеристика погодных условий каждого из четырех лет дана в главе 3, здесь можно только напомнить, что 1972 г. был наиболее холодным и влажным, 1973 г. — самым жарким и ветреным при нормальном количестве осадков, 1974 г. — самым сухим и достаточно жарким, а 1971 г. — средним по всем показателям. В 1973 г. некоторые птицы начали гнездиться раньше, чем в 1971 и 1972 гг., а в 1974 г. — еще раньше. Так, у лесного конька в 1972 г. наиболее ранняя кладка начата в первой декаде июня (3 гнезда), в 1973 г. — в третьей декаде мая (4 гнезда), а в 1974 г. — во второй декаде мая (4 гнезда), всего в мае в этом году загнездилось 7 пар из 11 известных (около 70%). Аналогичная картина наблюдалась у красноспинной горихвостки, зарнички, индийской пеночки, бледной завирушки и гималайского вьюрка, а из видов, не вошедших в таблицу 36, — у арчовой чечевицы и клеста-еловика. Особенно выделяется ранним гнездованием 1974 г., когда ряд видов загнездился на целую декаду раньше, чем в другие годы. Одновременно у этих видов увеличилась продолжительность гнездового сезона. Так, у лесного конька период откладки яиц растянулся до 50 сут (против 20—30 в предыдущие годы), у красноспинной горихвостки — до 90 (против 70), у зарнички — до 50 (против 20—30), у индийской пеночки — до 40 (против 20), у бледной завирушки — до 100 (против 60—80), у гималайского вьюрка — до 50 (против 20—30) и т. д. С удлинением общих сроков размножения у ряда видов возросла возможность второго вывода птенцов, что и было ими использовано, например зарничкой (см. ниже). Все это свидетельствует о том, что сухой и теплый 1974 г. был оптимальным для размножения указанных видов птиц.

Однако далеко не все виды изменили сроки гнездования в 1973 и 1974 гг. Хорошим примером может служить зеленая пе-

Таблица 36

Сроки размножения певчих птиц в годы с различными погодными условиями (Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.)

Вид птицы	Год	Число гнезд, в которых откладка яиц началась в декаду										
		апрель	май			июнь			июль			август
		3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1
Лесной конек	1971	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—
	1972	—	—	—	—	3	2	1	—	—	—	—
	1973	—	—	—	4	4	3	—	—	—	—	—
	1974	—	—	4	3	2	1	1	—	—	—	—
Бледная завирушка	1971	—	1	—	1	1	—	1	1	1	—	—
	1972	—	—	6	1	1	3	2	3	—	—	—
	1973	—	—	13	1	3	3	9	2	1	2	—
	1974	—	6	6	3	2	2	3	2	4	1	1
Черногорлая завирушка	1971	—	—	4	1	1	—	1	4	—	—	—
	1972	—	1	6	6	3	4	2	5	1	—	—
	1973	—	6	8	1	2	1	3	1	1	—	—
	1974	—	1	5	1	4	4	—	5	1	4	—
Черногрудая красношейка	1971	—	—	1	—	—	—	3	—	—	—	—
	1972	—	—	4	5	5	—	4	1	—	—	—
	1973	—	—	2	14	4	4	3	4	1	—	—
	1974	—	—	2	3	—	1	3	5	—	—	—
Красноспинная горихвостка	1971	—	6	1	—	—	1	—	1	—	—	—
	1972	—	7	2	—	2	1	1	1	—	—	—
	1973	—	9	3	1	3	2	3	1	—	—	—
	1974	2	8	6	—	4	3	1	1	1	—	—
Седоголовая горихвостка	1971	—	—	2	1	1	4	1	1	—	1	—
	1972	—	2	4	—	3	5	3	1	—	—	—
	1973	—	2	2	3	5	8	3	3	—	—	—
	1974	—	1	1	1	2	4	1	2	—	—	—
Индийская пеночка	1971	—	—	—	—	2	5	—	—	—	—	—
	1972	—	—	—	—	2	6	—	—	—	—	—
	1973	—	—	—	—	9	6	—	—	—	—	—
	1974	—	—	—	1	4	2	3	—	—	—	—
Зарничка	1971	—	—	—	—	22	11	1	—	—	—	—
	1972	—	—	—	—	11	54	10	—	—	—	—
	1973	—	—	—	—	53	9	—	—	—	—	—
	1974	—	—	—	24	36	10	3	8	—	—	—
Зеленая пеночка	1971	—	—	—	—	1	4	—	—	—	—	—
	1972	—	—	—	—	1	7	1	1	—	—	—
	1973	—	—	—	—	4	15	—	—	—	—	—
	1974	—	—	—	—	5	13	1	—	—	—	—
Гималайский вьюрок	1971	—	—	—	—	—	11	6	—	—	—	—
	1972	—	—	—	—	—	28	18	2	1	—	—
	1973	—	—	—	—	6	39	4	2	—	—	—
	1974	—	—	—	2	6	6	—	1	—	—	—

ночка (см. табл. 36), наиболее ранние кладки которой ежегодно появляются в первой декаде июня, а основная масса самок во все годы начинает нестись во второй декаде этого месяца. Нет существенной разницы в сроках размножения в течение 1971—1974 гг. у черногрудой красношейки, седоголовой горихвостки и черногорлой завирушки, а также у ряда видов, не представленных в таблице 36: горной и маскированной трясогузок, крапивника, дроздов черного и дерябы, обыкновенной горихвостки, черной вороны и др. Особенно стабильными оказались сроки гнездования черной вороны, черногрудой красношейки, крапивника и обыкновенной горихвостки. Из них черная ворона — одна из наиболее раногнездящихся в субвысокогорье птиц (ежегодно первые яйца — во второй декаде апреля), обыкновенная горихвостка — поздних (первые яйца — только в начале июня), а крапивник и черногрудая красношейка занимают промежуточное положение (у первого самки начинают нестись в первой декаде, у второго — во второй декаде мая). Что объединяет этих столь разных птиц в группу со стабильными сроками размножения — сказать трудно, но на этот факт стоит обратить более пристальное внимание при дальнейшей работе с данными видами. В то же время некоторые систематически близкие и обитающие в сходных условиях виды очень различно реагируют на изменение погодных условий: одни из них меняют сроки гнездования, а другие нет (красноспинная и седоголовая горихвостки, зеленая пеночка и зарничка, бледная и черногорлая завирушки). Причины этого явления не выяснены. По-видимому, они кроются в каких-то до сих пор не изученных деталях биологии указанных видов.

Весь сезон размножения певчих птиц в субвысокогорье занимает около 4,5 мес — с середины апреля до конца августа, только клесты-еловики могут размножаться также в октябре — марте, да некоторые пары арчовых дубоносов откладывают яйца еще в начале сентября. В разные годы общая продолжительность гнездового сезона практически не меняется, лишь отдельные виды, как было показано выше, используют для размножения то большую, то меньшую часть этого времени. Видов со сжатыми сроками гнездования в субвысокогорье мало. К ним относятся прежде всего птицы, поздно прилетающие и рано улетающие (например, обыкновенная горихвостка и зеленая пеночка), а также оседлые, имеющие один продолжительный репродуктивный цикл и невысокую гибель гнезд (врановые — черная ворона, сорока, по-видимому, кедровка, синицы — московка, джунгарская гаичка).

Подавляющее большинство обитателей субвысокогорья относятся к видам с растянутыми сроками размножения. У арчового дубоноса, например, свежие яйца в гнездах можно находить в течение 120—130 сут — с начала мая до начала сентяб-

ря. Немного уступают ему бледная и черногорлая завирушки, у которых откладка яиц растянута на 90—100 сут, красноспинная и седоголовая горихвостки — на 90, дрозды и трясогузки — на 80 сут. Основные причины этой растянутости — разнообразие природных условий на разных абсолютных высотах и склонах различной экспозиции, возобновление утраченных кладок и полицикличность размножения многих видов птиц в условиях субвысокогорья.

Таблица 37

Количество случаев двух циклов размножения певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	1971г.	1972г.	1973г.	1974г.	Всего
Горная трясогузка	2	—	2	3	7
Маскированная трясогузка	—	2	2	5	9
Крапивник	1	1	—	—	2
Красноспинная горихвостка	—	—	2	5	7
Седоголовая горихвостка	1	—	1	—	2
Черногрудая красношейка	—	1	3	2	6
Зарничка	—	—	—	2	2
Бледная завирушка	2	—	4	7	13
Черногорлая завирушка	—	1	—	—	1
Арчовый дубонос	—	—	—	2	2
Всего	6	5	14	26	51

Числу кладок у горных птиц в орнитологической литературе уделялось мало внимания. Поскольку прямых наблюдений над окольцованными и помеченными птицами до недавнего времени в горах не проводилось, суждения о числе кладок базировались на косвенных показателях.

Одно время большинство случаев растянутости гнездового периода у птиц объясняли наличием у них двух кладок («Птицы Советского Союза», т. 5 и 6, 1954). Позже стали более осторожно относиться к интерпретации подобных фактов, исходя из того, что суровые условия высокогорья и короткий вегетационный период не позволяют птицам выводить птенцов дважды в лето. «Вряд ли можно согласиться с тем, что горные птицы... в состоянии выкормить два выводка», — сказано в очерке о черногорлой завирушке в монографии «Птицы Киргизии» (Янушевич и др., 1960, с. 249). В течение последних 15 лет, когда в Тянь-Шане шло интенсивное накопление фактического материала по гнездованию птиц, эта точка зрения оставалась господствующей в большинстве фаунистических работ о птицах гор Средней Азии, несмотря на то, что в ряде случаев авторы их вынуждены были высказывать предположения о наличии второго репродуктивного цикла у того или иного вида.

Первые документальные подтверждения двух репродуктивных циклов у певчих птиц в Тянь-Шане были получены в конце 60-х годов (Гаврилов, Ковшарь, 1968а; Родионов, 1968), когда в субвысокогорье Заилийского Алатау на высоте 2500—2700 м над ур. м. удалось установить наличие двух кладок у крапивника, черногрудой красношейки, маскированной и горной трясогузок. В 1971—1975 гг. здесь же мы наблюдали 51 случай двух репродуктивных циклов у 10 видов (табл. 37).

Для арчового дубоноса, бледной завирушки, зарнички, седоголовой и красноспинной горихвосток двукратное гнездование установлено впервые (Ковшарь, 1977д). Судя по довольно большому числу зарегистрированных случаев (51 случай у 10 видов), полициклия — обычное явление у певчих птиц, населяющих субвысокогорье Тянь-Шаня. Для 9 из 10 приведенных в таблице 37 видов это норма, лишь один вид — зарничка — является исключением (видимо, у нее две кладки бывают только в особо благоприятные годы).

Еще 3 вида (деряба, черный дрозд и седоголовый щегол), безусловно, имеют две кладки, но документальных подтверждений мы не имеем. О наличии второй кладки у этих видов свидетельствует двухвершинная кривая сроков их размножения (рис. 16); у птиц, имеющих только одну кладку, эта кривая одновершинная. Таких строго моноцикличных видов в субвысокогорье 15; врановые (6 видов), обыкновенная горихвостка, зеленая пеночка, индийская пеночка (а в обычные годы и зарничка), московка, джунгарская гаичка, арчовая и обыкновенная чечевицы, гималайский вьюрок.

Существует еще группа певчих птиц (около 14 видов), число кладок для которых до сих пор не вполне ясно. Из них, по крайней мере, 8 видов (горный конек, краснобрюхая горихвостка, черноголовый чекан, обыкновенная каменка, гималайская и альпийская завирушки, красношапочный вьюрок и клест-еловик) могут иметь вторую кладку. Наиболее вероятна она для обеих завирушек и краснобрюхой горихвостки, для последней есть и конкретное указание (Гаврилов, Ковшарь, 1968а), только птица не была окольцована. Не исключена вторая кладка даже для клеста-еловика, гнездившегося в 1974 г. в июле — августе и в декабре (промежуток между этими гнездованиями вполне достаточен для докармливания выводка).

Остальные 6 видов (лесной конек, обыкновенная и бурая оляпки, королек, расписная синичка, пищуха) скорее всего моноцикличны, что вполне объясняется длительностью их репродуктивного цикла. Несколько неожиданно включение в эту группу лесного конька, вида с коротким репродуктивным циклом и относящегося к семейству, для большинства представителей которого вторые кладки характерны. Однако сжатые сроки гнездования лесного конька в 1971—1974 гг. свидетель-

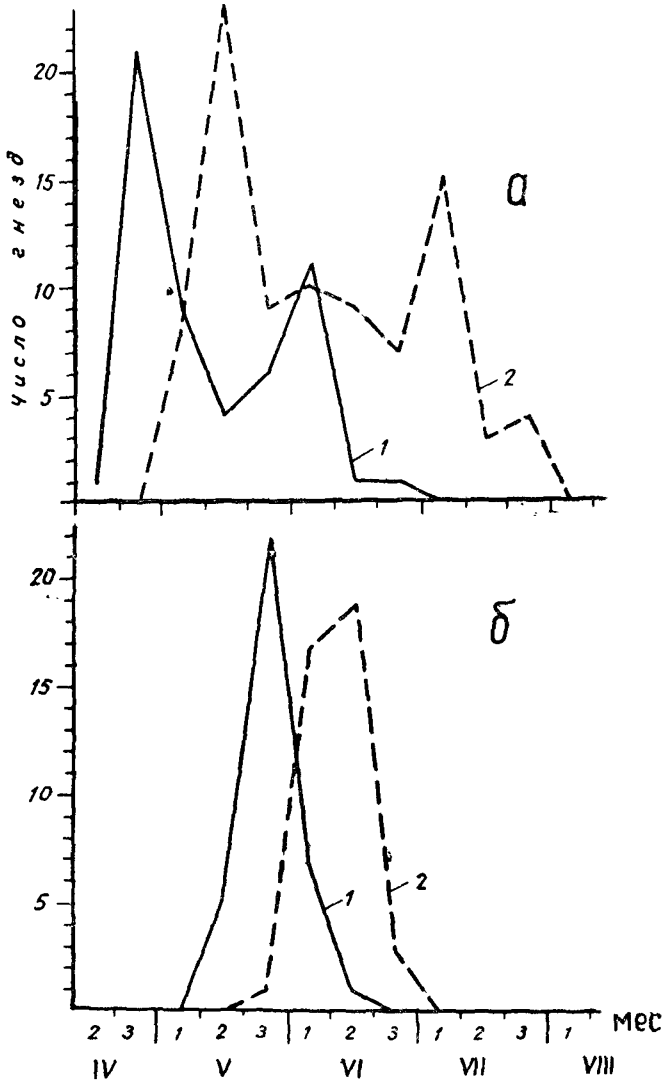


Рис. 16. Сроки гнездования птиц: *а* — имеют 2 кладки (*1* — деряба, *2* — черногорлая завирушка); *б* — имеют 1 кладку (*1* — джунгарская гаичка, *2* — индийская пеночка)

ствуют скорее о моноцикличности. Правда, в 1974 г. сроки начала кладки у него были растянуты на 50 сут, что напоминает аналогичную картину у зарнички, имевшей в этом году две кладки. Можно допустить наличие второй кладки в 1974 г. и у лесного конька, еще более вероятна она у него в 1975—1976 гг. (рис. 17).

Подобные случаи второй кладки лишь в отдельные годы говорят о том, что нет резкой грани между видами моноцикличными и полицикличными и что в определенных условиях

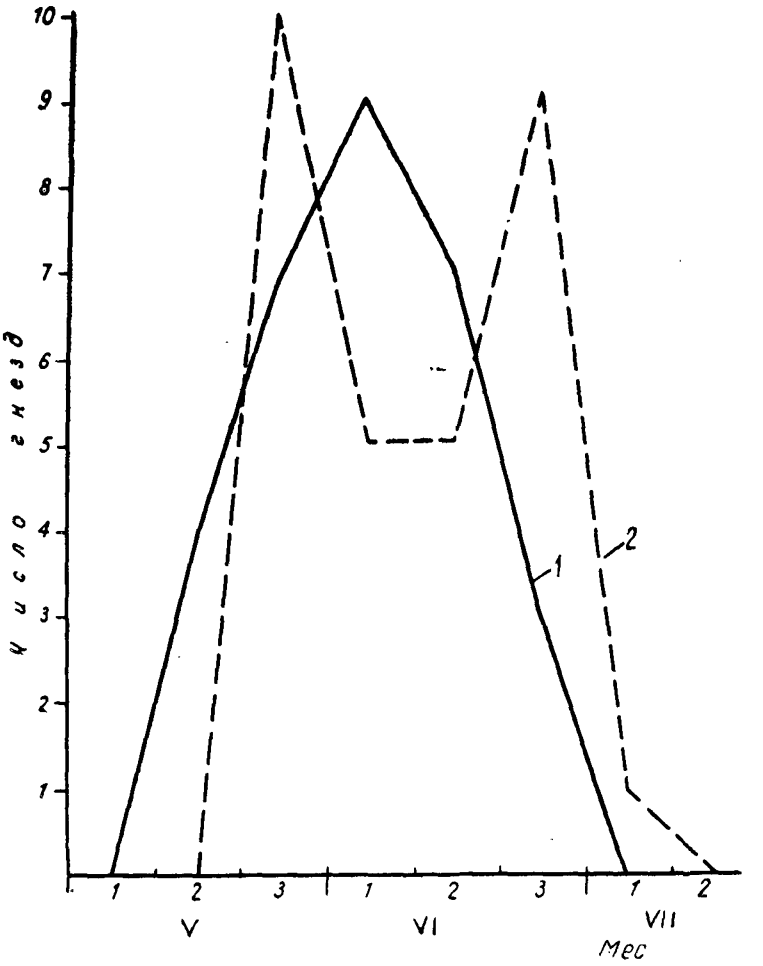


Рис. 17. Сроки начала кладки у лесного конька: *1* — в 1971—1974 гг.; *2* — в 1975—1976 гг.

один и тот же вид может иметь то одну, то две кладки. Об этом же свидетельствует наличие только одной кладки в условиях субвысокогорья у обыкновенной горихвостки, имеющей в других частях ареала две нормальные кладки. Объясняется это поздними сроками гнездования у нас этой птицы, прилетающей только во второй половине мая и приступающей к устройству гнезда в начале июня, когда у других горихвосток — красноспинной и седоголовой — уже вылетают птенцы первого выводка. По сути, первая кладка у обыкновенной горихвостки почти совпадает по срокам со второй кладкой у красноспинной и седоголовой горихвосток.

Резюмируя сказанное о видах с одним и двумя репродуктивными циклами, соотношение моно- и полицикличных видов в фауне субвысокогорья Заилийского Алатау можно представить следующим образом: регулярно имеют второй цикл — 12 видов (27,9%); по-видимому, имеют его — 8 (18,5%); имеют его в отдельные годы — 2 (4,8%); имеют только один цикл — 15 (34,9%); по-видимому, имеют только один цикл — 6 видов (13,9%). Таким образом, в субвысокогорье примерно половина видов певчих птиц выводит птенцов два раза за лето.

Однако, как выяснилось, и это не предел. На высоте 2500 м над ур. м. возможны три успешных цикла размножения в один сезон (Ковшарь, 1975). Такие факты отметили мы у пары бледных завирушек в 1973 и 1974 гг., у другой самки того же вида — в 1975 г., а также у пары красноспинных горихвосток — в 1974 г. При этом самка бледной завирушки в 1973 и 1974 гг. возобновляла неудачный третий цикл (один раз на стадии кладки, второй — на стадии полуоперенных птенцов) и успешно выводила птенцов третьего выводка. Есть основания полагать, что в 1974 г., когда эта самка повторила третий репродуктивный цикл после гибели полуоперенных птенцов, она в случае успешного окончания его имела бы четвертый, поскольку нормальное третье гнездование она также начинала тогда, когда птенцы второго выводка были полуоперены. Следовательно, по времени данная пара за период с 27 апреля по 5 сентября вполне уложилась в четыре репродуктивных цикла.

Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что во всех известных случаях трех репродуктивных циклов птицы начинали первое гнездование примерно в те же сроки, что и другие особи данного вида (у бледных завирушек первые яйца первых кладок отложены 7 и 11 мая, у красноспинной горихвостки — 2 мая), а заканчивали его также не намного позже своих сородичей (птенцы третьего выводка покидали гнезда в августе). Это свидетельствует о том, что три репродуктивных цикла у этих видов у верхней границы леса — не исключение, а нормальное явление в благоприятные годы.



ГЛАВА 8

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ

РАЗДЕЛЕНИЕ ФУНКЦИЙ МЕЖДУ САМЦОМ И САМКОЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА

Сезон гнездования певчих птиц в субвысокогорье длится около 4,5 мес, с середины апреля до конца августа. Продолжительность репродуктивного цикла бледной завирушки 41—62 сут, красноспинной горихвостки — 55—59 сут. Как же успевают эти птицы трижды вывести птенцов за такой короткий срок (да еще третий раз с двух попыток)? Наблюдения показали, что в Заилийском Алатау экономия времени при полицикличном размножении осуществляется по двум основным направлениям: сокращение продолжительности подготовительной части гнездового периода и частичное совмещение (наложение) отдельных фаз соседних репродуктивных циклов.

Вопросы сокращения начальных фаз репродуктивного цикла освещены в главе 7. Здесь уместно лишь напомнить, что, начиная второе гнездование, птицы экономят время прежде всего на выборе места для гнезда, которое устраивают либо на старом месте, либо в одном из тех, которые осматривались перед первым гнездованием. И если весной на выбор места для гнезда иногда тратятся недели, то летом — считанные дни. Строительство гнезда при позднем гнездовании протекает почти вдвое быстрее, чем весной. При втором цикле исчезает пауза между окончанием строительства и откладкой первого яйца и бывает, что яйца откладываются в еще недостроенные гнезда.

Дальнейшее наложение отдельных фаз репродуктивного цикла возможно только благодаря четкому разделению функций между самцом и самкой. Рассмотрим эти функции и их изменения на протяжении репродуктивного цикла.

Место для гнезда, как правило, выбирает самка, которую с песней сопровождает самец. У некоторых видов, например у горной трясогузки, инициатива в выборе места принадлежит

самцу, который первым осматривает удобные ниши и предлагает их самке. Самец крапивника предлагает самке наполовину готовое гнездо или несколько гнезд, а у горихвосток, завирушек и некоторых других птиц самец и самка вместе, но каждый самостоятельно осматривают удобные места. Во всех случаях место будущего гнезда окончательно определяет самка. Особенно хорошо заметно это у видов, самцы которых начинают носить строительный материал, не дожидаясь решения самки (например, горные трясогузки). Как правило, такие гнезда остаются незаконченными, а яйца в них не появляются. Во время выбора места самцы большинства видов много поют и ухаживают за самками, что, видимо, способствует укреплению связи между партнерами в паре и синхронизации половых циклов у разных пар.

У большинства видов гнезда строят самки. Только у крапивника самка лишь выстилает лоток. У обеих оляпок самец и самка принимают одинаковое участие в строительстве гнезда: самец возводит каркас из мха, а самка в это же время сооружает внутреннюю чашу из злаков.

Самцы горной и маскированной трясогузок вначале носят строительный материал даже чаще самок; впоследствии активность их значительно падает, и многие самцы оставляют эту работу задолго до полной готовности гнезда. Считается, что у желтоголовых корольков и расписных синичек гнездо сооружают обе птицы (Гаврилов и др., 1968; Гаврилов, 1970), но мы у нескольких гнезд королька наблюдали работу только одной птицы, тогда как другая постоянно держалась поблизости; лишь в одном случае строящая птица могла быть самцом (почти непрерывно пела во время работы, несмотря на самочью окраску), однако это гнездо впоследствии было брошено недостроенным. По-видимому, вопрос об участии самцов туркестанского подвида желтоголового королька в строительстве гнезд нельзя считать окончательно выясненным.

У джунгарской гаички дупло выдалбливают обе птицы, затем самец наравне с самкой носит луб и мох для наружного слоя, но шерсть и пух для выстилки лотка носит одна самка. У московки самец помогает самке только при очистке дупла. Таким образом, за исключением крапивника и оляпок, у всех перечисленных видов самцы лишь помогают самкам в строительстве гнезд.

У остальных видов гнезда сооружают только самки, а основная роль самцов сводится к охране их во время работы. С этим связано и полное прекращение пения в часы строительства. Значение такой охраны велико, так как собирающие материал самки гораздо менее осторожны, чем в другое время. Именно поэтому самцы большинства певчих птиц в районе строящихся гнезд не упускают самок из виду, а при дальних

полетах следуют за ними; караулят также и во время укладки.

Однако все сказанное не является постоянным явлением. Индивидуальные вариации в поведении птиц чрезвычайно велики, поэтому и при строительстве гнезд возможны различные исключения. В Заилийском Алатау мы наблюдали попытки строительства гнезд самцами 5 видов певчих птиц, для которых такое поведение не характерно: обыкновенной каменки, дерябы, красношапочного вьюрка (по одному разу), индийской пеночки и арчового дубоноса (по два раза). У первых двух видов самцы лишь набирали в клюв строительный материал, но затем выбрасывали его; самец красношапочного вьюрка отобрал у самки материал и пытался укладывать его в гнездо, а самцы индийской пеночки и арчового дубоноса сами приносили и укладывали материал, но впоследствии эти гнезда остались недостроенными и не использовались (Ковшарь, 1979а). Последнее свидетельствует об аномальности подобного поведения. Видимо, на таких же редких наблюдениях основаны литературные указания на строительство гнезд самцами индийских пеночек, горихвосток-чернушек (Абдусалямов, 1964, 1973) и синих птиц (Спангенберг, Судиловская, 1959).

Насиживание кладки и обогрев маленьких птенцов у подавляющего большинства видов также функция самки. Только у горной трясогузки, расписной синички и серой славки самцы регулярно сменяют самок на гнездах с яйцами и пуховыми птенцами. Указания на насиживание кладок самцами черногрудой красношейки (Янушевич и др., 1960), зеленой пеночки (Спангенберг, Судиловская, 1959) и арчового дубоноса (Янушевич и др., 1960; Долгушин и др., 1968; Гаврилов, 1974) неверны, о чем подробнее сказано в видовых очерках (Ковшарь, 1979а). Очень редко, в виде исключения, принимают небольшое участие в насиживании самцы европейских подвидов обыкновенной горихвостки (Птушенко, Иноземцев, 1968) и черного дрозда (Enemar, 1958; Korodi Gal, 1967); у подвидов, населяющих Тянь-Шань, подобные случаи не отмечены.

У многих видов самец во время насиживания кормит самку, однако лишь у вьюрковых, синиц, пищухи и королька это составляет существенную часть ее рациона. У остальных видов кормление самцами насиживающих самок носит нерегулярный, случайный характер и служит скорее ритуалом, чем практической помощью. Таким образом, у большинства видов певчих птиц в период, предшествующий появлению потомства, самцы играют как бы второстепенную, вспомогательную роль.

С вылуплением птенцов картина резко меняется. Самки в первые дни подолгу обогревают неоперенных птенцов, тратя на это почти столько же времени, сколько при насиживании, а самцы становятся основными кормильцами (табл. 38). Особенно хорошо выражено это у вьюрковых, а также у горихво-

сток и пеночек, слабо — у завирушек, совсем не выражено у горной трясогузки, у которой самец и самка по очереди и обогревают, и кормят птенцов. В целом наиболее высокая активность кормления — до 84—86% — у отдельных видов, а в среднем по всем видам — около 59% (68 данных) — свойственна самцам при выкармливании пуховых птенцов, т. е. в первые 5 сут их жизни. В последующие 5 сут, когда отрастают и разворачиваются пеньки крупного и мелкого пера, доля самцов в кормлении птенцов падает до 40—50, в среднем до 43% (63 данных) и остается такой (78 данных) до вылета их из гнезда.

Таблица 38

Роль самцов в выкармливании гнездовых птенцов у некоторых видов певчих птиц в субвысокогорье

Вид птицы	Доля участия в общем числе прилетов с кормом, %		
	Возраст птенцов, сут		
	1—5	6—10	более 11
Горная трясогузка	43—60 (5) 55	48—69(4)55	50—89 (6)68
Маскированная трясогузка	0—63 (6) 55	0—70(6)46	0—54(14)30
Лесной конек	0—59 (5) 41	0—84 (6)46	—
Бледная завирушка	18—57 (14)51	20—86 (14)50	10—64(14)34
Черногорлая завирушка	19—61 (3)29	38—39 (2)	51
Черногрудая краснощейка	40—57 (4)50	25—50 (4)36	29—61(6)39
Красноспинная горихвостка	57—94 (5)60	45—80 (6) 50	43—98(7)58
Седоголовая горихвостка	0—65 (3)53	0—51 (5)40	19
Обыкновенная горихвостка	60—100(8)86	0—74 (3)22	0—51(11)35
Индийская пеночка	57—90 (3)84	44—48 (3)47	49—68(3)51
Зарничка	54—91 (9)79	46—61 (8)48	19—100(9)53
Зеленая пеночка	70—87(2)	48	0—58(4)44
Московка	72	69	48—60(2)

У некоторых самцов бледных завирушек, красноспинных горихвосток и других видов, имеющих в субвысокогорье два репродуктивных цикла, незадолго до вылета птенцов первого выводка частота прилетов с кормом самцов резко падает, в ряде случаев они полностью перестают кормить птенцов, поют и ухаживают за самками. Однако чаще всего после вылета птенцов эти самцы снова начинают их кормить.

Случаи выкармливания птенцов только одним из родителей относительно редки. Так, в субвысокогорье Заилийского Алатау, где у 175 гнезд 22 видов проведены многочасовые наблюдения над кормлением, только самки выкармливали птенцов в 15 гнездах 10 видов (8,5%), только самцы — в 2 (1,1%). Чаще, чем у других видов, наблюдалось это явление у маски-

рованной трясогузки (в 3 гнездах из 15), по два раза — у лесного конька, обыкновенной горихвостки и арчовой чечевицы, по разу — у бледной завирушки, черногрудой красношейки, седоголовой горихвостки, джунгарской гаички, обыкновенной пищухи и гималайского вьюрка. Выкармливание птенцов одним самцом без участия самки наблюдали мы у зарнички (в гнезде 3 оперенных птенца) и у гималайского вьюрка (самец благополучно выкормил 4 птенцов с 12-суточного возраста до вылета). Чаще всего причиной подобных явлений бывает гибель одного из родителей, иногда полигиния.

Вылетевших птенцов также кормят оба родителя, но в случае второго репродуктивного цикла самец берет на себя полностью все хлопоты по уходу за первым выводком, а самка занимается устройством нового гнезда и откладкой яиц. При этом она нередко начинает строительство уже через 3—5 сут и вначале может кормить птенцов в перерывах между приносами материала (наблюдения над бледной завирушкой и маскированной трясогузкой в 1974 г.).

Ниже, по наблюдениям в Заилийском Алатау на высотах 2400—2800 м над ур. м., приведены интервалы времени между вылетом птенцов первого репродуктивного цикла и началом кладки второго:

Красноспинная горихвостка:

1973 г.	6/VI	— 17/VI (11 сут)
	10/VI	— 19/VI (9 сут)
1974 г.	15/VI	— 27/VI (12 сут)
	6/VI	— 10/VI (4 сут)
	6/VI	— 11/VI (5 сут)
	30/V	— 10/VI (10 сут)

Седоголовая горихвостка:

1971 г.	16/VI	— 27/VI (11 сут)

Зарничка:

1974 г.	24/VI	— 2/VII (8 сут)
	29/VI	— 7/VII (8 сут)

Бледная завирушка:

1971 г.	3/VII	— 13/VII (10 сут)
1973 г.	9/VI	— 19/VI (10 сут)
1974 г.	12/VI	— 19/VI (7 сут)
	2/VI	— 8/VI (6 сут)
	12/VI	— 22/VI (10 сут)
	31/V	— 29/VI (29 сут)
	6/VII	— 15/VII (9 сут)
	20/VI	— 30/VI (10 сут)

Черногорлая завирушка:

1972 г.	27/VI	— 1/VII (4 сут)

Арчовый дубонос:

1974 г.	9/VI	— 4/VII (25 сут)
	7/VII	— 10/VIII (33 сут)

Таким образом, совмещаются послегнездовая фаза первого репродуктивного цикла и начальные фазы второго, что экономит в среднем около 2 нед: первое яйцо второй кладки появляется не через 20—25 сут, необходимых для докармливания выводка и строительства нового гнезда, а, как правило, раньше. В результате у маскированных трясогузок, например, длительность репродуктивного цикла сокращается с 40—65 при первой кладке до 33—36 сут при второй, у бледных завирушек — соответственно с 37—40 до 30—32 сут. Хорошей иллюстрацией к сказанному может служить двукратное гнездование арчового дубоноса, у которого практически весь второй репродуктивный цикл совмещен с докармливанием молодняка первого выводка одним только самцом, самка же проявляет к птенцам агрессивность уже с первых дней строительства нового гнезда (Ковшарь, 1977б).

Третий репродуктивный цикл еще более совмещается во времени с предыдущим. Как показали наблюдения над бледными завирушками в Заилийском Алатау, самка начинает строить гнездо, когда птенцы второго выводка еще полуоперены, а первое яйцо третьей кладки появляется в день их вылета. То же, судя по срокам, имело место и при третьем репродуктивном цикле у красноспинной горихвостки. Докармливанием вылетевших птенцов второго выводка в таких случаях полностью занимается самец.

Все это свидетельствует о первостепенном значении четкого разделения функций между родителями при полицикличном размножении певчих птиц, а также позволяет несколько по-новому взглянуть на роль самцов в воспитании потомства. Отдавая должное первостепенной роли самок, которые выводят, обогревают и выкармливают птенцов, нельзя не отметить, что на последнем этапе инстинкт кормления птенцов развит у самцов в общем сильнее, чем у самок. Об этом говорят как большая продолжительность его действия у самцов (у большинства мелких насекомоядных около месяца, тогда как у самок, имеющих второй цикл, только 2 нед), так и случаи кормления чужих птенцов. Последнее явление, в сущности не изученное, свойственно, по-видимому, преимущественно самцам. Суть его заключается в том, что иногда и, как показали наши наблюдения в Заилийском Алатау, не так уж редко певчие птицы кормят чужих птенцов (Ковшарь, 1979б). Причиной такого поведения чаще всего служит гибель собственных птенцов, но иногда самцы усыновляют чужих, когда свои живы или еще не вылупились. Так, один самец бледной завирушки в 1973 г. помогал кормить другой паре полуоперенных птенцов, пока его самка сидела на кладке; после вылупления птенцов в своем гнезде он стал выкармливать их.

Еще более показательный пример со вторым самцом бледной

ной завирушки, который 6 июня 1974 г. усыновил осиротевших птенцов соседней пары (самка погибла, а самец в день вылета оставил выводок), переведя их в расположение своего выводка, за 100 м. Он кормил всех птенцов этой объединенной семьи, не делая кому-либо предпочтения, тогда как самка отдавала корм только своим птенцам и оставалась совершенно безучастной к просящим крикам и движениям чужих, находящихся здесь же. Птенцов второго выводка (за несколько дней до оставления ими гнезда) этому самцу помогал выкармливать другой, не меченый. Вначале хозяин относился к помощнику агрессивно, но вскоре перестал обращать внимание и прогонял только при попытках пения (самка в это время строила гнездо для третьей кладки).

На следующий день после гибели полуоперенных птенцов третьего выводка (31 июля) этот самец начал кормить чужих птенцов в гнезде, расположенном в 120 м от собственного, которое самка начала в этот день строить. К хозяину гнезда он относился агрессивно и в конце концов окончательно изгнал его [1], хозяйка же не принимала участия в их конфликтах. Этих птенцов приемный родитель кормил и после вылета, вплоть до вылупления собственных, которых начал кормить с первого же дня; в этот день можно было видеть, как он, спасаясь бегством от наседавших с криком приемышей, которые к этому времени уже неплохо летали, нес корм в свое гнездо. Всего за сезон 1974 г. этот самец выкормил 17 своих птенцов (5 из них погибли почти оперенными) и 9 чужих (3 — после вылета из гнезда и 6 — с момента прозревания). Показательно, что с 22 мая до середины сентября (115—116 сут) этот самец не был занят выкармливанием птенцов всего 13 сут (11,2%) — с 15 по 24 июня (между первым и вторым выводками) и с 20 по 24 июля (между вторым и третьим выводками). Конечно, этот случай исключительный, но он достаточно хорошо иллюстрирует не только всю сложность взаимоотношений партнеров, но и силу родительского инстинкта у самцов данного вида.

Кроме этого, мы наблюдали еще шесть раз кормление чужих птенцов у бледных завирушек и по разу — у красноспинной горихвостки и пеночки-зарнички (во всех случаях чужих птенцов кормили самцы), а Э. Ф. Родионов (устное сообщение) в 1967 г. наблюдал, как самец крапивника, у которого в этом году несколько раз гибли кладки и птенцы, кормил птенцов седоголового щегла. Подобные сообщения в последнее время стали все чаще появляться в литературе. На американ-

---

[1] Через 12 сут побежденный самец кормил чужих слетков в 100 м от этого места.

ском континенте явление это отмечено у 130 видов птиц (Alexander, 1961).

Ниже приведены некоторые случаи кормления певчими птицами птенцов чужого вида:

Видовая принадлежность птенцов	Вид и пол «родителей»	Источник сведений
Certhia familiaris	*Parus caeruleus*	Antoine, 1959
Passer domesticus	*Sturnus vulgaris*, ♂	Burrows, 1968
Prunella modularis	*Turdus merula*, ♂, ♀	Galton, 1971
Motacilla alba	*Motacilla cinerea*, ♂	Dornbusch, 1968
Parus cristatus	*Parus montanus*, ♂, ♀	Jacquat, 1973
Ph. phoenicurus	*Turdus merula*	Pettersson, 1959
Myadestes townsendi	*T. troglodytes*, 1 ad	Robinson, 1962
Tangara sp.	*Cyanerpes cyaneus*, ♂	Skutch, 1962
Parisoma subcaeruleum	*Bradornis mariquensis*	Steyn, 1969
Carduelis caniceps	*T. troglodytes*, ♂	Родионов, устно

К сожалению, далеко не всегда указывается пол приемных родителей, но когда он известен, то это, как правило, самец (за исключением тех случаев, когда этим занимались оба члена пары, у которой погибли собственные птенцы). «Усыновляются» птенцы не только близких видов (как горная и белая трясогузки, хохлатая синица и пухляк), но и представители разных родов одного семейства (дроздовые, мухоловковые, цветочницы) и даже из других, иногда достаточно отдаленных семейств (скворцовые — ткачиковые, дроздовые — завирушковые, крапивниковые — вьюрковые и т. д.). Необходимо подчеркнуть принципиальное различие между только что приведенными фактами и выкармливанием гнездовых паразитов, например птенцов кукушки. Последних, как известно, выкармливают оба члена пары хозяина в своем гнезде, тогда как выше шла речь о случаях выкармливания птенцов самцами в чужом гнезде, далеко не всегда при отсутствии собственных и уж во всяком случае не в ущерб им.

Все эти примеры свидетельствуют о высокой потребности кормления птенцов у большинства самцов певчих птиц, что само по себе при нормальном удовлетворении этой потребности имеет большой биологический смысл, особенно при полициклличном размножении, так как освобождает самку для начала нового репродуктивного цикла.

ЧАСТИЧНОЕ СОВМЕЩЕНИЕ СРОКОВ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЛИНЬКИ

Как известно, линька у птиц не совпадает во времени с периодом деятельности половых желез, поскольку оба процесса (линька и размножение) требуют больших энергетических

затрат. Поэтому большинство птиц, в частности певчие лесные, линяют после окончания периода размножения. Однако в последние годы в связи с развитием изучения гнездовой биологии певчих птиц стали появляться сообщения о случаях линьки птиц во время выкармливания птенцов в гнезде. Это явление было отмечено на севере Европы — в Финской Лапландии (Haukioja, 1971), Южной Карелии (Блюменталь, Зимин, 1966; Зимин, Лапшин, 1974) и Ленинградской области (Кукиш, 1974), а также у горного конька в горах Северной Америки (Verbeek, 1973).

В Тянь-Шане первые сведения о совмещении сроков линьки и размножения были получены для крапивника (*Troglodytes troglodytes tianschanicus* Sharpe) в Б. Алматинском ущелье Заилийского Алатау: у самца, кормившего в гнезде оперенных птенцов накануне вылета, 31 июля линяло контурное перо груди, шеи и головы (Родионов, 1968). В 1971—1976 гг. здесь же, в интервале высот 2500—2700 м над ур. м., мы наблюдали это явление еще у 7 видов певчих птиц (Ковшарь, 1977г). Рассмотрим вкратце эти данные.

1. У самца горной трясогузки, отловленного на гнезде с полуоперенными птенцами 15 июля 1973 г., линяли маховые. У самки из этой пары 17 июля линька еще не начиналась.

2. В 13 гнездах бледной завирушки в июле 1972—1975 гг. мы отловили 12 самцов и 11 самок, ни одна из них еще не начинала линьку. В августе в 10 гнездах отловили 6 самцов и 10 самок. Все самцы линяли, причем лишь у одного (1 августа 1974 г.) линька только начиналась, у других к 10—12 августа сменились уже 7—8-е маховые (счет от дистальной части крыла). Из 10 самок, пойманных в августе, только у 3 (12 августа 1974 г., 8 и 10 августа 1975 г.) отмечено начало линьки: пенек на месте 9-го махового пера и первые пеньки на лбу и темени. В пределах отдельных пар разница в сроках линьки самцов и самок составляла 2—3 нед.

3. Из 8 самцов красноспинной горихвостки, отловленных на гнездах 27—30 июля 1973 г., 19 июля — 8 августа 1974 г. и 24 июля 1975 г., линька маховых и рулевых перьев отмечена у 7 (не линял только самец от 19 июля 1974 г.), а из 6 самок, пойманных на этих же гнездах, лишь одна (1 августа 1974 г.) начала смену 9—10-го первостепенных маховых.

4. Из 5 самцов седоголовой горихвостки, окольцованных в июле и августе, линька маховых и рулевых перьев отмечена у 2 (31 июля 1973 г. и 7 августа 1974 г.), у последнего отрастали 5—8-й первостепенные маховые. Ни одна из 4 самок, отловленных в это же время, еще не начинала линьки.

5. У зарнички в 1974 г. линька отмечена во всех 7 гнездах, где с 24 июля по 1 августа были отловлены взрослые птицы: в 4 гнездах линяли оба партнера, в 2 — только самки и в 1 —

самец. В одном из этих гнезд 24 июля (в день вылупления птенцов!) у самца раскрылся пенек 8-го махового, а опахала 9—10-го развернулись на $^2/_3$; дорастало также мелкое перо надхвостья, боков, груди, головы и шеи. Самка из этого гнезда только начала линять; другая самка, кормившая 6-суточных птенцов, 28 июля 1974 г. заканчивала линьку.

6. Самец зеленой пеночки, пойманный в гнезде с птенцами 23 июля 1974 г., имел в пеньках все мелкое перо на боках тела, 50% перьев на груди, большую часть перьев на спине и бедрах; 2 августа у него еще линяло перо на груди, но маховые и рулевые перья были старые.

7. У арчового дубоноса линяли самец и самка, отловленные на гнезде с оперенными птенцами 12 августа 1973 г.; у обоих сменились 8—9-е маховые (7-е — пенек). В другом гнезде, где 27 июля 1974 г. было 2 пуховых птенца, самец линял из серого наряда в окончательный.

В эти же годы аналогичные сведения еще для 2 видов — горного конька и горихвостки-чернушки — получил в Таласском Алатау (3000 м над ур. м.) Б. М. Губин. В 3 гнездах горного конька 29—31 июля и 3 августа 1973 г. линяли самцы и самки, а в 3 гнездах горихвостки-чернушки (21—23 июля 1973 г.) сменяли крупное оперение самцы, в том числе один первогодок в самочьем наряде (Губин, Губина, 1976; Губин, Немков, 1976).

Таким образом, в настоящее время в субвысокогорье Тянь-Шаня зарегистрировано 42 случая линьки взрослых птиц 10 видов во время выкармливания птенцов в гнездах; из них в 30 случаях линяли самцы и лишь в 12 — самки, которые начинают смену оперения обычно позже самцов. Само явление совмещения линьки с окончанием репродуктивного цикла можно рассматривать как адаптацию к короткому горному лету — по аналогии с такой же адаптацией у субарктических воробьиных птиц (Haukioja, 1971).



ГЛАВА 9

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ И РЕАЛЬНАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ

ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ

Плодовитость птиц, населяющих горные хребты, вот уже около 20 лет привлекает особое внимание советских орнитологов. После выхода в свет статьи Л. С. Степаняна (1959), в которой автор впервые в отечественной литературе обратил внимание на пониженную плодовитость некоторых воробьиных, главным образом насекомоядных птиц в верхних поясах Тянь-Шаня, одно за другим стали появляться сообщения на эту тему (Иванов, Чунихин, 1961; Чунихин, 1962; Беме, 1968), ей уделяли внимание в фаунистических сводках по отдельным горным районам Средней Азии (Ковшарь, 1966а; Потапов, 1966а). Вопрос стал дискуссионным, поскольку выводы Л. С. Степаняна о снижении величины кладки у воробьиных птиц в горах базировались на единичных фактах и поэтому выглядели малоубедительно. Особенно резкой критике подверг эти выводы Р. Л. Беме (1968), который пришел к выводу, что различий в величине кладки в горах и на равнине нет.

В работах Р. Л. Потапова (1962, 1963, 1966а) отмечена тенденция к уменьшению величины кладки у певчих птиц в условиях Памирского нагорья, что автор объясняет бедностью пищевых ресурсов. При этом приводится ряд доказательств того, что снижение плодовитости характерно лишь для насекомоядных птиц и не распространяется на растительноядных, например вьюрковых.

В сводке о птицах Таласского Алатау (Ковшарь, 1966а) не обнаружена тенденция к снижению плодовитости у певчих птиц, однако окончательное решение вопроса было оставлено для специального исследования на большем фактическом материале. Впоследствии, проанализировав сведения о 1518 кладках 62 видов певчих птиц, собранные в Тянь-Шане за 1954—1969 гг., мы пришли к выводу о том, что гипсоморфный

эффект размножения (Степанян, 1970) свойствен хотя бы некоторым видам насекомоядных певчих птиц в Тянь-Шане (Ковшарь, 1971). Существенным недостатком этой работы является то, что в ряде случаев приведенные в ней сведения не разделены по абсолютной высоте (таких указаний в использованных нами литературных источниках в большинстве случаев не было).

Наблюдения 1971—1975 гг. в субвысокогорье Заилийского Алатау (2400—3000 м над ур. м.) позволяют восполнить этот

Таблица 39

Количество яиц в кладке некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (2400—3000 м над ур. м.)

Вид птицы	Число гнезд, содержащих кладку яиц, шт.								Всего гнезд	Средняя величина кладки
	2	3	4	5	6	7	8	9		
Горная трясогузка	—	1	6	29	6	—	—	—	42	4,92
Маскированная трясогузка	—	—	7	15	9	—	—	—	31	5,06
Лесной конек	—	2	12	10	—	—	—	—	24	4,33
Обыкновенная оляпка	—	—	4	1	—	—	—	—	5	4,20
Крапивник	—	—	3	7	23	—	—	—	33	5,60
Гималайская завирушка	—	—	—	2	1	—	—	—	3	5,33
Бледная завирушка	1	8	31	14	2	—	—	—	56	4,14
Черногорлая завирушка	4	15	76	27	1	—	—	—	123	4,03
Черногрудая красношейка	2	3	19	22	2	—	—	—	48	4,39
Красноспинная горихвостка	—	3	21	35	4	—	—	—	63	4,63
Седоголовая горихвостка	—	11	38	8	—	—	—	—	57	3,94
Обыкновенная горихвостка	—	—	—	1	5	6	1	—	13	6,53
Черноголовый чекан	—	—	1	2	2	—	—	—	5	5,20
Черный дрозд	—	1	15	5	—	—	—	—	21	4,19
Деряба	—	18	46	3	—	—	—	—	67	3,55
Индийская пеночка	1	—	5	30	2	—	—	—	38	4,84
Зарничка	1	6	52	154	29	—	—	—	242	4,84
Зеленая пеночка	—	2	13	21	2	1	—	—	39	4,66
Желтоголовый королек	—	—	—	—	—	1	9	2	12	8,08
Джунгарская гаичка	—	—	1	21	10	—	—	—	32	5,28
Московка	—	—	—	—	2	16	12	1	31	7,38
Обыкновенная пищуха	—	1	1	1	2	—	—	—	5	4,80
Красношапочный вьюрок	—	1	11	10	—	—	—	—	22	4,40
Седоголовый щегол	—	—	5	2	—	—	—	—	7	4,28
Гималайский вьюрок	—	2	17	44	6	—	—	—	69	4,78
Обыкновенная чечевица	—	2	13	4	—	—	—	—	19	4,10
Арчовая чечевица	1	9	20	12	—	—	—	—	42	4,02
Клест-еловик	1	3	23	12	—	—	—	—	39	4,07
Арчовый дубонос	3	33	13	1	—	—	—	—	50	3,24
Черная ворона	—	—	7	3	2	—	—	—	12	4,58
Всего	14	121	460	496	110	24	22	3	1250	—

Таблица 40

Количество птенцов в гнездах некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (2400—3000 м над ур. м.)

Вид птицы	Число гнезд, содержащих птенцов, шт.									Всего гнезд	Средняя величина выводка
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Горная трясогузка	—	—	—	4	24	2	—	—	—	30	4,9
Маскированная трясогузка	—	1	5	9	5	2	—	—	—	22	4,1
Лесной конек	—	—	7	13	10	—	—	—	—	30	4,1
Горный конек	—	—	—	—	4	—	—	—	—	4	5,0
Обыкновенная оляпка	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	4,0
Крапивник	—	—	—	2	8	9	1	—	—	20	5,4
Гималайская завирушка	1	—	1	4	6	—	—	—	—	12	4,2
Бледная завирушка	—	3	10	34	19	3	—	—	—	69	4,1
Черногорлая завирушка	1	4	9	42	15	—	—	—	—	71	3,9
Черногрудая красношейка	1	4	5	19	9	3	—	—	—	41	4,0
Красноспинная горихвостка	—	1	2	30	29	—	—	—	—	62	4,4
Седоголовая горихвостка	1	1	11	30	7	—	—	—	—	50	3,8
Обыкновенная горихвостка	—	—	2	—	3	1	—	—	—	6	4,5
Черноголовый чекан	—	—	—	1	3	2	—	—	—	6	5,1
Обыкновенная каменка	—	1	1	—	3	—	—	—	—	5	4,0
Черный дрозд	—	—	1	5	4	—	—	—	—	10	4,3
Деряба	—	3	13	22	1	—	—	—	—	39	3,5
Индийская пеночка	—	—	1	5	8	—	—	—	—	14	4,5
Зарничка	1	3	7	32	92	9	—	—	—	144	4,6
Зеленая пеночка	—	—	—	13	19	—	—	—	—	32	4,6
Желтоголовый королек	—	—	—	—	2	1	5	4	3	15	7,3
Джунгарская гаичка	—	—	1	1	3	2	—	—	—	7	4,8
Московка	—	—	—	2	2	8	3	—	—	15	5,8
Обыкновенная пищуха	—	—	1	1	—	—	—	—	—	2	3,5
Красношапочный вьюрок	—	1	1	—	2	—	—	—	—	4	3,7
Седоголовый щегол	—	—	—	1	1	—	—	—	—	2	4,5
Гималайский вьюрок	—	—	11	27	41	3	—	—	—	82	4,4
Обыкновенная чечевица	—	1	—	6	—	—	—	—	—	7	3,7
Арчовая чечевица	—	—	1	5	2	—	—	—	—	8	4,1
Клест-еловик	—	—	—	2	1	—	—	—	—	3	4,3
Арчовый дубонос	—	1	7	3	—	—	—	—	—	11	3,2
Черная ворона	—	1	5	2	2	1	—	—	—	11	3,7
Сорока	—	—	—	—	3	—	—	—	—	3	5,0
Всего	5	25	102	317	328	46	9	4	3	839	—

пробел и рассмотреть вопрос на более качественном материале. Для большей точности сведения о числе яиц и птенцов в гнездах певчих птиц приведены отдельно (табл. 39 и 40).

Помимо сведений о 930 полных кладках и 636 гнездах с птенцами, полученных в 1971—1975 гг., в таблицах использованы также данные о 320 кладках и 203 гнездах с птенцами за 1964—1969 гг. (Ковшарь, 1971).

Таблицы 39 и 40 в основном подтверждают опубликован-

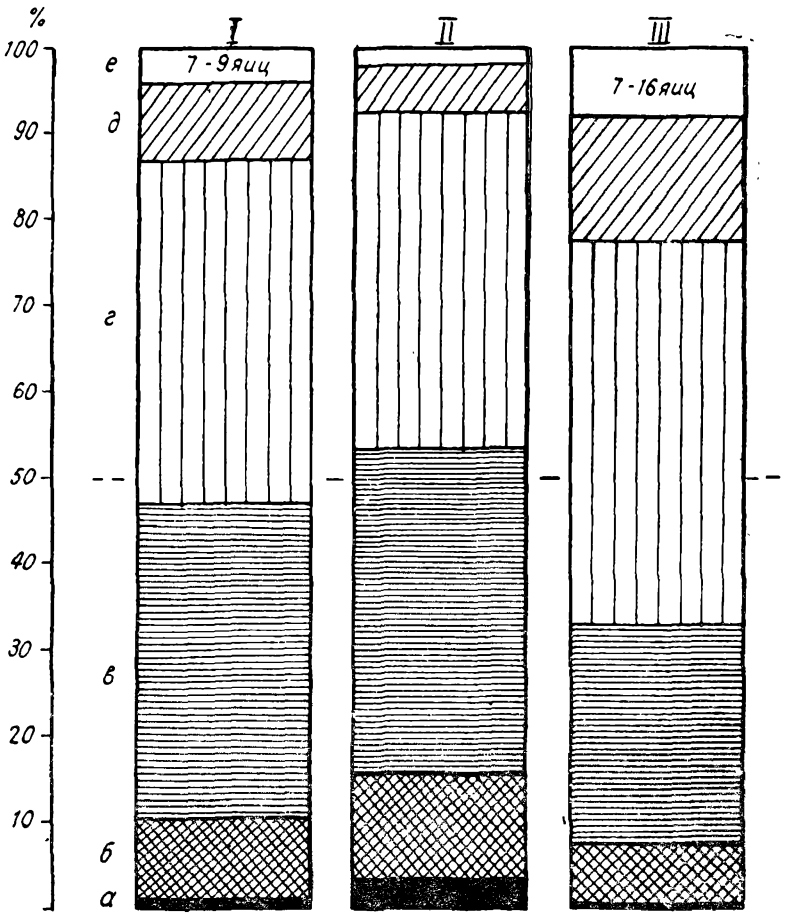


Рис. 18. Процентное соотношение гнезд с различным числом яиц (птенцов) в субвысокогорье Заилийского Алатау (*I* — яйца, 1250 гнезд; *II* — птенцы, 839 гнезд) и в Ленинградской области (*III* — яйца и птенцы, 1154 гнезда, по А. С. Мальчевскому, 1959): *а* — гнезда с одним-двумя яйцами (птенцами); *б* — то же, с тремя, *в* — с четырьмя, *г* — с пятью; *д* — с шестью, *е* — с семью и более

ные ранее сведения. Имеющиеся различия объясняются главным образом двумя причинами. Во-первых, в этих таблицах приведены сведения только для субвысокогорья, тогда как в опубликованной работе, как уже упоминалось, суммированы данные, полученные на разных высотах (и в разных хребтах). Во-вторых, в приведенных таблицах разделены сведения о яйцах и птенцах. В целом на материале этих таблиц достаточно хорошо прослеживается общая тенденция к уменьшению кладки: из 1250 гнезд с полными кладками почти половина (48%) содержала не более 4 яиц, а из 839 гнезд с птенцами по

Таблица 41

Величина кладки и выводка у некоторых птиц у верхней (числитель) **и нижней** (знаменатель) **границ пояса хвойного леса в Большом Алматинском ущелье в 1976—1978 гг.**

Вид и группа птицы	Число гнезд, содержащих яиц, шт.				Средняя величина кладки	Число гнезд, содержащих птенцов, шт.				Средняя величина выводка
	3	4	5	6		3	4	5	6	
III-а. Низкогорные										
Горная трясогузка	—	1	—	2	5,3	2	1	1	1	4,2
	—	2	8	2	5,0	—	5	9	1	4,7
Черногорлая завирушка	2	10	4	—	4,0	—	—	—	—	—
	—	1	1	2	5,2	—	—	—	—	—
Седоголовая горихвостка	3	7	—	—	3,7	—	—	—	—	—
	1	4	—	—	3,8	—	—	—	—	—
III-б. Равнинные										
Маскированная трясогузка	—	—	3	6	5,6	1	1	3	1	4,7
	—	1	2	1	5,0	—	1	1	—	4,5
Зарничка	2	12	28	6	4,8	4	16	30	2	4,6
	—	3	9	—	4,7	1	1	11	1	4,8
Зеленая пеночка	—	1	5	1	5,0	2	7	4	—	4,1
	—	1	—	—	—	—	1	3	3	5,1
Джунгарская гаичка	—	1	2	1	5,0	—	2	—	—	—
	—	1	2	—	4,7	—	1	—	—	—
Обыкновенная чечевица	1	3	3	—	4,3	—	—	—	—	—
	4	9	2	—	3,9	—	—	—	—	—

4 было 53%, тогда как, например, в Ленинградской области из 1154 гнезд с кладками и птенцами было только 33% (рис. 18). Снижение кладки в субвысокогорье Тянь-Шаня по сравнению с лесной зоной европейской части СССР хорошо заметно у ря-

да видов широкораспространенных насекомоядных птиц (см. главу 10).

Однако, как уже упоминалось (Ковшарь, 1971), при таком сравнении причиной наблюдающихся различий может служить не только абсолютная высота, но и географическая широта местности, непосредственно связанная с продолжительностью светового дня, на чем мы остановимся подробнее в следующей главе. Более правомочно сравнение сведений, полученных на одной широте. С этой целью в 1976—1978 гг. мы провели наблюдения одновременно в двух точках Б. Алматинского ущелья (Заилийский Алатау), на высотах 1500—1800 (нижняя граница лесного пояса) и 2400—2800 м над ур. м. (верхняя граница). Полученные материалы (табл. 41), несмотря на крайнюю фрагментарность, свидетельствуют о явной тенденции к уменьшению с увеличением высоты числа яиц в кладке только у 2 видов. У черногорлой завирушки различия в средней величине кладки достигают 1,2 яйца на гнездо; у нижней границы леса у нее найдены 2 кладки с 6 яйцами, тогда как в пределах субвысокогорья кладка из 6 яиц у этого вида — исключительная редкость (отмечена всего раз из 123, см. табл. 39). Нечто подобное зафиксировано у зеленой пеночки, у которой на высоте 1700 м над ур. м. в 3 гнездах из 7 было по 6 птенцов, тогда как в субвысокогорье за все предыдущие годы из 71 гнезда только в 2 обнаружено по 6 яиц. Несколько меньше вверху кладка у дерябы. Однако у остальных видов таких различий не замечено: у седоголовой горихвостки и зарнички кладки вверху и внизу практически одинаковы, а у обеих трясогузок, обеих синиц и обыкновенной чечевицы кладка вверху даже несколько больше.

Сравнение размеров кладок у видов, населяющих Заилийский и Таласский Алатау, показывает, что различия в них обусловлены в основном абсолютной высотой. Так, из 10 видов, наблюдения над которыми в Таласском Алатау проводились в среднем на 500 м ниже, чем в Заилийском, у 4 (маскированная трясогузка, деряба, седоголовая горихвостка и индийская пеночка) средняя величина кладки несколько больше в Таласском Алатау (на 0,2—0,5 яйца), у остальных 6 видов (черноголовый чекан, черный дрозд, красношапочный вьюрок, седоголовый щегол, обыкновенная чечевица и арчовый дубонос) кладки практически равны. В другой группе видов, материал по которым в Таласском Алатау собран в среднем на 400—500 м выше, чем в Заилийском, средняя величина кладки в Таласском меньше (на 0,2—0,8 яйца). Особенно хорошо заметно это у гималайской и бледной завирушек, черногрудой красношейки и индийской пеночки; практически нет различий только у лесного конька. По-видимому, такова же природа «географической» изменчивости величины кладки и в других

хребтах Тянь-Шаня, так как на нее влияет в первую очередь абсолютная высота местности.

Как видно из таблицы 42, наименее изменчива по годам величина кладки у дерябы (амплитуда среднегодовых значений всего 0,27 яйца), наиболее изменчива у красноспинной горихвостки (1,57), у остальных видов колеблется от 0,5 до 0,9. Направление изменчивости в один и тот же год может быть

Таблица 42

Изменчивость по годам средней величины кладки у некоторых видов певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Год	Зарничка	Дерябa	Черногорлая завирушка	Красноспинная горихвостка	Гималайский вьюрок
1964	5,00(12)	3,75(4)	4,06(15)	3,83(6)	5,00(2)
1965	5,12(8)	3,58(19)	4,00(10)	4,80(5)	4,80(5)
1967	5,16(6)	4,00(1)	4,00(2)	4,50(2)	4,66(3)
1969	4,38(13)	4,00(1)	3,90(11)	4,50(2)	4,66(6)
1970	5,00(10)	—	4,37(8)	4,00(1)	4,00(1)
1971	5,03(27)	3,83(6)	4,60(5)	4,40(5)	4,57(7)
1972	4,63(33)	3,85(7)	4,14(21)	4,78(9)	4,40(15)
1973	4,75(53)	3,85(14)	4,27(11)	4,65(17)	5,05(17)
1974	4,94(52)	4,00(5)	3,95(21)	4,73(11)	5,09(11)
1975	4,82(28)	3,80(10)	3,74(19)	5,40(5)	5,00(2)
1964—1975	4,84(242)	3,72(67)	4,04(123)	4,63(63)	4,78(69)

Примечание. В скобках приведено число данных.

прямо противоположным у разных видов. Например, в 1972 г., самом холодном и влажном за все годы нашей работы, средняя кладка была минимальной у зарнички, гималайского вьюрка, бледной завирушки и седоголовой горихвостки. У зеленой пеночки и джунгарской гаички в этом году она была близка к средней многолетней (у зеленой пеночки найдена максимальная кладка в 7 яиц); у черногорлой завирушки, красноспинной горихвостки, индийской пеночки и черногрудой красношейки — выше средней многолетней, а у дерябы — близка к максимальной.

Принято считать, что у воробьиных птиц наиболее ранняя кладка является и самой крупной. Особенно утвердилось такое представление в фаунистических сводках, где чаще всего небольшие кладки относят к повторным, взамен утраченных. Некоторую поправку в это мнение внес Г. Н. Лихачев (1967), который на материалах о величине кладки у большой синицы, поползня, обыкновенной горихвостки и мухоловки-пеструшки (Московская и Тульская области) пришел к выводу, что этим видам свойственно снижение величины средних кладок от на-

чала к концу гнездового периода, но в весны с ранним началом гнездования первые кладки оказываются меньшими, чем кладки, начатые несколько позднее. По-видимому, эта закономерность свойственна лесным птицам европейской части СССР. Противоположную точку зрения, что у полицикличных видов наиболее продуктивна середина гнездового периода, высказал совсем недавно C. M. Perrins (1970).

Таблица 43

Изменение средней величины кладки в течение сезона
(Заилийский Алатау, 1971—1975 гг.)*

Вид птицы	Май	Июнь	Июль
Горная трясогузка	5,06(16)	4,93(16)	4,33(6)
Маскированная трясогузка	5,36(11)	5,08(12)	4,62(8)
Лесной конек	4,50(8)	4,29(17)	—
Крапивник	5,80(20)	5,33(9)	5,25(4)
Бледная завирушка	3,88(27)	4,71(14)	4,07(13)
Черногорлая завирушка	4,05(40)	4,27(40)	3,54(24)
Черногрудая красношейка	4,26(26)	4,21(14)	3,28(7)
Красноспинная горихвостка	4,55(36)	4,73(19)	4,33(3)
Седоголовая горихвостка	3,83(12)	4,00(32)	4,00(7)
Черный дрозд	4,18(11)	4,25(8)	—
Деряба **	3,91(34)	3,33(9)	—
Зарничка	5,16(12)	4,87(197)	3,66(6)
Обыкновенная чечевица	—	4,37(8)	3,90(11)
Арчовая чечевица	—	4,29(24)	3,64(14)
Гималайский вьюрок	—	4,76(65)	4,66(3)
Арчовый дубонос	3,08(12)	3,33(18)	3,33(15)

* В скобках приведено число гнезд.
** В апреле средняя кладка 3,75(16).

В субвысокогорье Заилийского Алатау начало гнездового периода наиболее продуктивно в основном у позднегнездящихся видов (пеночек, чечевиц и др.), а из более ранних — у представителей семейства трясогузковых и у черногрудой красношейки (табл. 43). У дроздов, завирушек и горихвосток первые кладки явно меньше отложенных в середине сезона размножения, причем только у дерябы это увеличение происходит в мае, у остальных видов — в июне (у горихвосток — в первой, у черногорлой завирушки — в третьей декаде этого месяца, а у бледной завирушки — даже в первой декаде июля). Арчовый дубонос наибольшие кладки имеет в первой половине июня, а затем почти такие же — во второй половине июля. Даже у трясогузок, особенно горных, наблюдаются случаи увеличения кладки при повторном гнездовании, однако общей массе птиц свойственно постепенное снижение ее в течение сезо-

на. Обе указанные тенденции прослеживаются и на величине выводка, причем у обоих видов трясогузок превалирует тенденция к увеличению величины выводка в июне.

В связи со сказанным наши наблюдения не подтверждают также общепринятого мнения о снижении величины кладки при повторном или нормальном втором гнездовании (табл. 44). У целого ряда видов птиц вторая и повторная

Таблица 44

Величина кладки (выводка) при повторном и нормальном втором гнездованиях меченых самок

Вид птицы	Год	Повторное гнездование	Второй и третий репродуктивные циклы
Горная трясогузка	1971	5—6	(5)—4
	1972	5—5	—
	1973	5—5—(5)	5—5
	1974	(4)—6—4	5—5, 5—4, 5—(5)
Маскированная трясогузка	1972	—	5—5, (3)—(5)
	1973	—	6—4, 5—5
	1974	5—4, 5—4	5—4, 5—6, 4—6
	1974	—	(5)—6, (5)—(4)
Крапивник	1971	6—6, ?—6	—
Бледная завирушка	1972	3—(3)—3, 4—5	—
	1973	4—4, ?—?—5	4—5—4—4, 4—(5)
	1973	—	5—(5), (4)—(4)
	1974	?—5—6	4—4—6—4, (4)—5
	1974	—	(4)—(4), 4—5, (4)—(2)
	1974	—	(4)—(4), 4—(5)
Черногрудая красношейка	1972	5—4	5—4
	1973	5—5, 4—(4), 5—(3)	5—(2), 5—4, (5)—4
	1974	—	5—2, 5—(1)
Красноспинная горихвостка	1972	5—6	—
	1973	5—5	4—5, 5—6
	1974	4—5	5—(5), 4—(4)—(5)
	1974	—	5—5, (5)—5, 4—(5)
Седоголовая горихвостка	1973	—	3—4
Зарничка	1974	4—5	(5)—4, (5)—3
Арчовый дубонос	1974	—	2—3, (3)—3

кладки бывают больше первой. Особенно часто наблюдается это у бледной завирушки и красноспинной горихвостки. У первой в 8 случаях из 20 (40%) повторная или вторая кладки оказались больше первоначальных, в 11 случаях (55%) они были равны и только в одном (5%) кладка уменьшилась. У второго вида из 11 отмеченных случаев в 54,5% кладка увеличилась, в остальных — осталась неизменной; уменьшения вообще не отмечено. Примерно поровну наблюдалось уменьшение и увеличение кладок при повторном и втором гнездовании горных и маскированных трясогузок и только у черногру-

дой красношейки повторные и вторые кладки никогда не были больше первоначальных (из 10 случаев в 8 — меньше, в 2 — равны). В целом из 49 случаев вторых репродуктивных циклов величина второй кладки уменьшилась по сравнению с первой только в 15 (30,6%), в остальных 34 случаях она либо равнялась первой (36,8%), либо была больше ее (32,6%). Аналогичные результаты получены при сравнении величин первой и возобновленных после гибели кладок. Здесь в 7 случаях из 23 (30,4%) вновь отложенная кладка оказалась больше, чем утраченная, в 12 случаях (52,2%) — равной ей и только в 4 случаях (17,4%) — меньшей.

Все это свидетельствует о том, что в условиях субвысокогорья Заилийского Алатау (и Тянь-Шаня вообще) для некоторых горихвосток (красноспинной и седоголовой), трясогузок (горной и максированной), завирушек (*бледной и черногорлой*) и ряда других видов оптимальным временем откладки яиц является июнь. Однако все эти виды начинают гнездиться раньше — в начале мая и даже в конце апреля. По-видимому, это следует рассматривать как приспособление для максимального использования короткого горного лета: чем раньше загнездится данная пара, тем больше у нее возможности успеть дважды вывести потомство либо возобновить поздно погибшую кладку (гнездо с птенцами).

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Количество яиц, которые может отложить самка, характеризует потенциальную плодовитость. Реальную плодовитость правильнее всего было бы выразить количеством половозрелых молодых особей, выращенных одной парой. Однако, поскольку получение точных данных о смертности птенцов после вылета из гнезда практически невозможно, принято вычислять показатель успешности гнездования, который выражается отношением количества покинувших гнезда птенцов к общему числу отложенных яиц. Например, у гнездящегося открыто на земле рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris*) в США этот показатель равен 45% (*Pickwell*, 1931), у наземной же, но лучше маскирующей свои гнезда зарянки (*Erithacus rubecula*) в Англии — около 54% (Lack, 1948), у гнездящегося на ветвях деревьев и кустов черного дрозда в Англии — 55, Шотландии — 62% (Silva, 1949; Venables, 1952), а у дуплогнездника большой синицы в Голландии — от 56 до 73% (Kluijver, 1951). Д. Лэк (1957), проанализировав большое количество сведений в основном по европейским и североамериканским певчим птицам, пришел к выводу, что у открытогнездящихся певчих птиц слетки составляют от 22 до 59, в среднем 45% числа отложенных яиц, а у дуплогнездников — около 67%, т. е. в полтора

раза выше. Несколько выше общий показатель для открытогнездящихся видов в лесной зоне европейской части СССР: 58% — в Ленинградской, 64% — в Воронежской и 57,3% — в Псковской областях (Мальчевский, 1959; Мешков, Урядова, 1967). По Тянь-Шаню аналогичных сведений нет, имеющиеся публикации освещают в основном гибель гнезд (Гаврилов, Родионов, 1965; Лобачев, 1969; Ковшарь, 1972). В 1971—1975 гг. в Заилийском Алатау удалось изучить этот вопрос на 1094 гнездах 24 видов певчих птиц (табл. 45; по крапивнику, красношапочному вьюрку и арчовой чечевице использованы также материалы 1964—1969 гг.).

Таблица 45

Успешность гнездования некоторых видов певчих птиц в условиях субвысогорья Заилийского Алатау

Вид птицы	Кол-во						
	шт.					%	
	гнезд	яиц	птенцов		в том числе на 1 гнездо	яиц, из которых вылупились птенцы	вылетевших птенцов от числа отложенных яиц
			вылупившихся	вылетевших			
Горная трясогузка	51	256	206	142	2,8	80,4	55,5
Маскированная трясогузка	27	134	98	88	3,2	73,1	65,7
Лесной конек	21	86	73	43	2,0	84,9	50,0
Крапивник	37	211	173	152	4,1	82,0	72,0
Бледная завирушка	71	297	223	186	2,6	75,1	62,6
Черногорлая завирушка	86	355	226	158	1,8	63,6	44,5
Черногрудая красношейка	44	194	145	119	2,7	74,7	61,3
Красноспинная горихвостка	57	268	209	142	2,5	78,0	53,0
Седоголовая горихвостка	61	238	180	130	2,1	75,6	54,6
Обыкновенная горихвостка	14	90	72	45	3,2	80,0	50,0
Черный дрозд	25	103	77	59	2,3	74,7	57,3
Деряба	55	198	125	90	1,6	63,1	45,4
Индийская пеночка	39	173	99	72	1,8	57,2	41,6
Зарничка	177	893	740	548	3,1	82,8	61,3
Зеленая пеночка	42	196	148	124	2,9	75,5	63,3
Джунгарская гаичка	19	103	89	77	4,0	86,4	74,4
Московка	28	205	179	143	5,1	87,3	69,7
Красношапочный вьюрок	18	79	48	28	1,5	60,7	35,4
Седоголовый щегол	8	29	15	11	1,4	51,7	37,9
Гималайский вьюрок	57	282	221	187	3,3	78,3	66,3
Обыкновенная чечевица	23	93	54	30	1,3	58,0	32,2
Арчовая чечевица	36	148	90	65	1,8	60,8	43,9
Клест-еловик	32	117	46	19	0,6	39,3	16,2
Арчовый дубонос	56	164	89	50	0,9	54,2	30,5

Всего в 1094 гнездах было снесено 4916 яиц, из которых вылупилось 3625 (73,7%), а покинули гнезда 2708 (55,1%) птенцов. Как видно, общий показатель такой же, как в условиях лесной зоны европейской части СССР. Если исключить из этого списка типичных дуплогнездников — московку и джунгарскую гаичку, то он составит 54%. Наиболее высокая успешность гнездования кроме синиц наблюдается у крапивника, а затем у маскированной трясогузки и гималайского вьюрка, так как их гнезда надежно запрятаны. Очень низка успешность гнездования у большинства вьюрковых и особенно у клеста-еловика, у которого только 16% отложенных яиц дают слетков (Ковшарь, 1979а). У большинства видов выживаемость яиц и птенцов примерно одинакова, и общие для всех видов показатели также равны: птенцы вылупляются из 73,7% отложенных яиц, а покидает гнездо 74,7% птенцов от числа вылупившихся.

Рассмотрим основные причины отхода яиц и птенцов. Во-первых, это качество оплодотворения яиц, которое зависит от брачных взаимоотношений партнеров и их физиологического состояния, а также условия инкубации. Яйца, не содержащие зародыша, принято называть неоплодотворенными, стерильными или «болтунами»; яйца, содержащие мертвый зародыш на любой стадии развития, — «задохликами». И те и другие остаются в гнездах большинства певчих птиц после вылупления птенцов, а нередко и после их вылета, тогда как мертвого птенца родители обязательно выбрасывают.

Основываясь на этой особенности поведения птиц, мы предлагаем при вычислении эмбриональной смертности [1] учитывать также гнезда, найденные уже с птенцами. Это позволяет более полно использовать материал (гнезд с птенцами находят обычно гораздо больше, чем с яйцами) и получать более точные результаты. Подтверждением этого мнения могут служить результаты обработки наших материалов двумя способами (табл. 46). Как видно, при первом способе показатель эмбриональной смертности завышен почти вдвое, так как учитываются все факты эмбриональной смертности, а основная масса случаев успешного вылупления (гнезда с птенцами без болтунов и задохликов) из расчетов исключается. Второй способ, учитывающий всю совокупность данных, дает более правильные показатели, которые могут быть лишь немного завышенными, поскольку не учитывается смертность птенцов.

Наименьшая эмбриональная смертность наблюдалась у черного дрозда, арчового дубоноса, горной трясогузки и кле-

[1] Под термином «эмбриональная смертность» подразумевается процент болтунов и задохликов без учета гибели яиц от хищников, абиотических факторов и вследствие оставления гнезд хозяевами.

Таблица 46

Эмбриональная смертность у некоторых видов певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (1971—1975 гг.)

Вид птицы	По гнездам с яйцами				По гнездам с птенцами			
	Гнезд	Яиц	Эмбриональная смертность		Гнезд	Птенцов	Эмбриональная смертность	
			абс.	%			абс.	%
Горная трясогузка	28	140	5	3,6	55	269	5	1,8
Маскированная трясогузка	19	96	7	7,3	40	176	7	3,8
Лесной конек	17	72	5	6,9	45	187	5	2,6
Крапивник	12	68	4	5,9	21	117	4	3,3
Гималайская завирушка	1	5	1	20,0	8	32	1	3,0
Бледная завирушка	35	143	20	14,0	91	358	20	5,3
Черногорлая завирушка	45	182	33	18,1	86	329	33	9,1
Черногрудая красношейка	26	113	12	10,6	58	224	12	5,1
Красноспинная горихвостка	37	174	15	8,6	71	313	15	4,6
Седоголовая горихвостка	30	120	13	10,8	67	246	13	5,0
Обыкновенная горихвостка	10	65	2	3,1	16	90	2	2,2
Черноголовый чекан	4	20	4	20,0	8	39	4	9,3
Черный дрозд	11	44	1	2,3	20	82	1	1,2
Деряба	24	93	11	11,8	50	165	11	6,2
Индийская пеночка	21	98	11	11,2	30	128	11	7,9
Зарничка	129	625	50	8,5	220	1112	50	4,3
Зеленая пеночка	19	87	10	11,5	54	234	10	4,1
Желтоголовый королек	8	64	3	4,7	15	115	3	2,5
Джунгарская гаичка	17	91	3	3,3	23	118	3	2,5
Московка	25	184	16	8,7	38	246	16	6,1
Обыкновенная пищуха	2	12	1	8,3	3	14	1	6,7
Красношапочный вьюрок	7	32	2	6,2	9	38	2	5,0
Гималайский вьюрок	32	151	16	10,6	104	453	16	3,4
Обыкновенная чечевица	8	30	7	23,3	13	41	7	17,1
Арчовая чечевица	13	53	4	7,5	19	75	4	5,1
Клест-еловик	11	45	—	—	14	58	—	—
Арчовый дубонос	13	40	1	2,5	24	74	1	1,3
Черная ворона	3	14	—	—	5	22	—	—
Всего	607	2861	257	9,0	1207	5355	257	4,6

ста-еловика, наибольшая — у обыкновенной чечевицы, черногорлой завирушки и черноголового чекана. Однако по первому виду этот показатель явно завышен, поскольку в расчет вошел редкий случай, когда все 4 яйца в гнезде оказались неоплодотворенными, что при таком небольшом материале приводит к ошибочным выводам (за вычетом этого случая эмбриональная смертность у чечевицы 6,8%).

Общий показатель эмбриональной смертности по всем видам в условиях субвысокогорья (4,6%) примерно совпадает с аналогичным показателем для условий лесной зоны европейской части СССР.

Таблица 47

Изменчивость эмбриональной смертности в разные годы

Вид птицы	Год	По гнездам с яйцами				По гнездам с птенцами			
		Гнезд	Яиц	Эмбриональная смертность		Гнезд	Птенцов	Эмбриональная смертность	
				абс.	%			абс.	%
Бледная завирушка	1971	3	13	3	23,1	5	18	3	14,3
	1972	6	22	—	—	15	58	—	—
	1973	8	34	4	11,7	29	123	4	3,1
	1974	11	46	4	8,7	24	97	4	3,9
Черногорлая завирушка	1971	2	9	1	11,1	11	45	1	2,2
	1972	14	60	15	25,0	24	83	15	15,3
	1973	5	21	3	14,6	15	76	3	3,8
	1974	12	45	6	12,0	18	63	6	8,7
Красноспинная горихвостка	1971	5	22	2	9,1	9	40	2	4,7
	1972	7	33	2	6,0	12	53	2	3,6
	1973	13	61	9	14,7	19	79	9	10,2
	1974	9	42	1	2,4	22	100	1	1,0
Зарничка	1971	17	83	8	9,6	25	109	8	6,8
	1972	23	106	11	10,4	42	293	11	3,6
	1973	32	154	12	7,9	58	262	12	4,4
	1974	45	225	13	5,8	71	343	13	3,6
Гималайский вьюрок	1971	3	14	1	7,1	10	47	1	2,1
	1972	11	48	7	14,6	39	160	7	4,2
	1973	11	55	3	5,4	37	171	3	1,7
	1974	6	29	5	17,2	8	33	5	13,1

Четкой зависимости величины эмбриональной смертности от погодных условий года не наблюдается (табл. 47). Так, у пеночки-зарнички и бледной завирушки она была максимальной в 1971 г., у черногорлой завирушки — в 1972 г., красноспинной горихвостки — в 1973, а у гималайского вьюрка — в

1974 г. Даже у близких видов колебания этого показателя по годам не совпадают. Например, в 1972 г. у черногорлой завирушки эмбриональная смертность была максимальной, а у бледной завирушки она вообще не отмечена (если и была, то меньше 1,9%, т. е. минимальная для этого вида).

Средний для всех видов птиц показатель эмбриональной смертности довольно стабилен: в 1971 г. — 4,8%, в 1972 г. — 4,5, в 1973 г. — 4,2, в 1974 г. — 4,4, в 1975 г. — 4,9%.

Таблица 48

Отход птенцов в гнездах некоторых певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Уменьшение выводка на 1—2 птенца		Полная гибель выводка		
	Число гнезд	Кол-во от всех успешных, %	Число гнезд	Число птенцов	
				абс.	кол-во от всех погибших, %
Горная трясогузка	4	21,0	9	45	70,3
Маскированная трясогузка	7	33,3	1	5	41,7
Лесной конек	1	7,1	7	29	96,6
Крапивник	8	25,0	1	5	23,8
Бледная завирушка	8	16,3	6	23	62,1
Черногорлая завирушка	4	9,3	18	63	92,6
Черногрудая красношейка	2	6,9	7	24	92,3
Красноспинная горихвостка	8	22,8	13	54	80,6
Седоголовая горихвостка	2	6,0	14	48	96,0
Обыкновенная горихвостка	5	55,5	4	18	66,6
Черный дрозд	1	6,6	4	17	94,4
Деряба	2	7,4	8	29	82,8
Индийская пеночка	1	5,5	6	26	96,3
Зарничка	11	9,3	43	166	86,4
Зеленая пеночка	3	10,3	4	20	83,3
Джунгарская ганчка	2	12,5	2	9	75,0
Московка	5	22,7	4	28	77,7
Красношапочный вьюрок	2	28,5	4	18	90,0
Гималайский вьюрок	3	7,3	6	31	91,1
Обыкновенная чечевица	1	11,1	5	22	91,6
Арчовая чечевица	2	11,7	5	23	92,0
Клест-еловик	0	0	7	27	100
Арчовый дубонос	2	11,7	11	36	92,3
Всего	84	15,8	189	762	83,2

Найденные нами 257 болтунов и задохликов распределялись по гнездам следующим образом: по 1 яйцу — в 164 гнездах (80,4%), по 2 яйца — в 30 (14,7%), по 3 — в 7 (3,4%) и по 4 — в 3 гнездах (1,5%). Анализ этих данных показывает, что повышенное число болтунов и задохликов в кладках певчих птиц не зависит ни от погодных условий года, ни от сроков

начала кладки, ни от ее величины. Преобладают болтуны (84,6%), почти половина задохликов обнаружена в гнездах синиц и зеленой пеночки (в 3 гнездах по 2 сразу).

В целом эмбриональная смертность составляет всего $^1/_6$ общего отхода яиц. Остальные гибнут в результате разорения гнезд хищниками, когда, как правило, уничтожается все содержимое гнезда.

Отход птенцов также происходит в основном в результате гибели всего выводка, исчезновение лишь 1—2 птенцов — явление редкое (табл. 48). Оно свойственно преимущественно закрытогнездящимся (обыкновенная горихвостка, маскированная трясогузка, крапивник, московка) и некоторым полузакрытогнездящимся (красноспинная горихвостка, горная трясогузка) видам. Сходный показатель у красношапочного вьюрка — случайное совпадение, обусловленное небольшим количеством данных. В среднем уменьшение выводка наблюдается только у 15,8% гнезд с успешным окончанием гнездования (у погибших раньше этот показатель выяснить невозможно), а основная доля отхода птенцов (83,2%) приходится на случаи полной гибели всего содержимого гнезда. Именно гибель гнезд, т. е. кладок и выводков целиком, а не отдельных яиц или птенцов оказывает решающее влияние на общий успех размножения.

Сведения о судьбе 1387 жилых гнезд 35 видов певчих птиц в Заилийском Алатау приведены в таблице 49. В нее не вошли данные о 112 гнездах 26 видов, брошенных хозяевами до начала кладки, поскольку такие гнезда (без содержимого) не являются жилыми. Регулярное оставление незанятых гнезд свойственно крапивнику, у которого самец строит их в избытке (на 20 жилых 10 незанятых). Из других видов сравнительно часто не занимают готовые (и недостроенные) гнезда черногорлые завирушки (13 незанятых и 117 жилых), бледные завирушки (соответственно 9 и 110), клесты (10 и 35), арчовые дубоносы (9 и 57), индийские пеночки (8 и 44), маскированные трясогузки (8 и 46).

Гибель жилых гнезд (вернее, их содержимого), как и следовало ожидать, наибольшая у открытогнездящихся дендрофильных видов, прежде всего у вьюрковых (особенно у клеста и седоголового щегла), и наименьшая — у закрытогнездящихся. В среднем по всем видам гибнет около 33% жилых гнезд, а по одним только открытогнездящимся (за вычетом синиц, обыкновенной горихвостки, маскированной трясогузки и гималайского вьюрка) — около 41%. Примерно столько же гнезд гибнет и в лесной зоне европейской части СССР, например в Псковской области — 35,1% (Мешков, Урядова, 1967).

Выживаемость гнезд по годам у разных видов меняется неодинаково, не обнаруживая зависимости от погодных условий

Таблица 49

Судьба гнезд певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау
(1971—1975 гг.)

Вид птицы	Всего прослежено гнезд	Погибшие гнезда				Успешное гнездование (число гнезд)	
		брошены хозяевами	разорены хищниками	от непогоды	по другим причинам	абс.	%
Горная трясогузка	53	2	12	2	5	32	60,4
Маскированная трясогузка	46	3	—	3	—	40	86,9
Лесной конек	41	—	11	—	1	29	70,7
Горный конек	3	—	—	—	1	2	66,6
Обыкновенная оляпка	7	2	—	—	1	4	57,1
Бурая оляпка	3	—	—	—	1	2	66,6
Крапивник	20	4	—	—	1	15	75,0
Гималайская завирушка	4	—	—	—	—	4	100
Бледная завирушка	110	9	20	2	4	85	74,5
Черногорлая завирушка	117	5	48	—	2	62	53,0
Черногрудая красношейка	62	3	14	—	3	42	67,7
Красноспинная горихвостка	74	3	20	—	4	47	63,5
Седоголовая горихвостка	69	3	23	—	3	40	58,0
Обыкновенная горихвостка	16	—	—	—	2	14	87,5
Обыкновенная каменка	3	—	—	—	—	3	100
Черноголовый чекан	7	—	3	—	—	4	57,1
Синяя птица	2	—	—	—	—	2	100
Черный дрозд	7	—	4	—	—	3	42,8
Деряба	69	—	33	—	2	35	50,7
Индийская пеночка	44	4	17	—	3	20	45,4
Зарничка	231	7	52	—	13	159	68,8
Зеленая пеночка	60	1	12	1	3	43	71,7
Желтоголовый королек	32	—	15	—	1	16	50,0
Джунгарская гаичка	22	1	3	—	4	14	63,6
Московка	20	—	2	—	4	14	70,0
Обыкновенная пищуха	14	2	3	—	3	6	42,8
Красношапочный вьюрок	17	—	9	—	2	6	35,3
Седоголовый щегол	9	1	7	—	—	1	11,1
Гималайский вьюрок	91	5	16	—	3	67	73,6
Обыкновенная чечевица	7	—	4	—	1	2	28,6
Арчовая чечевица	25	—	11	—	3	11	44,0
Клест-еловик	35	—	30	—	—	5	14,3
Арчовый дубонос	57	—	36	3	1	17	29,8
Черная ворона	7	—	1	—	—	6	85,7
Сорока	3	—	—	—	—	3	100
Всего	1387	48	406	11	71	851	—
То же, %	100	3,5	29,3	0,8	5,1	61,3	—

года, причем суммарный показатель для всех видов остается практически постоянным (табл. 50). Исключение составляет лишь 1975 г., для которого характерна повышенная гибель гнезд. Причина этого не только в резко возросшей численности белки и лисы (см. ниже), но и в качестве работы у гнезд наблюдателей, менее опытных, чем в предыдущие годы. Поэтому более правильным следует считать, видимо, средний суммарный показатель за 1971—1974 гг. — 64,9%, который почти тождествен аналогичному показателю за 1964—1969 гг. — 65% (Ковшарь, 1972б).

Таблица 50

Выживаемость гнезд в разные годы (Заилийский Алатау, 2400—2800 м над ур. м.), %

Вид птицы	1971	1972	1973	1974	1975	1971—1975	1971—1974
Красноспинная горихвостка	71,4	71,4	55,5	68,0	50,0	63,5	65,6
Черногрудая красношейка	66,6	56,2	74,2	70,0	50,0	67,7	68,3
Бледная завирушка	73,3	76,5	76,5	75,8	66,7	74,5	77,9
Черногорлая завирушка	72,7	61,3	58,8	43,5	40,0	53,0	57,3
Зарничка	78,6	71,4	57,1	74,6	51,8	68,8	71,8
Зеленая пеночка	80,0	72,7	73,7	70,0	60,0	71,7	72,7
Арчовый дубонос	—	—	33,3	43,7	15,0	29,8	37,8
Гималайский вьюрок	64,3	88,2	71,4	—	83,3	73,6	72,9
Суммарный показатель по всем 35 видам	66,6	66,8	65,6	61,5	44,7	61,3	64,9

Основная причина гибели гнезд — разорение их хищниками, которые уничтожают содержимое 29,3% жилых гнезд (см. табл. 49), или 75,7% всех погибших. Именно этим объясняется то, что наиболее успешно гнездятся виды, гнезда которых хорошо защищены или замаскированы. К первым относятся гнездящиеся почти исключительно в строениях человека маскированная трясогузка и обыкновенная горихвостка, у которых вообще не отмечено случаев разорения гнезд хищниками, несмотря на значительное количество наблюдений (по другим видам сведения о разорении гнезд отсутствуют вследствие небольшого количества материалов), а также синицы, у которых разоряется всего 10—13% гнезд. Практически недоступны хищникам гнезда оляпок под водой. Ко второй группе видов можно отнести крапивника (ни одно гнездо из 20 не разорено), в меньшей мере гималайского вьюрка (разоряется 17,6% гнезд) и бледную завирушку (18,1%). Чаще других разоряют хищники открыто расположенные гнезда дроздов (у дерябы — почти половину) и особенно вьюрковых (у арчового дубоноса — 63%, седоголового щегла — 77, клеста-еловика — даже 86%).

Наглядный пример зависимости степени гибели гнезд от места их расположения показывает наиболее разнообразно гнездящаяся бледная завирушка, которая успешно закончила гнездование в 72% гнезд, расположенных на елях (25 гнезд), в 77% гнезд — на арче (48), в 87,5% случаев гнездования в камнях и на земле (16) и в 100% — под крышами домов (10 гнезд). У черногорлой завирушки на елках выживает 49,2, а на арче — 68,1% гнезд. У арчового дубоноса разорено

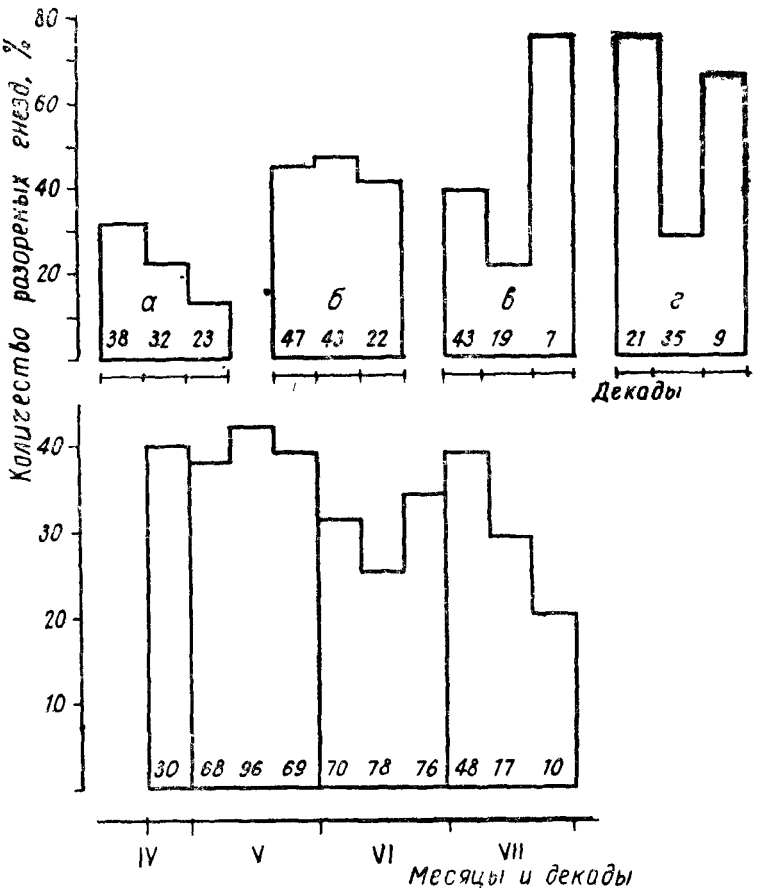


Рис. 19. Разорение хищниками ранних и поздних гнезд певчих птиц в Заилийском Алатау. Вверху: *а* — бледная завирушка; *б* — черногорлая завирушка; *в* — красноспинная горихвостка; *г* — седоголовая горихвостка. Внизу: подекадные суммарные данные для 8 видов певчих птиц из семейств трясогузковые, завирушковые и дроздовые. Число данных приведено на рисунке

20 гнезд на елях и 15 — на арче. По-видимому, арча является несколько лучшим укрытием, чем ель.

Существенных различий в гибели ранних и поздних гнезд не обнаружено, даже у близких видов это соотношение очень различно (рис. 19). Наблюдается лишь слабая тенденция к к уменьшению процента гибели гнезд, кладка в которых начата в середине лета (в июне). Иными словами, это тенденция к большей эффективности вторых кладок. Вместе с увеличением средней величины кладки в июне она свидетельствует об оптимальности сроков второго репродуктивного цикла.

Среди прямых врагов певчих птиц в условиях субвысокогорья Заилийского Алатау, где собраны основные материалы по плодовитости, можно назвать следующих пернатых и четвероногих хищников: лиса, куница, горностай, ястреб-перепелятник, чеглок, дербник, пустельга, ястребиная сова, лесной сыч. Из них наиболее опасен горностай, самый многочисленный из хищников. Этот ловкий и быстрый зверек уничтожает содержимое любых гнезд, в том числе расположенных в норах и на деревьях, но особенно страдают от него птицы, гнездящиеся на земле: трясогузки, коньки, горихвостки, пеночки и др. В некоторые годы сильно повышается численность лисы. Например, в 1975 г. лиса встречалась нам почти ежедневно и гибель гнезд в этом году была максимальной за 5 лет (1971—1975). Из пернатых хищников обычна только пустельга, но она больше миофаг, чем орнитофаг; перепелятник, чеглок, дербник, ястребиная сова и лесной сыч редки в субвысокогорье. Гораздо больший урон наносят довольно многочисленные здесь сорока и черная ворона, которые наряду с горностаем являются основными разорителями птичьих гнезд (Гаврилов, Родионов, 1965; Ковшарь, 1972б). Вероятно, этим занимаются и другие обитающие в субвысокогорье врановые: в лесу — кедровка, а на субальпийских лугах — клушица.

Много гнезд разоряют акклиматизированные в Заилийском Алатау белки-телеутки, численность которых в годы нашей работы была очень высокой. Особенно ощутим их вред в годы, следующие непосредственно за высоким урожаем еловых семян, когда размножившиеся зверьки начинают лишаться основного корма. Нам не раз приходилось видеть, как они в это время поедали шишкоягоды арчи; видимо, именно эта способность позволяет им выживать в годы полного неурожая еловых семян. Белки — основные разорители гнезд клестов. Поедают они также яйца и птенцов других птиц, гнездящихся как в кронах елок, так и на земле. Большинство певчих птиц реагирует на них как на хищников.

Оригинальным разорителем гнезд певчих птиц является кукушка, довольно многочисленная в субвысокогорье Заилийского Алатау. Паразитируя на гнездах трясогузок, черногру-

дых красношеек, индийских пеночек и других птиц, кукушка откладывает свое яйцо обычно в гнездо со свежей кладкой, предварительно съев яйцо хозяина. Если же кладка оказывается насиженной, кукушка может вынудить птиц к повторному гнездованию, съев все или часть яиц. Так было с парой черногрудых красношеек в 1967 г. и с парой индийских пеночек в 1974 г. Об этом же упоминает Э. Ф. Родионов (1969). Гнезд с птенцами кукушки не разоряют: 6 июня 1974 г. одна кукушка на глазах у наблюдателя съела в гнезде лесного конька одно яйцо из двух, но вылупившегося через час птенца не тронула (хотя и садилась к нему) и в дальнейшем оставила это гнездо в покое. Численность кукушек в окрестностях Б. Алматинского озера во все годы нашей работы была очень высокой, и можно полагать, что они разоряют значительное число гнезд певчих птиц.

Обращает на себя внимание смена кукушками хозяев в разные годы. Так, в 1964—1967 гг. в окрестностях Б. Алматинского озера они паразитировали в основном на горных трясогузках и черногрудых красношейках: яйца и птенцы их обнаружены в 4 гнездах из 12 первого вида и в 4 гнездах из 14 второго (Родионов, 1969; наши наблюдения). В 1971—1975 гг. ни в одном из 62 гнезд горной трясогузки и 72 гнезд черногрудой красношейки не найдено яиц или птенцов кукушки, не наблюдали также, чтобы эти птицы кормили летающих кукушат. Зато трижды находили яйца кукушки в гнездах индийских пеночек, столько же раз — птенцов в гнездах черногорлых завирушек, наблюдали разорение кукушкой гнезда лесного конька и кормление коньком летающего кукушонка. В этом же ущелье, у нижней границы леса (1500—1700 м над ур. м.) яйца кукушки найдены в 4 гнездах зарнички из 20 известных, тогда как в окрестностях озера (2400—2800 м) они не отмечены ни в одном из 350 найденных гнезд этого вида. Во всех случаях наблюдалась обычная имитация окраски яиц хозяина, и только однажды в гнездо черногорлой завирушки с 3 голубыми яйцами кукушка отложила серое яйцо, предназначавшееся, видимо, для лесного конька (кстати, гнездо это хозяева бросили). В целом кукушка, несомненно, оказывает заметное влияние на успех размножения многих видов певчих птиц в условиях субвысокогорья.

Деятельность хищников особенно проявляется в сочетании с фактором беспокойства, источником которого чаще всего является человек и все, что ему сопутствует. Чабаны, туристы, любители грибов, ягод и просто отдыхающие с каждым годом все в большем числе проникают в пределы субвысокогорья, что особенно хорошо заметно в районе Б. Алматинского озера, зоне отдыха трудящихся Алма-Аты. Помимо прямого уничтожения гнезд и их содержимого (овцы, например, нередко за-

таптывают гнезда лесных и горных коньков, черноголовых чеканов, пеночек и др.) человек и домашние животные, оказавшись вблизи гнезда, вызывают тревогу его хозяев, что незамедлительно используют различные враги певчих птиц, особенно черная ворона и сорока, зорко следящие за каждым шагом человека. Такая «наводка на цель» хищников общеизвестна. К сожалению, не удается полностью избежать ее и орнитологам при работе с гнездами певчих птиц, несмотря на все предпринимаемые меры предосторожности. Об этом свидетельствует сопоставление гибели гнезд, найденных на разных фазах репродуктивного цикла (табл. 51).

Таблица 51

Гибель от хищников гнезд, найденных на разных фазах репродуктивного цикла

Вид птицы	Гнезда					
	строящиеся		с яйцами		с птенцами	
	всего	кол-во разоренных, %	всего	кол-во разоренных, %	всего	кол-во разоренных, %
Горная трясогузка	13	46,1	11	36,3	24	25,0
Лесной конек	—	—	14	21,4	35	25,7
Бледная завирушка	32	37,5	9	55,5	61	6,5
Черногорлая завирушка	33	81,8	29	58,6	52	11,5
Черногрудая красношейка	6	50,0	16	50,0	37	16,2
Красноспинная горихвостка	8	62,5	23	47,8	38	21,0
Седоголовая горихвостка	13	76,9	17	64,7	35	11,4
Черный дрозд	4	75,0	12	66,6	11	0
Деряба	29	72,4	15	66,6	22	18,2
Индийская пеночка	25	64,0	4	25,0	8	0
Зеленая пеночка	7	57,1	10	30,0	37	10,8
Краснощапочный вьюрок	9	77,7	5	60,0	2	0
Седоголовый щегол	7	71,4	2	100,0	—	—
Гималайский вьюрок	17	47,0	8	62,5	56	8,9
Обыкновенная чечевица	11	81,8	6	83,3	7	28,5
Арчовая чечевица	14	57,1	2	100,0	8	12,5
Клест-еловик	26	84,6	8	87,5	3	66,6
Арчовый дубонос	25	88,0	18	66,6	10	20,0
По всем видам	279	67,3	209	56,0	446	14,1

Конечно, нельзя всю величину роста гибели более ранних гнезд относить за счет фактора беспокойства, поскольку сплошь и рядом погибали гнезда, найденные на расстоянии при помощи бинокля и ни разу не посещавшиеся наблюдателем, однако сама тенденция повышенной гибели гнезд, найденных на более ранних фазах репродуктивного цикла, свиде-

тельствует о большом влиянии человека на их дальнейшую судьбу. Малейшее нарушение обстановки вокруг гнезда, каждое посещение его, сопровождающееся тревожными криками хозяев, может оказаться губительным для яиц или птенцов. Поэтому в деле охраны птиц важную роль играет не только прекращение прямого уничтожения гнезд, яиц и птенцов, но и борьба со всевозрастающим фактором беспокойства, а на специальных территориях (заповедники, некоторые заказники) — полное исключение его.

Значение фактора беспокойства не ограничивается наводкой на цель хищника, хотя это, бесспорно, наиболее существенный его итог. В некоторых случаях, при длительно действующем или регулярно повторяющемся беспокойстве, птицы оставляют гнезда с яйцами. В субвысокогорье Заилийского Алатау такие гнезда составляют 3,5% (см. табл. 49). Правда, сюда же входят, по-видимому, и случаи гибели насиживающих самок; оставление кладок птицами в действительности происходит реже.

Несмотря на сложность метеорологической обстановки в субвысокогорье в период размножения птиц (см. главу 2), гибель яиц или птенцов от неблагоприятных условий — явление редкое. В Заилийском Алатау по этой причине погибло всего 0,8% гнезд (см. табл. 49). Плотное насиживание самкой кладки и обогревание птенцов — *надежная защита от низких* температур, снега и дождя. Но и здесь решающее значение имеет фактор беспокойства. В сочетании с ним неблагоприятные погодные условия могут оказаться губительными для яиц и птенцов любого возраста. Об этом свидетельствуют следующие примеры.

Мимо одного гнезда обыкновенной чечевицы, где самка насиживала кладку всего в 1 м от земли, ежедневно рано утром и вечером прогоняли отару овец и при этом каждый раз на длительное время вспугивали с гнезда самку. В результате зародыши в яйцах погибли на ранних стадиях развития, и птица после 25 сут (!) упорного насиживания вынуждена была оставить кладку. В гнезде московки, помещавшемся в дупле пня, 4 июля 1971 г. (пасмурно, туман, температура +3,3°) была окольцована и помечена самка, обогревавшая неоперенных птенцов. Испугавшаяся самка несколько часов не подлетала к гнезду, и птенцы погибли от совместного воздействия низких температур и голодания. В июне 1972 г. в гнезде арчовой чечевицы после длительного холодного дождя обнаружены мертвые пуховые птенцы с наполненными желудками, по-видимому, что-то помешало самке обогревать их. Подобные факты воздействия низких температур и осадков в сочетании с фактором беспокойства известны для ряда видов: джунгарской гаички, красноспинной, седоголовой и обыкновенной горихво-

сток, горной трясогузки и др. Они составляют около половины числа гнезд, погибших «по другим причинам» (см. табл. 49), т. е. около 2—3%, или почти столько же, сколько брошенные с кладками.

Все это говорит об очень точной сбалансированности времени обогрева птенцов с погодными условиями, об отсутствии у певчих птиц в условиях субвысокогорья «запаса прочности»: стоит нарушить этот баланс и кладка или птенцы погибают. В этих условиях фактор беспокойства играет гораздо большую отрицательную роль, чем при более мягком климате (например, в лесах европейской части СССР).

Остальные причины гибели гнезд встречаются реже. Среди них стоит упомянуть затопление поднявшейся водой гнезда горной трясогузки, устроенного на берегу ручья; оставление гнезда оляпкой после того, как изменение русла ручья на небольшом участке привело к обнажению входа в гнездо, ранее прикрытого завесой падающей воды. Очень редко причиной гибели гнезда бывает плохое его качество или же неудачное место расположения. Например, из одного гнезда бледной завирушки (на свисающих ветках ели), сильно перекосившегося во время постройки, постепенно выпали все яйца. Однажды обвалилось гнездо крапивника, устроенное под навесом дерна в месте, которое сильно пропитывалось водой во время дождя.

Особый интерес представляют случаи нападения на пуховых птенцов крупных черных слизней *Limax turkestanus*. Они отмечены в гнездах красноспинной и седоголовой горихвосток и гималайского вьюрка. Слизни выедают у живых птенцов участки кожи на голове, шее, спине и других местах, после чего птенцы погибают. Кроме того, забравшись в гнездо пеночки или другой мелкой наземно гнездящейся птицы, слизни могут быть причиной оставления ею кладки (отмечено у гималайского вьюрка). Учитывая многочисленность этого беспозвоночного у верхней границы ельников, можно полагать, что случаи эти не столь уж редки.

Перечисленные причины гибели гнезд, выявленные в субвысокогорье Заилийского Алатау, имеют место и в других хребтах Тянь-Шаня. Изменяется лишь видовой состав врагов. Например, в Таласском Алатау нет белки и практически нет черной вороны, зато на субальпийских лугах нередки змеи, в частности щитомордники и узорчатые полозы, не достигающие в Заилийском Алатау верхней границы леса; в зарослях стелющейся арчи, до высот 2500 м над ур. м., встречается лесная соня, *обитающая в Заилийском Алатау лишь у нижней границы* пояса хвойного леса. Но и в Таласском Алатау и в других хребтах Тянь-Шаня основным сдерживающим фактором в размножении птиц является деятельность хищников, а все

сказанное о факторе беспокойства также применимо для пределов субвысокогорья всех хребтов Тянь-Шаня.

Резюмируя сказанное об эффективности размножения певчих птиц, следует признать, что в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня она в общем не ниже, чем у равнинных популяций лесных певчих птиц (см., например: Мальчевский, 1959; Мешков, Урядова, 1967 и др.), и гораздо выше, чем в экстремальных условиях альпийского пояса. Это еще раз подтверждает правильность выделения субвысокогорной полосы из состава настоящего высокогорья.



ГЛАВА 10

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Рассмотрим вначале изменчивость опушенности птенцов как наиболее учитываемого показателя. История описания пуховичков воробьиных птиц достаточно полно дана И. А. Нейфельдт (1970), поэтому здесь мы отметим только работу А. С. Мальчевского (1959), «Гнездовая жизнь певчих птиц», в которой впервые на русском языке дан критический обзор большинства известных к тому времени описаний, введены некоторые новые признаки (окраска кожи, когтей, форма ноздрей и т. д.), даны русские названия пуховых птерилий, а главное — сама схема описания. Тем не менее вплоть до начала 70-х годов описания пуховичков у многих видов воробьиных птиц нашей страны не удовлетворяли современным требованиям. И если с выходом книги А. С. Мальчевского для многих европейских видов этот пробел был восполнен, то описания пуховичков большинства азиатских видов были неполны и неточны, а зачастую и неверны, причем масса появившихся в 60-е годы новоописаний не только не улучшила создавшегося положения, но и усугубила его. Об этом достаточно ясно сказано в обзорной статье И. А. Нейфельдт (1970).

За период с 1971 по 1975 г. в субвысокогорье Заилийского Алатау осмотрено и описано 1006 пуховых птенцов 31 вида певчих птиц (табл. 52). Для 5 видов — седоголовой и красноспинной горихвосток, черногрудой красношейки, бледной завирушки и джунгарской гаички — пуховые птенцы описаны впервые (Ковшарь, 1974а). Кроме того, сделаны первоописания пуховичков еще у 3 видов (рыжешейная синица, желтогрудый князек и краснокрылый чечевичник) и одного подвида (туркестанская синяя птица) по материалам из Таласского Алатау, а пуховый птенец гималайской завирушки впервые описан в Кунгей-Алатау (Ковшарь, 1964а, 1966а, 1967а, 1972а).

Еще у 13 видов обнаружен пух на птерилиях, не отмеченных в первоописаниях этих видов. Из них только у зеленой пеночки существенно исправлено описание, поскольку пух обнаружен на основной птерилии — плечевой. У остальных 12 видов уда-

Таблица 52

Опушенность птенцов некоторых видов певчих птиц, населяющих субвысокогорье Заилийского Алатау (1971—1975 гг.)

Вид птицы	Всего осмотрено пуховых птенцов	Число птенцов, имеющих пух на птерилиях										
		надглазничные	затылочная	спинная	плечевые	локтевые	бедренные	глазные	брюшная	голенные	копчиковая	кистевые
Горная трясогузка *	79	79	79	79	79	79	56	57	—	18	—	(11)
Маскированная трясогузка	21	21	21	21	21	21	21	21	(4)	20	9	—
Лесной конек	93	93	93	93	93	93	93	93	(46)	93	(91)	—
Горный конек	5	5	5	5	5	5	5	5	(5)	—	(5)	—
Обыкновенная оляпка	4	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	—
Крапивник	29	29	29	29	—	—	(8)	—	—	—	—	—
Гималайская завирушка	6	6	6	6	6	6	(6)	—	—	—	—	—
Бледная завирушка	76	76	76	76	76	76	76	(3)	—	—	(8)	—
Черногорлая завирушка	24	24	24	24	24	24	24	—	—	—	—	—
Черногрудая красношейка	90	90	90	90	90	—	—	(59)	—	—	—	—
Красноспинная горихвостка	87	87	87	87	87	—	—	—	—	—	—	—
Седоголовая горихвостка	67	67	67	67	67	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная горихвостка	22	22	22	22	22	—	—	22	—	—	—	—
Черноголовый чекан	7	7	7	7	7	—	—	—	—	—	—	—
Черный дрозд	7	7	7	7	7	7	—	—	—	—	—	(3)
Деряба	7	7	7	7	7	7	—	—	—	—	—	—
Индийская пеночка	28	28	28	—	28	—	—	—	—	—	—	—
Зарничка	118	118	118	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Зеленая пеночка	26	26	26	—	26	—	—	—	—	—	—	—
Джунгарская гаичка	12	12	12	12	12	—	—	—	—	—	—	—
Московка	8	8	8	8	8	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная пищуха	5	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Красношапочный вьюрок	15	15	15	15	15	15	15	(6)	15	15	1	—
Седоголовый щегол	2	2	2	2	2	2	2	—	—	1	2	—
Коноплянка	5	5	5	5	5	5	5	—	5	5	—	—
Гималайский вьюрок	48	48	48	48	48	48	48	—	—	29	—	—
Обыкновенная чечевица	41	41	41	41	41	41	41	(2)	41	41	(2)	—
Арчовая чечевица **	29	29	29	29	29	29	29	19	29	29	(13)	11
Клест-еловик	22	22	22	22	22	22	22	(20)	22	22	(9)	—
Арчовый дубонос	13	13	13	13	13	13	13	—	—	13	(8)	—
Черная ворона	10	10	10	10	10	5	10	—	—	—	(1)	(1)

* Кроме того, у одного птенца обнаружен пух на околоушной птерилии.

** Кроме того, у 9 птенцов рудиментарное опушение на месте крылышка.

лось лишь выявить большую вариабельность, обнаружив у некоторых особей пух на второстепенных птерилиях: бедренных (крапивник), глазных (горная трясогузка, красношапочный вьюрок), брюшной (маскированная трясогузка), голенных (горная трясогузка), копчиковой (маскированная трясогузка, лесной и горный коньки, красношапочный вьюрок, седоголовый щегол, обыкновенная чечевица, клест-еловик, арчовый дубонос), кистевых (горная трясогузка, черный дрозд), околоушных (горная трясогузка) и крылышковых (арчовая чечевица).

Наиболее стабильно опушены участки на голове (надглазничные и затылочные, 100% птенцов всех видов), почти столь же на спине (100% у 27 видов, кроме пеночек и пищухи) и на плечах (100% у 28 видов, исключая крапивника, зарничку и пищуху). Из 8 второстепенных птерилий наименее вариабельно опушение на бедренных (71% у горной трясогузки и 27% у крапивника), брюшных (49% у лесного конька и 19% у маскированной трясогузки) и голенных птерилиях (95% у маскированной трясогузки, 60% у гималайского вьюрка и 23% у горной трясогузки). Очень варьирует опушенность век и копчика, где пух чаще всего рудиментарный. На веках пух бывает у птенцов 11 видов и только у 2 (маскированной трясогузки и лесного конька) он обнаружен у всех осмотренных птенцов, у клеста-еловика — у 98%, у горной трясогузки — у 71% (у черногрудой красношейки и арчовой чечевицы — по 65%, у красношапочного вьюрка — у 40%, у бледной завирушки и обыкновенной чечевицы — только у 4—5% птенцов. На копчике наиболее стабильное опушение у птенцов лесного конька (98%), затем идут арчовый дубонос (61%), арчовая чечевица (45%), маскированная трясогузка (43%), клест-еловик (41%), бледная завирушка и черная ворона (по 10%), красношапочный вьюрок (7%), обыкновенная чечевица (5%). Пух на кисти отмечен только у 4 видов (горная трясогузка — 14%, черный дрозд — 42, арчовая чечевица — 39, черная ворона — 10%), а на околоушной и на месте будущего крылышка — только по 1 виду (см. сноску к табл. 52).

Среди видов наиболее вариабельной оказалась опушенность птенцов у горной трясогузки (пух непостоянен на 5 птерилиях) и арчовой чечевицы (4 птерилии), менее — у маскированной трясогузки (3 птерилии), лесного конька, бледной завирушки, красношапочного вьюрка, обыкновенной чечевицы и клеста-еловика (по 2 птерилии); у остальных 5 видов (крапивник, черногрудая красношейка, черный дрозд, гималайский вьюрок и арчовый дубонос) опушение непостоянно только на одной птерилии. Совсем не отмечены вариации лишь у видов, имеющих пух только на 5 основных птерилиях (16 видов), а у более опушенных (горный конек, гималайская и черногорлая

завирушки), видимо, только вследствие недостаточного количества осмотренных птенцов.

Никаких достоверных различий в степени вариабельности птенцовых признаков между типичными субвысокогорцами (группа II) и широко распространенными видами (группа III-б) не обнаружено. Представители первой из названных групп имеются как среди наиболее изменчивых видов (например, арчовая чечевица), так и среди вовсе не подверженных вариабельности (красноспинная горихвостка, индийская пеночка и др.). Это вполне объяснимо, если учесть, что опушенность птенцов вряд ли имеет адаптивное значение, а служит лишь показателем родственных связей.

Таким образом, судя по приведенным материалам, пуховые птерилии певчих птиц можно разделить на две группы: основные (надглазничные, затылочные, спинная, плечевые, локтевые), которые либо свойственны всем птенцам данного вида, либо нацело отсутствуют, и второстепенные (остальные 9 птерилий), которые могут быть обнаружены лишь у части птенцов. Среди второстепенных птерилий бедренные, голенные и брюшные очень близки к первой группе и для целого ряда видов (бедренные — для 15, голенные — для 8, брюшные — для 6) они являются основными.

Первостепенное значение для целей систематики имеют, конечно, основные пуховые птерилии, однако и второстепенные могут иногда пролить свет на родственные взаимоотношения близких видов. Например, отсутствие пуха на веках у птенцов красноспинной и седоголовой горихвосток — хорошее дополнение к ряду морфологических, а также эколого-этологических отличий этих видов от других горихвосток, в частности обыкновенной. Несомненно, что между собой седоголовая и красноспинная горихвостки более близкие родственники, чем с остальными видами этого рода. Наличие больших вариаций в опушенности второстепенных птерилий ставит под сомнение описания пухового наряда, сделанные по 1—2 птенцам, и свидетельствует о необходимости серийных массовых описаний для выяснения индивидуальной и географической изменчивости птенцовых признаков.

Сложнее обстоит дело с изучением индивидуальной изменчивости этолого-экологических показателей, которые сами по себе являются более сложными и динамичными явлениями, чем морфологические признаки. Здесь приходится сталкиваться с изменчивостью более высокого порядка, чем индивидуальная; назовем ее временно́й изменчивостью реакции индивидуума. Причина ее — в невозможности абсолютной стандартизации поведенческих актов живого существа. Например, одна и та же самка не может построить несколько абсолютно одинаковых гнезд или совершенно одинаково реагировать каждый

раз на многократно повторяющуюся опасность у гнезда. В последнем случае различия в ее первоначальной и последующих реакциях могут быть гораздо большими, чем различия в реакциях двух разных особей при первом проявлении фактора беспокойства.

Временну́ю изменчивость реакции индивидуума можно проиллюстрировать рядом примеров из различных разделов гнездовой биологии. Особенно хорошо проявляется она в пении птиц, где каждый самец имеет целый репертуар песен и пользуется по очереди то одним, то другим вариантом (см. главу 4). Не менее показательны различия в местах устройства 11 гнезд одной меченой самки бледной завирушки (см. главу 5) или же в числе яиц, откладываемых одной и той же самкой в разных кладках в течение одного сезона (см. главу 9).

Все это лишь отдельные примеры, показывающие сложность и изменчивость поведенческих реакций организма. Получение таких данных очень трудоемко, к тому же возможно только при длительных наблюдениях и экспериментах над индивидуально помеченными животными. Поэтому чаще всего случаи временно́й изменчивости рассматриваются в общей сумме сведений об индивидуальной изменчивости, так как разделить их не представляется возможным.

Рассмотрим индивидуальную изменчивость некоторых экологических показателей размножения певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау, сравнивая размах этой изменчивости у собственно субвысокогорных видов (группа II) и пришлых как сверху (группа I), так и снизу (группа III).

Расположение гнезд. Показателем изменчивости избран процент гнезд данного вида, построенных в определенных ситуациях. Расположив эти данные в порядке убывания их значимости, мы получили процентное соотношение основных и второстепенных способов устройства гнезд, которое наглядно показывает степень изменчивости данного признака. Например:

Бледная завирушка (132 гнезда)	— 43,2—23,5—13,0—11,4—5,3
Гималайская завирушка (17)	— 70,6—23,6—5,8
Клест-еловик (67)	— 100
Арчовая чечевица (75)	— 65,3—34,7
Арчовый дубонос (129)	— 55,0—44,2—0,8

Анализ полученных данных показывает, что размах индивидуальной изменчивости в выборе мест для гнезда довольно значителен и мало различается у представителей разных групп. Наблюдается лишь некоторая слабая тенденция к увеличению

индивидуальной изменчивости у видов III группы, проникших в субвысокогорье снизу. Среди 24 видов с относительно слабой индивидуальной изменчивостью этого признака оказываются почти все представители собственно субвысокогорных обитателей, кроме бледной завирушки, которая вместе с седоголовой горихвосткой, зарничкой, пищухой и зеленой пеночкой оказалась в числе наиболее вариабельных видов.

Материал гнезд. Показателями индивидуальной изменчивости этого признака приняты крайние значения общей массы гнезда и массы трех основных составляющих его компонентов наряду с их встречаемостью.

Колебания массы даже наиболее важных компонентов гнезд чрезвычайно велики, как у собственно субвысокогорных видов (например, бледной завирушки), так и у проникших снизу лесных птиц (клеста, пеночек и т. д.). Встречаемость двух главных компонентов 100-процентна (лишь у арчовой чечевицы и маскированной трясогузки по 95%). Третий по значимости компонент стабилен только у бледной завирушки, седоголовой горихвостки и клеста-еловика; у остальных видов его встречаемость варьирует от 98 до 41%. Никаких различий в индивидуальной изменчивости этого признака у представителей групп II и III не обнаружено.

Следует оговориться, что если анализировать этот признак не на уровне основных групп (злаки, мох и т. д.), а по видам используемых для постройки растений, то вариабельность оказывается очень высокой. Например, у певчей славки (*Sylvia hortensis crassirostris* Cretzm.) в Таласском Алатау при разборе 60 гнезд мы обнаружили 46 видов высших растений. Однако только два из них (жимолость и душица) отмечены во всех гнездах, остальные встречаются в самых разных комбинациях — от 3 до 11 видов в одном гнезде (Ковшарь, Рукина, 1968). Аналогичные сведения получены для ястребиной и горной славок и желчной овсянки (Иващенко, Ковшарь, 1969; Ковшарь, 1970; Ковшарь и др., 1976).

Состав корма птенцов. Показателем индивидуальной изменчивости принята встречаемость двух основных, наиболее важных для каждого вида групп кормов (табл. 53).

Судя по таблице 53, изменчивость и этого признака практически не различается у близких видов двух приведенных групп (например, у бледной и черногорлой завирушек, красноспинной и седоголовой горихвосток).

Участие родителей в выкармливании птенцов. Как показывают наблюдения у серий гнезд каждого вида, и этот показатель подвержен значительным индивидуальным вариациям

(см. табл. 38). Так, в 14 бывших под наблюдением гнездах бледной завирушки степень участия самцов в выкармливании птенцов изменялась от 18,8 до 57,1% общего числа приносов корма, а в 5 гнездах лесного конька — от нуля до 59,5%. Различий между видами собственно субвысокогорными и широко распространенными и здесь не отмечено.

Таблица 53

Степень индивидуальной изменчивости состава основных кормов птенцов певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Кол-во данных		Встречаемость (%) двух основных групп		Названия групп
	проб	пар	1	2	
II. Субвысокогорные					
Бледная завирушка	255	24	100,0	79,1	Двукрылые, тли
Черногрудая красношейка	213	23	87,0	82,6	Прямокрылые, двукрылые
Красноспинная горихвостка	235	23	95,7	82,6	Бабочки, пауки
Индийская пеночка	84	6	100,0	83,3	Двукрылые, бабочки
III. Низкогорные					
Горная трясогузка	196	16	100,0	56,2	Двукрылые, поденки
Маскированная трясогузка	67	8	100,0	25,0	Двукрылые, поденки
Лесной конек	118	8	100,0	87,5	Прямокрылые, бабочки
Черногорлая завирушка	239	18	100,0	83,3	Двукрылые, тли
Седоголовая горихвостка	210	20	90,0	80,0	Бабочки, двукрылые
Обыкновенная горихвостка	64	4	75,0	50,0	Двукрылые, бабочки
Черный дрозд	80	5	80,0	40,0	Двукрылые, бабочки
Деряба	81	7	85,7	71,4	Бабочки, жуки
Зарничка	240	24	100,0	79,1	Двукрылые, тли
Зеленая пеночка	175	6	100,0	100,0	Тли, бабочки
Джунгарская гаичка	124	6	100,0	83,3	Бабочки, двукрылые

Продолжительность отдельных фаз репродуктивного цикла. Этот показатель также неодинаков у разных особей (см. табл. 32 и 33). Так, строительство ранних гнезд у одних пар горных трясогузок занимает всего 7 сут, тогда как у других пар — до 12 сут; у маскированной трясогузки — соответственно 14 и 23, у бледной завирушки — 7 и 13, у черногорлой завирушки — 13 и 18 сут и т. д. Первое яйцо в одних гнездах бледных завирушек появляется уже через сутки после окончания

постройки, в других — только через несколько (до 10) суток, в третьих — даже до завершения строительства. Так же изменчивы длительность насиживания и сроки пребывания птенцов в гнездах разных пар одного вида. Размах этой изменчивости не обнаруживает зависимости от принадлежности вида к той или иной группе — собственно субвысокогорных или широко распространенных.

Календарные сроки гнездования. Как известно, сроки гнездования зависят от многих причин, в том числе и от гибели и возобновления кладок. Показателем индивидуальной изменчивости могут служить данные за первые три декады у каждого

Таблица 54

Степень индивидуальной изменчивости сроков начала кладки у певчих птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау

Вид птицы	Число пар, начавших кладку в первые три декады			Максимум за декаду, %	Показатель изменчивости, %
	1	2	3		
II. Субвысокогорные					
Бледная завирушка	9	35	13	61,4	38,6
Черногрудая красношейка	10	25	11	54,3	45,7
Красноспинная горихвостка	7	33	16	58,9	41,1
Индийская пеночка	2	21	27	54,0	46,0
Гималайский вьюрок	2	17	96	83,4	16,6
Арчовая чечевица	2	7	10	52,6	47,4
Арчовый дубонос	4	8	6	44,4	55,6
III. Низкогорные					
Горная трясогузка	2	18	7	66,7	33,3
Маскированная трясогузка	3	11	13	48,1	51,9
Лесной конек	4	17	14	48,6	51,4
Крапивник	5	6	4	40,0	60,0
Черногорлая завирушка	12	29	13	53,7	46,3
Седоголовая горихвостка	5	11	6	50,0	50,0
Черноголовый чекан	1	5	2	62,5	37,5
Черный дрозд	2	3	4	44,4	55,6
Деряба	1	28	13	66,7	33,3
Зарничка (1971—1973 гг.)	86	74	11	50,3	49,7
Зарничка (1974—1975 гг.)	26	52	24	50,9	49,1
Зеленая пеночка	11	54	5	77,1	22,9
Желтоголовый королек	5	19	—	79,1	20,9
Джунгарская гаичка	5	26	7	68,4	31,6
Московка	1	28	18	59,6	40,4
Обыкновенная чечевица	19	8	6	57,5	42,5

вида, когда влияние нормальных вторых кладок и возобновления погибших проявляются еще в слабой степени (табл. 54).

Принципиальных различий между видами собственно субвысокогорными и широко распространенными и здесь не обнаружено, о чем свидетельствует сопоставление сведений по близким видам из той и другой группы (например, по бледной и черногорлой завирушкам, седоголовой и красноспинной горихвосткам, арчовой и обыкновенной чечевицам).

Величина кладки. Этот показатель также очень сильно варьирует у разных пар (см. табл. 39). Так, у бледной завирушки при крайних значениях величины кладки 2—6 яиц в 80,4% случаев в кладке бывает 4—5 яиц, у черногорлой завирушки, у которой величина кладки также 2—6 яиц, 83,7% самок сносят по 4—5 яиц. Следовательно, случаи отклонения от нормы у этих видов составляют соответственно 19,6 и 16,3%. Приняв за норму колебание величины кладки в одно яйцо, мы получим (на основе данных таблицы 39) следующие показатели индивидуальной изменчивости кладки, %:

II. Субвысокогорные

Бледная завирушка	—19,6	Индийская пеночка	— 7,9
Черногрудая красношейка	—14,6	Красношапочный вьюрок	— 4,6
Красноспинная горихвостка	—11,1	Гималайский вьюрок	—11,6
		Арчовая чечевица	—23,8
		Арчовый дубонос	— 8,0

III. Низкогорные

Горная трясогузка	—16,7	Черный дрозд	— 4,8
Маскированная трясогузка	—22,6	Деряба	— 4,5
Лесной конек	— 8,4	Зарничка	—14,9
Крапивник	— 9,1	Зеленая пеночка	—12,9
Черногорлая завирушка	—16,3	Желтоголовый королек	— 8,4
Седоголовая горихвостка	—14,1	Джунгарская гаичка	— 3,1
Обыкновенная горихвостка	—15,4	Московка	— 9,7
		Обыкновенная чечевица	—10,6
		Клест-еловик	—10,3

Как видно, индивидуальная изменчивость величины кладки у низкогорных видов не больше, чем у субвысокогорных.

Итак, рассмотрение материалов по 7 экологическим показателям размножения певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня выявило довольно значительный размах индивидуальной изменчивости каждого из этих показателей. Казалось бы, логично предположить, что виды, наиболее характерные для субвысокогорья и формировавшиеся в этих или сходных условиях, будут иметь меньшую индивидуальную изменчивость, чем гораздо более пластичные представители III груп-

пы, заселившие субвысокогорье позже. Однако на наших материалах эта закономерность не проявляется, если не считать едва уловимой тенденции к большей широте индивидуальной изменчивости «иммигрантов» при выборе места для устройства гнезда. По всем остальным признакам индивидуальная изменчивость представителей этих двух групп видов мало различается, что особенно заметно при сопоставлении близких видов из разных групп (например, бледная и черногорлая завирушки, красноспинная и седоголовая горихвостки, горный и лесной коньки, арчовая и обыкновенная чечевицы). Анализ сведений по этим парам видов показывает, что степень индивидуальной изменчивости экологических признаков является прежде всего свойством определенной систематической группы; влияние других причин второстепенно.

Следует подчеркнуть большое методическое значение выяснения размаха индивидуальной изменчивости признаков. Очевидно, что без учета этого обстоятельства нельзя делать какие-либо серьезные выводы и обобщения. Учесть же его можно только путем серийного накопления большого числа данных по каждому показателю — будь то птерилозис пуховых птенцов или места расположения гнезд, состав корма или календарные сроки размножения, величина кладки или реакция взрослой птицы на опасность у гнезда. Во всех этих и многих других случаях во избежание грубых ошибок необходимо сравнивать не отдельные разрозненные факты, а серии данных, показывающих как главное, стержневое в данном вопросе, так и размах индивидуальной изменчивости данного признака.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Вопросу внутривидовой географической изменчивости птиц посвящена огромная литература. По систематике среднеазиатских птиц наибольшее число работ опубликовал в начале XX в. Н. А. Зарудный, а в 60—70-х годах — Л. С. Степанян. Оба автора рассматривают главным образом морфологические признаки, имеющие первостепенное значение во внутривидовой систематике. Изменчивость экологических признаков практически не изучалась. Лишь в статьях о плодовитости горных птиц приведены некоторые сравнения экологических показателей, в частности величины кладки у птиц, гнездящихся в горах и вне гор. Между тем для выяснения общности и различий в биологии размножения птиц в горных условиях и вне гор чрезвычайно интересно провести сравнение всех экологических показателей размножения, чтобы выявить наиболее устойчивые и консервативные, лабильные и пластичные.

Популяционный уровень изменчивости

Отсутствие сравнительных обзоров размножения птиц в горах Средней Азии обусловлено чрезвычайно слабой изученностью размножения птиц в различных хребтах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Колоссальная неравномерность имеющихся сведений о размножении бросается в глаза уже при сопоставлении количества известных гнезд (табл. 55).

Таблица 55

Количество известных (в литературе) **гнезд некоторых птиц в различных хребтах Тянь-Шаня**

Вид птицы	Кол-во известных гнезд по хребтам									
	Кетмень	Ельчинбуйрюк (р. Текес)	Кунгей	Заилийский	Киргизский	Таласский	Пскемский и Угамский	Терскей	Внутренний Тянь-Шань	Алайский и Ферганский
Горная трясогузка	—	—	2	80	3	5	—	6	—	—
Маскированная трясогузка	1	—	—	69	4	16	—	—	9	5
Лесной конек	2	—	1	64	1	14	—	4	5	2
Горный конек	1	—	1	7	2	85	—	—	2	—
Обыкновенная оляпка	1	—	3	14	3	10	6	10	2	2
Бурая оляпка	—	—	1	6	4	10	1	6	—	—
Крапивник	—	—	—	58	—	1	—	1	—	—
Гималайская завирушка	—	—	1	14	—	15	—	1	6	—
Бледная завирушка	1	3	1	147	—	29	—	2	7	—
Черногорлая завирушка	1	6	1	211	1	—	—	8	7	—
Черногрудая красношейка	—	3	1	97	1	22	—	2	2	3
Красноспинная горихвостка	2	2	1	136	2	—	—	5	18	—
Седоголовая горихвостка	3	4	3	119	2	11	—	25	—	—
Черный дрозд	1	—	—	39	1	47	1	5	—	12
Деряба	2	2	1	128	5	68	2	11	—	—
Индийская пеночка	—	—	—	68	1	19	2	2	1	1
Зарничка	—	4	3	428	4	4	—	16	2	—
Зеленая пеночка	—	—	—	86	1	—	—	5	1	—
Желтоголовый королек	—	—	1	36	—	—	—	—	1	—
Джунгарская гаичка	—	2	1	58	—	—	—	9	—	—
Московка	—	—	3	93	1	—	—	4	—	—
Пищуха	—	1	1	14	1	—	—	1	—	—
Красношапочный вьюрок	3	—	1	28	3	9	—	7	3	1
Гималайский вьюрок	—	6	—	191	—	2	—	—	—	—
Обыкновенная чечевица	—	—	—	54	—	5	—	1	2	—
Арчовая чечевица	—	—	—	63	—	—	—	1	—	—
Клест-еловик	—	—	—	65	—	—	—	1	—	—
Арчовый дубонос	—	—	3	97	—	5	—	3	5	—

Подавляющее большинство приведенных в таблице 55 гнезд (2450, или 77%) найдено в Заилийском Алатау, в 7 раз меньше (377, или 11,8%) — в Таласском Алатау. У ряда видов (арчовая чечевица, клест-еловик, гималайский вьюрок, желтоголовый королек, крапивник и др.) гнезда известны, по сути, только из Заилийского Алатау. Из остальных хребтов Тянь-Шаня лучше других обследован Терскей-Алатау (136 гнезд, или 4,2%), но и здесь по большинству видов, исключая дерябу, зарничку и седоголовую горихвостку, известны лишь единичные находки гнезд. Очень мало сведений (всего 73 гнезда) из области Внутреннего (хребты Атбаши, Нарынтоо, Молдотоо, Куйлютоо и др.), Юго-Западного (Пскемский, Угамский, Чаткальский, Сандалашский, Ойгаингский хребты) и Южного (Ферганский и Алайский хребты) Тянь-Шаня.

Еще меньше сведений по тем же видам из пределов Памиро-Алая, о чем свидетельствуют недавно изданные сводки по птицам этого региона (Потапов, 1966; Иванов, 1969; Абдусалямов, 1973, 1977). В них упоминаются: всего 5 гнезд — седоголовой горихвостки; по 3 гнезда — красношапочного вьюрка и зеленой пеночки; по 2 — гималайской завирушки, индийской пеночки, обыкновенной чечевицы и арчового дубоноса; по 1 гнезду — крапивника, черногорлой завирушки и черногрудой красношейки.

Но число известных гнезд — это только количественный, в значительной мере формальный показатель. Качественная сторона еще хуже. Как правило, приводимые в литературе сведения о гнездах слишком поверхностны: чаще всего упоминаются лишь дата нахождения гнезда и его содержимое (далеко не всегда с количественными данными). Имеющиеся описания мест расположения и самих гнезд весьма схематичны, зачастую даются обобщенно («большинство гнезд устроено на деревьях», даже когда речь идет о двух или трех находках), а наблюдения над строительством гнезд, насиживанием яиц и выкармливанием птенцов встречаются скорее в виде исключения и не подкрепляются конкретными фактами (та же схематичность и обобщенность: «родители приносят птенцам корм каждые 7—10 минут»). Среди таких отрывочных, попутных, наблюдений немало и случайных, нетипичных, а то и просто неверных. Наконец, далеко не всегда в литературе указаны абсолютные высоты находок.

Все эти обстоятельства чрезвычайно затрудняют сравнение экологии размножения в разных хребтах. Строго говоря, уровень наших знаний о размножении певчих птиц в большинстве хребтов Тянь-Шаня и Памиро-Алая столь низок, что общий анализ географической изменчивости экологических показателей гнездования (с учетом индивидуальной изменчивости) сде-

лать невозможно. Для этого нужны многолетние стационарные исследования в хребтах Внутреннего и Южного Тянь-Шаня. Но по ряду видов имеются вполне сравнимые данные наблюдений в Заилийском и Таласском Алатау. По ним мы и проведем сравнения, привлекая иногда отдельные сведения из литературы по другим хребтам Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

Место расположения гнезда. Группа I. Высокогорные виды. Горный конек гнездится обычно в земляной ямке под прикрытием пучка травы, реже под камнем. В Таласском Алатау найдено 56 гнезд под травой и 18 под камнями, в Заилийском Алатау — соответственно 6 и 1. По одному гнезду под камнем найдено также в Кунгей-Алатау и близ оз. Чатырколь во Внутреннем Тянь-Шане, гнездо под травой — в хребте Атбаши (Янушевич и др., 1960; Ковшарь, 1972а). Гималайская завирушка гнездится чаще под травяными кочками, реже под камнями. В Заилийском Алатау соотношение этих способов 10:6, в Таласском — 10:5, по 2 гнезда в травяных кочках найдено также в хребтах Внутреннего Тянь-Шаня и Памиро-Алая, по одному гнезду под камнями — на Алтае, в Кунгей-Алатау и Терскей-Алатау (Степанян, 1959а; Янушевич и др., 1960; Кыдыралиев, 1965; Ковшарь, 1966а, 1972а, 1979а; Кузнецов, 1967). Кроме того, на Алтае найдено гнездо в скале (Кузнецов, 1967), на Тянь-Шане таких гнезд не находили.

Краснобрюхая горихвостка обычно устраивает гнезда в трещинах отвесных скал (9 гнезд — на Памире, 2 — в Заилийском Алатау, по 1 — в Центральном и Внутреннем Тянь-Шане), а где есть поселения человека — в домах, под крышами (6 гнезд — в Заилийском Алатау, по 1 — в Терскей-Алатау и на берегу оз. Чатырколь; Степанян, 1959; Янушевич и др., 1960; Винокуров, 1961; наши данные). Кроме того, в хребтах Внутреннего Тянь-Шаня и на Памире найдено по 1 гнезду в пустотах лессовых обрывов, а в последнем месте — также 4 гнезда под камнями и в осыпях (Янушевич и др., 1960; Потапов, 1966а).

Горихвостка-чернушка, наоборот, чаще устраивает гнезда под камнями и в пустотах между ними (32 гнезда — в Таласском Алатау и 11 — на Памире), реже — в трещинах скал (3 гнезда — в Таласском Алатау, 4 — на Памире); только на Памире найдены гнезда в глиняном заборе брошенного дома (одно) и под крышей дома (также одно; Потапов, 1966а).

Приведенные примеры показывают, что географическая изменчивость способов устройства гнезда у представителей этой высокогорной группы птиц совершенно не выражена: не только основные способы, но и количественное соотношение между ними остаются постоянными. Нахождение на Алтае гнезда гималайской завирушки в скале, как и гнезд горихвостки-чер-

нушки в синантропных условиях на Памире, не составляет принципиальных различий, они вполне могут быть обнаружены и в других местах.

Группа II. Субвысокогорные виды. Показательно, что у обоих видов типичных представителей этой группы (табл. 56) географическая изменчивость не выходит за пределы индивидуальной, наблюдавшейся в Заилийском Алатау. Несколько изменяется лишь соотношение отдельных типов расположения гнезд.

Таблица 56

Места расположения гнезд бледной завирушки и черногрудой красношейки в Тянь-Шане и Памиро-Алае

Место расположения гнезда	Кол-во гнезд в хребте						
	Тянь-Шань						Памиро-Алай
	Ельчинбуйрюк	Кунгей	Заилийский	Киргизский	Таласский	Внутренний	
Бледная завирушка							
На деревьях (ель)	—	—	34	—	—	—	—
На кустах: арча	—	—	72	—	12	—	—
лиственные	—	—	2	—	1	—	—
На земле: под кустами	2	—	7	—	2	+	2
под камнями	—	—	2	—	7	+	—
под травой	—	—	5	—	6	—	—
На скалах: открыто	—	—	4	—	—	—	—
в трещинах	—	—	11	—	—	+	10
В сооружениях человека:							
под крышами	—	—	19	—	—	+	—
в поленнице дров	—	—	1	—	—	—	—
в железной трубе	—	—	1	—	—	—	—
Черногрудая красношейка							
Под камнем	—	—	10	—	1	—	—
Под нависающей травой	1	1	26	—	17	+	1
Под ветками куста арчи	1	—	44	—	4	+	—
Под еловой порослью	—	—	4	—	—	—	—
Под корнем жимолости	—	—	—	1	—	—	—

Индийская пеночка чаще всего устраивает гнезда на кустах арчи, реже — на лиственном кустарнике, еще реже — на травянистых растениях. Соотношение этих трех способов в Заилийском Алатау — 60:12:7, в Таласском Алатау — 6:4:4. Кро-

•ме того, в Заилийском Алатау найдены 2 гнезда на нижних ветках старых елок, а в Таласском Алатау — также 2 гнезда на нижних ветвях старых деревьев арчи. Гнезда на арчовых кустах находили также в Джунгарском Алатау (Шнитников, 1949) и в Терскей-Алатау. Гнезд на земле, как это указано для территории Киргизии и Таджикистана (Янушевич и др., 1960; Абдусалямов, 1973), мы не находили ни в Заилийском, ни в Таласском Алатау, где обнаружено 97 гнезд этого вида. Однако трактовать этот факт как проявление географической изменчивости пока преждевременно, так как не исключено, что здесь имеется неточность, и в действительности найденные в Киргизии и Таджикистане гнезда располагались на низкорослой траве, а не на земле, как у настоящих пеночек.

Красношапочный вьюрок в большинстве хребтов Тянь-Шаня устраивает гнезда на елях (Заилийский Алатау — 40 гнезд, Кетмень — 3, Кунгей-Алатау — 2, Терскей-Алатау — 6, Атбаши — 3, Киргизский Алатау — 1), а в Таласском Алатау — на арче (высокоствольной — 8 гнезд, стелющейся — 2 гнезда). В Гиссарском хребте обнаружено одно гнездо на древовидной арче (Carruthers, 1910), а в верховьях р. Шахдара Р. Н. Мекленбурцев нашел гнездо на кусте шиповника (Иванов, 1969). Еще о 4 гнездах «на ветвях кустарников роз», найденных также в верховьях р. Шахдары, упоминает И. А. Абдусалямов (1977, с. 66). По-видимому, гнездование этого вьюрка на кустах шиповника в Памиро-Алае — вполне нормальное явление, чего совершенно не наблюдается в хребтах Тянь-Шаня. Необходимо подчеркнуть, что гнезд красношапочных вьюрков в трещинах скал и под крышами домов в пределах Тянь-Шаня не найдено, об этом же сообщает И. А. Абдусалямов (1977) для Таджикистана. Зная несколько десятков жилых гнезд красношапочного вьюрка, мы затрудняемся даже предположить такой тип гнездования у этой древесно-кустарниковой птицы.

К сожалению, по гималайскому вьюрку и арчовой чечевице нет сравнительных материалов (см. табл. 55). Очень мало их и по арчовому дубоносу: в Заилийском Алатау гнезда его находили на елях и арче (соответственно 71 и 57), в Таласском Алатау — на высокоствольной и кустарниковой арче (3 и 2); в Кунгей-Алатау мы нашли 3 гнезда на елях; в Терскей-Алатау Л. С. Степанян (1959а) обнаружил гнездо на кустарниковой арче; из пределов Памиро-Алая известны 2 гнезда на древовидной арче.

В целом для группы географическая изменчивость этого показателя почти не проявляется, если не считать замену ели высокоствольной арчой в направлении с северо-востока на юго-запад. Более резкая смена мест устройства гнезд (переход из хвойных пород на лиственные), причем в том же на-

правлении, наблюдается у красношапочного вьюрка, наименее высокогорного вида (наполовину лесного).

Подгруппа III-а. Низкогорные виды. Некоторые сравнительные материалы имеются для 2 видов оляпок, черногорлой завирушки и седоголовой горихвостки. Гнезда обыкновенной оляпки и в Заилийском и в Таласском Алатау находили 4 типов: под завесой падающей воды горной речки (соответственно 7 и 3), в нише берегового обрыва с входом над водой (4 и 1), открыто на скале (1 и 1), под мостом (5 и 1). Гнезда в нишах береговых обрывов найдены также в Джунгарском Алатау (1), в окрестностях Кульджи (Восточный Тянь-Шань), Терской-Алатау (1) и во Внутреннем Тянь-Шане; открыто на скале — 2 гнезда в Джунгарском Алатау, 1 — в Кунгей-Алатау, а также во Внутреннем Тянь-Шане и в Памиро-Алае (Шестоперов, 1929; Степанян, 1959а; Янушевич и др., 1960; Ковшарь, 1972а; Абдусалямов, 1973). Заслуживают внимания различия в способах устройства гнезд в пределах одного ущелья: в Б. Алматинском ущелье у верхней границы леса (2500—2600 м над ур. м.) найдены 7 гнезд под водой и 3 — в нише берегового обрыва с входом над водой; в том же ущелье на высоте 1500—1700 м — 5 гнезд под мостами, 1 — открыто на скале, 1 — в нише берегового обрыва, ни одного не обнаружено под водой.

Те же 4 типа устройства гнезд наблюдаются и у бурой оляпки, но для нее более характерно гнездование открыто на скалах. Так были устроены все 7 гнезд этого вида в Таласском Алатау, 1 — в Бадахшане, 14 из 15 — в Киргизском Алатау и 3 из 4 — в Терской-Алатау (Шнитников, 1949; Степанян, 1962, 1969; Ковшарь, 1966а). Однако в окрестностях Б. Алматинского озера (Заилийский Алатау, 2500 м над ур. м.), где скал над водой нет, все 8 гнезд этого вида помещались под водой (за завесой водопадика); только однажды такое гнездование отмечено в Киргизском Алатау. По 1 гнезду в Заилийском и Терской-Алатау найдено на бревнах моста.

Черногорлая завирушка помещает свои гнезда на елях, кустах арчи и очень редко на лиственном кустарнике (в Заилийском Алатау соответственно 97, 68 и 10 гнезд). В других хребтах Тянь-Шаня также находили гнезда на елях: в Кетмене (1), окрестностях Кульджи (3), Терской-Алатау, Киргизском Алатау, Внутреннем Тянь-Шане, к северу от собственно Тянь-Шаня, в Джунгарском Алатау. На арче найдено всего 2 гнезда (во Внутреннем Тянь-Шане и на Памиро-Алае), а на лиственном кустарнике — 1 (Внутренний Тянь-Шань). Суммарное соотношение всех этих находок, как и в Заилийском Алатау, в пользу ели. Существенно, как и в случае с обыкновенной оляпкой, различие в способах гнездования у верхней и нижней границы леса в одном и том же ущелье: на высоте

2400—2700 м над ур. м. в Б. Алматинском ущелье на лиственном кустарнике было 7 гнезд из 171, а на высоте 1500 м — 3 из 4 (!).

Седоголовая горихвостка помещает свои гнезда очень разнообразно, причем в Заилийском Алатау преобладают гнезда на скалах и под камнями (62,6%), а в Таласском Алатау так было устроено только 1 гнездо из 11, в Терскей-Алатау — ни одно из 16 (!), в обоих хребтах преобладали гнезда под травяными кочками. В целом географическая изменчивость в группе III-а проявляется уже достаточно отчетливо по сравнению с высокогорными и субвысокогорными птицами.

Подгруппа III-б. Широко распространенные виды. Сравнимые материалы имеются только по 4 видам: маскированной трясогузке, лесному коньку, черному дрозду, дерябе.

Маскированная трясогузка в Тянь-Шане устраивает гнезда как в сооружениях человека, так и на земле под прикрытием камней. В Заилийском Алатау соотношение этих способов 53:14, в Таласском — 5:12, к тому же в Таласском Алатау трясогузки чаще гнездятся не под крышами домов, а за наличниками окон, чего в Заилийском Алатау вообще не наблюдали. Гнездование в сооружениях человека известно для хребтов Кетмень, Терскей-Алатау, Атбаши, а также для Памиро-Алая; на земле под камнями находили гнезда в Джунгарском Алатау и Внутреннем Тянь-Шане. Иногда маскированные трясогузки устраивают гнезда в кронах деревьев: 2 гнезда нашли мы в кронах елей в субвысокогорье Заилийского Алатау, 2 — на карагачах в Алма-Ате, гнездо на тополе известно из Панфилова (Джунгарский Алатау; Шестоперов, 1929), гнездо на карагаче — из Фрунзе (Янушевич и др., 1960). В Таласском Алатау мы нашли гнездо в полудупле ивы. В целом географическая изменчивость в способах устройства гнезд у этого вида налицо.

Лесной конек гнездится в земляных ямках под прикрытием травяной кочки, реже камня (в Заилийском Алатау — соответственно 44 и 3 гнезда, в Таласском — 10 и 3). Во всех других хребтах находили гнезда только под травяными кочками.

Гораздо больше разнообразия и вполне определенную изменчивость показывают дрозды. Так, черный дрозд в субвысокогорье Заилийского Алатау гнездится на елях, редко на лиственных породах (соответственно 33 и 2 гнезда). В Таласском Алатау он вьет гнезда чаще на древовидной арче, немного реже — на лиственных породах (соответственно 24 и 14, в том числе 10 гнезд — на кустах, тогда как в Заилийском — ни одного). Кстати, на территории Памиро-Алая найдено 1 гнездо на высокоствольной арче и 3 — на кленах.

Деряба предпочитает устраивать гнезда на хвойных породах: в Северном Тянь-Шане — на ели, в Западном — на высо-

коствольной арче. Кроме того, в Западном Тянь-Шане деряба относительно чаще гнездится на лиственных деревьях и кустарниках. Общее направление географической изменчивости — с северо-востока на юго-запад.

Обращают на себя внимание различия в устройстве гнезд по абсолютной высоте в пределах одного ущелья: у нижней границы ельника (1500—1700 м над ур. м.) половина найденных гнезд дерябы (5 из 10) помещалась на лиственных породах, тогда как у верхней границы 144 из 150 гнезд найдены на елях, остальные 6 — на скалах. Такие же различия имеются и у синиц.

Так, в окрестностях Б. Алматинского озера (2500 м над ур. м.) джунгарская гаичка выдалбливает дупла почти исключительно в елях и их пнях (соответственно 4 и 12 случаев), и только однажды она пыталась долбить дупло в стволе небольшой ивы. В том же ущелье у нижней границы лесного пояса найдено 6 жилых гнезд в дуплах осины и только 1 — в дупле елового пня. Сходная картина наблюдается у московки, которая обычно занимает опустевшие дупла гаичек. Все эти примеры свидетельствуют об экологическом характере географической изменчивости: у нижней границы леса больше лиственных пород, чем у верхней; точно так же в Таласском Алатау их больше, чем в Заилийском.

В целом географическая изменчивость мест гнездования птиц в пределах гор Средней Азии наиболее выражена у широко распространенных видов, наименее — у высокогорных и собственно субвысокогорных птиц. Основное направление этой изменчивости — с северо-востока на юго-запад, что совпадает с направлением общего изменения ландшафта.

Материал гнезд. Группа I. Высокогорные виды. Сопоставление материалов по группе высокогорных видов попоказывает довольно высокую стабильность этого признака (например, у горного конька, краснобрюхой горихвостки, горихвостки-чернушки). Заметны различия только в составе материала гнезд гималайской завирушки. В Северном и Западном Тянь-Шане, где найдено наибольшее количество гнезд этого вида, лоток гнезда, как правило, не выстилается материалами животного происхождения: в Заилийском Алатау они обнаружены только в 2 гнездах из 17 (в одном немного волоса, в другом — клочки шерсти), в Таласском — в 1 из 17 (шерсть сурка). Не имело теплой выстилки и гнездо, найденное на Алтае (Кузнецов, 1967). В то же время для районов Внутреннего Тянь-Шаня есть указания, что гнезда выстилаются шерстью мышей (Янушевич и др., 1960), сурков и козлов (Кыдыралиев, 1965), а в Таджикистане найдено гнездо с выстилкой из перьев (Абдусалямов, 1973, с. 324). Правда, в последней работе

сообщается о найденном на северном склоне Туркестанского хребта, у ледника Тувек, гнезде альпийской завирушки (*P. collaris rufilata* Sev.), в котором «подстилка также образована из высушенного мха и в ее составе нет ни шерсти млекопитающих, ни перьев птиц» (Абдусалямов, 1973, с. 320). Между тем этот вид обычно утепляет лоток гнезда шерстью, например в Киргизском (Кузнецов, 1962) и Таласском Алатау (Ковшарь, 1964а). Надо признать, что материал по обоим видам высокогорных завирушек очень мал и не исключено, что упомянутые факты — всего лишь проявления индивидуальной изменчивости.

Группа II. Собственно субвысокогорные виды. У бледной завирушки, отличающейся огромной индивидуальной изменчивостью мест расположения гнезд, состав строительного материала гораздо более постоянен. Наружный слой гнезда сплетается из прошлогодних стеблей трав с добавлением веточек деревьев и кустарников (в Северном Тянь-Шане — еловых, в Западном — арчовых, на Памире — терескена), лоток внутри почти всегда выстилается шерстью (66 гнезд из 68 — в Заилийском Алатау, 24 из 28 — в Таласском; соответственно 97 и 86%), реже — перьями птиц (встречаемость 47% в Заилийском и 32% в Таласском Алатау). Такие же выстланные шерстью гнезда находили в Центральном и Внутреннем Тянь-Шане (Винокуров, 1961; Кыдыралиев, 1962), а на Памире наряду с толстым слоем шерсти в гнездах бледных завирушек иногда бывает немного перьев (Потапов, 1966).

Еще стабильнее состав гнездового материала у черногрудой красношейки. Все известные нам гнезда этого вида построены преимущественно из злаков (в Заилийском Алатау разобрано 42 гнезда, в Таласском — 22, Кунгей-Алатау — 1), такие же гнезда находили в Центральном (Винокуров, 1961) и Внутреннем (Янушевич и др., 1960) Тянь-Шане, в Киргизском Алатау (Кузнецов, 1962) и Гиссарском хребте (Леонович, 1962).

Не менее постоянен состав материала гнезд у других представителей этой группы — красноспинной горихвостки, индийской пеночки, расписной синички, красношапочного вьюрка и арчового дубоноса. Можно сказать, что у субвысокогорных видов, как и у высокогорных, состав гнездового материала не обнаруживает географической изменчивости в пределах Тянь-Шаня и других гор Средней Азии.

Среди низкогорных (группа III-а) видов птиц наиболее стандартные гнезда строят синие птицы и обе оляпки, не обнаруживающие никакой изменчивости состава гнездового материала. Довольно постоянен материал гнезд черногорлой завирушки в Кетмене, горах Ельчинбуйрюк (Центральный Тянь-

Шань), Заилийском, Киргизском, Кунгей- и Терской-Алатау, а также во Внутреннем Тянь-Шане и Туркестанском хребте Памиро-Алая (Корелов, 1956б; Винокуров, 1960а; Янушевич и др., 1960; Кузнецов, 1962; Иванов, 1969; Гаврилов, 1973; Ковшарь, 1979а). Во всех перечисленных местах основу гнезда по объему составляет зеленый мох, наружный слой сплетается из сухой травы и веточек, а лоток выстилается шерстью, реже — перьями.

Также в основном из мха свивает свои гнезда седоголовая горихвостка (обнаружен во всех 44 разобранных гнездах в Заилийском Алатау и во всех 11 — в Таласском). Однако здесь имеются заметные различия в составе сопутствующих компонентов. В Заилийском Алатау основным материалом после мха являются злаки и стебли разнотравья (встречаемость каждого 100%), тогда как полосы луба и коры обнаружены только в 50% гнезд. В Таласском Алатау, где мох встречается в среднем в меньшем количестве по объему, широкие полосы арчовой коры и луба жимолости встречены в 70% гнезд, причем во многих из них коры и луба было помногу; злаки встречены в 82% гнезд, но в меньшем количестве. Также из арчовой коры было свито гнездо, обнаруженное на северном склоне Туркестанского хребта (Абдусалямов, 1973). По описанию оно не отличается от типичных гнезд из Таласского Алатау, тогда как гнезда седоголовой горихвостки, описанные из Кетменя (Корелов, 1956б), Кульджи (Шестоперов, 1929), Терскей- (Степанян, 1960б) и Кунгей-Алатау (Ковшарь, 1972а), практически идентичны гнездам из Заилийского Алатау. Таким образом, в группе низкогорных обитателей только седоголовая горихвостка обнаруживает заметные различия в составе материала гнезд в Западном и Северном Тянь-Шане.

Наибольшая изменчивость состава строительного материала гнезд отмечена у широко распространенных видов (группа III-б). Так, гнезда дрозда-дерябы, имеющие во всех хребтах Тянь-Шаня (и за его пределами) совершенно одинаковые средний и внутренний слои, достаточно хорошо различаются по составу наружного, который в арчовых лесах Западного Тянь-Шаня характеризуется широкими полосами арчовой коры, а в ельниках Северного Тянь-Шаня — сухими еловыми веточками. В Кетмене, Кунгей-Алатау и Киргизском Алатау находили такие же гнезда, как в Заилийском (Корелов, 1956б; Кузнецов, 1962; Ковшарь, 1972а), на территории же Памиро-Алая в наружном слое гнезд обнаружены полосы арчовой коры, как и в Таласском Алатау (Абдусалямов, 1973). Направление изменчивости — с северо-востока на юго-запад.

Лесной конек делает очень простое, примитивное гнездо, как правило, лишь выстилая гнездовую ямку небольшим количеством прошлогодних стеблей и листьев злаков. Никаких

утепляющих материалов не отмечали мы ни в Заилийском (осмотрено 50 гнезд), ни в Таласском (13 гнезд) Алатау. Но есть указание (Абдусалямов, 1973), что в Зеравшанском хребте гнездо лесного конька было выстлано конским волосом и овечьей шерстью, а в хребте Петра I найдено гнездо конька с конским волосом в лотке (Попов, 1959).

Интересные различия обнаружены нами в составе материала гнезд серой славки. В Таласском Алатау, где лето сухое и теплое, а гнезда серых славок располагаются не только в кустарнике, но нередко и в траве, у самой земли, в гнездах этого вида практически не бывает теплой выстилки; из 29 разобранных гнезд только в 6 отмечена в очень небольшом количестве шетина кабана и в 9 — конский волос (также в минимальном количестве). Но на северных склонах восточной части хребта Кунгей-Алатау, где лето очень влажное, серые славки устраивают гнезда только на ветвях кустов, как правило, не ниже 1 м от земли. Все 10 найденных нами здесь в 1968 г. гнезд были массивнее, чем в Таласском Алатау, и 7 из них содержали в лотках овечью шерсть, причем в некоторых она была выстлана довольно толстым слоем; кроме того, в лотке каждого гнезда было помногу конского волоса.

Таким образом, первопричиной географической изменчивости и этого признака является смена экологических условий, о чем, в частности, свидетельствует и основное направление изменчивости с северо-востока на юго-запад, что совпадает с общим направлением смены основных ландшафтов (сибирских на центрально-азиатские). И в этом вопросе географическая изменчивость лучше всего проявляется у широко распространенных видов птиц и менее всего — у субвысокогорных и высокогорных.

Активность кормления птенцов. Наблюдения по активности выкармливания птенцов нами проведены в Заилийском, Таласском и Кунгей-Алатау (табл. 57), в других хребтах Тянь-Шаня специальных работ в этом плане не проводилось, поэтому сведений для сравнения нет.

Как было показано в главе 5, частота кормления птенцов — очень изменчивая величина, зависящая от их количества, возраста, в какой-то мере от погоды и индивидуальных особенностей родителей. Для примера можно привести колебания средних ее показателей у разных пар в Заилийском Алатау: у бледной завирушки — 3,2—16,7, черногрудой красношейки — 4,5—16,2, индийской пеночки — 3,5—25,7, арчового дубоноса — 1,7—8,0, горной трясогузки — 4,0—20,7, дерябы — 2,7—7,0, зарнички — 8,7—49,4, желтоголового королька — 8,5—21,0 прилетов в час. На фоне столь широкой индивидуальной изменчивости различия в трех хребтах Тянь-Шаня

(табл. 57) можно считать совсем незначительными, а у некоторых видов наблюдаются просто удивительные совпадения (например, у черногрудой красношейки, московки и зарнички в Заилийском и Кунгей-Алатау).

Таблица 57

Частота кормления птенцов в Западном и Северном Тянь-Шане

Вид птицы	Хребет	Кол-во			
		гнезд (пар)	наблюдений, ч	прилетов с кормом	
				всего	в среднем за 1 ч
II. Субвысокогорные					
Бледная завирушка	Заилийский	20	300	1928	6,4
	Таласский	2	16	133	8,3
Черногрудая красношейка	Заилийский	11	79	764	9,7
	Таласский	1	14	84	6,0
	Кунгей	1	4	37	9,2
Индийская пеночка	Заилийский	6	80	735	9,2
	Таласский	1	3	41	13,6
Арчовый дубонос	Заилийский	4	49	174	3,5
	Таласский	1	4	11	2,7
III-а. Низкогорные					
Горная трясогузка	Заилийский	10	83	878	10,6
	Кунгей	1	13	256	19,7
Обыкновенная оляпка	Заилийский	1	32	312	9,7
	Таласский	2	16	126	7,9
Бурая оляпка	Заилийский	1	4	54	13,5
	Таласский	1	15	578	38,4
III-б. Широко распространенные					
Деряба	Заилийский	4	68	310	4,6
	Таласский	2	26	94	3,6
	Кунгей	1	4	15	3,7
Зарничка	Заилийский	15	131	3146	24,0
	Кунгей	1	9	237	26,3
Желтоголовый королек	Заилийский	6	51	559	10,9
	Кунгей	1	13	213	16,4
Московка	Заилийский	3	32	598	18,7
	Кунгей	1	8	152	19,0

Следует подчеркнуть, что различия проявляются только в суммарных показателях (табл. 57), где невозможно учесть число птенцов, их возраст и т. д. При сравнении же конкретных данных эти различия исчезают.

В целом географические различия у собственно субвысокогорных видов не выходят за пределы индивидуальной изменчивости, наблюдающейся в одной местности.

Несколько больше они в группе III-а, где у горной трясогузки показатель для Кунгей-Алатау почти вдвое превышает средний для Заилийского Алатау (и почти равен максимальному показателю для этого хребта), а у бурой оляпки в Таласском Алатау частота кормления оказалась почти втрое выше, чем в Заилийском.

У дерябы фактических различий в частоте кормления в Заилийском и Таласском Алатау нет: 3 пуховых птенцов кормят они в среднем соответственно 2,7 и 2,5 раза в час, 4 птенцов 10—11-суточных — 7,0, 6,3 и 7,1. Не отличается частота кормления и в Кунгей-Алатау, где наблюдения проводили за 3 пуховыми птенцами. Резко отличается от этих данных указание на частоту кормления птенцов дерябы в горах Таджикистана: «При наблюдении за выкармливанием 3 птенцов мы установили, что за один утренний час каждая птица приносит от 18 до 32 раз корм. Поэтому молодые после вылета из гнезд очень упитанные» (Абдусалямов, 1973, с. 218). Нам кажется, что указанная высокая частота кормления птенцов аномальна для этого вида и могла быть вызвана только какими-то чрезвычайными причинами.

Подводя итог сказанному, следует признать, что частота кормления гнездовых птенцов певчих птиц не обнаруживает сколько-нибудь заметной географической изменчивости в пределах Тянь-Шаня.

Состав корма птенцов. Среди собственно субвысокогорных видов наиболее сравнимые материалы имеются по черногрудой красношейке, по питанию птенцов которой получено 213 проб (в 23 гнездах) в Заилийском и 84 пробы (в одном гнезде) в Таласском Алатау. Основными кормами в Заилийском Алатау явились двукрылые, прямокрылые, пауки и чешуекрылые (все вместе 82,8%). В 5 порциях корма были ящерицы алайские гологлазы, которых также отмечали несколько раз визуально. В Таласском Алатау основу корма составляют крупные гусеницы бабочек и прямокрылые, отмечены также жуки, двукрылые, реже — муравьи, уховертки; алайские гологлазы встречены в 5 порциях корма из 84. Визуальные наблюдения, проведенные здесь же через 12 лет Б. М. Губиным, подтвердили, что чаще всего красношейки носят птенцам прямокрылых, бабочек-совок (имаго) и гусениц (иногда черных волосатых, видимо, медведиц).

Бледная завирушка в Заилийском Алатау, по данным определения 255 проб из 24 гнезд, выкармливает птенцов в основном двукрылыми, тлями, прямокрылыми, пауками и ба-

бочками. В Таласском Алатау в 1961 и 1973 гг. бледные завирушки приносили птенцам чаще бабочек-совок и мелких зеленых гусениц пядениц, прямокрылых, пауков, жучков и каких-то мелких насекомых (возможно, тлей). Как видно, состав кормов тот же, только соотношение их иное, что и понятно, поскольку при визуальных наблюдениях бросаются в глаза прежде всего более крупные и узнаваемые объекты.

Не обсуждая подробно, упомянем о большом сходстве (а скорее тождестве) *птенцовых кормов* арчового дубоноса и гималайского вьюрка в Заилийском и Таласском Алатау. На связь арчового дубоноса с ягодами рябины, уже после вылета птенцов, указывали также Е. Л. Шестоперов (1929) для Джунгарского Алатау и А. А. Кузнецов (1962) для Киргизского. Все это свидетельствует о вполне стабильном составе кормов гнездовых птенцов у собственно субвысокогорных видов птиц.

Среди низкогорных видов (группа III-а) некоторые материалы имеются для горной трясогузки и синей птицы. Основным кормом гнездовым птенцам горной трясогузки в Заилийском Алатау (196 проб из 16 гнезд) служат двукрылые, поденки и веснянки; среди двукрылых на первом месте стоят настоящие мухи и комары-долгоножки. В Кунгей-Алатау мы наблюдали выкармливание птенцов в основном комарами-долгоножками, то же сообщает для Дарвазского хребта И. А. Абдусалямов (1973). Пара синих птиц в Таласском Алатау, по нашим наблюдениям, выкармливала птенцов очень разнообразной пищей, в том числе веснянками, гусеницами совок, прямокрылыми, певчими цикадами, комарами-долгоножками, алайскими гологлазами и т. д. Оперенным птенцам чаще всего приносили гусениц и шпанок. В Заилийском Алатау в 1956 г. пара синих птиц кормила гнездовых птенцов мелкой рыбой, саранчовыми, пауками, бабочками и различными личинками (Бородихин, 1960), а в 1973 г. мы трижды отмечали принос алайских гологлазов и столько же раз огромных пучков дождевых червей и саранчовых. О большой роли саранчовых в питании птенцов синей птицы на южных склонах Гиссарского хребта упоминает А. В. Попов (1959).

Как видно, и у этих птиц при достаточно широком спектре питания основные корма используются во всех участках ареала.

Из числа широко распространенных видов птиц рассмотрим вкратце дерябу. В Заилийском Алатау, по данным определения 81 пробы из 7 гнезд, он выкармливает птенцов в основном чешуекрылыми (41%) и жуками (33,4%), а также двукрылыми (15,6%); дождевые черви принесены 7 раз (2,8%). В Таласском Алатау, по данным 64 проб из 3 гнезд, чаще всего дерябы носят птенцам жуков и их личинок (36,5%), за-

тем — двукрылых (22,7%), певчих цикад (19%) и прямокрылых (12,3%); гусеницы бабочек принесены всего 9 раз (4,2%), дождевые черви — 5 (2,3%). В ельниках Кунгей-Алатау в июне 1968 г. дерябы носили пуховым птенцам дождевых червей и комаров-долгоножек. Различия в соотношениях основных групп корма вполне объяснимы ландшафтными особенностями: в лесистом Заилийском Алатау на первом месте стоят чешуекрылые и совсем отсутствуют среди основных кормов прямокрылые, тогда как на более остепненных склонах Таласского Алатау соотношение прямокрылых и чешуекрылых прямо противоположное.

Таким образом, из всех рассмотренных примеров только у дерябы, представителя группы широко распространенных видов птиц, обнаружена явная географическая изменчивость состава птенцового корма, тогда как для типично субвысокогорных видов более характерно постоянство этого показателя.

Продолжительность фаз репродуктивного цикла. Данных по этому вопросу в литературе о птицах гор Средней Азии практически нет. Из сводок по птицам Киргизии и Таджикистана, а также из монографии по птицам Таласского Алатау (Янушевич и др., 1960; Ковшарь, 1966а; Потапов, 1966; Абдусалямов, 1973, 1977) нам удалось выбрать для 10 избранных видов только 22 факта точно установленной продолжительности той или иной фазы репродуктивного цикла. Сравнение их со сведениями из Заилийского Алатау показывает, что все они укладываются в пределы индивидуальной изменчивости, выявленные для этого хребта.

Календарные сроки гнездования. Для выяснения географической изменчивости наиболее сравнимы материалы наших наблюдений в Заилийском и Таласском Алатау, с ними могут быть сопоставлены литературные сведения по хребту Терскей-Алатау (табл. 58, 59) [1].

В обеих таблицах обращают на себя внимание прежде всего сравнительно небольшие масштабы географической изменчивости, что свидетельствует в пользу высказанной ранее (Ковшарь, 1966а) точки зрения: в пределах Тянь-Шаня и других гор Средней Азии географическая изменчивость сроков гнездования певчих птиц меньше, чем различия по высоте в пределах каждого хребта.

Как и следовало ожидать, характер географической изменчивости сложен и далеко не для всех видов однозначен, даже в пределах одной группы. Так, из 2 видов высокогорного про-

[1] Авторство приведенных данных указано в работе А. Ф. Ковшаря «Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня» (1979а).

исхождения у горного конька практически нет различий в сроках размножения в Заилийском и Таласском Алатау (сюда же укладываются данные по Киргизскому Алатау, хребту Атбаши, окрестностям оз. Санколь), нет их и в сроках гнездования в этих хребтах гималайской завирушки. Однако в Терскей-Алатау (при гораздо меньшем числе данных) отмечены случаи гнездования на 2 декады раньше.

Таблица 58

Географическая изменчивость сроков начала кладки некоторых высокогорных и субвысокогорных птиц в Заилийском, Таласском Алатау и Терскей-Алатау

Вид птицы	Хребет	Число кладок, начатых в декаду									
		апрель	май			июнь			июль		
		3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I. Высокогорные											
Горный конек	Заилийский	—	—	1	4	—	1	1	+	—	—
	Таласский	—	—	1	24	16	25	11	8	—	—
Гималайская завирушка	Заилийский	—	—	—	5	6	2	—	1	—	1
	Таласский	—	—	—	3	5	4	2	1	—	—
	Терскей	—	+	+	—	—	+	1	—	—	—
II. Субвысокогорные											
Бледная завирушка	Заилийский	1	9	37	24	10	15	22	14	10	6
	Таласский	—	—	5	9	1	2	5	4	2	—
	Терскей	—	—	—	3	—	—	1	—	1	—
Черногрудая красношейка	Заилийский	—	—	10	37	12	6	15	16	1	—
	Таласский	—	—	3	5	2	4	7	1	—	—
	Терскей	—	—	1	+	1	2	1	—	—	—
Красноспинная горихвостка	Заилийский	8	40	31	11	12	16	10	7	1	—
	Терскей	—	1	4	2	—	—	—	—	—	—
Индийская пеночка	Заилийский	—	—	—	2	28	33	5	—	—	—
	Таласский	—	—	+	5	9	4	1	—	—	—
	Терскей	—	—	1	—	1	+	—	—	—	—
Красношапочный вьюрок	Заилийский	—	—	1	2	5	11	5	2	1	—
	Таласский	—	+	1	2	—	3	2	—	—	1
	Терскей	—	—	2	2	1	1	—	—	1	—
Гималайский вьюрок	Заилийский	—	—	—	2	30	113	38	6	2	—
	Таласский	—	—	+	+	+	—	2	—	—	—
Арчовая чечевица	Заилийский	—	—	—	—	2	14	21	16	5	4
	Таласский	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—

Среди типичных субвысокогорных птиц только бледная завирушка в Таласском Алатау и Терскей-Алатау начинает гнездиться несколько позже, чем в Заилийском. Одной из причин этого может быть то обстоятельство, что в Таласском Алатау

Таблица 59

Географическая изменчивость сроков начала кладки у некоторых низкогорных и широко распространенных птиц в Заилийском, Таласском Алатау и Терскей-Алатау

Вид птицы	Хребет	Число кладок, начатых в декаду											
		апрель			май			июнь			июль		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
III-а. Низкогорные													
Горная трясогузка	Заилийский	—	—	—	2	20	10	8	16	11	7	—	—
	Таласский	—	—	—	2	2	—	—	1	—	—	—	—
	Терскей	—	—	—	—	1	1	3	—	1	—	—	—
Обыкновенная оляпка	Заилийский	—	—	1	1	2	4	2	3	—	1	—	—
	Таласский	1	—	4	—	2	2	—	—	1	—	—	—
	Терскей	—	—	—	1	8	—	—	—	1	—	—	—
Бурая оляпка	Заилийский	—	1	—	—	3	—	1	1	—	—	—	—
	Таласский	1	4	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—
	Терскей	4*	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Черногорлая завирушка	Заилийский	—	—	—	15	39	38	21	28	23	30	9	4
	Терскей	—	—	—	1	2	2	—	1	1	4	3	—
Седоголовая горихвостка	Заилийский	—	—	—	6	14	11	22	28	19	10	1	1
	Таласский	—	—	9	2	1	1	—	—	—	—	—	—
	Терскей	—	—	2	15	8	1	2	1	—	—	—	—
Синяя птица	Заилийский	—	—	—	1	4	2	—	1	—	—	—	—
	Таласский	—	—	+	5	5	1	1	4	1	—	—	—
III-б. Широко распространенные													
Маскированная трясогузка	Заилийский	—	—	—	3	12	16	6	5	6	11	2	—
	Таласский	—	—	2	2	7	5	—	—	—	—	—	—
Лесной конек	Заилийский	—	—	—	—	4	22	15	15	14	1	—	—
	Таласский	—	—	—	—	1	1	4	2	4	2	—	—
	Терскей	—	—	—	—	—	2	1	—	1	—	—	—
Черноголовый чекан	Заилийский	—	—	—	4	8	4	3	2	+	—	—	—
	Таласский	—	—	4	2	2	2	12	8	1	—	—	—
Черный дрозд	Заилийский	—	2	3	9	5	4	3	5	7	—	—	—
	Таласский	1	9	14	2	2	8	4	4	3	—	—	—
Деряба	Заилийский	—	2	31	30	22	13	18	6	5	—	—	—
	Таласский	1	16	5	2	5	23	13	2	—	—	—	—
	Терскей	1	6	2	2	—	2	—	—	—	—	—	—
Зарничка	Заилийский	—	—	—	—	—	26	189	166	27	10	2	—
	Таласский	—	—	—	—	1	—	—	2	2	1	—	—
	Терскей	—	—	—	—	2	4	6	4	1	—	—	—
Седоголовый щегол	Заилийский	—	—	1	4	3	2	2	3	6	1	1	2**
	Таласский	—	2	5	7	6	4	4	11	—	1	—	2
	Терскей	—	1	—	1	2	7	3	—	—	1	—	1**
Обыкновенная чечевица	Заилийский	—	—	—	—	—	—	—	5	27	15	6	1
	Таласский	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2	—	—

* Одна кладка начата в третьей декаде марта.
** Одна кладка начата в первой декаде августа.

наблюдения проводились в среднем на 300—400 м над ур. м. выше, чем в Заилийском, а по Терскей-Алатау материал слишком мал. Массовое же начало кладки в Заилийском Алатау наблюдается во второй декаде мая, тогда же, когда начинают гнездиться бледные завирушки и в других хребтах Тянь-Шаня. На Памире гнездование этого вида запаздывает на одну-две декады (Потапов, 1966). Это, несомненно, связано с большой абсолютной высотой, так как ниже, в верховьях р. Зеравшан, выводки слабо летающих птенцов встречены уже 19 июня (Абдусалямов, 1973), что соответствует началу кладки во второй декаде мая, т. е. как и на Тянь-Шане.

Черногрудая красношейка начинает гнездиться в одни сроки в Заилийском, Таласском и Терскей-Алатау (а также в хребтах Киргизском, Алайском и Атбаши). По-видимому, нет различий в сроках гнездования красноспинной горихвостки, только материал из Терскей-Алатау очень мал. У остальных 4 видов (см. табл. 58) — индийской пеночки, красношапочного вьюрка, гималайского вьюрка и арчовой чечевицы — прослеживается отчетливая тенденция к более раннему гнездованию в Таласском Алатау. Лучше всего эти различия проявляются у арчового дубоноса, сведения по которому не включены в таблицу 58 по чисто техническим причинам (большая растянутость периода откладки яиц). В Заилийском Алатау арчовые дубоносы откладывают яйца с начала мая по начало сентября, а в Таласском — со второй декады марта до конца июля, т. е. начинают на 40—50 сут раньше. Такие большие различия нельзя объяснить только влиянием абсолютной высоты (разница в 500 м над ур. м.), здесь налицо географическая изменчивость.

Та же тенденция прослеживается и в группах низкогорных и широко распространенных птиц (см. табл. 59). Только у 4 видов — горной трясогузки, лесного конька, черногорлой завирушки и обыкновенной чечевицы — не обнаружено различий в сроках начала кладки в Северном, Западном и Центральном Тянь-Шане. У остальных 10 видов откладка яиц в Таласском Алатау начинается в среднем на декаду раньше, чем в Заилийском. В Терскей-Алатау сроки начала кладки, как правило, сходны с таковыми в Таласском Алатау, а у бурой оляпки они даже более ранние.

Таким образом, во всех группах, населяющих субвысокогорье певчих птиц, прослеживается отчетливая географическая изменчивость сроков начала откладки яиц: на юге и западе птицы гнездятся в среднем на декаду раньше, чем на северо-востоке.

Число репродуктивных циклов. Как показано в главе 7, наши исследования в Заилийском Алатау опровергли бытовав-

Таблица 60

Число кладок у некоторых певчих птиц, населяющих субвысокогорье Средней Азии (литературные указания)

Вид птицы	1	Тянь-Шань						Памиро-Алай				
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Воронок	2	+	+	+	2	+	2	+	+	1	+	1
Горная трясогузка	2	+	1	1	+	2	2	+	2	—	1	1
Маскированная трясогузка	2	+	+	2	+	2	2	+	1	1	+	1
Лесной конек	2	+	+	2	+	+	1	+	+	—	+	1
Горный конек	2	+	+	+	+	1	2	+	+	—	+	1
Обыкновенная оляпка	2	+	+	1	+	+	+	+	2	1	+	1
Бурая оляпка	2	—	+	+	2	+	+	+	2	—	+	2
Крапивник	+	+	+	+	—	+	2	+	—	—	+	+
Гималайская завирушка	2	+	1	+	+	+	1	+	+	1	+	1
Бледная завирушка	2	+	2	1	+	1	2	+	+	1	1	1
Черногорлая завирушка	2	+	2	1	+	—	2	—	+	—	+	+
Черногрудая красношейка	+	+	+	+	+	+	2	+	+	—	+	+
Красноспинная горихвостка	2	+	1	2	+	—	2	—	—	—	—	—
Седоголовая горихвостка	+	+	1	+	+	—	2	+	+	—	+	1
Обыкновенная горихвостка	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	+
Черноголовый чекан	2	+	+	1	—	+	+	2	2	1	2	+
Обыкновенная каменка	2	—	+	+	+	+	2	+	1	—	+	1
Синяя птица	1	—	+	1	+	1	1	+	+	—	1	1
Черный дрозд	2	+	2	2	+	2	2	1	+	—	+	2
Деряба	2	+	2	2	2	2	2	+	+	—	2	1
Индийская пеночка	2	+	+	+	+	+	1	+	2	—	2	1
Зарничка	+	+	+	+	+	+	1	+	+	—	+	1
Зеленая пеночка	1	+	+	+	+	—	1	+	+	—	+	1
Желтоголовый королек	+	+	+	+	+	—	?	—	—	—	—	—
Расписная синичка	+	—	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+
Джунгарская гаичка	+	+	+	+	—	—	1	—	—	—	—	—
Московка	2	+	+	2	+	—	1	—	—	—	+	—
Обыкновенная пищуха	+	+	+	+	+	—	2	—	—	—	—	—
Красношапочный вьюрок	2	1	+	2	2	+	+	+	1	—	+	+
Седоголовый щегол	2	+	+	2	2	2	2	+	2	—	+	2
Коноплянка	2	+	2	2	+	2	1	+	1	—	+	1
Обыкновенная чечевица	1	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+
Арчовая чечевица	1	+	+	+	+	+	1	—	—	—	—	—
Арчовый дубонос	2	+	1	1	1	2	1	+	+	—	+	+

Примечания: 1. Литературные источники расположены в следующем порядке: 1 — Средняя Азия (Птицы Советского Союза, т. 5, 6, 1954); 2 — хребет Кетмень (Корелов, 1956б); 3 — Терскей-Алатау (Степанян, 1959а); 4 — Киргизия (Янушевич и др., 1960); 5 — Киргизский Алатау (Кузнецов, 1962); 6 — Таласский Алатау (Ковшарь, 1966а); 7 — Казахстанская часть Тянь-Шаня (Птицы Казахстана, т. 3—5, 1970—1974); 8 — Гиссаро-Каратегин (Попов, 1959); 9 — горный Зеравшан (Абдусалямов, 1964); 10 — Памир (Потапов, 1966а); 11 — Памиро-Алай (Иванов, 1969); 12 — Таджикская ССР (Абдусалямов, 1973, 1977).

2. Цифры в таблице указывают число кладок, знаком «—» обозначены виды, не гнездящиеся в данном районе (или вовсе не приведенные в цитируемой работе), знаком «+»— отсутствие указаний на число кладок у вида, приведенного как гнездящийся для данного района.

шее в последние годы мнение о невозможности 2 циклов размножения у птиц в горных условиях. Полицикличность размножения доказана в Заилийском Алатау для 10 видов певчих птиц (Гаврилов, Ковшарь, 1968а; Ковшарь, 1975; Ковшарь, Левин, 1976; Ковшарь, 1977д). Из других хребтов только в Таласском Алатау в 1971—1973 гг. при помощи цветного мечения установлено 2 репродуктивных цикла у горного конька и горихвостки-чернушки (Губин, Губина, 1976; Губин, Немков, 1976). По остальным хребтам Тянь-Шаня и Памиро-Алая имеются литературные указания, основанные на сроках гнездования и их растянутости.

В таблице 60 приведены указания на число кладок, имеющиеся в основных современных фаунистических работах по птицам Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Как видно, картина довольно пестрая. Преобладает знак «+». В 57% случаев для Тянь-Шаня и в 62% случаев для Памиро-Алая нет указаний на число кладок для видов, заведомо здесь гнездящихся. В остальных случаях указания эти противоречивы, по крайней мере, для 21 вида из 36 приведенных. Особенно большой разнобой в сведениях по трясогузкам, горихвосткам, завирушкам.

Являются ли все эти противоречивые указания свидетельством географической изменчивости данного экологического признака? Думается, что нет. Прежде всего это подтверждается сходством сроков размножения подавляющего большинства видов в разных хребтах Тянь-Шаня (см. табл. 58 и 59). Ведь одинаковы не только ранние сроки начала кладки, но и растянутость гнездового периода в разных хребтах.

Вероятность второго репродуктивного цикла наглядно показана на фоне сопоставления сроков вылета птенцов первого и второго репродуктивных циклов в Заилийском Алатау с самыми ранними и поздними встречами слетков в других хребтах Тянь-Шаня и Памиро-Алая (по литературным данным):

II. Субвысокогорные

Бледная завирушка		
Заилийский Алатау	2—20/VI	— 8/VII
Таласский Алатау	15/VI	— 1/VIII
Памиро-Алай	19/VI	— 13/VIII
Черногрудая красношейка		
Заилийский Алатау	20—30/VI	— 1—10/VIII
Таласский Алатау	16/VI	— 3/VIII
Красноспинная горихвостка		
Заилийский Алатау	1—10/VI	— 10—20/VII
Хребет Атбаши	16/VI	— 30/VII
Терскей-Алатау	20/VI	— 25/VII
Арчовый дубонос		
Заилийский Алатау	2/VI	— начало сентября
Таласский Алатау	24/IV	— август

III. Низкогорные и широко распространенные

Горная трясогузка		
Заилийский Алатау	10—20/VI	— 20—30/VII
Таласский Алатау	9/VI	— 31/VII
Памиро-Алай, р. Варзоб	12/VI	— 29/VII
Маскированная трясогузка		
Заилийский Алатау	20—30/VI	— конец июля
Киргизия	22/V	— 11/VIII
Таласский Алатау	9/VI	— 31/VII
Крапивник		
Заилийский Алатау	10—24/VI	— 25—31/VII
Терскей-Алатау	30/VI	— 5/VIII
Зеравшанский хребет	—	— 29/VII
Черногорлая завирушка		
Заилийский Алатау	27/VI	— 30—31/VII
Кунгей-Алатау	20/VI	—
Верховье р. Текес	22/VI	— 5—10/VIII
Хребет Кетмень	23/VI	—
Памиро-Алай	16/VI	— 12/VII
Седоголовая горихвостка		
Заилийский Алатау	4—11/VI	— 30/VII
Терскей-Алатау	1—7/VI	—
Кунгей-Алатау	20/VI	— начало августа
Таласский Алатау	25/V	—
Памиро-Алай	25/V	— 10—25/VII

Наконец, по ряду видов птиц в литературе встречаются факты, которые могут служить доказательством наличия второго репродуктивного цикла. Рассмотрим их по группам видов.

Группа 1. Высокогорные. Краснобрюхая горихвостка в Заилийском Алатау имеет 2 кладки (Гаврилов, Ковшарь, 1968а). Дополнительным указанием к приведенным в названной статье фактам служит сообщение Л. С. Степаняна (1959а, с. 119) о том, что в хребте Терскей-Алатау 23 июня 1953 г. слетков более интенсивно кормил самец. М. А. Кузьмина (1970, с. 595), по наблюдениям в Заилийском Алатау, уже более определенно говорит: «Вылетевших птенцов выкармливает, по-видимому, только самец». Все это признаки занятости самки второй кладкой. Наконец, в сводке по птицам Киргизии описано, «как самка, потеряв в гнезде уже оперенных птенцов (съеденных кошкой), на следующий день приступила к сооружению нового гнезда, которое строила 4 дня» (Янушевич и др., 1960, с. 236). Нет никакого сомнения, что во всех перечисленных местах краснобрюхие горихвостки могут иметь и, видимо, имеют вторую кладку. Очень вероятна она и для Памира, где находили кладки в конце мая и середине июля (Потапов, 1966).

У гималайской завирушки факт второго гнездования документально не установлен, хотя для Таласского и Заилийского

Алатау у нас нет сомнений в его наличии хотя бы для небольшой части особей. Не менее вероятна вторая кладка и в Терскей-Алатау, где «27 июня 1954 г. в ущелье Сава-Тер... часть птиц кормила слетков, часть токовала» (Степанян, 1959а, с. 122).

Группа II. Субвысокогорные. Бледная завирушка имеет вторую кладку, по-видимому, во всех хребтах Тянь-Шаня. Для Таласского Алатау кроме общих сроков размножения это достаточно хорошо подтверждается также поведением самцов около выводков. Здесь уместно напомнить, насколько 15 лет назад господствовало всеобщее убеждение в невозможности второго репродуктивного цикла у птиц в горах: «Не совсем ясен смысл драк и действий, напоминающих спаривание, что мы наблюдали во время массового вылета выводков 6 июля 1962 г. Возможно, что это какой-то абортивный цикл, так как вряд ли даже отдельные пары выводят второй раз в лето» (Ковшарь, 1966а, с. 325). Сейчас у нас нет сомнения в том, что это было начало второго репродуктивного цикла. В Терскей-Алатау 29 мая наблюдали спаривание, а 12 июля в яйцеводе самки обнаружили готовое яйцо (Степанян, 1959а). На Памире самая ранняя кладка обнаружена 31 мая (Потапов, 1966), а в Тибете гнезда с кладками и птенцами можно находить в течение всего августа (Baker, 1933). По-видимому, полицикличность в размножении свойственна бледной завирушке на большей части ареала.

Черногрудая красношейка имеет две кладки не только в Заилийском и Таласском Алатау, но также в Кунгей-Алатау, где 27 июня и 6 июля 1968 г. самец очень интенсивно пел около выводка (Ковшарь, 1972а), и в Алайском хребте, где 2 июля 1954 г. часто встречали недавно вылетевших птенцов, а у добытой самки в яйцеводе обнаружили 2 крупных фолликула размером 10 и 6 мм (Янушевич и др., 1960).

Группа III. Низкогорные и широко распространенные. Седоголовая горихвостка имеет вторую кладку не только в субвысокогорье Заилийского Алатау, но и в Киргизском Алатау, где 18 мая у самки обнаружено наседное пятно (Кузнецов, 1962), а также на территории Памиро-Алая, где уже 25 мая встречен слеток (Абдусалямов, 1973, с. 288), тогда как массовый вылет птенцов этот же автор отмечает с 10 по 25 июля.

Крапивник в хребте Терскей-Алатау начал строить гнездо 21 апреля 1958 г. (2200 м над ур. м.; Шукуров, 1968); в этом же хребте на высоте 2700 м над ур. м. 5 августа встречены только что вылетевшие птенцы. Как отмечает автор, «такой поздний вывод птенцов, видимо, не представляет здесь редкости» (Степанян, 1959а, с. 124).

Таким образом, полицикличность размножения свойственна певчим птицам не только в Заилийском Алатау. Мы убеждены, что все виды птиц, имеющие вторую кладку в Заилийском и Таласском Алатау, гнездятся дважды и в других хребтах Тянь-Шаня и Памиро-Алая, может быть, за редким исключением. Следовательно, этот экологический показатель в пределах Тянь-Шаня не обнаруживает географической изменчивости. Нам кажется, что такая изменчивость возможна только в наиболее слабом выражении: в изменении процента пар, имеющих вторую кладку. Однако таких данных нет ни по одному виду птиц, обитающих в горах Средней Азии.

Величина кладки. Данных для сравнения чрезвычайно мало, так как около 90% всех известных сведений получено в Заилийском и Таласском Алатау. Сопоставимы лишь материалы по 9 видам: бледная завирушка, черногрудая красношейка (субвысокогорные), черногорлая завирушка и седоголовая горихвостка (низкогорные), маскированная трясогузка, лесной конек, черноголовый чекан, деряба и черный дрозд (широко распространенные). Только у 3 видов — бледной завирушки, черногрудой красношейки (оба типичные субвысокогорцы) и черноголового чекана средняя величина кладки и выводка в Заилийском Алатау заметно выше, чем в Таласском (соответственно 4,1 и 3,9; 4,4 и 3,7; 5,2 и 4,8). Однако говорить в данном случае о географической изменчивости, на наш взгляд, преждевременно, так как, во-первых, материал по завирушке и красношейке из Таласского Алатау еще очень мал, во-вторых, наблюдения здесь проводились в среднем на 400 м выше, чем в Заилийском Алатау.

У остальных видов различия невелики. Например, у седоголовой горихвостки средняя кладка в Заилийском Алатау на 0,16, у лесного конька — на 0,15, а у дерябы — на 0,18 яйца меньше, чем в Таласском Алатау, где сведения по этим видам получены на меньшей высоте (у седоголовой горихвостки и дерябы в среднем на 500 м).

Таким образом, на имеющемся материале в пределах отдельных хребтов Тянь-Шаня не улавливается направленная географическая изменчивость величины кладки, и все сведения из других хребтов Тянь-Шаня вполне укладываются в пределы индивидуальной изменчивости этого признака в Заилийском Алатау.

Теоретически мы допускаем наличие слабой изменчивости, но, во-первых, на территориях, значительно больших, чем Тянь-Шань, во-вторых, для выявления ее нужны хорошие серии вполне сравнимых данных, собранных с учетом абсолютной высоты, календарных сроков и погодных особенностей года.

Подвидовой уровень изменчивости

Морфологическая изменчивость гнездящихся в субвысокогорье равнинных по своему происхождению птиц (группа III-б) выражена достаточно хорошо, о чем свидетельствует сопоставление их подвидовой принадлежности в европейской части СССР и Тянь-Шане. Только два типично равнинных вида — обыкновенная горихвостка и зеленая пеночка — представлены в Тянь-Шане теми же подвидами, что и в европейской части СССР, из них первый вид появился на гнездовье в Заилийском Алатау всего два десятилетия назад и известен пока только из одного ущелья. Черноголовый чекан представлен другим подвидом (*Saxicola torquata maura* Pall.), но не горным, а распространенным в основном на равнинных пространствах Западной Сибири и лишь проникающим в горы на юге своего ареала.

Остальные 11 видов подгруппы III-б представлены в Тянь-Шане особыми горными подвидами, причем 5 из них населяют и другие горные системы (деряба и зарничка — горы Южной Сибири; лесной конек, черный дрозд и чечевица — другие горы Средней Азии), а 6 подвидов — сугубо тянь-шаньские, носящие соответствующие русские названия и имеющие изолированный ареал в области Тянь-Шаня (крапивник, желтоголовый королек, московка, обыкновенная пищуха, клест-еловик, кедровка).

Некоторые общие сравнения приведены в предыдущих главах. Здесь сравним экологические показатели некоторых наиболее обычных в субвысокогорье представителей авифауны равнинных территорий, по которым имеется достаточный материал. Основными источниками сведений для сравнения послужили опубликованные данные по Южной Карелии (Нейфельдт, 1958), Воронежской и Ленинградской областям (Мальчевский, 1959), Московской области (Птушенко, Иноземцев, 1968) и Среднему Поволжью (Птицы Волжско-Камского края, 1978). Дополнительные материалы во всех случаях оговорены.

Календарные сроки пения и начала откладки яиц. Календарные сроки пения многих птиц в субвысокогорье Тянь-Шаня примерно такие же, как на широте Москвы и Ленинграда. Так, самая ранняя песня у лесного конька отмечена: в Ленинградской области — 27 апреля, Московской — 15 апреля, а в Заилийском Алатау — 19 апреля; у крапивника: в Ленинградской области — в середине апреля, в Заилийском Алатау — 6—13 апреля в разные годы; у обыкновенной чечевицы: в Южной Карелии — 20 мая, в Ленинградской области — 16 мая, в Московской области 10—23 мая в разные годы, в За-

илийском Алатау — 12—15 мая. Мало различаются сроки пения у московки, пищухи и королька. Но обыкновенная горихвостка, прилетающая в субвысокогорье на месяц позже, чем на широте Москвы и Ленинграда, и петь начинает на месяц позже, а заканчивает примерно в те же сроки. Черный дрозд и деряба, наоборот, начинают петь в Заилийском Алатау на месяц-полтора раньше, чем популяции номинального подвида, а заканчивают позже, благодаря чему календарная продолжи-

Таблица 61

Сроки начала кладки у некоторых птиц в европейской части СССР и субвысокогорье Тянь-Шаня *

Вид птицы	Место	Число кладок, начатых в декаду									
		апрель		май			июнь			июль	
		2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
Лесной конек	Южная Карелия	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—
	Ленинградская обл.	—	—	2	2	1	—	2	2	—	1
	Воронежская обл.	—	—	5	9	12	11	11	4	2	—
	р. Урал	—	—	19	72	18	13	15	11	—	—
	Заилийский Алатау	—	—	—	4	17	12	13	12	1	—
Крапивник	Псковская обл.	—	—	2	5	2	1	2	1	—	—
	Заилийский Алатау	—	—	10	14	13	2	5	8	5	2
Обыкновенная горихвостка	Псковская обл.	—	—	2	5	6	2	1	2	—	—
	Московская обл.	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—
	Воронежская обл.	—	1	2	10	8	6	6	6	3	2
	р. Урал	—	—	2	9	5	4	3	1	—	—
	Заилийский Алатау	—	—	—	—	—	10	11	4	—	—
Черный дрозд	Московская обл.	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—
	Воронежская обл.	—	1	2	10	8	6	6	6	3	2
	Заилийский Алатау	2	3	7	5	4	3	5	6	—	—
Деряба	Южная Карелия	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—
	Псковская обл.	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—
	Московская обл.	—	1	1	—	1	5	1	—	—	—
	Среднее Поволжье	1	2	1	—	—	+	+	—	—	1
	Заилийский Алатау	—	26	11	7	7	12	4	2	—	—
Зеленая пеночка	Московская обл.	—	—	—	—	—	3	2	1	—	—
	Среднее Поволжье	—	—	—	—	—	2	1	1	1	—
	Заилийский Алатау	—	—	—	—	—	11	39	2	1	—
Московка	Московская обл.	—	1	3	—	—	—	5	—	—	—
	Заилийский Алатау	—	—	1	2	38	33	—	1	—	—
Обыкновенная чечевица	Ленинградская обл.	—	—	—	—	2	6	3	1	—	—
	Московская обл.	—	—	—	—	2	8	1	3	—	—
	р. Урал	—	—	—	—	30	26	17	1	3	—
	Заилийский Алатау	—	—	—	—	—	—	1	23	13	6

* Использованы сведения из работ: Зарудный, 1910; Нейфельдт, 1958; Мальчевский, 1959; Птушенко, Иноземцев, 1968; Попов и др., 1978; а также неопубликованные данные А. С. Левина и Б. М. Губина по долине р. Урал.

тельность пения в Тянь-Шане больше. Заметно больше общая продолжительность пения в горах также у обыкновенной чечевицы, зеленой пеночки, московки и желтоголового королька.

Очень разнообразна изменчивость сроков начала откладки яиц (табл. 61). Здесь можно выделить три группы видов. Одни, например лесной конек, гнездятся в субвысокогорье Тянь-Шаня в среднем на декаду позже, чем в средней полосе европейской части СССР и даже в Ленинградской области (сроки совпадают со сроками размножения в Южной Карелии). На декаду (а в сущности и больше) запаздывают сроки гнездования московки,[1] на две — обыкновенной чечевицы и на целый месяц — обыкновенной горихвостки. Это отражается и на числе репродуктивных циклов: московка и обыкновенная горихвостка имеют в субвысокогорье только один цикл, лесной конек может гнездиться дважды далеко не каждый год.

К этой же группе можно отнести обыкновенную пищуху, которая в субвысокогорье начинает нестись только в мае, тогда как в Московской области начало кладки у нее отмечали уже во второй (Птушенко, Иноземцев, 1968), а в Белоруссии и на Украине — даже в первой декаде апреля (Шнитников, 1913; Воинственский, 1949, 1954). Соответственно и кладка в субвысокогорье одна, тогда как у европейского подвида бывает две.

У второй группы видов сроки начала кладки у горных и равнинных популяций совпадают. Это крапивник, деряба и зеленая пеночка. К ним близок желтоголовый королек, начинающий откладывать яйца в середине мая как в Заилийском Алатау, так и в Московской области (Птушенко, Иноземцев, 1968), а также, видимо, в Ленинградской области и Южной Карелии, где первые слетки встречены 26 и 28 июня (Нейфельдт, 1958; Мальчевский, 1959). Указания на две кладки имеются для Московской и Ленинградской областей. В Заилийском Алатау репродуктивный цикл один, и лишь в некоторые годы (например, 1974 г.) отдельные пары корольков могут выводить птенцов дважды (Ковшарь, 1979а).

Только черный дрозд начинает гнездиться в субвысокогорье на декаду раньше, чем в средней и северной полосе европейской части СССР, однако эта разница гораздо меньше той, которая наблюдается в предгорьях того же хребта. Так, в Алма-Ате мы отмечали самое ранее начало кладки уже 23 марта (1973 г.), т. е. на 2 декады раньше, чем в том же году в субвысокогорье, всего в 40 км от города.

В целом для гнездящихся в субвысокогорье равнинных

[1] В Западной Европе (ГДР), в местностях, находящихся севернее Тянь-Шаня, московка начинает откладывать яйца уже в марте, а основная масса самок несется в середине апреля (Lohrl, 1974).

птиц характерны более поздние сроки гнездования, а для ряда видов — и связанная с этим утрата второго репродуктивного цикла.

Материал гнезд и расположение их. Способы расположения гнезд у птиц очень разнообразны и сильно варьируют у большинства видов. К тому же «изменчивость гнезд более выражена у особей, населяющих удаленные друг от друга географические районы с резко различными условиями обитания» (Михеев, 1975, с. 4).

Здесь же подчеркивается, что «при современном состоянии изученности гнезд весьма трудно выделить диагностические признаки, общие для гнезд на всей обширной территории ареала вида» (там же, с. 4). Добавим, что поиски этих общих, видоспецифичных признаков в гнездостроении птиц не только более трудны, но и не менее важны и интересны, чем установление различий.

Из видов птиц, населяющих субвысокогорье Тянь-Шаня, наиболее видоспецифичны гнезда у таких стенобионтов, как клест-еловик и желтоголовый королек, которые на огромных пространствах своих ареалов устраивают гнезда только на деревьях хвойных пород. Некоторые отличия состоят лишь в том, что в лесной зоне оба вида гнездятся и на елках и на соснах, а в Тянь-Шане — исключительно на елях. Кроме того, тянь-шаньские клесты-еловики помещают гнезда в среднем выше, чем представители номинального подвида на севере европейской части СССР, и не у ствола, а чаще на боковых ветвях, что вытекает из сопоставления наших материалов и опубликованных сведений по Кольскому полуострову (Коханов, Гаев, 1970). Отличий же в устройстве гнезд тянь-шаньских корольков вообще не удалось обнаружить.

У остальных видов изменчивость способов устройства гнезд видна достаточно хорошо. Рассмотрим несколько примеров.

Лесной конек всегда устраивает гнездо в неглубокой ямке на земле под каким-нибудь прикрытием. У номинального подвида в средней полосе европейской части СССР, «как правило, оно располагается среди древостоя, но не далее 30—50 м от опушки или поляны, иногда же — на лугу или поляне, до 30 м от границы леса» (Михеев, 1975, с. 108). На севере лесной зоны, в Ленинградской области, конек гнездится обычно на опушках и вырубках, а в лесостепной зоне (Воронежская область), как правило, — в глубине лесных массивов (Мальчевский, 1959). В обоих названных местах он помещает свои гнезда обязательно под прикрытием, каким чаще всего служит древесная растительность — старые пни, стволы и корни деревьев, лежащие на земле ветки и т. п. (Нейфельдт, 1956; Мальчевский, 1959), что характерно также для коньков в Мос-

ковской области (Птушенко, Иноземцев, 1968) и Среднем Поволжье (Приезжаев, 1978).

Среднеазиатский подвид лесного конька (*Anthus trivialis harringtini* With.) также гнездится в ямке на земле, устраивая в общем такое же гнездо, как номинальный подвид. Однако, будучи в целом гораздо меньше связанным с лесом (а в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае даже совсем с ним не связанным), этот конек располагает свои гнезда на совершенно безлесных склонах и укрытием для них служат обычно только стебли прошлогодней травы, свисающей с верхней части склона над гнездом, реже камни. Одним из необходимых условий является наличие склона, так как на горизонтальной площадке такой способ устройства гнезда неудобен.

Крапивник помещает свои гнезда в самых разнообразных местах, даже в одной местности. При всем этом для номинального подвида более характерно гнездование среди ветвей: в Ленинградской области 6 гнезд из 10 были устроены на небольших елочках и соснах, 2 гнезда — в стволовой поросли крупных деревьев (Мальчевский, 1959); в Южной Карелии найдено 4 гнезда в елях и одно — в куче хвороста (Нейфельдт, 1958). В Псковской области, откуда известно 15 жилых гнезд крапивника, их чаще всего находили «в корнях деревьев, в кустах можжевельника и лиственных пород, в елочках, среди перекрещивающихся ветвей рядом стоящих кустов и деревцев (иногда разных пород), в густых живых изгородях. Располагаются на небольшой высоте от поверхности земли, по-видимому, никогда не прикасаясь к этой последней» (Зарудный, 1910, с. 143).

Тянь-шаньский крапивник (*Troglodytes t. tianschanicus* Sçharpe), сохраняя все разнообразие способов устройства гнезда, свойственное виду в целом (Ковшарь, 1979а, с. 57), гнездится в основном в нишах земляных обрывов под нависающим дерном либо в земляных пустотах между корнями выворотней (вместе около 72% всех гнезд, найденных в Заилийском Алатау); в кронах елок закладывается только 8% гнезд, столько же — в трещинах скал.

Сходные различия наблюдаются у зеленой пеночки, которая в Московской области и Поволжье гнездится чаще всего над землей — в полудуплах лип, в различных пустотах пней и иных выемках отвесных обнажений; гнезд этой пеночки на земле в Среднем Поволжье вообще не находили, зато известно одно, устроенное на маленькой елочке в 15 см от поверхности земли (Птушенко, Иноземцев, 1968; Зацепина, 1978). В Заилийском Алатау, где обитает тот же подвид зеленой пеночки, мы находили их гнезда чаще всего именно на земле: под камнями и во мху (40 гнезд из 89), под валежником и корнями деревьев (по 17), а в нишах вертикальных обрывчиков най-

дено всего 9 гнезд. Большинство найденных нами гнезд (81%) имело типичную для пеночек шарообразную или эллипсоидную форму с входом сбоку, тогда как в Поволжье только у одного гнезда имелась крыша (Зацепина, 1978).

Своеобразно устройство гнезд в субвысокогорье у таких дуплогнездников, как синица-московка и обыкновенная горихвостка, которые сами дупел не выдалбливают. Московка охотно занимает старые дупла джунгарских гаичек и трехпалых дятлов, но так как таких дупел в субвысокогорье не так уж много, московка часто (29% случаев) гнездится в щелях скал и в земляных пустотах, в отвесных обрывах, под корнями деревьев, а то и просто под камнем на земле. В европейской части СССР такой способ гнездования встречается реже (Иноземцев, 1961; Ивлиев, Соколов, 1978). Тем же путем идет и недавний вселенец — обыкновенная горихвостка, которая в течение первых 10 лет была исключительно синантропом, а с 1975 г. иногда устраивает гнезда также в пустотах под камнями и в обрывах (пока 3 случая из 26). В европейской части СССР, где обитает тот же подвид, при огромном разнообразии мест гнездования у этой горихвостки преобладает гнездование в дуплах (Михеев, 1957, 1975; Нейфельдт, 1958; Птушенко, Иноземцев, 1968), а в долине р. Урал, по наблюдениям А. С. Левина и Б. М. Губина, все 24 найденных гнезда горихвостки были устроены в дуплах (в основном тополей) на высоте от 0,5 до 6 м.

Интересно направление изменчивости у дроздов. Номинальный подвид черного дрозда (*Turdus merula merula* L.) в европейской части СССР устраивает гнезда в очень разнообразных местах. Так, в Воронежской области из 69 гнезд 32 помещались на деревьях (чаще на дубе и вязе), 21 — в кустах бузины, 10 — прямо на земле, по 3 — на молодых деревцах, пнях и в кучах хвороста (Мальчевский, 1959); в Московской области по одним сведениям — только на елях (Бровкина, 1959), по другим — преимущественно на лиственных породах, а иногда и на земле (Птушенко, Иноземцев, 1968); в Поволжье из 17 гнезд 14 помещались в стволовых нишах и полудуплах, а остальные — прямо на земле (Артемьев, Попов, 1978). Среднеазиатский подвид черного дрозда (*Turdus merula intermedia* Richm.) в низкогорьях Тянь-Шаня, особенно в Западном, также предпочитает лиственные породы деревьев и кустарников, но в субвысокогорье гнездится почти исключительно на елях (в Заилийском Алатау 91,7%).

Дрозд-деряба в отличие от черного дрозда по всему ареалу связан с хвойными породами деревьев. На севере европейской части СССР это в основном сосна, реже ель, на которых и устраивают свои гнезда представители номинального подвида (*Turdus viscivorus viscivorus* L.). В условиях Южной Карелии отмечены три типа расположения гнезд деряб: на высоких об-

ломках стволов деревьев в 2,5—4 м от земли (наиболее распространенный тип); на стволах поваленных ветром деревьев в 1,7—2 м от земли; на боковых ветвях елей (Нейфельдт, 1958). В Псковской, Ленинградской и Воронежской областях находили гнезда на соснах (Зарудный, 1910; Мальчевский, 1959).

Сибирский дрозд-деряба (*Turdus viscivorus bonapartei* Cab.) в Тянь-Шане гнездится преимущественно на хвойных породах. В Западном Тянь-Шане это высокоствольная полушаровидная и зеравшанская арча (133 гнезда из 150, или 88%), в Северном — ель тянь-шаньская (в субвысокогорье Заилийского Алатау 96 гнезд из 100). На арче гнезда располагаются чаще (72% случаев) у ствола не выше 3 м (78,6%), на елях — на боковых ветвях (62,4%), чаще всего в 3—6 м от земли (47,8%); до 3 м от земли было устроено всего 23,4% гнезд. Гнездование в скалах наблюдается не так часто (в Заилийском Алатау 3% случаев), как полагали раньше (Шнитников, 1949; Гладков, 1954), для Таласского Алатау такие случаи вообще неизвестны.

Приведенные материалы показывают хорошо выраженную географическую изменчивость способов устройства гнезд. Основными предпосылками этой изменчивости в субвысокогорье Тянь-Шаня являются: состав основных пород, фрагментарность леса, а для наземногнездящихся птиц — рельеф, наличие склонов различной крутизны.

Материал гнезд, вопреки ожиданиям, оказался очень стабильным, на чем стоит остановиться подробнее. Прежде всего, не удалось найти различий у видов, связанных с елью, — желтоголового королька и клеста-еловика. Гнезда европейских и тянь-шаньских подвидов этих птиц идентичны по составу материала, в чем можно убедиться, сопоставив имеющиеся в литературе описания первых (Михеев, 1957, 1975; Птушенко, Иноземцев, 1968; Коханов, Гаев, 1970) и вторых (Ковшарь, 1976б, 1979а). Столь же одинаков материал гнезд европейской и тянь-шаньской пищух, однако есть указание (Винокуров, 1961), что гнезда последних лучше утеплены. К сожалению, объективных данных для его проверки мы не имеем.

Гнезда тянь-шаньского крапивника также неотличимы по составу материала от гнезд номинального подвида, особенно тех, которые расположены в ельниках-зеленопомощниках Подмосковья: наружный слой делается в основном из мха с примесью стеблей трав и сухих древесных листьев, леток оформляется сухими еловыми веточками, а гнездовая камера обильно выстилается пухом, пером и шерстью (Птушенко, Иноземцев, 1968; Родионов, 1968; Ковшарь, 1979а).

Сравним гнезда еще нескольких видов. Зеленая пеночка в средней полосе европейской части СССР строит гнездо «почти

исключительно из комочков мха, рыхло уложенных и скрепленных стебельками трав и кусочками прошлогодних листьев. Лоток выстилается небольшим количеством конского волоса или шерсти» (Михеев, 1975, с. 132). В Заилийском Алатау, по нашим наблюдениям (разобрано 43 гнезда), гнезда зеленой пеночки на 85% состоят из мха с небольшой (3% по массе), но постоянной (встречаемость 100%) примесью злаков; лоток выстилается более мягкими стебельками мха; выстилка из очень небольшого количества шерсти, пуха и перьев бывает примерно в половине гнезд (хорошо утепленными оказались только 3 гнезда из 43). Есть указание на непостоянство теплой выстилки и в Поволжье (Зацепина, 1978).

Практически неотличим материал гнезд у европейского и тянь-шаньского подвидов московки, лесного конька (у последнего теплая выстилка в Тянь-Шане встречается реже, почти как исключение), черного дрозда и дерябы. Деряба — прекрасный пример влияния на состав гнездового материала именно биотопа и древесной породы, на которой располагается гнездо. Так, гнезда двух разных подвидов из ельников Заилийского Алатау и Подмосковья, имеющие наружный слой из еловых веток, более сходны между собой, чем гнезда представителей одного подвида из ельников Заилийского Алатау и арчового леса Таласского Алатау, где основу наружного слоя составляют широкие полосы арчовой коры.

Наиболее интересные различия обнаружены в строительном материале гнезд обыкновенной чечевицы. В Подмосковье самки номинального подвида (*Carpodacus e. erythrinus* Pall.) сплетают рыхлый наружный слой гнезда чаще всего из стеблей подмаренника, иногда с еловыми или дубовыми веточками; лоток выстилают корешками, волосом и растительным пухом (Птушенко, Иноземцев, 1968). В Среднем Поволжье, где осмотрен материал 27 гнезд, наружный слой их, также рыхлый, состоит из грубых толстых стеблей трав с примесью веточек липы и жимолости; более плотный внутренний свивается из злаков, иногда в смеси с корешками; лоток нередко выстилается тонкими полосками дубовой коры, шерстью лося, реже конским волосом (Некрасов, Олигер, 1978). В долине р. Урал А. С. Левиным и Б. М. Губиным разобран материал 18 гнезд чечевицы. Наружный слой их состоял из стеблей хмеля (в среднем 40% общей массы гнезда, встречен во всех гнездах), стеблей разнотравья (17%, также во всех гнездах) и веточек жимолости (24%, в 13 гнездах из 18); злаки, хотя и встречены во всех гнездах, составили всего 6% средней массы гнезда, столь же часто и в таком же количестве встречались полоски луба, а корешки отмечены всего в 3 гнездах. Шерсть в выстилке лотка была в 10 гнездах из 18 (55%), перья — только в 2 (11%). С этими данными вполне сопоставимы наши по средне-

азиатскому подвиду (*Carpodacus e. ferghanensis* Kozlova) из субвысокогорья Заилийского Алатау, где разобран материал 19 гнезд. Основу наружного слоя здесь составляли злаки (в среднем 48% массы гнезда, встречены во всех гнездах), разнотравье отмечено в 16 гнездах из 19 и в меньшем количестве (в среднем 20%); в том же количестве, но только в 13 гнездах, присутствовали веточки лиственных кустарников, только в 5 гнездах — еловые, в 4 — ломоноса и в 4 — полосы луба. Шерсть и волос обнаружены в лотках 14 гнезд (73%). Общая масса гнезд (8,6—34,1, в среднем 16,0 г) была в 1,5 раза больше, чем масса гнезд из долины Урала (6,0—18,8, в среднем 10,7 г). Несмотря на такие явные различия, гнезда чечевицы везде сохраняют свой главный отличительный признак — торчащие во все стороны, не загнутые стебли наружного слоя, будь то подмаренники, хмель или злаки.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что состав гнездового материала как экологический признак довольно консервативен, особенно у видов с узкой биотопической приуроченностью (клест, королек, пищуха). Заметно меняется он только при резкой смене биотопа (например, деряба в ельниках Заилийского Алатау и арчевниках Таласского Алатау, обыкновенная чечевица в кустарниковой пойме долины Урала и в еловом лесу Тянь-Шаня и т. д.).

Продолжительность суточной активности и частота кормления птенцов. Суточная активность связана непосредственно с длиной светового дня, а через нее — с географической широтой местности. Сравнение имеющихся в нашем распоряжении сведений с литературными данными (Промптов, 1940; Гептнер, 1958; Нейфельдт, 1958; Новиков, 1959) показывает, что по направлению с севера на юг время утреннего пробуждения птиц постепенно запаздывает, а с ним сокращается и общая продолжительность суточной активности (табл. 62). При этом у тянь-шаньских подвидов «рабочий день» сокращен на 1—1,5 ч по сравнению с Московской и почти на 2 ч — по сравнению с Ленинградской областью. Надо подчеркнуть, что в таблице 62 использованы не самые ранние показатели начала активности птиц в северных районах, поскольку мы брали наиболее близкие к нашим даты наблюдений.

Частота кормления птенцов не обнаруживает столь же четкой изменчивости. Как уже упоминалось, этот показатель вообще очень вариабелен и зависит от многих факторов. Поэтому для выявления географической изменчивости необходимо сравнивать серии данных из разных местностей, но, к сожалению, в литературе таких серий практически нет. Рассмотрим некоторые наиболее сопоставимые примеры.

Лесной конек. По наблюдениям в Подмосковье, пара

A. t. trivialis за 18-часовой «рабочий день» принесла в гнездо с 5 шестисуточными птенцами 88 порций корма, кормя их в среднем 4,8 раза в час (Птушенко, Иноземцев, 1968). В Заилийском Алатау пара *A. t. harringtoni* за 16-часовой «рабочий день» покормила 5 пятисуточных птенцов 110 раз, или в среднем 7 раз в час. Суммарные результаты 50 ч наблюдений у гнезд номинального подвида и 98 ч наблюдений у гнезд гима-

Таблица 62

Время пробуждения и продолжительность суточной активности некоторых птиц в лесной зоне и в Тянь-Шане

Вид птицы	Место	Дата	Время пробуждения, ч—мин	«Рабочий день», ч—мин
Лесной конек	Южная Карелия	15/VI	2—00	—
	Московская обл.	—	2—20	17—40
	Подмосковье	7/VI	3—07	17—43
	Курская обл.	21/VI	3—12	16—36
	Заилийский Алатау	21/VI	4—27	16—10
Крапивник	Южная Карелия	3/VII	2—20	—
	Ленинградская обл.	21/VI	2—35	—
	Заилийский Алатау	21/VI	4—15	16—05
Обыкновенная горихвостка	Южная Карелия	17/VI	2—00	—
	Ленинградская обл.	21/VI	3—05	20—18
	Московская обл.	17/VI	3—17	18—15
	Заилийский Алатау	21/VI	4—03	16—37
Черный дрозд	Московская обл.	24/VI	3—27	18—30
	Курская обл.	VI	3—07	17—11
	Заилийский Алатау	21/VI	4—20	16—10
Московка	Московская обл.	—	3—30	17—30
	Заилийский Алатау	20/V	4—51	16—09
Обыкновенная чечевица	Южная Карелия	VI	3—20	—
	Заилийский Алатау	21/VI	4—22	16—03

лайского дают в среднем соответственно 4,3 и 5,0 прилетов в час, т. е. в Тянь-Шане коньки кормят птенцов несколько чаще.

Обыкновенная горихвостка. Наблюдениями над одним гнездом с 8 птенцами под Ленинградом установлено, что родители приносили им корм от 244 до 469 раз за день, продолжительностью 20 ч 18 мин, максимум прилетов отмечен на 9 сутки (Промптов, 1940). В Московской области максимальное число прилетов к гнезду с 6 птенцами (470 за день продолжительностью 18 ч 15 мин) было на 10 сутки (Птушенко, Иноземцев, 1968). В субвысокогорье Заилийского Алатау (тот же подвид) в гнезде с 6 птенцами в возрасте 12 сут мы отметили 496 прилетов за 16-часовой, «рабочий день». Как вид-

но, результаты почти одинаковы, а интенсивность кормления в час в Тянь-Шане даже выше за счет короткого дня.

Черный дрозд. Пара *T. m. merula* в Подмосковье покормила 3 птенцов в возрасте 3 сут 50 раз за день, продолжительностью 18 ч 30 мин (Птушенко, Иноземцев, 1968), а пара *T. m. intermedia* в Заилийском Алатау 4 таких же птенцов — 75 раз за день, продолжительностью 16 ч; среднее число кормлений 1 птенца соответственно 16,7 и 18,7 раза за день.

Тянь-шаньская московка. Выше оказалась интенсивность кормления птенцов у тянь-шаньского подвида московки. Так, в Подмосковье (подвид *Parus ater ater*) 6 семисуточным птенцам родители принесли корм 128 раз за 16-часовой «рабочий день» (Птушенко, Иноземцев, 1968), в Кунгей-Алатау (подвид *Parus ater rufipectus* Sev.) 5 таких же птенцов московки покормили 94 раза за 4 ч (с 9 до 13 ч); среднее число прилетов соответственно 8 и 23 в час. В Заилийском Алатау частота кормления птенцов у московки не ниже (Ковшарь, 1979а, с. 219).

Европейский крапивник (*Troglodytes troglodytes troglodytes* L.) в Московской области приносит птенцам первого выводка корм не чаще 15 раз в час, птенцам второго выводка— 11—13 (Птушенко, Иноземцев, 1968), тянь-шаньский крапивник в Заилийском Алатау — в среднем 12—13 раз в час (наши данные).

Дрозд-деряба (*Turdus v. viscivorus* L.) в Южной Карелии приносит птенцам корм 5—7 раз в час (Нейфельдт, 1958), а в Тянь-Шане (подвид *T. v. bonapartei* Cab.), по нашим наблюдениям, в течение 68 ч — от 3 до 7, в среднем 5 раз в час.

Приведенные примеры показывают скорее отсутствие прямой географической изменчивости этого показателя. Наблюдается некоторая тенденция к увеличению интенсивности кормления птенцов в субвысокогорье у лесного конька и обыкновенной горихвостки, а у тянь-шаньской московки она выражена отчетливо.

Состав кормов птенцов. Значительная пластичность в питании большинства насекомоядных птиц, в частности способность их быстро переключаться с одного корма на другой в зависимости от изменения численности жертв в окружающей среде, позволила некоторым авторам (Mc-Atee, 1932) прийти к идее о «пропорциональной поедаемости». Однако против нее свидетельствуют существенные различия в составе кормов разных видов, обитающих в одной местности и питающихся в одних и тех же условиях. Как указывает ряд авторов (Лэк, 1957; Мальчевский, 1959; Иноземцев, 1963), если настоящая стенофагия у птиц не столь уж широко развита, то специализация в выборе пищи весьма характерна.

Таблица 63

Основные и второстепенные объекты в птенцовых кормах лесного конька, обыкновенной горихвостки и черного дрозда
(1 — мало, 2 — средне, 3 — много)

Место	Насекомые																		Источник сведений
		Чешуекрылые		Равнокрылые					Перепончатокрылые										
	Двукрылые	бабочки	гусеницы	тли	цикады	Прямокрылые	Клопы	Жуки	пилильщики	муравьи	наездники	Ручейники	Поденки	Пауки	Моллюски	Дождевые черви	Мокрицы	Многоножки	
Лесной конек																			
Южная Карелия	2	2	3	1	—	—	1	2	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	Нейфельдт, 1958
Ленинградская обл.	2	2	2	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	Мальчевский, 1959
Московская обл.	2	3	3	—	—	2	—	—	3	—	—	—	—	2	—	—	—	—	Иноземцев, 1960, 1962
Воронежская обл.	3	2	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	Нейфельдт, 1956
	2	2	3	—	3	1	—	—	2	—	1	—	—	3	—	—	—	—	Королькова, 1963
Заилийский Алатау	3	3	3	1	—	3	1	1	—	1	—	1	—	2	1	—	—	—	Наши данные
Обыкновенная горихвостка																			
Южная Карелия	3	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	Нейфельдт, 1958
Московская обл.	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	Птушенко, Иноземцев, 1968
Воронежская обл.	2	2	3	—	—	2	1	—	—	—	—	1	—	3	—	—	—	—	Мальчевский, 1959
	2	1	3	—	2	—	—	1	2	—	—	—	—	2	1	—	—	—	Королькова, 1963
Заилийский Алатау	3	3	3	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	1	1	1	1	—	Наши данные
Черный дрозд																			
Воронежская обл.	2	3	3	—	—	2	2	3	—	3	—	—	1	—	1	2	—	1	Мальчевский, 1959
	1	2	3	—	3	1	1	2	—	—	1	—	—	1	3	3	—	1	Королькова, 1963
Заилийский Алатау	3	2	3	—	—	—	—	2	1	1	1	—	—	1	2	2	—	1	Наши данные

Обе противоположные тенденции хорошо заметны при сопоставлении данных о питании некоторых широко распространенных видов птиц в европейской части СССР и на Тянь-Шане (табл. 63). К сожалению, для сравнимости очень разнородные литературные сведения пришлось интерпретировать в сильно упрощенном виде, по трехбалльной шкале — «много», «средне», «мало».

Как видно, каждый из 3 приведенных в таблице видов имеет свою специфику питания, которую сохраняет от лесов Карелии и Подмосковья до высокогорий Тянь-Шаня. Географическая изменчивость, против ожидания, обнаруживается в весьма ограниченных пределах. Так, в Теллермановских дубравах Воронежской области в питании птенцов всех 3 видов наряду с обычными кормами появляются личинки горных цикад (Королькова, 1963), а в Заилийском Алатау у лесного конька — моллюски, у обыкновенной горихвостки — дождевые черви и мокрицы, не отмеченные в других местах. Кроме того, на первом месте в питании птенцов лесного конька в Заилийском Алатау стоят прямокрылые (38% всех объектов, тогда как чешуекрылые — 25,9%); у европейского подвида обратное соотношение этих кормов, а в Южной Карелии и на территории Савальской лесной дачи (Воронежская обл.) прямокрылые совсем не отмечены в питании птенцов лесного конька (Нейфельдт, 1956, 1961).

Имеются также отличия второго порядка. Так, чешуекрылые в питании птенцов представлены следующим образом: у лесного конька в Воронежской области — в основном гусеницами зимней пяденицы и ранних совок (Королькова, 1963), а в Заилийском Алатау — гусеницами пядениц и нимфалид; у обыкновенной горихвостки в Воронежской области — главным образом гусеницами совок и листоверток, в значительной степени — гусеницами шелкопрядов и пядениц, гораздо реже — бабочками, а в Заилийском Алатау — в равной мере бабочками совок, гусеницами мешочниц и нимфалид. У черного дрозда в Заилийском Алатау также имаго бабочек (совок) преобладают над гусеницами; кроме того, бóльшую роль, чем в питании птенцов европейского подвида, играют двукрылые (64,3%), тогда как чешуекрылые составляют всего 12,9%.

Таким образом, географическая изменчивость состава птенцовых кормов выражается прежде всего в соотношении основных групп их (в пределах видовой специфичности) и в отличиях второго, третьего и т. д. порядков, начиная с семейств насекомых-жертв.

Продолжительность фаз репродуктивного цикла. Имеющиеся по этому вопросу материалы сведены в таблицу 64, где по Заилийскому Алатау использованы наши данные, а по

Московской области — сведения из монографии Е. С. Птушенко и А. А. Иноземцева (1968). В ней обращает на себя внимание большая разница в продолжительности пребывания в гнезде птенцов пищухи. Одной из причин этого могло быть то, что в Заилийском Алатау сведения получены у гнезда, где

Таблица 64

Продолжительность отдельных фаз репродуктивного цикла у некоторых птиц в Московской области (числитель) **и Заилийском Алатау** (знаменатель), сут

Вид птицы	Строительство гнезда	Насиживание яиц	Выкармливание птенцов	Докармливание слетков
Лесной конек	4—6	11—12	12—13	9—10
	—	12—13	12	(6)
Крапивник	—	14—16	15—16	7—8
	—	15—16	16—18	(7)
Обыкновенная горихвостка	4—7	13—14	13—15	7—8
	3—9	12—13	14—18	(17)
Черный дрозд	3—5	13—14	13—15	—
	4	13—14	14—16	—
Деряба	3—8	13—14	14—16	4—7
	4	13—14	14—17	(18)
Желтоголовый королек	10—12	13—16	14—16	7—8
	17—20	16—18	18—20	—
Московка	4—5	13—14	16—19	8—10
	10	13—15	19—20	—
Пищуха	7—12	13—15	14—16	7—10
	10—14	15—16	23	—
Обыкновенная чечевица	2—4	13—14	—	10—15
	4—14	12—14	11—13	18

Примечание. В скобки взяты данные о наиболее позднем дне кормления вылетевших меченых птенцов.

птенцов выкармливала только самка. Кстати, для европейской пищухи указания на короткий срок пребывания в гнезде птенцов (14—15 сут) находим также у Е. Н. Дерим (1961), наблюдавшей этот вид в Подмосковье, а в Южной Карелии в одном гнезде птенцы сидели всего 13 сут (Нейфельдт, 1958).

Но даже без учета этого случая, на материалах таблицы 64 прослеживается явная, хотя и очень слабая, тенденция к удлинению отдельных фаз репродуктивного цикла в условиях субвысокогорья, причем эта тенденция затрагивает не только подготовительную часть гнездового периода (строительство), но и основные — насиживание яиц и выкармливание птенцов[2].

[2] А. С. Мальчевский (1959) приводит еще более короткие сроки пребывания в гнезде птенцов: для лесного конька — 9—11, черного дрозда — 12—13 сут.

Причину этого явления (если оно подтвердится на более обширном материале) следует искать в специфике экологических условий субвысокогорья. Можно предположить, что определенную роль в этом играет прямое и косвенное влияние низкого температурного режима в период инкубации яиц и выкармливания птенцов.

В целом же продолжительность фаз репродуктивного цикла — достаточно постоянный, видоспецифичный экологический показатель, и наличие даже столь небольшой его изменчивости должно свидетельствовать о значительных различиях в экологии равнинных и горных популяций и подвидов птиц.

Величина кладки и успешность гнездования. В предыдущей главе мы сравнивали величину кладки некоторых низкогорных (группа III-а) и равнинных (III-б) птиц у верхней и нижней границ леса в одном ущелье. В результате обнаружены явные различия только у 2 видов — черногорлой завирушки и зеленой пеночки, причем у обоих они выразились в относительно более частом появлении на меньшей высоте максимальных кладок. Попробуем теперь выяснить географическую изменчивость величины кладки у некоторых населяющих субвысокогорье равнинных видов (табл. 65 и 66), для наглядности по некоторым видам приведены и низкогорные материалы.

Обе таблицы иллюстрируют явное уменьшение числа яиц в кладке у горных подвидов и популяций, причем помимо этого очень показательно снижение у горных подвидов верхнего предела: у лесного конька, дерябы, зарнички и чечевицы — на 1 яйцо; у черного дрозда, крапивника и московки — на 2, а у джунгарской гаички по сравнению с близким видом — пухляком — даже на 3 яйца. Снизился на 1 яйцо верхний предел величины кладки также у обыкновенной горихвостки — единственного вида, у которого средняя величина кладки оказалась такой же, как в лесной зоне европейской части СССР. Следует подчеркнуть, что это новый вид в фауне субвысокогорья Тянь-Шаня, появившийся здесь всего 15 лет назад и все эти годы гнездившийся только в одной точке — окрестностях Б. Алматинского озера. Можно предположить, что со временем величина кладки у обыкновенной горихвостки в Тянь-Шане станет меньше. Но этого может и не произойти, если она и далее будет оставаться таким же синантропом. Так, у обитающей в одних условиях с ней маскированной трясогузки (*Motacilla personata* Gould.), которая в субвысокогорье гнездится почти исключительно под крышами домов, величина кладки не намного меньше, чем у близкого ей равнинного вида — белой трясогузки (соответственно 5,2 и 5,6 яйца на гнездо).

В целом географическая изменчивость величины кладки у населяющих субвысокогорье Тянь-Шаня равнинных видов вы-

ражена очень четко: у горных подвидов и популяций величина кладки меньше как максимальная, так и средняя.

Важным моментом, указывающим на давность этих отличий, является то, что изменчивость экологического признака совпадает с морфологической изменчивостью, т. е. найденные различия являются подвидовыми. В пользу этого свидетель-

Таблица 65

Величина кладки у равнинных и горных подвидов (популяций) некоторых певчих птиц

Вид, подвид птицы	Общее кол-во гнезд	Кол-во гнезд, содержащих кладку яиц, шт.						Средняя величина кладки	Регион—для равнин, хребет и высота (м над ур. м.)—для гор
		2	3	4	5	6	7		
A. t. trivialis	72	—	5	20	37	10	—	4,7	Ленинград, Воронеж
	56	—	4	17	30	5	—	4,6	Псков, БССР, УССР
	62	—	—	15	44	3	—	4,8	Поволжье
	100	—	6	20	66	8	—	4,8	Река Урал
A. t. harringtoni	47	—	8	23	16	—	—	4,2	Заилийский (2500)
T. m. merula	47	—	1	15	22	8	1	4,8	Ленинград, Воронеж
	24	—	3	7	11	2	1	4,6	УССР
	13	—	—	8	4	1	—	4,5	Поволжье
T. m. intermedia	36	—	7	20	9	—	—	4,1	Таласский (1900)
	27	—	2	13	10	2	—	4,4	Алма-Ата (600)
	36	—	2	23	11	—	—	4,2	Заилийский (2500)
T. v. viscivorus	39	—	3	18	17	1	—	4,4	Европейская часть СССР
T. v. bonapartei	105	—	19	77	9	—	—	3,9	Таласский (1900)
	77	2	24	48	3	—	—	3,7	Заилийский (2500)
Ph. i. inornatus	10	—	—	1	2	3	4	6,0	Забайкалье, Якутия
Ph. i. humei	10	—	—	2	5	1	2	5,3	Алтай
	26	—	1	4	20	1	—	4,8	Заилийский (1700)
	313	1	8	69	199	36	—	4,8	Заилийский (2500)
Ph. t. viridanus	13	—	—	1	6	5	1	5,5	Москва, Поволжье
	8	—	—	2	3	3	—	5,1	Заилийский (1700)
	51	—	2	15	30	3	1	4,7	Заилийский (2500)
C. e. erythrinus	26	—	3	6	14	3	—	4,6	Европейская часть СССР
	60	—	2	14	38	6	—	4,8	Река Урал
C. e. ferghanensis	16	—	4	10	2	—	—	3,9	Заилийский (1700)
	33	—	4	16	13	—	—	4,3	Заилийский (2500)

Примечание. Литературные сведения по европейской части СССР взяты из нашей работы (Ковшарь, 1971), неопубликованные материалы по р. Урал предоставили А. С. Левин и Б. М. Губин, по низкогорью Заилийского Алатау — Р. Г. Пфеффер.

ствуют два обстоятельства. Во-первых, на материалах таблиц 65 и 66 не прослеживается уменьшение величины кладки с высотой (в одном ущелье) у горных подвидов дроздов, си-

Таблица 66

Величина кладки у равнинных и горных подвидов (популяций, близких видов) **некоторых певчих птиц**

Вид, подвид птицы	Общее кол-во гнезд	Кол-во гнезд, содержащих кладку яиц, шт.									Средняя кладка	Регион — для равнин, хребет и высота (м над ур. м.) — для гор
		3	4	5	6	7	8	9	10	11		
T. t. troglodytes	16	—	—	1	6	7	1	1	—	—	6,7	Псков, БССР, УССР
T. t. tianschanicus	53	—	5	15	32	1	—	—	—	—	5,5	Заилийский Алатау (2500)
Ph. ph. phoenicurus	43	1	3	6	17	10	5	1	—	—	6,2	Ленинград, Воронеж
	27	1	2	3	5	10	5	1	—	—	6,5	Татарская АССР
	12	—	1	2	1	7	1	—	—	—	6,4	Река Урал
	16	—	—	2	6	6	2	—	—	—	6,5	Заилийский Алатау (2500)
P. a. ater	182	—	—	4	12	35	46	62	22	1	8,2	ГДР (975)
P. a. rufipectus	12	—	—	—	3	5	4	—	—	—	7,1	Заилийский Алатау (1700)
	41	—	—	—	7	18	14	2	—	—	7,3	Заилийский Алатау (2500)
	15	—	—	—	5	6	2	2	—	—	7,0	Псков, БССР, Москва
P. atricapillus	4	—	2	2	—	—	—	—	—	—	4,5	Заилийский Алатау (1700)
P. songarus	38	—	3	24	11	—	—	—	—	—	5,2	Заилийский Алатау (2500)

Примечание. Использованы те же литературные сведения, что и в таблице 65; сведения по территории ГДР взяты из монографии G. Löhrl (1974).

ниц, зарнички, чечевицы; если же такие отличия и имеются (например, у дерябы), то они, как правило, невелики, тогда как различия с равнинными подвидами налицо. Во-вторых, оба вида, не имеющие горных подвидов (обыкновенная горихвостка и зеленая пеночка), несколько не укладываются в схему, общую для остальных, представленных в горах особыми подвидами. У обыкновенной горихвостки, как уже говорилось, средняя кладка в горах такая же, как на равнине. У зеленой пеноч-

Таблица 67

Успешность гнездования некоторых птиц в европейской части СССР и в субвысокогорье Тянь-Шаня

Вид птицы	Место	Кол-во, шт.				Кол-во слетков	
		гнезд	яиц	птенцов вылупилось	птенцов вылетело	от числа яиц, %	на пару птиц, шт.
Лесной конек	Воронежская обл.	63	297	223	153	51,2	2,4
	Заилийский Алатау	21	86	73	43	50,0	2,0
Обыкновенная горихвостка	Воронежская обл.	36	225	143	130	57,7	3,6
	Заилийский Алатау	14	90	72	45	50,0	3,2
Черный дрозд	Воронежская обл.	47	228	184	140	61,4	3,0
	Заилийский Алатау	25	103	77	59	57,3	2,3
Обыкновенная чечевица	Ленинградская обл.	9	41	17	9	21,9	1,0
	Заилийский Алатау	23	93	54	30	32,2	1,3

ки она явно меньше, но максимальная величина кладки одинакова в субвысокогорье Тянь-Шаня и в европейской части СССР, чего не наблюдается ни у одного из других видов. Это, на наш взгляд, свидетельствует о том, что экологическая изменчивость горной популяции зеленой пеночки не достигла еще уровня подвидовых различий, что вполне согласуется и с морфологической изменчивостью: все систематики относят обитающих в горах зеленых пеночек к широко распространенному подвиду *Phylloscopus trochiloides viridanus* Blyth.

Успешность гнездования очень близка к таковой в лесостепной зоне (табл. 67, сведения по Воронежской и Ленинградской областям взяты у А. С. Мальчевского, 1959). Прослеживается некоторое снижение этого показателя в субвысокогорье, хотя далеко не столь явное, как снижение величины кладки.

Подводя итог сравнению экологических показателей горных

и равнинных подвидов птиц (группа III-б), следует сказать, что наиболее четкие различия выявлены в следующих показателях: сроки пения, сроки гнездования, места расположения гнезд, продолжительность суточной активности, величина кладки. Более стабильными оказались материал гнезд, состав кормов, интенсивность кормления птенцов, продолжительность отдельных фаз репродуктивного цикла, успешность гнездования.

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Для выяснения этого вопроса в фауне птиц субвысокогорья имеются представители нескольких родов, состоящих каждый из достаточно близких видов. Это горихвостки (обыкновенная, седоголовая, красноспинная, а в альпийском поясе и красногрудая), завирушки (черногорлая, бледная, а также гималайская и альпийская — из другого подрода), лесной и горный коньки, зеленая пеночка и зарничка, обыкновенная и арчовая чечевицы. Рассмотрим некоторые из них.

Завирушки. Наиболее низкогорная черногорлая завирушка (см. рис. 5) — птица лесная, находящая в субвысокогорье верхний предел своего высотного распространения; бледная — обитатель кустарников и открытых каменистых обнажений, для нее субвысокогорье — центр вертикального распространения; гималайская завирушка — птица низкотравного каменистого луга и просто каменистых обнажений, она заходит в субвысокогорье только у его верхней границы. Альпийскую завирушку, обитающую только в альпийском поясе, среди скал, мы не рассматриваем, тем более, что материалов по ее биологии почти нет.

Значительные различия между тремя рассматриваемыми видами завирушек проявляются уже в характере их пребывания в пределах субвысокогорья: бледная почти полностью оседла у верхней границы леса; черногорлая остается здесь на зиму только единицами и, видимо, не каждый год; гималайская полностью отлетает каждую зиму (возможно, перемещается на южные склоны, так как за пределы гор — в предгорья, где зимой обычна черногорлая, она не выходит).

Соответственно своему биотопическому и высотному распределению в летнее время упомянутые завирушки и гнезда устраивают по-разному: черногорлая — только на деревьях и кустах (почти исключительно хвойных), гималайская — в земляных нишах и под камнями (альпийская — под камнями и в скалах), бледная же освоила все эти способы, присовокупив к ним гнездование в сооружениях человека, что не свойственно ни одной из остальных завирушек.

Гнезда у бледной и черногорлой завирушек чрезвычайно схожи как по форме и размерам, так и по составу материала, особенно те, которые помещаются в одной обстановке (арчевник, смесь ели и арчи). Некоторые различия бывают только в количественных соотношениях еловых веточек, мха и теплой выстилки. Гнезда же гималайской завирушки не имеют наружного каркаса из веточек, а теплая шерстяная выстилка бывает только в исключительных случаях (Ковшарь, 1979а). Строят гнезда и насиживают яйца (чисто голубые) у всех 3 видов самки, птенцов выкармливают оба родителя, пуховые птенцы отличаются (количеством пятен на языке) только у гималайской завирушки.

Большие различия наблюдаются в пении всех завирушек. Гималайская и альпийская завирушки (подрод *Laiscopus*) в отличие от двух остальных видов имеют характерные токовые полеты и часто поют в воздухе. Но и песни черногорлой и бледной завирушек, как удалось установить (Ковшарь, 1979а), при всем своем близком сходстве достаточно хорошо различаются. Песня черногорлой завирушки более громкая и продолжительная, в этом смысле она может быть названа лучшим певцом, чем бледная завирушка. Календарные сроки пения наиболее растянуты у оседлой бледной завирушки (около 7 мес), у черногорлой они на 2—2,5 мес короче (с конца марта до конца июля), а у позже прилетающей гималайской — еще короче (в 1974 г. с 28 апреля по 26 июля). Абсолютная интенсивность пения почти одинакова, но относительный показатель у черногорлой завирушки выше; связь с фазами репродуктивного цикла идентична у обоих видов — бледной и черногорлой завирушек.

Поведение самцов и самок в период инкубации яиц и выкармливания птенцов очень сходно. Небольшие различия состоят лишь в том, что черногорлая завирушка кормит птенцов в среднем (8,3 прилета в час) чаще, чем бледная (6,4), и на долю самцов приходится меньшее число прилетов с кормом (38%), чем у бледной (47,2%). Еще более сходен состав корма птенцов: у обоих видов основу его составляют двукрылые, тли, бабочки и пауки; бледная завирушка в отличие от черногорлой вдвое чаще приносит прямокрылых, а также иногда скармливает птенцам клопов, не отмеченных у черногорлой.

Продолжительность отдельных фаз и весь репродуктивный цикл у черногорлой завирушки в среднем чуть больше, чем у бледной (см. табл. 32 и 33), а календарные сроки гнездования менее растянуты (табл. 68). Поэтому, если для бледной завирушки 3 репродуктивных цикла в сезон — обычное явление, у черногорлой их можно допустить как редкое исключение (скорее всего их вообще не бывает).

Средняя величина кладки и выводка у бледной завирушки

(4,14 яйца и 4,13 птенца на гнездо) выше, чем у черногорлой (соответственно 4,04 и 3,92), тогда как процент неоплодотворенных яиц (4,8%) и гибели гнезд (23,3%) почти вдвое ниже (у черногорлой 8,7 и 44,3%). В результате каждая пара бледных завирушек за одно гнездование выращивает в среднем 2,6 слетка, а пара черногорлых — только 1,8.

Таблица 68

Сроки начала кладки у некоторых близких видов птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау (кол-во гнезд по декадам)

Вид птицы	Апрель	Май			Июнь			Июль			Август
	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1
Черногорлая завирушка	—	12	29	13	11	18	11	23	8	4	—
Бледная завирушка	1	9	37	24	10	15	22	14	10	6	4
Гималайская завирушка	—	—	—	5	6	2	—	1	—	1	—
Обыкновенная горихвостка	—	—	—	—	10	11	4	—	—	—	—
Седоголовая горихвостка	—	6	14	11	22	28	19	10	1	1	—
Красноспинная горихвостка	8	40	31	11	12	16	10	7	1	—	—
Краснобрюхая горихвостка	—	3	1	1	1	3	2	—	—	—	—
Зеленая пеночка	—	—	—	—	11	39	2	1	—	—	—
Зарничка	—	—	—	26	189	166	27	10	2	—	—
Обыкновенная чечевица	—	—	—	—	—	1	23	13	6	1	—
Арчовая чечевица	—	—	—	—	2	14	21	16	5	4	1

Относительно гималайской завирушки точного числа слетков на пару птиц мы не знаем, но, учитывая, что кладка у нее гораздо больше (в среднем 5,17 яйца), а процент стерильных яиц и гибели гнезд намного ниже, чем у обоих предыдущих видов (соответственно 1,5 и 22,2), можно полагать, что плодовитость ее в субвысокогорье в общем выше, чем у бледной завирушки.

Подводя итог этому краткому сравнению, мы приходим к двум основным выводам. Во-первых, отличия гималайской завирушки от остальных больше, чем их различия между собой, что подтверждает правильность выделения гималайской завирушки в особый подрод *Laiscopus*. Во-вторых, бледная завирушка как вид более высокогорный, чем черногорлая, размножается в условиях субвысокогорья успешнее.

Горихвостки. Самая высокогорная горихвостка — краснобрюхая — обитает в скалах альпийского пояса и в пределах субвысокогорья гнездится только за редким исключением. Наи-

более характерна для субвысокогорья красноспинная горихвостка, населяющая его от нижних до верхних пределов и заходящая даже в настоящее высокогорье. В нижнюю треть субвысокогорья, до верхней границы леса, заходит на гнездовье среднегорный вид — седоголовая горихвостка, населяющая весь лесной пояс до его нижней границы. Наконец, совсем недавно (15 лет назад) у верхней границы леса стала гнездиться обыкновенная горихвостка, которая к настоящему времени освоила высоты от 2000 до 2700 м над ур. м. В этих, столь не обычных для нее, условиях обыкновенная горихвостка повела себя как настоящий синантроп. Из остальных горихвосток подобным образом ведет себя в суровых условиях высокогорья близкая к ней и по некоторым другим признакам краснобрюхая горихвостка.

Все горихвостки на зиму покидают пределы субвысокогорья, но если краснобрюхая и красноспинная скочевывают всего лишь к подножью гор и зимой могут быть встречены в том же ущелье близ нижней границы лесного пояса, то остальные 2 вида — настоящие перелетные птицы, причем низкогорная седоголовая горихвостка отлетает в октябре и прилетает в апреле, а равнинная обыкновенная горихвостка отсутствует с начала сентября до середины мая. Красноспинная же горихвостка появляется у верхней границы леса в середине марта.

Соответственно и петь начинают все горихвостки в разное время: красноспинная — в конце марта, седоголовая — в середине апреля, обыкновенная — только в конце мая. Заканчивают пение все 3 вида примерно в одно время — между 10 и 20 июля. Самый короткий период пения — у обыкновенной горихвостки (46—59 сут), самый длинный — у красноспинной (102—110 сут). Качество пения убывает в том же порядке: самый лучший певец — обыкновенная горихвостка, самый слабый — красноспинная горихвостка, песню которой едва слышно на расстоянии 20—30 м. Песни всех 3 видов достаточно хорошо различимы. Наибольшая интенсивность пения — у обыкновенной горихвостки, у нее же ярко выражены два пика вокальной активности в течение суток — утренний и вечерний, тогда как седоголовая горихвостка лишь немногим активнее в первой половине дня, а красноспинная бормочет одинаково редко с утра до вечера. Надо сказать, что обыкновенная горихвостка — единственная в субвысокогорье певчая птица, начинающая петь раньше 4 ч (в июне — 3 ч 47 мин).

Гнездится обыкновенная горихвостка под крышами строений (86% случаев), так же иногда устраивает гнезда краснобрюхая, занимающая обычно пустоты и трещины в отвесных скалах. Для красноспинной и седоголовой горихвосток характерен иной тип устройства гнезд — наземный. Даже живя близ человеческого жилья у верхней границы леса, ни одна из этих

горихвосток не поселяется в сооружениях человека. В целом способы устройства гнезд у этих 2 видов чрезвычайно сходны, а встречаются и совсем идентично устроенные гнезда. Однако и между этими видами имеются различия. Красноспинная горихвостка — больший наземник (97% гнезд в земляных ямках), к тому же гнезда ее расположены, как правило, более закрыто (54,3% гнезд — под камнями, 36,9% — под прикрытием густых пучков травы). Седоголовая горихвостка 29% гнезд располагает на камнях, в том числе и довольно открыто — на скальных выступах (нередко на корягах и выворотнях, а из Терской-Алатау описаны даже 2 гнезда на стволах деревьев, на высоте до 2 м от земли). Зато сами гнезда по составу материала почти неотличимы: мох (65% по массе у красноспинной горихвостки и 58% — у седоголовой), разнотравье и веточки, а в лотках шерсть, пух и перья; у красноспинной горихвостки гнезда почти в 1,5 раза массивнее (средняя масса 37,5 и 26,9 г). У обыкновенной горихвостки мох в гнезде бывает редко (встречаемость 14%) и в небольшом количестве; наиболее характерным материалом ее рыхлого массивного (средняя масса 43 г) гнезда являются мягкие эластичные корешки.

Хорошо различаются яйца всех горихвосток: у обыкновенной они чисто-голубые, у краснобрюхой — белые с красноватым рисунком в виде точек, у красноспинной — блеклые, зеленовато-голубоватые с размытыми ржавыми пятнами, покрывающими всю скорлупу, у седоголовой наиболее разнообразны — от чисто-белого, даже с чуть голубоватым оттенком, цвета без рисунка, до бежевого или глинистого основного фона с очень мелкими точками более насыщенного цвета.

Как выяснилось (Ковшарь, 1974а), пуховички седоголовой и красноспинной горихвосток не имеют и следов опушения на веках, что хорошо отличает их от обыкновенной горихвостки. Различие это довольно стабильно и не варьирует индивидуально.

Частота кормления птенцов примерно одинакова у всех видов, но на долю самцов у красноспинной горихвостки приходится в среднем 58%, у седоголовой — 40,5, обыкновенной — 46,7 прилетов с кормом. Выкармливают птенцов одними и теми же группами беспозвоночных, только процентные соотношения их разные (перечисляются в следующем порядке: красноспинная, седоголовая и обыкновенная горихвостки):

Двукрылые — 21, 33, 43	Чешуекрылые — 32, 21, 20
Прямокрылые — 12, 10, 3	Жуки — 5, 9, 5
Перепончатокрылые — 3, 6, 9	Тли — 1, 4, 0
Пауки — 18, 6, 4	Мокрицы — 2, 2, 12

Кроме того, седоголовые горихвостки довольно часто (5,6%) приносили своим птенцам крупных многоножек. Соот-

ношение двукрылых отражает различия в способах добывания корма: обыкновенная горихвостка чаще других ловит свои жертвы в воздухе, красноспинная делает это гораздо реже седоголовой.

Репродуктивный цикл и его фазы у седоголовой и красноспинной горихвосток несколько продолжительнее (в частности, насиживание соответственно 13—15, 14—16 и 12—13 сут), а календарные сроки размножения втрое дольше, чем у обыкновенной горихвостки (см. табл. 68). Оба горных вида имеют в субвысокогорье по 2 репродуктивных цикла (у красноспинной отмечено даже 3), тогда как у обыкновенной горихвостки только 1.

Величина кладки (4,6) и выводка (4,4) у красноспинной горихвостки заметно больше, чем у седоголовой (соответственно 3,9 и 3,8) а число неоплодотворенных яиц (4,5%) и гибель гнезд (33%) ниже (у седоголовой горихвостки соответственно 5,2 и 35%). В итоге пара красноспинных горихвосток выращивает за одно гнездование в среднем 2,5, а пара седоголовых горихвосток — 2,1 птенца.

Кладка обыкновенной горихвостки (6,5 яйца) больше, чем у предыдущих видов, но лишь половина яиц дает впоследствии птенцов-слетков, которых бывает в среднем 3,2 на гнездо. Таким образом, красноспинная и седоголовая горихвостки, выращивая за два гнездования соответственно 5 и 4,2 птенца, оказываются плодовитее обыкновенной горихвостки в условиях субвысокогорья.

Заканчивая сопоставление основных показателей биологии размножения горихвосток в субвысокогорье, следует особо подчеркнуть значительные отличия от типичной для рода обыкновенной горихвостки 2 близких между собой горных видов — красноспинной и седоголовой. Эти отличия, на наш взгляд, достаточны для выделения 2 названных видов в особый подрод наземных горихвосток.

Пеночки. Из 2 населяющих субвысокогорье пеночек[3] зарничка и по вертикальному распространению и по ареалу подвида *Ph. inornatus humei* Brooks является более горной птицей, чем зеленая пеночка *Ph. trochiloides viridanus* Blyth.

Несмотря на большое внешнее сходство, эти 2 вида очень различны экологически. Зеленая пеночка более лесная птица, чем зарничка, которая прекрасно чувствует себя и в арчовом стланике, выше границы елового леса. Оба вида перелетны, но зеленая пеночка появляется на месяц позже зарнички (в 1972 г. — на 37 сут, в 1973 г. — на 32, в 1974 г. — на 38, в 1975 г. — на 35 сут). Соответственно и петь зарничка начина-

[3] Индийская пеночка относится к другому роду.

ет на месяц раньше, хотя и запевает не сразу, а через несколько суток после прилета (в иные годы даже через 16 сут). Период пения у зарнички растянут на 115—120 сут, тогда как зеленая поет 73—80 сут в году — с 20 чисел мая до 10—12 августа.

Песня у зеленой пеночки звонкая и громкая, тогда как у зарнички — негромкое однотонное жужжание; достаточно хорошо различается и позывка. Интенсивность пения сходна, но связь ее с фазами репродуктивного цикла различна, почти противоположна; зарничка с началом постройки гнезда практически перестает петь — вплоть до распада выводка; зеленая же, наоборот, поет и во время откладки яиц и во время их насиживания, затем прерывает пение на период выкармливания птенцов в гнезде и снова много поет при выводке, но с распадом последнего пение прекращается совсем. Зарнички консервативнее зеленых пеночек по отношению к партнеру и к гнездовой территории.

Достаточно хорошо различаются также гнезда, яйца и пуховые птенцы этих двух пеночек. Частота кормления птенцов у зарнички в среднем почти вдвое выше, но состав пищи почти тождествен: двукрылые (39% у зарнички и 21% у зеленой пеночки), тли (соответственно 31 и 46,7%), гусеницы и бабочки (6,6 и 22,7%), перепончатокрылые (3 и 1,7%), жуки (0,1 и 0,9%), пауки (1 и 2,6%); кроме того, только у зарнички отмечены клопы (16%). Как видно, различия не очень велики.

Продолжительность репродуктивного цикла и отдельных его фаз примерно одинакова, а сроки гнездования более растянуты у зарнички. Кладка у зеленой пеночки всегда одна, а зарничка в отдельные годы выводит птенцов дважды (Ковшарь, 1977д).

Средняя величина кладки (4,8) и выводка (4,6) у зарнички немного больше, чем у зеленой (соответственно 4,7 и 4,5), и, несмотря на несколько больший процент болтунов (4,7 против 3,8 у зеленой) и гибель гнезд (31,8 против 29,7%), в конечном счете пара зарничек выкармливает в среднем 3,1 птенца, а пара зеленых пеночек — 2,9. Приведенные примеры свидетельствуют о несколько большей эффективности размножения зарнички, для которой субвысокогорье — центр ее вертикального распространения по сравнению с зеленой пеночкой, находящей здесь верхнюю границу. Кроме того, приведенные экологические различия, на наш взгляд, подтверждают правильность отнесения этих двух пеночек к разным подродам — *Reguloides* и *Acantopneuste* (Портенко, 1960).

Чечевицы. Арчовая чечевица — эндемик субвысокогорья, обыкновенная же в Заилийском Алатау распространена от подножий северного склона почти до верхней границы арчев-

ников. Первая, как показали наши исследования, в основном оседла (какая-то часть популяции откочевывает, но значительная часть особей держится в субвысокогорье всю зиму), вторая перелетна, причем отлетает рано (уже в начале сентября), а прилетает поздно — в мае. Арчовая чечевица не поет (тихое бормотание — подпесня этого вида — не может выполнять сексуально-привлекательную функцию), тогда как громкая флейтовая песня обыкновенной чечевицы всем известна.

Биотопически арчовая чечевица связана с зарослями арчи, обыкновенная — с зарослями лиственных кустарников. Арчовая чечевица располагает гнезда только на арче и ели, обыкновенная предпочитает лиственные кусты, но гнездится также на арче, ели и даже на крупнотравье. Гнезда разные: у арчовой это массивная (средняя масса 45 г) плотная чаша с большим количеством веточек в основании и хорошо утепленным лоточком; у обыкновенной — рыхлое, больше похожее на славочье, гнездо из злаков (средняя масса 16 г), шерсть бывает только в 73% гнезд и в небольшом количестве.

Яйца окрашены сходно, но пуховые птенцы различаются птерилозисом (Нейфельдт, 1970). Обыкновенная чечевица выкармливает птенцов семенами (кормов животного происхождения мы в пробах птенцов не встречали), принося корм в среднем раз в час, тогда как арчовая чечевица кроме семян приносит насекомых (чаще всего саранчовых) и кормит птенцов в 2—3 раза чаще. Все фазы репродуктивного цикла у арчовой чечевицы продолжительнее, чем у обыкновенной; начинает гнездиться она на декаду раньше, а заканчивает — на декаду позже, но кладка у обоих этих поздногнездящихся видов одна.

Средняя величина кладки и выводка у арчовой чечевицы (4,07) примерно такая же, как у обыкновенной (4,02), однако неоплодотворенных яиц у арчовой чечевицы 4, у обыкновенной — 12,3%; гибель гнезд у арчовой — 45,2, у обыкновенной — 61,6% (видимо, маскировка гнезд в хвойных породах эффективнее!). В результате пара арчовых чечевиц воспитывает в среднем 1,8, обыкновенных — 1,3 слетка. И в этом случае плодовитость типично субвысокогорного представителя оказалась выше, чем его низкогорного родственника.

Второй вывод, к которому мы пришли в результате сравнения биологии этих двух чечевиц, таков: экологические различия между ними (биотопическая приуроченность, состав кормов, голосовые реакции, тип гнезда и др.), как и морфологические (разный тип окраски взрослых самцов, различия в птерилозисе пуховых птенцов), достигают подродового ранга, который целесообразно ввести для разделения двух групп видов — красных и розовых чечевиц.

Подводя общий итог сравнению экологических показателей размножения у близких видов одного рода в условиях субвы-

сокогорья, нельзя не отметить ряд черт, общих для его автохтонов: во-первых, более продолжительное, чем у ближайших родственников, пребывание в субвысокогорье (эти виды либо оседлы, либо раньше прилетают и позже улетают); во-вторых, растянутость сроков гнездования и полицикличность размножения (низкогорные аналоги имеют в лучшем случае меньшую склонность к полициклии, а то и вовсе одну кладку — обыкновенная горихвостка, зеленая пеночка); в-третьих, субвысокогорные представители — относительно худшие певцы, песни их обычно короче и тише, а некоторые наиболее характерные для этих высот виды вообще не поют; в-четвертых, плодовитость настоящих субвысокогорцев всегда выше (по сравнению с обитающими вместе с ними близко родственными, но не горными или низкогорными видами), в том числе выше не только величина кладки, но и успешность гнездования.

Существенно, что все эти (и некоторые иные) отличия выражены настолько, что вместе с морфологическими признаками могут служить основанием для выделения этих видов в ранг подрода (лесные и горные завирушки, обычные и наземные горихвостки, ширококлювые и узкоклювые пеночки, красные и розовые чечевицы).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ опубликованных ранее (Ковшарь, 1979а) материалов по биологии размножения птиц у верхней границы горных лесов позволяет заключить следующее. Условия обитания птиц здесь очень своеобразны. Поскольку постепенный переход от лесного ландшафта к безлесному высокогорному начинается ниже верхней границы леса, с которой обычно начинают отсчет следующего, субальпийского, пояса, для всей широкой переходной полосы целесообразно ввести термин «субвысокогорье», который наиболее близок к предложенной А. Г. Исаченко (1965) классификации высотной ярусности гор: предгорье, среднегорье и высокогорье. В этой системе термин «субвысокогорье» обозначает переход от второго к третьему ярусу на северных склонах, покрытых лесом.

Субвысокогорье имеет ряд характерных черт. В ландшафтном отношении это постепенная смена настоящего леса редколесьем, редколесья — зарослями кустарников (в Тянь-Шане — арчи), а кустарников — луговыми ценозами. Смесь и взаимопроникновение этих элементов создают пестроту и ландшафтное разнообразие субвысокогорья — то богатство экологических условий, которого нет ни в среднегорном лесном ландшафте, ни тем более в высокогорном альпийском. Климатически субвысокогорье характеризуется повышенной влажностью и более низким, чем в среднегорье, но более ровным, чем в высокогорье, температурным режимом со значительным запаздыванием по сравнению со среднегорьем сроков фенологических явлений, но в некоторых случаях и с явным опережением их (более быстрое, чем в лесу, прогревание почвы на открытых склонах южной экспозиции и т. д.). Все это свидетельствует о необходимости выделения субвысокогорной полосы из состава высокогорья с его экстремальными условиями.

Авифаунистическое население субвысокогорья богато как в количественном, так и в качественном отношениях. Здесь отмечено на гнездовье 74 вида певчих птиц — более половины от числа гнездящихся в Тянь-Шане. Состав этой фауны гетерогенный как в экологическом, так и в историческом планах. Преобладают виды птиц, связанные с древесно-кустарниковой растительностью и луговыми ценозами, петрофилы занимают подчиненное положение, а эремофилов практически нет. Лицо фауны составляют автохтонные элементы (арчовый дубонос, арчовая чечевица, бледная завирушка, черногрудая красношейка, расписная синичка, красноспинная горихвостка, индийская пеночка), многие из которых тесно связаны с самым характерным элементом ландшафта — арчовым стлаником. Вторая группа, самая многочисленная, — виды, проникшие в субвысокогорье снизу. Ряд из них — типичные виды среднего яруса гор (горная трясогузка, обыкновенная и бурая оляпки, синяя птица, черногорлая завирушка, седоголовая горихвостка), остальные — широко распространенные, преимущественно лесные птицы, населяющие на больших пространствах равнинные территории, но проникающие и в горы, где многие из них образуют местные подвиды (клест-еловик, обыкновенная пищуха, желтоголовый королек, дрозды — деряба и черный, кедровка).

Слабее в субвысокогорном комплексе представлены выходцы из высокогорья (горный конек, гималайская завирушка, очень редко — краснобрюхая горихвостка). Представители каждой из групп по-разному реагируют на условия обитания в субвысокогорье: если для широко распространенных, равнинных по своему происхождению, видов птиц эти условия близки к пессимальным, то для субвысокогорных и высокогорных птиц это оптимум, ибо именно к этим условиям вырабатывались у них адаптации на протяжении всего хода эволюции.

Формирование летнего орнитологического комплекса в субвысокогорье длится 70—80 сут, со второй декады марта до конца мая. Примерно столько же времени длится обратный переход от летнего орнитокомплекса к зимнему, занимающий период с начала августа до конца второй декады октября. Оновной пролет птиц и весной и осенью проходит на фоне почти полного гнездового комплекса: весной — после прилета основной части гнездящихся видов, осенью — до их отлета. Чистый летний аспект авифауны, состоящий только из гнездящихся видов, существует всего 2 мес — с начала июня до начала августа; он занимает всего 16% годового цикла, т. е. значительно меньше, чем зимний (40%), весенний или осенний миграционные (каждый по 22%).

Период размножения певчих птиц в субвысокогорье длится

около 130 сут, т. е. вдвое дольше времени существования летнего аспекта авифауны. Размножение начинается с середины периода весенних миграций и проходит одновременно с ними, осенние миграции начинаются, когда многие птицы еще кормят птенцов в гнездах. Это наложение во времени размножения и миграций, свойственное и для других мест, в субвысокогорье выражено особенно резко и имеет несомненное адаптивное значение в условиях короткого горного лета.

Взаимоотношения полов, как показали наблюдения над индивидуально помеченными птицами, сложнее, чем принято считать для воробьиных птиц. Различные представители одного и того же вида, в зависимости от обстоятельств, показывают примеры то многолетней привязанности друг к другу членов пары, то, наоборот, очень частой смены партнера. При этом вовсе не обязательно наличие какого-то специального резерва холостых самцов или самок, новый партнер подбирается также из числа занятых в размножении. Отмеченные случаи полигинии у бледной завирушки и обыкновенной горихвостки позволяют предположить более широкое распространение этого типа брачных отношений, а результаты, полученные на бледной завирушке, свидетельствуют о низкой эффективности его как средства интенсификации размножения.

Территориальные связи певчих птиц в условиях субвысокогорья обнаруживают те же общие закономерности, что и у птиц равнинных пространств. Здесь в достаточной степени проявляются обе противоположные тенденции — гнездовой консерватизм старых особей (верность месту прошлогоднего гнездования достигает у многих видов 50—60%) и стремление к расселению (дисперсия) молодых птиц, у которых верность месту вывода редко достигает 8%. Среди взрослых птиц как по проценту возвратов, так и по расстоянию, на которое они возвращаются, более консервативными оказались самцы.

Масштабы послегнездовых кочевок молодняка совпадают с мерой дисперсности при первом гнездовании, а это дает основание полагать, что установление территориальных связей молодых птиц у ряда видов происходит во время послегнездовых кочевок. Существенной чертой дисперсии в горных условиях является генный обмен между разными высотными уровнями при установлении новых территориальных связей молодняка во время так называемых вертикальных миграций.

Характерной чертой распределения гнезд в субвысокогорье является предпочтение склонов восточной и юго-восточной экспозиций, что прослеживается как на древесно-кустарниковых, так и на наземно-гнездящихся птицах. Наиболее заметно это при раннем гнездовании, когда различия в температурном режиме склонов наибольшие.

Как показали наблюдения над мечеными особями, одна

самка способна воспроизвести все разнообразие типов устройства гнезд, свойственное данной популяции. Далеко не во всех случаях место прошлогоднего гнездования занимается прежними хозяевами. Оба факта несколько меняют представление о стереотипности в поведении птиц.

Частота прилетов взрослых птиц к гнезду с кормом как показатель интенсивности кормления птенцов у насекомоядных птиц зависит в основном от величины кормовых объектов, возраста и количества птенцов. Оперившихся птенцов большинство певчих птиц кормит в два-три раза чаще, чем неоперенных, что проверено многократно на одних и тех же особях. Наиболее заметный подъем интенсивности кормления происходит в первую неделю жизни птенцов. Величина выводка на частоту кормления влияет меньше: несмотря на то, что с увеличением выводка увеличивается и количество прилетов с кормом, это второе увеличение, как правило, отстает от первого, и в результате в больших семьях на долю каждого птенца приходится в среднем меньше корма, чем в небольших. Погодные условия влияют не столько на общее число кормлений, сколько на распределение их в течение дня, что приводит к большому разнообразию дневных режимов кормления птенцов.

Продолжительность начальных фаз репродуктивного цикла зависит от времени гнездования: при позднем гнездовании на выбор места и на сооружение гнезда тратится меньше времени, чем при раннем, а пауза между окончанием строительства и откладкой первого яйца сокращается до минимума. Эти и многие другие черты биологии размножения свойственны птицам не только в условиях субвысокогорья.

Однако, несмотря на то, что основные механизмы эволюции, поддерживающие видовую целостность, в горных условиях обнаруживают те же общие закономерности, что и на равнинных территориях, своеобразные условия гор накладывают на размножение птиц целый ряд специфических черт. Так, для суточной активности птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня характерны две основные черты: сокращенность на 2 ч по сравнению с лесной зоной и плавный ход в течение светлого времени суток. Первая черта обусловлена влиянием географической широты, вторая — воздействием абсолютной высоты и вызванной ею специфики горных условий. Сезонная активность закономерно запаздывает с абсолютной высотой: у верхней границы леса птицы начинают гнездиться в среднем на 20 сут позже, чем у нижней, а многие распространенные виды даже позже, чем на широте Москвы. В целом сезон размножения птиц в субвысокогорье сильно сокращен.

Эти два обстоятельства — краткость сезона размножения и сокращенность времени суточной активности в период вы-

кармливания птенцов — привели к своему способу поддержания численности вида, в корне отличающемуся от северных аналогов субвысокогорья. Так, у субарктических певчих птиц, по данным ряда авторов и прежде всего Н. Н. Данилова (1966), наблюдается повышенная по сравнению с умеренными широтами величина кладки при явно моноцикличном способе размножения. Для гнездящихся же в субвысокогорье певчих птиц в силу сокращенного «рабочего дня» увеличение кладки оказалось нецелесообразным, поскольку возможности увеличения выводка здесь ограничены. И обитатели субвысокогорья «избрали» иной путь адаптации — полицикличность размножения при явно сниженной величине кладки. Можно предположить, что этот второй путь имеет довольно широкое распространение и в систематическом и в географическом плане: во всех случаях, когда увеличение самой кладки по тем или иным причинам нецелесообразно или даже невозможно (например, у систематических групп с четко ограниченным числом яиц в кладке), птицы прибегают к полициклическому способу размножения.

Поэтому, несмотря на короткий вегетационный период, для многих обитателей субвысокогорья характерна полицикличность размножения. Основной принцип всех эколого-этологических адаптаций, направленных на достижение полициклии, — максимальная экономия времени, что достигается сокращением и наложением отдельных этапов и циклов. Общая продолжительность сезона размножения увеличивается за счет частичного совмещения процессов размножения и миграций, как весенних, так и осенних; некоторую экономию времени дает наложение конца гнездового периода на начало линьки. Но наибольшее значение имеет сокращение подготовительной части гнездового периода при повторном гнездовании и наложение его на послегнездовую фазу предыдущего репродуктивного цикла. У большинства видов такое совмещение дает экономию времени около 2 нед, а у арчового дубоноса, у которого практически весь второй репродуктивный цикл проходит на фоне докармливания молодняка первого выводка, эта экономия достигает почти 2 мес.

Третий репродуктивный цикл еще более совмещается по времени с предыдущим: гнездо для третьей кладки самка бледной завирушки начинает строить еще когда птенцы второго выводка полуоперены, а первое яйцо третьей кладки появляется в день их вылета.

Такое совмещение соседних репродуктивных циклов возможно благодаря четкому разделению функций между родителями: самец полностью принимает на себя заботу о предыдущем выводке, а самка переключается на новое гнездование. Надо сказать, что самцы насекомоядных птиц в условиях суб-

высокогорья кормят птенцов не реже, чем самки. Особенно велика их роль в первые дни жизни птенцов, когда самка большую часть времени обогревает их, а также после вылета выводка из гнезда, когда самка начинает вторую кладку. В этой фазе репродуктивного цикла инстинкт кормления развит у самцов сильнее, чем у самок, у которых он блокируется потребностью откладывать и насиживать новую кладку. Об этом же говорят довольно частые случаи выкармливания самцами некоторых видов чужих птенцов.

Величина кладки в условиях субвысокогорья зависит от погодных условий данного сезона и от времени откладки яиц. Направление изменчивости может быть прямо противоположным в один и тот же год у разных видов. Наибольшая кладка у большинства видов в июне, в том числе у видов, приступающих к гнездованию в начале мая и даже в конце апреля. По-видимому, раннее гнездование в данном случае следует рассматривать как приспособление к максимальному использованию короткого лета, обеспечивающее возможность второго репродуктивного цикла.

Успешность размножения большинства видов колеблется в пределах 40—60%, лишь у некоторых вьюрков она ниже (клест-еловик — всего 16%). Основной лимитирующий фактор — хищники, которые уничтожают содержимое 29,3% жилых гнезд (75% всех погибших). От непогоды гибнет всего 0,8% гнезд, что свидетельствует о хорошей адаптированности к местным климатическим условиям. Плотное насиживание самкой кладки и обогревание птенцов — надежная защита от низких температур, снега и дождя. Но в сочетании с фактором беспокойства те же погодные условия оказываются губительными для птенцов или яиц. Характернейшая черта размножения птиц в субвысокогорье — очень точная сбалансированность времени обогрева птенцов с неблагоприятными погодными условиями. Здесь практически отсутствуют какие бы то ни было «допуски»: даже кратковременное нарушение этого баланса в условиях низких температур и частых осадков ведет к гибели потомства. Поэтому фактор беспокойства в субвысокогорье играет гораздо большую отрицательную роль, чем в условиях более мягкого климата равнин.

Обнаружена большая индивидуальная изменчивость практически всех экологических показателей, размах которой говорит о необходимости большого серийного накопления фактов по вопросу размножения птиц, — будь то птерилозис пуховых птенцов, место расположения гнезда, состав корма или величина кладки.

Географическая изменчивость экологических показателей на популяционном уровне (в пределах Тянь-Шаня и Памиро-Алая) развита слабо, основное ее направление — с северо-вос-

тока на юго-запад, что совпадает с направлением общей смены ландшафтов (от сибирского типа до центрально-азиатского).

На подвидовом уровне изменчивость выражена намного лучше. При сравнении горных и равнинных подвидов выявлены наиболее четкие различия сроков пения и гнездования, мест устройства гнезд, суточной активности и величины кладки.

Наибольшие различия обнаружены на видовом уровне, т. е. биология размножения автохтонов субвысокогорья имеет ряд важных отличий по сравнению с близкими, но более низкогорными или даже равнинными видами, обитающими в настоящее время в субвысокогорье. Во-первых, более продолжительное пребывание в субвысокогорье (они либо оседлы, либо раньше прилетают и позже улетают). Во-вторых, растянутость сроков гнездования и полицикличность размножения (низкогорные аналоги имеют в лучшем случае меньшую склонность к полицикличности, а то и вовсе одну кладку). В-третьих, субвысокогорные представители — относительно худшие певцы, песни их обычно короче и тише, а некоторые наиболее характерные для этих высот виды вообще не поют. В-четвертых, плодовитость типичных субвысокогорных видов выше по сравнению с близко родственными, но не горными или более низкогорными видами, в том числе выше не только величина кладки, но и успешность гнездования.

Названные различия в экологических показателях вместе с известными морфологическими признаками могут служить основанием для выделения этих видов в ранг подрода (лесные и горные завирушки, обычные и наземные горихвостки, ширококлювые и узкоклювые пеночки, красные и розовые чечевицы).

В целом изменчивость экологических показателей параллельна изменчивости морфологических признаков и является хорошим подтверждением непрерывности процесса формообразования. Формирование тянь-шаньских подвидов птиц проходило и проходит под воздействием двух, не всегда одинаково действовавших факторов — абсолютной высоты, влияющей на окружающую экологическую обстановку, и географической широты местности, обусловливающей короткий период суточной активности в сезон размножения. Гипсоморфный эффект размножения птиц (Степанян, 1970) — также результат этого двойного воздействия, причем влияние широты в данном случае заметно сильнее, так как воздействие абсолютной высоты значительно нивелируется наблюдающейся постоянной дисперсией молодых птиц, причем не только по горизонтали, но и по вертикали. Последнее свидетельствует об отсутствии генетической изоляции населения птиц на разных высотных уровнях.

Сопоставление адаптивных особенностей размножения птиц на популяционном, подвидовом и видовом уровнях позволяет выявить основные пути становления горных форм. Хорошо заметно, как отдельные особенности и свойства (например, места и способы устройства гнезд, сроки гнездования, величина кладки), будучи на популяционном уровне лабильными и, по-видимому, представляя собой лишь модификационные черты, становятся на подвидовом и особенно видовом уровнях непременными атрибутами соответствующих форм. Их генетическая детерминированность в этом случае несомненна.

Сказанное дает основание полагать, что насколько динамичны во времени процессы орогенеза, настолько постоянны эволюционные тенденции, приводящие к появлению новых и новейших популяций — носителей адаптаций к жизни в горных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямов И. А. Птицы долины озера Ранг-куль на Памире. Душанбе, 1961.

Абдусалямов И. А. Птицы горного Зеравшана. Душанбе, 1964.

Абдусалямов И. А. Фауна Таджикской ССР. Т. 19, ч. 2. Птицы. Душанбе, 1973.

Абдусалямов И. А. Фауна Таджикской ССР. Т. 19, ч. 3. Птицы. Душанбе, 1977.

Агаханянц О. Е. Основные проблемы физической географии Памира. Ч. 1. Душанбе, 1965.

Адольф А. Т. К биологии размножения крапивника. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1970, № 394, с. 173—179.

Алекнонис А. Места гнездостроения лесных птиц юго-западной части Литовской ССР в 1958—1971 гг. — В кн.: Тезисы докл. VIII Прибалт. орнитол. конф. Таллин, 1972, с. 3—5.

Алфераки С. Н. Кульджа и Тянь-Шань. — Зап. ИРГО по общ. географии, 1891, т. 23, № 2.

Аникин В. И. К вопросу о биологическом значении пения птиц. — В кн.: Тезисы докл. конф. молодых ученых Горьковск. ун-та. Секция биол. наук. Горький, 1966, с. 43—45.

Аникин В. И., Парахин Г. А. О пении самок зябликов. — В кн.: Орнитология. Вып. 7. М., 1965, с. 456.

Аникин В. И., Парахин Г. А. Некоторые результаты кольцевания птенцов зяблика в Копосовской дубраве г. Горького. — Учен. зап. Горьковск. гос. пед. ин-та, 1967, вып. 66, с 222—227.

Артемьев Ю. Т., Попов В. А. Семейство дроздовые. — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 70—93.

Ахмедов К. Р. Птицы населенных пунктов Юго-Западного Таджикистана. — Учен. зап. Сталинабад. гос. жен. пед. ин-та, 1957, № 1, с. 27—100.

Бардин А. В. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus borealis* Selys-Longcamps). — Вестник ЛГУ, 1975, № 9, с. 24—34.

Бардин А. В. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (*Paridae, Aves*). Автореф. канд. дис. Л., 1975.

Батырова М. А., Батыров Б. Х. К изучению биологии закаспийского седоголового щегла (*Carduelis carduelis subcaniceps* Zar.). — Науч. тр. Самарканд. ун-та, 1966, вып. 156, с. 75—81.

Беме Л. Б. Певчие птицы. М., 1952.

Беме Л. Б. Семейство вьюрковые. — В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 5. М., 1954, с. 181—306.

Беме Р. Л. Размножение птиц в горах и на равнине. — В кн.: Орнитология. Вып. 9. М., 1968, с. 27—48.

Беме Р. Л. Птицы гор Южной Палеарктики. — М., 1975.

Берман Д. И., Колонин Г. В. О гнездовании гималайского вьюрка в Туве. — В кн.: Орнитология. Вып. 6. М., 1963, с. 268—271.

Благосклонов К. Н. О значении освещенности гнезда у птиц-дуплогнездников. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1970, № 3, с. 45—47.

Блюменталь Т. И., Зимин В. Б. Широтные географические различия в особенностях размножения и линьки у трех видов *воробьиных птиц* в Прибалтике. — В кн.: Мат-лы 6-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1966, с. 15—17.

Божко С. И. Материалы по размножению и питанию пеночек в пригородных парках Ленинграда. — Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1958, № 15, вып. 3, с. 81—92.

Божко С. И., Андреевская В. С. К экологии пищухи в парках окрестностей Ленинграда. — В кн.: Орнитология. Вып. 3. М., *1960*, с. *430—433*.

Болотников А. М., Каменский Ю. Н. и др. Адаптивное значение прерывистой инкубации в период яйцекладки у птиц. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 81—83.

Болотников А. М., Шураков А. И. и др. Адаптивное значение прерывистой инкубации в период яйцекладки. — *Учен. зап. Пермск. пед. ин-та*, 1969, вып. 69, с. 50—66.

Болотников А. М., Шураков А. И., Федотова Л. Я. О начальных этапах насиживания у воробьиных птиц Камского Предуралья. — Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1968, вып. 58, с. 63—70.

Большаков В. Н. Пути *приспособления* мелких млекопитающих к горным условиям. М., 1972.

Бородихин И. Ф. К экологии синей *птицы*. — *Тр. Ин-та зоол.* АН КазССР, 1960, т. 13, с. 181—184.

Бородихин И. Ф. Птицы Алма-Аты. Алма-Ата, 1968.

Бородихин И. Ф. Семейство оляпковые. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата, 1970, с. 405—415.

Бородихин И. Ф. Семейство *пищуховые*. — В *кн.*: Птицы Казахстана. Т. 4. Алма-Ата, 1972, с. 322—333.

Бровкина Е. Т. Материалы к биологии размножения *дроздов*. — *Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та*, 1959, т. 104, вып. 8, с. 227—257.

Быков Б. А. О верхней границе леса в Тянь-Шане. — В кн.: Высокогорная геоэкология. *М., 1976*, с. 49—52.

Васильев Г. А. К вопросу о возможном терморегуляторном значении некоторых периодических явлений *в жизни птиц*. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1947, № 1, с. 155—176.

Васильев Г. А. Новое в теории терморегуляторного значения брачного поведения самцов птиц. — Охрана природы, 1948, № 5, с. 40—47.

Винокуров А. А. К биологии туркестанской черногорлой завирушки.— *Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1960а, т. 13*, с. 184—186.

Винокуров А. А. Материалы по пролету птиц в верховьях р. Текес (Центральный Тянь-Шань). — В кн.: Миграции животных. Вып. 3. М., *1960б*, с. *175—184*.

Винокуров А. А. К биологии некоторых воробьиных птиц Центрального Тянь-Шаня. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, *1961*, т. 15, с. 40—45.

***Владышевский* Д. В.** К вопросу о защитных свойствах различных древесно-кустарниковых пород для открытогнездящихся птиц. — Зб. праць зоол. музею АН УРСР, *1962*, № *31*, с. *101—103*.

Воинственский М. А. Пищухи, поползни, синицы УССР. Киев, 1949, с. 696—797.

Волчанецкий И. Б. Семейство славковые (часть). — В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 6. М., 1954, с. 330—388.

Воробьев К. А. Зимнее гнездование клестов. — Природа, 1955, № 6, с. 107.

Воробьев К. А. Поездка на Тянь-Шань. — Охота и охотн. хоз-во, 1967, № 7, с. 36—37.

Воробьев К. А. Некоторые результаты орнитологических исследований в Гиссарском хребте. — В кн.: Орнитология. Вып. 9. М., 1968, с. 164—168.

Воронцов Е. М. Миграции птиц и гнездовой консерватизм. — В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, 1961, с. 261—262.

Воронцов Е. М. О гнездовом консерватизме у птиц. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 1. Львов, 1962, с. 72.

Воронцов Е. М. О гнездовом консерватизме и микропопуляциях у птиц. — В кн.: Проблемы орнитологии. Львов, 1964, с. 164—167.

Высокогорная геоэкология. (Доклады к полевому собранию по высокогорной геоэкологии. XXIII Международный географический конгресс). М., 1976.

Выходцев И. В. Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). М., 1956.

Гаврилов Э. И. О гнездовой биологии гималайского вьюрка в Заилийском Алатау (Тянь-Шань). — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972б, с. 228—233.

Гаврилов Э. И. О биологии черногорлой завирушки в Заилийском Алатау (Тянь-Шань). — Тр. заповедников Казахстана, 1973, т. 3, с. 59—71.

Гаврилов Э. И. Роды: арчовый дубонос и чечевица. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 5. Алма-Ата, 1974, с. 208—216.

Гаврилов Э. И., Долгушин И. А., Родионов Э. Ф. О биологии арчовой чечевицы в Заилийском Алатау. — В кн.: Орнитология. Вып. 9. М., 1968а, с. 149—157.

Гаврилов Э. И., Долгушин И. А., Родионов Э. Ф. Гнездовая биология расписной синички в Заилийском Алатау. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968б, т. 29, с. 32—40.

Гаврилов Э. И., Ковшарь А. Ф. Первое нахождение гнезда красного вьюрка. — Вестник АН КазССР, 1967, № 9, с. 87—88.

Гаврилов Э. И., Ковшарь А. Ф. О двукратном гнездовании птиц в высокогорье Тянь-Шаня. — В кн.: Мат-лы 1-й науч. конф. молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата. 1968а, с. 306—307.

Гаврилов Э. И., Ковшарь А. Ф. О биологии скальной чечевицы. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968б, т. 29, с. 42—50.

Гаврилов Э. И., Ковшарь А. Ф. О биологии размножения красноспинной горихвостки. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972, с. 234—241.

Гаврилов Э. И., Родионов Э. Ф. О гибели птичьих гнезд. — В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965, с. 81—82.

Гаврилов Э. И., Родионов Э. Ф. Первое нахождение обыкновенной горихвостки на гнездовье в Тянь-Шане. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29, с. 219.

Гасан-Гусейнов М. Г. Особенности суточных и сезонных ритмов пения и роста птиц в разных высотных поясах Восточного Кавказа. Автореф. канд. дис. М., 1973.

Гвоздецкий Н. А. Физико-географическое районирование СССР для целей сельского хозяйства. — В кн.: Мат-лы к 3-му съезду Геогр. общества СССР. Л., 1959.

Гептнер В. Г. Интенсивность пения некоторых птиц. — В кн.: Орнитология. Вып. 1. М., 1958, с. 131—143.

Горчаковская Н. Н. Род дубонос. — В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 5. М., 1954, с. 160—181.

Губин Б. М., Губина О. М. К биологии горного конька в Таласском

Алатау (Западный Тянь-Шань). — В кн.: Заповеднику Аксу-Джабаглы 50 лет. Алма-Ата, 1976, с. 123—138.

Губин Б. М., Немков В. А. К биологии туркестанской горихвостки-чернушки в Западном Тянь-Шане. — В кн.: Физиология и популяционная экология животных. (Межвузовский научный сборник). Вып. 5. Саратов, 1976, с. 163—174.

Давыдова А. С. Географическая изменчивость суточной активности пения вьюрковых. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 180—183.

Даль С. К. К изучению фауны наземных позвоночных системы Зеравшанского и Туркестанского хребтов. — Тр. Узбекск. ун-та, 1936, т. 7, с. 85—133.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск, 1966.

Данилов Н. Н. Сезонность размножения птиц в Субарктике. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 25, с. 111—118.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Спб., 1871.

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. 6. Птицы. М.—Л., 1940.

Дементьев Г. П. Зимнее гнездование клестов в Московской области. — Сов. охотник, 1941, № 4.

Денисова М. Н. Сравнительная характеристика суточной активности пения некоторых семейств птиц. — В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, 1961, с. 177—179.

Денисова М. Н. О типах суточной активности у некоторых воробьиных. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 1. Львов, 1962, с. 124—125.

Дерим-Оглу Е. Н. Поведение пищухи (*Certhia familiaris* L.) в гнездовой период. — Тр. по экол. и систематике животных (Орехово-Зуевский пед. ин-т). Вып. 2. М., 1961, с. 75—79.

Долгушин И. А. Об изученности экологии птиц СССР. — В кн.: Современные проблемы орнитологии. Фрунзе, 1965, с. 209—222.

Долгушин И. А., Гаврилов Э. И., Родионов Э. Ф. О гнездовой биологии арчового дубоноса в Казахстане. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29, с. 19—31.

Дольник В. Р. О врожденных компонентах инстинктивной деятельности птиц в гнездовой период. — Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1960, № 21, вып. 4, с. 101—112.

Дубовик А. А. Осеннее формирование пар у уток. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 218—220.

Дымин В. А. Об изменении мест гнездования у некоторых видов птиц Зейско-Буреинской равнины. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 214—215.

Ефремов В. Д., Паевский В. А. Поведение насиживания и наседные пятна у пяти видов птиц рода *Sylvia*. — Зоол. журн., 1973, т. 52, № 5, с. 721—728.

Железняков Д. Ф. Материалы к орнитофауне Чирчик-Ангренского водораздела. — Тр. САГУ. Новая серия. Вып. 13, биол. науки. Кн. 4, орнитология, 1950, с. 25—51.

Железняков Д. Ф., Колесников И. И. Фауна позвоночных Горно-лесного заповедника. — Тр. Горно-лесного заповедника, 1958, вып. 1, с. 94—117.

Желнин В. А. К биологии размножения птиц. — В кн.: Тезисы 2-й Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2. М., 1959, с. 33—34.

Зарудный Н. А. Птицы Псковской губернии. Спб., 1910.

Зарудный Н. А. Заметки по орнитологии Туркестана. — Орнитол. вестник, 1912, № 1—3, с. 197—228.

Зарудный Н. А., Кореев Б. П. Орнитологическая фауна Семиреченско-

го края. — Мат-лы к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоологии, 1906, вып. 7, с. 146—247.

Зацепина Р. А. Семейство славковые. — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 94—133.

Зимин В. Б. О гнездовании лесной завирушки (*Prunella modularis* L.) в лесах Карелии. — Учен. зап. Карельск. пед. ин-та, 1966, т. 19, с. 96—100.

Зимин В. Б. Значение фаутности древостоя для гнездования птиц. — Тр. заповедника «Кивач», 1969, вып. 1, с. 103—114.

Зимин В. Б. Особенности гнездостроения открытогнездящихся деидрофильных птиц Южной Карелии. — В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974, с. 7—32.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В. Совмещение сроков размножения и линьки у некоторых воробьиных птиц Южной Карелии. — В кн.: Науч. конф. биологов Карелии, посв. 250-летию АН СССР. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1974, с. 21—23.

Зимина Р. П. К экологии кедровок и клестов в ельниках Северного Тянь-Шаня. — Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1954, вып. 60, (Работы Тянь-Шаньской физ.-геогр. станции), № 4, с. 179—194.

Зимина Р. П. Верхняя граница леса и субальпийский пояс в горах юга СССР и прилежащих стран. — В кн.: Актуальные вопросы советской географической науки. М., 1972, с. 45—49.

Злотин Р. И. Жизнь в высокогорьях. М., 1975.

Иванов А. И. Птицы Таджикистана. М.—Л., 1940.

Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. М.—Л., 1969.

Иванов А. И. Каталог птиц СССР. М.—Л., 1976.

Иванов В. Г., Чунихин С. П. Особенности размножения птиц в высокогорье Центрального Кавказа. — Учен. зап. Кабардино-Балкарск. ун-та, 1961, вып. 10, с. 193—198.

Иващенко А. А., Ковшарь А. Ф. Гнездостроение у желчной овсянки. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 252—256.

Иващенко А. А., Ковшарь А. Ф. Новое нахождение гнезд краснокрылого чечевичника. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972, с. 333.

Ивлиев В. Г., Соколов Б. В. Семейства синицевые и пищуховые. — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 48—66.

Иноземцев А. А. О питании лесного конька. — Агробиология, 1960, с. 43—45.

Иноземцев А. А. Об экологии синицы — московки (*Parus ater ater* L.). — Зоол. журн., 1961, вып. 12, с. 1862—1867.

Иноземцев А. А. Оценка степени воздействия лесного конька на фауну беспозвоночных в гнездовой период. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1962, № 2, с. 55—57.

Иноземцев А. А. Питание и другие особенности экологии королька и крапивника в Московской области. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, № 3, с. 64—72.

Ирисов Э. А., Стахеев В. А. Особенности гнездостроения у некоторых воробьиных на разных высотах Алтая и его предгорий. — В кн.: Мат-лы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2. М., 1974, с. 60—62.

Исаков Ю. А. Элементарные популяции у птиц. — Тр. Центр. бюро кольцев., 1948, вып. 7, с. 48—67.

Исаков Ю. А., Немцев В. В. О занятии птицами постоянных гнездовых участков и старых гнезд. — В кн.: Третья экологическая конф. Тезисы докл. Ч. 3. Киев, 1954, с. 55—56.

Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, 1950.

Карасев М. А. Гнездование горихвостки в жилом помещении. — Природа, 1955, № 12.

Касаткин В. И. О суточной активности птиц в гнездовой период в условиях Заполярья. — Зоол. журн., 1963, вып. 2, с. 303—306.

Кашкаров Д. Н., Жуков А. Н., Станюкович К. В. Холодная пустыня Центрального Тянь-Шаня. Л., 1937.

Кириков С. В. О связях между клестами (*Loxia curvirostra* L.) и некоторыми хвойными породами. — Изв. АН СССР. Отд. биол. наук, 1940, с. 359—376.

Климат Казахстана. Л., 1959.

Клитин А. Н. О находке гнезда московки в норе лесной мыши. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972.

Ковшарь А. Ф. К экологии птиц высокогорных поясов Западного Тянь-Шаня. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 2. Львов, 1962а, с. 30—31.

Ковшарь А. Ф. Опыт изучения питания птенцов некоторых представителей авифауны высокогорья Западного Тянь-Шаня. — В кн.: Вопросы экологии. Т. 4. Киев, 1962б, с. 119—121.

Ковшарь А. Ф. К экологии райской мухоловки (Таласский Алатау). — В кн.: Орнитология. Вып. 4. М., 1962в, с. 234—236.

Ковшарь А. Ф. Осенний пролет птиц в заповеднике Аксу-Джабаглы.— В кн.: Орнитология. Вып. 6. М., 1963, с. 360—363.

Ковшарь А. Ф. Птицы высокогорья западной части Таласского Алатау. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964а, т. 24, с. 121—141.

Ковшарь А. Ф. О раннем гнездовании полевого жаворонка в Таласском Алатау. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964б, т. 24, с. 215.

Ковшарь А. Ф. Дополнения к фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы. — Тр. заповедника Аксу-Джабаглы, 1965а, вып. 2, с. 237—246.

Ковшарь А. Ф. К биологии размножения славок в Западном Тянь-Шане. — Там же, 1965б, с. 246—254.

Ковшарь А. Ф. К биологии размножения белобрюхой оляпки в Западном Тянь-Шане. — Там же, 1965в, с. 254—257.

Ковшарь А. Ф. Влияние весенних похолоданий на птиц предгорий Таласского Алатау. — В кн.: Орнитология. Вып. 7. М., 1965г., с. 474—476.

Ковшарь А. Ф. О зимующих птицах западной части Таласского Алатау. — В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965д, с. 176—177.

Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата, 1966а.

Ковшарь А. Ф. Авифаунистические особенности крайнего северо-запада Тянь-Шаня. — В кн.: Четвертая межвузовская зоогеографическая конференция. Одесса, 1966б, с. 130—131.

Ковшарь А. Ф. Расселение семян арчи птицами. — В кн.: Охрана и рациональное использование ресурсов дикой живой природы. Алма-Ата, 1966в, с. 199—200.

Ковшарь А. Ф. Синяя птица в Западном Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 8. М., 1967а, с. 236—244.

Ковшарь А. Ф. О гнездовании рыжешейной синицы в Западном Тянь-Шане. — Там же, 1967б, с. 359—360.

Ковшарь А. Ф. Опыты по привлечению синиц на гнездование в арчовые леса Западного Тянь-Шаня. — В кн.: Мат-лы 1-й науч. конф. молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата, 1968, с. 351.

Ковшарь А. Ф. Об изученности гнездовой жизни воробьиных птиц Тянь-Шаня. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 296—301.

Ковшарь А. Ф. О гнездовой биологии ястребиной славки в Западном Тянь-Шане. — В кн.: Мат-лы 2-й науч. конф. молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата, 1970а, с. 372—374.

Ковшарь А. Ф. Семейство мухоловковые. — В кн.: Птицы Казахстана Т. 3. Алма-Ата, 1970б, с. 424—452.

Ковшарь А. Ф. Род синяя птица. — Там же, 1970в, с. 497—505.

Ковшарь А. Ф. О величине кладки у воробьиных птиц в Тянь-Шане. Зоол. журн., 1971, вып. 4, с. 553—560.

Ковшарь А. Ф. Материалы по гнездованию птиц в Кунгей-Алатау. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972а, с. 343—345.

Ковшарь А. Ф. *Об эффективности размножения горных воробьиных.* — Экология, 1972б, № 4, с. 53—57.

Ковшарь А. Ф. Роды: пеночка и бурая пеночка. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 4. Алма-Ата, 1972в, с. 14—57.

Ковшарь А. Ф. Роды: камышевка, тонкоклювая камышевка и сверчок. — Там же, 1972г, с. 75—146.

Ковшарь А. Ф. Описание пуховых птенцов некоторых горных воробьиных. — Зоол. журн., 1974а, вып. 1, с. 140—142.

Ковшарь А. Ф. Роды: клест и горный вьюрок. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 5. Алма-Ата, 1974б, с. 320—331, 344—362.

Ковшарь А. Ф. Сроки гнездования воробьиных птиц в Западном Тянь-Шане. — В кн.: *Мат-лы 6-й Всесоюз. орнитол. конф.* Ч. 2. М., 1974в, с. 67—68.

Ковшарь А. Ф. Трехкратное гнездование бледной завирушки (*Prunella fulvesens* Sev.) в высокогорье Тянь-Шаня. — Зоол. журн., 1975, вып. 11, с. 1737—1739.

Ковшарь А. Ф. Об экологии джунгарской гаички (*Parus songarus* Sev.). — Вестник зоол., 1976а, № 3, с. 34—39.

Ковшарь А. Ф. Летне-осеннее гнездование клестов на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофага к условиям существования. — Экология, 1976б, № 3, с. 94—97.

Ковшарь А. Ф. Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод изучения биологии птиц. — В кн.: *Миграции птиц в Азии.* Алма-Ата, 1976в, с. 227—232.

Ковшарь А. Ф. Субвысокогорье Тянь-Шаня как переходная полоса от лесных орнитокомплексов к высокогорным. — Вестник АН КазССР, 1977а, № 9, с. 62—69.

Ковшарь А. Ф. О двух репродуктивных циклах у арчового дубоноса. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1977б, № 2, с. 25—29.

Ковшарь А. Ф. Интенсивность пения птиц в субвысокогорье Тянь-Шаня и ее связь с фазами репродуктивного цикла. — В кн.: 7-я Всесоюз. орнитол. конф. Тезисы докл. Кн. 2. Киев, 1977в, с. 19—22.

Ковшарь А. Ф. Совмещение сроков размножения и линьки у певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня. — Там же, 1977г, с. 258—259.

Ковшарь А. Ф. Полицикличность размножения певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня. — Зоол. журн., 1977д, вып. 7, с. 1071—1076.

Ковшарь А. Ф. О некоторых редких птицах казахстанской части Тянь-Шаня. — В кн.: Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977е, с. 190—193.

Ковшарь А. Ф. Большой пестрый дятел в Заилийском Алатау. — В кн.: Орнитология. Вып. 13. М., 1977ж, с. 190.

Ковшарь А. Ф. Смена сезонных аспектов авифауны у верхней границы леса в Заилийском Алатау (Тянь-Шань). — В кн.: 2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978а, с. 34—37.

Ковшарь А. Ф. О вертикальных перемещениях птиц в горах. — Там же, 1978б, с. 124—127.

Ковшарь А. Ф. Саксаульная сойка, синяя птица, райская мухоловка и расписная синичка. — В кн.: Красная книга Казахской ССР. Ч. 1. Позвоночные животные. Алма-Ата, 1978в, с. 157—166.

Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (очерки летней жизни фоновых видов). Алма-Ата, 1979а.

Ковшарь А. Ф. Кормление чужих птенцов у певчих птиц. — В кн.: Всесоюз. конф. «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд, 1979б, с. 105—106.

Ковшарь А. Ф. О трех уровнях изучения экологии гнездования птиц. — Там же, 1979в, с. 106—107.

Ковшарь А. Ф., Гаврилов Э. И. Биология размножения сибирского дрозда-дерябы в Тянь-Шане. — Тр. заповедников Казахстана, 1973, т. 3, с. 41—59.

Ковшарь А. Ф., Гаврилов Э. И., Родионов Э. Ф. О биологии тусклой зарнички. — В кн.: Орнитология. Вып. 11. М., 1974, с. 253—268.

Ковшарь А. Ф., Иващенко А. А., Губин Б. М. Материалы по экологии горной славки в Таласском Алатау. — В кн.: Заповеднику Аксу-Джабаглы 50 лет. Алма-Ата, 1976, с. 139—150.

Ковшарь А. Ф., Левин А. С. Очерк экологии гнездового периода седоголовой горихвостки. — Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1975, № 5, с. 48—57.

Ковшарь А. Ф., Мальцева С. М. Биология размножения зеленой пеночки в Заилийском Алатау (Тянь-Шань). — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1978, т. 38, с. 7—19.

Ковшарь А. Ф., Некрасов Б. В. О подъязычных мешках вьюрковых птиц. — В кн.: Орнитология. Вып. 8. М., 1967, с. 320—326.

Ковшарь А. Ф., Рукина А. К. Биология размножения певчей славки в Западном Тянь-Шане. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29, с. 58—63.

Ковшарь А. Ф., Жуйко Б. П., Пфеффер Р. Г., Белялов О. В. Некоторые орнитологические находки в Заилийском Алатау. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1978, т. 38, с. 115—119.

Козлова Е. В. Оседлые и кочующие птицы южных склонов Гиссарского хребта. — Тр. ЗИН АН СССР, 1949, т. 8, вып. 4, с. 750—782.

Козлова Е. В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. — Тр. ЗИН АН СССР, 1952, т. 9, вып. 4, с. 964—1028.

Козлова Е. В. Родственные отношения между видами завирушек семейства *Prunellidae* и возможная история их расселения. — Зоол. журн., 1966, вып. 5, с. 706—716.

Козлова Е. В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л., 1975.

Корелов М. Н. Фауна позвоночных животных Бостандыка. — В кн.: Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. Алма-Ата, 1956а, с. 259—325.

Корелов М. Н. Материалы к авифауне хребта Кетмень (Тянь-Шань). — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1956б, т. 6, с. 109—157.

Корелов М. Н. Список птиц и орнитогеографические районы Северного Тянь-Шаня. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1961, т. 15, с. 55—103.

Корелов М. Н. Изменения границ ареалов южных видов птиц в Северном Тянь-Шане. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1964, т. 24, с. 143—155.

Корелов М. Н. Род славка. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 4. Алма-Ата, 1972, с. 153—204.

Корелов М. Н. Род канареечный вьюрок. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 5. Алма-Ата, 1974, с. 251—258.

Королькова Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., 1963.

Коханов В. Д., Гаев Ю. Г. Материалы по экологии клестов в Мурманской области. — Тр. Кандалакшск. заповедника, 1970, вып. 8, с. 236—274.

Коханов В. Д., Татаринкова И. П., Чемякин Р. Г. Материалы по биологии скандинавского горного конька. — Тр. Кандалакшск. заповедника, 1970, вып. 8, с. 275—291.

Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. — Зап. ИРГО по общей географии, 1888, т. 19.

Крылов Д. Г. Особенности фауны птиц Сарыджазских сыртов (Центральный Тянь-Шань). — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 323—326.

Кузнецов А. А. К биологии птиц высокогорья Киргизского хребта. — В кн.: Орнитология. Вып. 5. М., 1962, с. 215—242.

Кузнецов А. А. О птицах высокогорья Алтая. — В кн.: Орнитология, Вып. 8. М., 1967, с. 262—266.

Кузьмина М. А. Материалы по птицам Западного Алтая. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1953, т. 2, с. 80—104.

Кукиш А. И. Линька белой (*Motacilla alba* L.) и желтой (*Motacilla flava* L.) трясогузок в Ленинградской области. — Вестник ЛГУ, 1974, № 15, с. 20—25.

Кыдыралиев А. Гнездование птиц в Центральном Тянь-Шане. — Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 1957, вып. 6, с. 85—96.

Кыдыралиев А. К. Размножение краснобрюхой горихвостки в Центральном Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 2. М., 1959а, с. 209—213.

Кыдыралиев А. Материалы по птицам высокогорий Центрального Тянь-Шаня. — В кн.: Тезисы докл. 2-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1959б, с. 68—69.

Кыдыралиев А. К. Птицы высокогорий Центрального Тянь-Шаня. — Изв. АН КиргССР. Сер. биол. наук, 1961, № 1, с. 5—17.

Кыдыралиев А. Бледная завирушка в Центральном Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 4. М., 1962, с. 256—259.

Кыдыралиев А. Биология гималайской завирушки в Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 7. М., 1965, с. 200—202.

Кыдыралиев А. Новые данные по гнездованию некоторых птиц в Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972, с. 352—356.

Лаханов Ж. Гнездовая жизнь некоторых птиц Юго-Западных Кызылкумов и их распределение по биотопам. Автореф. канд. дис. Самарканд, 1967.

Леонович В. В. К биологии малоизученных птиц Таджикистана. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962, № 2, с. 121—124.

Лихачев Г. Н. Редко гнездящиеся в искусственных гнездовьях птицы. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, № 3, с. 25—34.

Лихачев Г. Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР. — В кн.: Орнитология. Вып. 8. М., 1967, с. 165—174.

Лобачев Ю. С. Гибель кладок и птенцов у некоторых воробьиных птиц в горах Каржантау (Западный Тянь-Шань). — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 377—379.

Лоскот В. М. О биологическом значении пения птиц. — В кн.: Тезисы докл. 2-й Всесоюз. орнитол. конф. студ.-биологов, посвящ. памяти Ж. Ламарка и Ч. Дарвина. М., 1959, с. 47—48.

Лоскот В. М. Некоторые особенности гнездостроения у каменок. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 380—382.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957.

Львов Б. Ф. Распределение птичьих гнезд в зависимости от времени гнездования в лесных биотопах. — В кн.: Вторая науч. конф. зоологов пед. ин-тов РСФСР. Тезисы докл. Краснодар, 1964, с. 189—191.

Мальчевский А. С. Теория гнездовой территории у птиц. — Естествознание в школе, 1946, № 5, с. 31—46.

Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц. — Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1957, № 9, вып. 2, с. 58—70.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., 1959.

Мальчевский А. С. Явление пересмешничества. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 2. Львов, 1962, с. 81.

Мальчевский А. С. К вопросу о голосовой имитации у птиц. — В кн.: Сложные формы поведения. М.—Л., 1965, с. 139—144.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц. — Зоол. журн., 1968, вып. 6, с. 833—842.

Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций птиц. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 1. Ашхабад, 1969, с. 111—124.

Мальчевский А. С. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц. — В кн.: Ориентация и территориальные связи популяций птиц. Рига, 1973, с. 73—84.

Мальчевский А. С. Отношение животных к территории как фактор эво-

люции (на примере птиц). — Вестник ЛГУ, 1974а, № 3. Биология, вып. 1, с. 5—15.

Мальчевский А. С. Степень постоянства и подвижности территориальных связей птиц как фактор эволюции. — В кн.: Мат-лы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1974б, с. 37—39.

Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц. — Зоол. журн., 1953, вып. 2, с. 277—282.

Мартынов Е. Н. Нетипичное гнездование птиц под Ленинградом. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972, с. 365—367.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по млекопитающим и птицам Памира.— Тр. САГУ. Сер. VIII-а. Зоология, 1936, вып. 22, с. 3—40.

Мекленбурцев Р. Н. Зимующие и пролетные птицы Восточного Памира. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1946, № 1, с. 87—110.

Мекленбурцев Р. Н. Семейство завирушковые. — В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 6. М., 1954, с. 624—659.

Мекленбурцев Р. Н. О нахождении в Алайском и Заалайском хребтах некоторых представителей ельников фауны Тянь-Шаня. — Зоол. журн., 1966, вып. 5, с. 778—779.

Мешков М. М., Урядова Л. П. Материалы по гнездованию птиц в Псковской области. — В кн.: Итоги орнитол. исслед. в Прибалтике. Таллин, 1967, с. 66—75.

Михеев А. В. Определитель птичьих гнезд. М., 1957.

Михеев А. В. Как птицы строят гнезда. М., 1968.

Михеев А. В. Определитель птичьих гнезд. Изд. 3-е. М., 1975.

Михельсон Г. А., Чаун М. Г. Миграции мухоловки-пеструшки, ее привязанность к гнездовой территории и расселение по данным кольцевания в Латвийской ССР. — В кн.: Труды 2-й Прибалт. орнитол. конф. М., 1957, с. 185—192.

Молодовский А. В., Зимин Н. И. Необычное устройство гнезда пеночки-трещетки. — В кн.: Орнитология. Вып. 6. М., 1963, с. 476.

Нанкинов Д. Н. Периоды дисперсии в годовом жизненном цикле молодых дроздов. — Изв. Зоол. ин-т с музей Бълг. АН, 1973, т. 37, с. 215—222.

Насимович А. А. Жизнь животных в горах на больших высотах (Гималаи, Килиманджаро, Анды; обзор зарубежных данных). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, № 5, с. 5—15.

Нейфельдт И. А. Материалы по питанию гнездовых птенцов некоторых лесных насекомоядных птиц. — Зоол. журн., 1956, вып. 3, с. 434—440.

Нейфельдт И. А. Об орнитофауне Южной Карелии. — Тр. ЗИН АН СССР, 1958, т. 25, с. 183—254.

Нейфельдт И. А. К биологии воробьиных птиц, гнездящихся на земле. — В кн.: Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. Л., 1960, с. 260—272.

Нейфельдт И. А. Питание воробьиных птиц в Южной Карелии. — Зоол. журн., 1961, вып. 3, с. 416—426.

Нейфельдт И. А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц. — Тр. ЗИН АН СССР, 1970, т. 47, с. 111—179.

Некрасов Б. В. Семейства крапивниковые и завирушковые. — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 69—70, 143—144.

Некрасов Б. В., Олигер Т. И. Семейство вьюрковые. — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 175—202.

Никитина Г. А., Шкляров Л. П. Некоторые особенности гнездостроения воробьиных птиц в условиях Белоруссии. — В кн.: Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск, 1961, с. 170—184.

Никитина Р. Н. О гнездовании птиц (обзор поступивших в редакцию статей и заметок). — Природа, 1959, № 3.

Новиков Г. А. Строительный материал гнезд лесных птиц Кольского полуострова. — Науч. бюл. ЛГУ, 1947, № 19, с. 15—17.

Новиков Г. А. Суточная жизнь лесных птиц в Субарктике. — Зоол. журн., 1949, вып. 5, с. 461—470.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., 1953.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц. — В кн.: Роль животных в жизни леса. М., 1956, с. 6—166.

Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л., 1959.

Огнев С. И. Орнитологические наблюдения в Московской области. — Орнитол. вестник, 1911, № 2, с. 121—133.

Паевский В. А. О территориальном поведении молодых птиц лесных видов в послегнездовое время. — Тр. ЗИН АН СССР, 1967, т. 40, с. 87—95.

Паевский В. А., Виноградова Н. В. Биология гнездования и демография зяблика Куршской косы по десятилетним данным. — Тр. ЗИН АН СССР, 1974, т. 55, с. 186—206.

Подаруева В. И. Материалы по суточной активности пения птиц в условиях пустыни. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 487—490.

Поливанов В. М. Наблюдения над формированием и динамикой местных популяций у некоторых перелетных птиц. — В кн.: Привлечение и переселение полезных птиц в лесонасаждения. М., 1954, с. 107—117.

Поливанов В. М. К вопросу о постоянстве местных гнездовых популяций у птиц. — В кн.: Труды 2-й Прибалт. орнитол. конф. М., 1957, с. 239—253.

Поливанов В. М. Местные популяции птиц и степень их постоянства. — Тр. Дарвинск. заповедника, 1957, вып. 4, с. 79—175.

Пономарева Т. С. Роль факторов среды и свойств гнезда в поведении насиживающих птиц. — Зоол. журн., 1971, вып. 11.

Пономарева Т. С. О случаях нетипичного гнездования синиц. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1972, № 5, с. 77—79.

Пономарева Т. С. Адаптивные особенности гнездовой биологии птиц аридных территорий. Автореф. канд. дис. М., 1974.

Пономарева Т. С. Эколого-этологические адаптации гнездящихся птиц аридных территорий. — В кн.: Мат-лы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2. М., 1974б, с. 105—106.

Попов А. В. Птицы Гиссаро-Каратегина. Сталинабад, 1959.

Попов М. Г. Высотные пояса Заилийского Алатау. — Тр. КазФАН СССР, 1941, вып. 20, с. 5—24.

Портенко Л. А. Птицы СССР. Ч. 4. М.—Л., 1960.

Портенко Л. А. Из результатов одной орнитологической разведки в Казахстане. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1961, т. 15, с. 115—131.

Потапов Р. Л. Птицы Памира. — Тр. ЗИН АН СССР, 1966а, т. 39, с. 3—119.

Потапов Р. Л. Особенности гнездования птиц на Памирском нагорье.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966б, № 6, с. 31—41.

Пржевальский Н. М. Монголия и страна Тангутов. Трехлетнее путешествие в восточной нагорной Азии. Т. 2. Спб, 1876.

Приезжаев Г. П. Семейство трясогузковые. В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978, с. 145—157.

Промптов А. Н. Фауна певчих птиц (*Passeres*) и орнитологические экскурсии в окрестностях Звенигородской гидрофизиологической станции Института экспериментальной биологии Наркомздрава. — Тр. по краеведению, 1927, вып. 1.

Промптов А. Н. Изучение суточной активности птиц в гнездовой период. — Зоол. журн., 1940, вып. 1, с. 143—159.

Промптов А. Н. Голосовая имитация воробьиных птиц как одно из специфических свойств их высшей нервной деятельности. — ДАН СССР, 1944, т. 45, № 6, с. 278—281.

Проскуряков М. А. Биология цветения и плодоношения ели тянь-шаньской. Алма-Ата, 1965.

Птицы Советского Союза. Т. 1—6. М., 1951—1954.

Птицы СССР. Т. 1—4. М.—Л., 1951—1960.

Птушенко Е. С. Влияние климатических факторов на явления репродуктивного цикла у птиц. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф., кн. 2, Львов, 1962, с. 152—153.

Птушенко Е. С. К вопросу о гнездовом консерватизме у птиц. — В кн.: Тезисы докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф. Тарту, 1963, с. 158—159.

Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М., 1968.

Рахилин В. К. Опыт изучения биологии птиц с применением индивидуального мечения. — В кн.: Миграции животных. Вып. 2. М., 1960, с. 185—196.

Родионов Э. Ф. Биология крапивника в Заилийском Алатау. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1968, т. 29, с. 50—57.

Родионов Э. Ф. О гнездовом паразитизме обыкновенной кукушки в Заилийском Алатау. — В кн.: Орнитология в СССР. Кн. 2. Ашхабад, 1969, с. 537—539.

Родионов Э. Ф. Семейство крапивниковые. — В кн.: Птицы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата, 1970, с. 416—423.

Рябов В. Ф. О необычном гнездовании городской ласточки. — Зоол. журн., 1963, вып. 3, с. 468—470.

Сагитов А. К. О вертикальных миграциях птиц Зеравшанской долины. — В кн.: Орнитология. Вып. 4. М., 1962, с. 354—366.

Сагитов Р. А., Фисун А. В. Материалы по биологии размножения синей птицы *Myophonus caeruleus turcestanicus* Scop. — Тр. Самарканд. ун-та, 1972, вып. 211, с. 17—22.

Севастьянов Г. Н. О распределении гнезд-дупел в Архангельской тайге. — В кн.: Орнитология. Вып. 5. М., 1962, с. 86—91.

Северцов Н. А. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. — Изв. общ-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии, 1873, вып. 8, с. 1—155.

Северцов Н. А. Заметки о фауне позвоночных Памира. — Зап. Туркест. отд. общ-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии, 1879, вып. 1, с. 58—89.

Семенов П. П. Поездка из укрепления Верного через горный перевал у Суок-Тюбе и ущелье Буам к западной оконечности озера Иссык-Куль в 1856 г. — Зап. ИРГО по общ. географии, 1867, т. 1, с. 181—254.

Снмкин Г. Н. О биологическом значении пения птиц. — Вестник МГУ. Биол., почвовед., 1972а, № 1, с. 34—43.

Симкин Г. Н. Акустические отношения у птиц. — В кн.: Орнитология. Вып. 10. М., 1972б, с. 111—122.

Слесаревич В. В. О гнездовании лесной завирушки (*Prunella modularis* L.) в Белоруссии. — Природа, 1956, № 3, с. 102.

Слудский А. А. К орнитофауне юго-востока Казахстана. — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1953, т. 2, с. 173—179.

Смогоржевский Л. А. К вопросу о значении гнездовой территории и пения птиц. — Тр. Зоол. музея Киевск. ун-та, 1950, т. 2, вып. 6, с. 103—107.

Соколов Л. В. Закрепление территории перелетными видами птиц. — В кн.: Мат-лы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Ч. 1. М., 1975, с. 93—95.

Сопыев О. Гнездовой период жизни птиц пустыни Кара-Кум. Автореф. канд. дис. Ашхабад, 1965.

Сопыев О. О размножении некоторых птиц Каракумов. — В кн.: Орнитология. Вып. 8. М., 1967, с. 221—235.

Соседов И. С. Методика территориальных воднобалансовых обобщений в горах (на примере северного склона Заилийского Алатау). Алма-Ата, 1976.

Спангенберг Е. П., Судиловская А. М. Материалы по биологии и вертикальному размещению птиц в Киргизском Алатау. — Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-т., 1959, т. 71, вып. 4, с. 142—150.

Степанян Л. С. К биологии размножения арчового дубоноса. — Зоол. журн., 1956а, вып. 10, с. 1587—1588.

Степанян Л. С. К биологии гнездования расписной синички. — Зоол. журн., 1956б, вып. 3, с. 470—471.

Степанян Л. С. Птицы Терской-Алатау (Тянь-Шань). — Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-т, 1959а, т. 71, вып. 4, с. 24—141.

Степанян Л. С. Некоторые особенности размножения птиц в высокогорье Тянь-Шаня. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959б, № 2, с. 126—128.

Степанян Л. С. К биологии индийской пеночки. — Зоол. журн., 1959в, вып. 7, с. 1106—1108.

Степанян Л. С. К биологии красноспинной горихвостки (*Phoenicurus erythronotus* Eversm.) в Центральном Тянь-Шане. — Зоол. журн., 1960а, вып. 6, с. 940—942.

Степанян Л. С. К биологии горихвосток Тянь-Шаня. — В кн.: Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. Л., 1960б, с. 276—278.

Степанян Л. С. Наблюдения над бурой оляпкой в Центральном Тянь-Шане. — В кн.: Орнитология. Вып. 5. М., 1962, с. 243—248.

Степанян Л. С. Новые данные по авифауне Тянь-Шаня. — В кн.: Орнитология. Вып. 8. М., 1967, с. 387—389.

Степанян Л. С. Птицы Южного Бадахшана. — Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1969, № 362, с. 176—302.

Степанян Л. С. Гипсоморфный эффект размножения птиц. — Журн. общ. биологии, 1970, № 5, с. 609—614.

Степанян Л. С. О систематическом положении желтогрудой лазоревки. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1972, № 2, с. 11—15.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Ч. 2. Воробьинообразные. М., 1978.

Строков В. В. Врожденные и условные рефлексы у птиц и их влияние на выбор материалов для постройки гнезда. — Зоол. журн., 1964, вып. 6, с. 889—897.

Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая. Т. 2. М.—Л., 1938.

Тарасов М. П. Материалы по фауне птиц юго-восточной части Монгольского Алтая и прилежащей Гоби. — В кн.: Биол. сборник Вост.-Сиб. отд. Геогр. об-ва СССР, Противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1960.

Терновский Д. В. Зимнее гнездование клестов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1954, № 1, с. 37—40.

Токмагамбетов Г. А. Ледники Заилийского Алатау. Алма-Ата, 1976.

Федюшин А. В., Долбик М. С. Птицы Белоруссии. Минск, 1967.

Формозов А. Н. О гнездовании некоторых лесных птиц в Подмосковье. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1956, № 3, с. 21—26.

Чунихин С. П. К анализу плодовитости воробьиных птиц горных систем Европы и Азии. — В кн.: Мат-лы 3-й Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 2. Львов, 1962, с. 237—238.

Чупахин В. М. Физическая география Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1964.

Шевченко В. В. Птицы государственного заповедника Аксу-Джабаглы — Тр. заповедника Аксу-Джабаглы, 1948, вып. 1, с. 36—70.

Шестоперов Е. Л. Материалы для орнитологичесокй фауны Илийского края. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1929, № 1—4, с. 154—203.

Шестоперов Е. Л. Материалы к познанию фауны Карлюкского района ТССР. — Бюл. Туркм. зоол. станции, 1936, вып. 1, с. 157—172.

Шилов И. А. Некоторые экологические аспекты изучения сложных форм поведения животных. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1967, № 6, с. 159—164.

Шнитников В. Н. Птицы Семиречья. М.—Л.

Штегман Б. К. О дальних миграциях крапивника в области Тянь-Шаня. — Тр. Алматинск. заповедника, 1948, вып. 7, с. 151—152.

Штегман Б. К. О птицах высокогорной зоны Заилийского Алатау. — Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. Отд. зоол. 1954, т. 72, № 4, с. 255—276.

Шукуров Э. Д. Эколого-географический анализ авифауны еловых лесов Тянь-Шаня. Автореф. канд. дис. Фрунзе, 1968.

Шукуров Э. Д. Клест в Тянь-Шане. — В кн.: Любите, охраняйте природу Киргизии. Вып. 7. Фрунзе, 1972, с. 73—76.

Шульпин Л. М. О фаунистических особенностях Северо-Западного Тянь-Шаня. — ДАН СССР, 1936, т. 3(12), № 9(104), с. 449—451.

Шульпин Л. М. Экологический очерк орнитофауны Алматинского заповедника. — Тр. Алматинск. заповедника, 1939, вып. 1.

Шульпин Л. М. Орнитология. Л., 1940.

Шульпин Л. М. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы. (Таласский Алатау). — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1953, т. 2, с. 52—79.

Шульпин Л. М. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1956, т. 6, с. 158—193.

Шульпин Л. М. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). — Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, 1961, т. 15, с. 147—160.

Шульпин Л. М. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). — Тр. заповедника Аксу-Джабаглы, 1965, вып. 2, с. 160—202.

Щукин И. С., Щукина О. Е. Жизнь гор (опыт анализа горных стран как комплекса поясных ландшафтов). М., 1959.

Янушевич А. И., Кыдыралиев А. К. и др. Птицы Киргизии, т. 2. Фрунзе, 1960.

Alexander S. Helpers among birds. Condor, 1961, 63, 3, 198—226.

Altum B. Der Vogel und sein Leben. Berlin, 1868.

Antoine N. J. Blue tit feeding young treecreepers. — Brit. Birds, 1959, 52, 12, 432—433.

Armstrong E. A. The behaviour and breeding biology of the Iceland wren. — The Ibis, 1950, 92, 3, 384—401.

Armstrong E. A. The behaviour and breeding biology of the Shetland wren. — The Ibis, 1952, 94, 2, 220—242.

Armstrong E. A. The wren. London, Collins, 1955, 312.

Baker E. C. S. The fauna of British India. V. 8, Birds. London, 1933.

Balsac H. Donnees nouvelles sur la reproduction de Rhodopechys sanguinea Gould. — Alauda, 1965, 33, 3, 161—165.

Bankovicz A. Kiralyka (Regulus regulus) fesckelese a Bükk hedysegben.— Aquila, 1971—1972 (1974), 78—79.

Bates R. S. P. The nesting habits of the goldfinch *Carduelis carduelis* (Linn.) and *C. caniceps* Vigors. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1960, 57, 2, 339—347.

Bates R. S. P., Lowther E. H. N. Breeding birds of Kashmir. London, 1962.

Baum H. Zur Biologie und Ökologie der Amsel — *Turdus merula*. — Emberiza, 1969, 2, 1, 10—23.

Bell B. D., Hornby R. J. Polygamy and nest-sharing in the Reed Bunting. — Ibis, 1969, 111, 2, 402—405.

Berck K-H. Bemerkungen zur Brutbiologie des Steinschmätzers. — Vogelwelt, 1961, 82, 4, 109—112.

Berger A., Radabaugh B. Returns of Kirtlands's Warblers to the breeding grounds. — Bird-Band, 1968, 39, 3, 161—186.

Berndt R. Wer wählt bei der Amsel (*Turdus merula*) den Nestplatz aus? — Vogelwelt, 1962, 83, 3, 70—74.

Bezzel E. Zur Jahresperiodik und Bestandfluktuation alpiner Fichtenkreuzschäbel (*Loxia curvirostra*). — Vogelwarte, 1972, 26, 4, 346.

Bjerke T. Sangvariasjoner hos trepiplerke (*Anthus trivialis*). — Sterna, 1971, 10, 2, 97—116.

Bochenski Z. Nesting of the European members of the Genus *Turdus* Linnaeus 1758 (Aves). — Acta zoologica Cracoviensia, 1968, 16, 349—440.

Boer F. O. P. de. Bigamie en andere complicaties bij de merel. — Natura (Nederl.), 1966, 63, 10, 136—138.

Borror D. J. Unusual songs in passerine birds. — Ohio J. Sci., 1968, 68, 3, 129—138.

Bottomley J. B., Bottomley S. Sand Martins nesting in a heap of sawdust. — Brit. Birds, 1961, 54, 8, 327.

Brackbill H. A polygynous house wren. — Bird-Band, 1970, 41, 2, 118.

Bremond J-C. Paramètres physigues du chant de dèfense territoriale du rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). — C. r. Acad. Sci., 1962, 11, 2072.

Bremond J-C. Sur quelques propriétes réactogenes du motif du signal acoustique de défense territoriale du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). — C. r. Acad. Sci., 1964, 259, 19, 3365—3366.

Bremond J-C. Paramétres physiques assurant la spécificité du chant chez le pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*). — Rev. comport. anim., 1968, 2, 3, 97—98.

Brunn A. F., Hemmingsen A. M. The time sequence of events in multiple nest building by blackbird (*Turdus merula* L.). — Dansk ornithol. foren. tidsskr., 1960, 54, 1, 48—55.

Burrows W. M. Observations of the nesting association of the Common Starling and House-Sparrow. — Notornis, 1968, 15, 1, 31—33.

Carruthers D. On the birds of the Zeravshan basin in Russian Turkestan. — Ibis, 1910, 436—475.

Chappel B. M. A. Presumed bigamy of Rook. — Brit. Birds, 1949, XLII, 3.

Cody M. I. Ecological aspects of reproduction. Avian Biol. V. 1. New York—London, 1971, 461—512.

Collias N. E. The evolution of nest and nest-building in birds. — Amer. Zoologist, 1964, 4, 2, 175—190.

Collias N. E. Evolution of nest building. — Natur. History, 1965, 74, 7, 40—47.

Coulson J. C. The significance of the pair-bond in the Kittiwake.—Proc. 15th Int. Ornitholog. Congr. Hague, 1970, 1972, 424—433.

Creutz G. Bemerkungswerte brutbiologische Feststellungen. II. — Ornithol. Mitt., 1962, 14, 4, 64—66.

Crook J. H. Monogamy, polygamy and food supply. — Discovery, 1963, 24, 1, 35—41.

Crook J. H. Evolution of pairing behaviour in birds. — Proc. 15 th Int. Ornitholog. Congr. Hague, 1970. Leiden, 1972, 365—370.

Dahlgren E. Egendomlig boplats för domhere (*Pyrrhula pyrrhula*). — Vår fagelvärld, 1962, 21, 3, 208—209.

Dementiev G. P., Stepanyan L. S. Quelques particularités de la reproduction des oiseaux dans les hautes zones du Tian-Chan. — Oiseau Rev. franc. ornithol., 1965, 35, num. spec., 58—64.

Dhondt A. A., Huble E. Een geval van hybridisatie tussen een glanskopmees ♀ (*Parus palustris*) en een matkopmees ♂ (*Parus montanus*) te Gent. — Gerfaut, 1969, 59, 3—4, 374—377.

Diesselhorst G. Beitrage zur Ökologie der Vögel Zentral und Ost—Nepals. Khumbu Himal. Bd. 2. — Insbruck—München, 1968.

Diesselhorst G. Structur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*. — Bonn. Zool. Beitr., 1968, 19, 3—4, 307—321.

Diesselhorst G. Jugendgesang und Entwicklung des Gesangs in einer Population der Goldammer (*Emberiza citrinella*). — Vogelwelt, 1971, 92, 6, 201—226.

Dixon K. L. Patterns of singing in a population of the Plain Titmouse. — Condor, 1969, 71, 2, 94—101.

Dornbusch M. Mischpaar von Gebirgsstelze (*Motacilla cinerea*) und Bachstelze (*M. alba*) sowie Brutbeteiligung der Gebirgsstelze bei einem Bachstelzenpaar. — Vogelvelt, 1968, 80, 1—2, 43—45.

Dorst J. A propos de la nidification hypogée de quelques oiseaux des hautes Andes peruviennes. — Oiseau of Rev. franc. ornithol., 1962, 32, 1, 5—14.

Enemar A. Om ruvningens igangsättinde hos koltrast (*Turdus merula*). Var fagelwärld, 1958, 17, 2, 81—103.

Ethecopar R. D., Hüe F. The birds of North Africa. — London, 1967.

Fouarge J. G. Le pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* Bechst. — Gerfaut, 1968, 3—4, 179—368.

French N. R. Notes on breeding activites and on gular Jacs in the Pine Grosbeak. — Condor, 1954, 56, 2.

Fric F. Nezvyklá ptací hnizdiste. — Ziva, 1962, 10, 3, 118—119.

Galton J. B. Pair of Blackbirds feeding young Dunnocks. — Brit. Birds, 1971, 64, 6, 280—281.

Gavrilov E. I., Kovshar A. F. Breeding biology of the Himalayan Rubythroat, *Erithacus pectoralis* Sev., in the Tien-Shan. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1970, 67(1), 14—24.

Gavrilow E. I., Kovschar A. F. Zur Biologie des Blutfinken. — Der Falke, 1969, 11, 364—369.

Gerber R. Singende Vogelweibchen. II. — Beitr. Vogelkunde, 1963, 8, 5, 344—348.

Geyr von Schweppenburg H. Beitrage zu: wer haut? — Beitrage zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel mit Berücksichtigung der Oologie, 1943, 2, 37—41.

Gliemann L. Die Grauammer. (Die Neue Brehm-Bücherei, 443). Wittenberg Lutherstadt, 1973.

Glutz v. Blotzheim U. N. Die Brutvogel der Schweiz. Aarau, 1962.

Gnielka R. Zur Phänologie des Herbstgesanges und der Herbstbalz. — Ornithol. Mitt., 1969, 21, 9, 179—188.

Görner M. Zur Brutbiologie des Gartenbaumläufers. — Der Falke, 1969, 8, 280—282.

Gossnell H. T. Polygamy in spotted Flycather. — Brit. Birds, 1949, XLI, 3.

Graczyk R. Badania nad smiennoscia, biologia i znaczeniem gospodarczym kosa (*Turdus merula* l.). — Ekol. polska, 1961, A9, 23, 453—485.

Groebbels F. Zum Neststand der Amsel (*Turdus merula*) und Singdrosself (*Turdus philomelos*). — Ornithol. Mitt., 1959, 11, 1, 9.

Grummt W. Erfolgreiche Winterbrut der Amsel, *Turdus merula*, in Berlin. — Vogelwarte, 1962, 21, 4, 295—296.

Grummt W. Winterbruten der Amsel, *Turdus merula*, in Berlin. — Beiträge zur Vogelkunde, 1970, 16, 1/6, 163—168.

Gyllin R. Studier av en kornsparvpopulation. — Fauna och flora, 1965, 6, 225—274.

Haartmann L. Der Trauerfliegenschnepper. 1. Ortsreue und Rassenbildung. — Acta Zool. Fennica, 1949, 56.

Haartmann L. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds. — Ornis fennica, 1969, 46, 1, 1—12.

Haftorn S. Egglegging og ruging hos meiser baserd pa temperaturmalinger og direkte iakttagesler. — Sterna, 1966, 7, 2, 49—102.

Halkka O. Pesintäbiologisia havaintoja. — Ornis fennica, 1962, 39, 1, 26, 35.

Hall-Kraggs J. The blackbird as a musichian. — Birds, 1972, 4, 6, 148—152.

Hasse H. Fichtenkreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) vertilgen Fichtengallenläuse. — Ornithol. Mitt., 1963, 15, 6, 137.

Harrison C. J. O. The fixed feeding pattern of young Goldcrests. — Bird. Study, 1969, 16, 1, 62—63.

Haukioja E. Short-distance dispersal in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. — Ornis fennica, 1971, 48, 2, 45—67.

Haukioja E. Summer schedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult. — Turun yliopiston julk., 1971, A II, 46, 60—69.

Heckenliveli D. B. Role of song in territoriality of blackthroated sparrows. — Condor, 1967, 69, 4, 429—430.

Hewson R. Territory, behaviour and breeding of the Dipper in Banffshire. — Brit. Birds, 1967, 60, 6, 244—252.

Hildén O., Linkola P. Havaintoja lintujen pesimiskauden päättymisvaiheesta. — Ornis fennica, 1966, 43, 2, 54—60.

Howard H. Territory in the Bird Life. London, 1920.

Huxley J. S. The Present Standing of the Theory of sexual selektion. Evolution, ed. by G. R. de Beer. Oxford, 1938, 11—42.

Immelman K. Singende Amsel (*Turdus merula*) im Dezember. — Ornithol. Mitt., 1959, 11, 5, 93.

Immelman K. Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges. — J. Ornithol., 1968, 109, 3, 284—299.

Jacquat M. S. Quatre mésanges de deux espéces pour nourrir une nichée. — Nos oiseaux, 1973, 32, 350, 116—117.

Jenni D. A. Evolution of polyandry in birds. — Amer. Zool., 1974, 14, 1, 129—144.

Johnson E. D. The pair relationship and polygyny in the Stonechat. — Brit. Birds, 1961, 54, 6, 213—225.

Jost O. «Steinnester» und andere Anpassungsformen des Nestbaues der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechst.). — J. Ornithol., 1967, 108, 3, 349—352.

Jost O. Über die Bedeutung der Wasserscheiden heim Ortswechsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). — J. Ornithol., 1969, 110, 1, 71—78.

Jost O. Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernahrung. — Bonn. Zool. Monogr., 1975, 6, 1—183.

Kalela O. Kanariensaarten linnuston pesintääjat ja niiden merkitys lintujen lisäänthymisen vuosijaksolissuutta selviteltäessä. — Luonnon tutkija, 1973, 77, 1, 1—11.

Kluijver H. N. The population ecology of the great tit *Parus m. major*.— Ardea, 1951, 39, 1/3, 1—135.

Korodi Gal J. Beiträge zur Kentniss der Brutbiologie der Amsel (*Turdus merula*) und zur Ernährungsdynamik ihren Jungen. — Zool. Abhandl. und Staatl. Museum Tierkunde Dresden, 1967—1968, 29, 25—53.

Kovshar A. F., Gavrilov E. I. On the biology of the Olivaceous Leaf Warbler of the Tian-Shan Mountain. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1976. 71 (3), 367—375.

Kovshar A. F. Der Rotflügelige Karmingimpel. — Der Falke, 1966, 2.

Kroodsma D. E. Bigamy in the Bewick's wren? — Auk, 1972, 89, 1, 185—187.

Kroodsma D. E. Song learning dialects, and dispersal in the Bewick's wren. — Z. Tierpsychol., 1974, 35, 4, 352—380.

Kumerloeve H. Zur Brutferbreitung der beiden Goldhähnchen (*Regulus*) Arten in Kleinasien. — Vogelwelt, 1964, 85, 4, 120—122.

Kumerloeve H. Fluggesang der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*). — Ornithol. Mitt., 1969, 21, 7, 173.

Kunkel P. Beiträge zur Biologie und Ethologie einiger zentralafrikanischer Girlitze. 1. *Serinus citrinelloides* Rüppel. — J. Ornithol., 1966, 107, 3/4, 257—277.

Kunze P., Zang H. Die Blaumeise (*Parus caeruleus*) als Freibrüter. — Vogelwelt, 1972, 93, 1, 20—22.

Lack D. Notes on the ecology of the Robin. — Ibis, 1948, 90, 252—279.

Lack D. The Life of the Robin. Oxford. A. Pelikan Book, 1953.

Lack D. A quantative breeding study of British tits. — Ardea, 1958, 46, 3, 4, 91—124.

Lack D. Ecological adaptations for breeding in birds. — London, 1968.

Lemon R. E. Coordinated singing by black-crested titmice. — Canad. J. Zool., 1968, 46, 6, 1163—1167.

Leopold A., Eynon A. E. Avian daybreak and evening song in relation to time and light intensity. — Condor, 1961, 63, 4, 269—293.

Lofts B., Murton R. K. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. — J. Zool., 1968, 155, 3, 327—394.

Löhrl H. Polygynie, Sprengung der Ehegemeinschaft und Adaption beim Halsbandfliegenschnäpper (*Muscicapa a. albicollis*). — Die Vogelwarte, 1949, 2, 94—100.

Löhrl H. Zur frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbahdfliegenschnäpper (*Ficedula albicollis*). — J. Ornithol., 1959, 100, 2, 132—140.

Löhrl H. Zur Höhenverbreitung einiger Vögel in den Alpen. — J. Ornithol., 1963, 104, 1, 62—68.

Löhrl H., Thielcke G. Zur Brutbiologie, Ökologie und Systematik einiger Waldvögel Afghanistans. — Bonn. Zool. Beitr., 1969, 20, 1—3, 85—98.

Löhrl H. Die Tannenmeise. (Die Neue Brehm-Bücherei, 472). 1974, 1—103.

Lomholt E. P. Iagttagelser over Gulspurvens (*Emberiza citrinella*) sangaktivitet. — Dan. ornithol. tiddskr., 1971, 65, 4, 179—187.

Loodh S. E. Abnorma häckningar av svartvit flugsnappare (*Ficedula hypoleuca*). — Var fagelvärld, 1964, 23, 1, 67—68.

Lorenz K. Beiträge zur Ethologie sozialer *Corviden*. — J. Ornithol., 1931, 67—128.

Lucanus G. Lokale Gesangserscheinungen und Vogeldialekte, ihre Uhrsachen und Entstehung. — Ornithol. Monatsbericht, 1907, 7—8.

Marbot T. Eine Sommerbrut des Fichtenkreuzschnabels. — Ornithol. Beobacht., 1959, 56, 2, 41.

May A., Rosemeyer P. Beitrag zur Altes—und Geschlechtsbestimmung und zur Mauser des Karmingimpels (*Carpodacus e. erythrinus* Pall.). — Natur, Kultur und Jagd, 1965, 18, 4—5, 81—83.

Mc Cabe T. T., Mc Cabe E. B. Notes on the anatomy and breeding habits of Crossbills. — Condor, 1933, 4.

Miller Ch. The Buccal Food-carrying of the Rosy finch. — Condor, 1941, 43, 72—73.

Mohr H. Ein Fall von Polygamie bei der Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*). — Ornithol. Mitt., 1958, 10, 1, 7, 8.

Moll W. Auffälige Herbstbalz von zwei Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*). — Beitr. Naturk. Niedersachs., 1973, 26, 1, 17.

Morse D. H. Territorial and courtschip songs of birds. — Nature, 1970, 226, 5246, 659—661.

Motai T. — Misc. Repts Yamasina Inst. Ornithol., 1973, 7, 1, 87—103.

Navasaitis A. Eglinis kryziasnapis — *Loxia curvirostra* L. ir jo biologija Lietuvoje. — Lzna mokliniai darbai, 1960, VII, 3(6), 291—301.

Nelson J. B. Evolution of the pair bond in the *Sulidae*. — Proc., 15th Int. Ornithol. Congr. Hague, 1970, Leiden, 1972, 371—388.

Neufeldt I. A. Das Buschhähnchen. — Falke, 1970, 5, 148—157; 6, 194—198.

Nicholson E. M. How birds live. London, 1927.

Niethammer G. Über die Kehltaschen der Rotflügelgimpels *Rhodopechys sanguinea*. — J. Ornithol., 1966, 107, 3/4, 278—282.

Nothdurf W. Der Fluggesang der Amsel (*Turdus merula* L.). — Ornithol Mitt., 1971, 23, 3, 47—49.

Oehme H. «Merkwürdige» Nistplätze des Gartenrotschwanzes, *Phoenicurus phoenicurus* (L.). — Beitr. Vogelkunde, 1962, 8, 3, 146—148.

Oelke H. Hochnest beim Fitislaubsänger (*Phylloscopus trochilus*). — Ornithol. Mitt., 1961, 13, 7, 137.

Olier A. De'couverte du vid de *Rhodopechys sanguinea* dans le Mayen-Atlas (Maroc). — Alauda, 1959, XXVII, 3, 205—210.

Olsson V. Nagra iakttagelser rörande hückning i gamla bon. — Var fagelvärld, 1963, 22, 4, 295.

Palmgren P. Zur Biologie von *R. regulus* und *P. atricapillus borealis*. — Acta Zool. Fennica, 1932, 14, 1—113.

Palmgren P. Tagesrhytmik gekäfigter Kleinvögel bei konstanter Dauerbeleuchtung. — Ornis. Fennica, 1944, 21, 1, 25—30.

Peiponen V. A. Food and breeding of the scarlet rosefinch (*Carpodacus e. erythrinus* Pall.) in southern Finland. — Ann. zool. fenn., 1974, 11, 2, 155—165.

Perrins C. M. The timing of birds breeding seasons. — Ibis, 1970, 112. 2, 242—255.

Petterson E. Rödstjärt (*Phoenicurus phoenicurus*) häckande i bo av koltrast (*Turdus merula*) och i ett fall erhällande hjälp med ungarnes uppfödning. — Var fagelvärld, 1959, 18, 2, 169—175.

Pickwell G. B. The Ptairie Horned Lark. — Trans. Acad. Sci. St. Lonis, 1931, 27, 1—153.

Pikula J. Ökologie der Art *Turdus merula* in der CSSR. — Prirodovéd. pr. Ustavú CSAV Brne, 1974, 8, 44.

Pontius H. Beobachtungen zur Brutbiologie von Winter—und Sommergoldhänchen. — J. Ornithol., 1960, 101, 1/2, 129—141.

Price F. E., Bock C. E. Polygyny in the dipper. — Condor, 1973, 75, 4, 457—459.

Radermacher W. Fluggesang der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*). — Ornithol. Mitt., 1970, 22, 1, 21.

Radermacher W. Amsel (*Turdus merula*) baute an 8 Nestern. — Ornithol Mitt., 1973, 25, 5, 97.

Radermacher W. Fluggesang von Amsel (*Turdus merula*) und Misteldrossel (*Turdus viscivorus*).— Ornithol. Mitt., 1973, 25, 5, 94—95.

Rapos P. Az erdei szürkebegy féczkelese hasankban. — Aquila, 1960 — 1961 (1962), 67—68, 230—231.

Reinikainen A. The irregular migrations of the Crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the Conifers. — Ornis Fennica, 1937, 2.

Ribaut J-P. Dinamique d'une population de Merles noirs, *Turdus merula* L. — Rev. suisse zool., 1964, 71, 4, 815—902.

Richardson F. Breeding and felding habits of the black wheatear *Oenanthe leucura* in southern Spain. — Ibis, 1965, 107, 1, 1—16.

Ricklefs R. E. On the limitation of brood size in passerine birds by the abylity of adults to nourish their young. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, 61; 3, 847—851.

Robinson G. G. Winter wren feeds townsend solitaire young. — Condor, 1962, 64, 3, 240.

Ruiter C. J. S. Waarnemingen omtrent de levenswijze van de Gekraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* L. — Ardea, 1941, 30, 175—214.

Rummel E. Käbliku pesitsemisest Puka ümbruses. — Ornithol. Kogumik. Loodusuur. Selts ENSV Teaduste Acad. juures, 1961, 2, 283.

Sala P. I. Bionomia de los piquituertos *Loxia curvirostra*. — Iberica, 1962, 35, 472, 327—328.

Salim Ali. The birds of Sikkim. Oxford, 1962.

Schnetter M. Eine Freiburger «Vogeluhr». — Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz, 1967, 9, 3, 603—606.

Schöll R. W. Amselgesang im December. — Ornithol. Mitt., 1959, 11, 5, 92.

Schubert M. Probleme der Motivwahl und der Gesangsaktivität bei *Phyloscopus trochilus* (L). — J. Ornithol., 1967, 108, 3, 265—294.

Senk R. Beobachtungen zur Brutbiologie des Hausrotschwanzes. — Vogelwelt, 1962, 83, 4, 122—127.

Silva E. T. Nest records of the Song-Trush. — Brit. Birds, 1949, 42, 97—111.

Skutch A. F. How birds handle their population problem. — Animal Kingdom, 1955, LVIII, 3, 72—77.

Slagsvold T. Estimation of density of the song trush *Turdus philomelos* Brehm by different methods based upon singing males. — Norw. J. zool., 1973, 21, 2, 159—172.

Smith S. M. A case of polygamy in the Blackcapped Chockadee. — Auk, 1967, 84, 2, 274.

Snow D. W. A study of blackbirds. — London. Allen a. Unwin, 1958, 192.

Snow D. W. An analysis of breeding succes in the black-bird, *Turdus merula*. — Ardea, 1969, 57, 3, 4, 163—171.

Snow D. W. Some vital statistics of Btirish Mistle Thrushes. — Bird Study, 1969, 16, 1, 34—44.

Spillner W. Kleiner Vogel—Grosses Nest. Aus der Brutbiologie des Zaunkönigs. — Urania, 1974, 50, 12, 36—39.

Steyn P. Marico Flycather tenging titbabbler nestlings. — Ostrich, 1969, 40, 2, 51—54.

Stork H.-J. Zur socialen Funktion des Gesanges der Amsel (*Turdus merula*). — Z. Tierpsychol., 1971, 28, 1, 54—58.

Stresemann E., Meise W., Schönwetter M. Aves Beickianae. Beiträge zur Ornithologie von Nordwest Kansu nach den Forschungen von Walter Beick in den Jahren 1926—1933. T. I—II. — J. Ornithol., 1937—1938, 85—86; 2—3.

Stresemann E., Stresemann V. Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis*. — J. Ornithol., 1968, 109, 3, 303—314.

Sudhaus W. Zur Verhaltensbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Ornithol. Mitt., 1972, 24, 11, 231—236.

Suormala K. Pikku-Käpylinnum, *Loxia c. curverostra* L., pesimisbiologiasta. — Ornis fennica, 1938, 15.

Svärdson G. Bigami hos grönsangaren (*Phylloscopus sibilatrix* Bechst). — Var Fagelvärld, 1944, 3, 106—109.

Taro R. Pajulinnum ja harmaasiepon auto pesâpaikka. — Ornis fennica, 1962, 39, 1, 26, 35.

Thielcke G. Die socialer Funktionen der Vogelstimmen. — Vogelwarte, 1970, 25, 3, 204—229.

Thielcke G. Uniformirung des Gesangs der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. — J. Ornithol., 1973, 114, 4, 443—454.

Ticehurst C. B. On the down—plumage and mouth coloration of some nestling birds. — Brit. Birds, 1908, 11, 6, 186—194.

Ticehurst C. B. On the down-plumage of some Indian birds. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1926, 31, 2, 368—378.

Venables L. S. V., Venables U. M. The Blackbird in Shetland. — Ibis, 1952, 94, 636—653.

Verbeek N. A. M. Pterylosis and timing of molt of the Water Pipit. — Condor, 1973, 75, 3, 287—292.

Verner J., Willson M. F. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. — Ecology, 1966, 47, 1, 143—147.

Vlijm L. Observations on the daily rhytm of the song of some forest birds in Central and Northen Sweden. — Ardea, 1961, 49, 3—4, 158—164.

Vlug J. J. Waarneming van een nog niet vliegvlugge jonge merel *Turdus merula* in Februari. — Limosa, 1973, 46, 3—4, 239.

Wehner R. Vergesellschaftungen von Tannenmeisen und Wintergoldhähnchen. Bemerkungen zum Zug von *Parus ater* und *Regulus regulus*. — Luscinia, 36 (Frankfurt/Main), 1963, 37—41.

Winkel W. Vier erfolgreiche Bruten eines Amselpaares (*Turdus merula*). — Vogelwelt, 1963, 84, 5, 155—156.

Winterbottom J. M. Note on the ecology of *Serinus* spp. in the Western Cape. — Ostrich, 1973, 44, 1, 31—33.

Witherby e. a. Handbook of British Birds, 5. London, 1958.

Zang H. Über Zweit—und Drittbruten der Tannenmeise (*Parus ater*). — Vogelwelt, 1972, 93, 5, 180—192.

Ziegler G. Beobachtungen an Schwarzkehlchen, *Saxicola torquata rubicola,* im nördlichen Teil des Kreises Minden/Westf. — J. Ornithol., 1966, 107, 2, 187—200.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора 5
Глава 1. Материал и методика 9
Глава 2. Условия гнездования птиц 17
Глава 3. Летний комплекс певчих птиц 29
Глава 4. Пение и образование пар 42
Глава 5. Некоторые черты гнездовой биологии 62
Глава 6. Продолжительность репродуктивного цикла . . . 114
Глава 7. Сроки размножения и число репродуктивных циклов 122
Глава 8. Некоторые эколого-этологические адаптации . . . 136
Глава 9. Потенциальная и реальная плодовитость 146
Глава 10. Изменчивость и видовая специфичность биологии размножения 171
Заключение 231
Литература 239

Анатолий Федорович Ковшарь

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ В СУББЫСОКОГОРЬЕ

на материале Passeriformes в Тянь-Шане

Утверждено к печати Ученым советом Института зоологии Академии наук Казахской ССР

Рецензенты: доктора биологических наук Р. Л. Беме, В. Р. Дольник, А. К. Сагитов

Редактор *Г. В. Мусабекова*
Худ. редактор *А. Б. Мальцев*
Оформление художника *Л. И. Матвеева*
Техн. редактор *Е. М. Тахметова*
Корректор *А. А. Алиева*

ИБ № 976

Сдано в набор 29.01.81. Подписано в печать 31.03.81. УГ10033. Формат бумаги 60×90 1/16. Типографская № 1. Литературная гарнитура. Высокая печать. Усл. п. л. 16,3. Уч.-изд. л. 17,2. Тираж 1300. Заказ 26. Цена 2 р. 60 к.

Издательство «Наука» Казахской ССР
Типография издательства «Наука» Казахской ССР
Адрес издательства и типографии: *480021, г. Алма-Ата, Шевченко, 28.*